HAL
open science

Modélisation de la dynamique spatio-temporelle d'une population de moustiques, sources de nuisances et vecteurs d'agents pathogènes

Priscilla Cailly

To cite this version:

Priscilla Cailly. Modélisation de la dynamique spatio-temporelle d'une population de moustiques, sources de nuisances et vecteurs d'agents pathogènes. Santé publique et épidémiologie. Oniris, Ecole Nationale Vétérinaire, Agroalimentaire et de l'Alimentation Nantes Atlantique; Université Nantes Angers Le Mans (UNAM), 2011. Français. NNT : . tel-00766348

HAL Id: tel-00766348

https://theses.hal.science/tel-00766348

Submitted on 18 Dec 2012

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Ecole Nationale Vétérinaire Agroalimentaire et de l'Alimentation Nantes Atlantique (Oniris)
Membre du PRES LUNAM

ÉCOLE DOCTORALE : 502 Biologie Santé Nantes Angers

Année 2011

THÈSE DE DOCTORAT

Discipline ou spécialité : Biologie de l'environnement, des populations, écologie

Modélisation de la dynamique spatio-temporelle d'une population de moustiques, sources de nuisances et vecteurs d'agents pathogènes

présentée et soutenue publiquement par :

Priscilla Cailly

le 27 septembre 2011

RAPPORTEURS :

Michel Langlais, Professeur, Université Bordeaux 2
Marius Gilbert, Chercheur qualifié FNRS, Université Libre de Bruxelles

JURY :

Emmanuelle Gilot-Fromont, Professeur, VetAgro Sup
Thierry Baldet, Chargé de recherche, IRD, Université de Montpellier 2
Pauline Ezanno, Chargé de recherche, INRA, Oniris
Annelise Tran, Chercheur, CIRAD

Unité(s) de Recherche : *UMR1300 BioEpAR Bio-agression, épidémiologie et analyse de risques en santé animale, Nantes*
Directeur de THÈSE : **Pauline Ezanno**, INRA, Oniris
Co-encadrants : **Annelise Tran**, CIRAD et **Thomas Balenghien**, CIRAD

Avant-propos

Unité d'accueil

INRA-Oniris, UMR1300 BioEpAR Bio-agression, épidémiologie et analyse de risques en santé animale, BP40706, F-44307 Nantes, France.
CIRAD, UPR AGIRs Animal et Gestion Intégrée des Risques, Montpellier, France.

Encadrement

Directeur de thèse : **Pauline Ezanno**, chargée de recherche, HDR, modélisation, INRA, Oniris
Encadrants : **Annelise Tran**, chercheur, géomatique, CIRAD, UPR AGIRs
Thomas Balenghien, chercheur, entomologie, CIRAD, UMR Contrôle des maladies

Date de la thèse

1 octobre 2008 - 30 septembre 2011

Financement du doctorant

Cofinancement à parts égales de l'Institut national de la recherche agronomique (INRA), et du Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (CIRAD)

Comité de thèse

Didier Fontenille	Directeur de Recherche, entomologie, IRD-LIN
Sophie Vanwanbecke	Professeur, analyse spatiale, Université Louvain-la-Neuve
Jean-Dominique Lebreton	Directeur de Recherche, modélisation, CEFE-CNRS
Renaud Lancelot	Chercheur, épidémiologie statistique, CIRAD
David Abrial	Chargé de recherche, statistique spatiale, INRA
Christophe Lagneau	Chercheur, entomologie, EID-Med

Remerciements

La recherche présentée dans cette thèse a été réalisée au département de santé animale de l'Institut national français de recherche agronomique (INRA), dans l'unité INRA-Oniris Bio-agression, épidémiologie et analyse de risques en santé animale » à Nantes (France), ainsi que que dans l'unité CIRAD UPR AGIRs Animal et Gestion Intégrée des Risques, Montpellier (France). Je suis très reconnaissante pour le soutien financier que j'ai reçu de ces deux organismes, sans laquelle ce projet de recherche n'aurait pas été possible.

Je tiens à exprimer mes sincères remerciements aux membres de mon comité de thèse, qui ont accepté de suivre mes travaux tout au long de ma thèse, Renaud Lancelot, Jean-Dominique Lebreton, Didier Fontenille, Sophie Vanwanbecke, David Abrial, Christophe Lagneau ainsi que les membres de mon jury de thèse Michel Langlais, Marius Gilbert, Emmanuelle Gilot-Fromont, Thierry Baldet.

Je tiens à remercier chaleureusement mon trio d'encadrant, Pauline Ezanno, Annelise Tran, Thomas Balenghien, très complémentaires, toujours présents et réactifs, pour le partage de leurs connaissances, les échanges, leurs conseils et leur soutient.

Je tiens également à exprimer ma gratitude à mes co-auteurs : Grégory L'Ambert, Céline Toty et Didier Fontenille.

J'ai une pensée toute particulière pour mes deux très proches compagnons durant ce fastidieux chemin qu'est la thèse. C'est avec eux que je l'ai démarrée, vécue et finie, mais avant eux !

Mosquitoes love their work because they bite, and then they sing.

Malian Proverb

Sommaire

Avant-propos ..... - 2 -

Liste des abréviations ..... - 7 -

Introduction générale ..... - 8 -

1. Les moustiques, sources de nuisances et vecteurs d'agents pathogènes ..... - 8 -
2. La dynamique de population : complémentarité de différentes approches ..... - 10 -
2.1. Les données d'observations ..... - 11 -
2.2. Les études statistiques inférentielles ..... - 12 -
2.3. Les modèles dynamiques ..... - 13 -
2.4. Les systèmes d'information géographique ..... - 14 -
3. Objectif et démarche de la thèse ..... - 16 -

Partie I Etat de l'art sur la dynamique de population des moustiques : biologie et modèle ..... - 20 -

Chapitre 1 - Courte synthèse des connaissances sur la biologie et le cycle de vie des moustiques ..... - 21 -

1. Introduction ..... - 21 -
2. Oviposition et développement des stades aquatiques ..... - 22 -
3. Développement des stades adultes ..... - 23 -
4. Les caractéristiques de déplacement et de vol ..... - 25 -
5. Survie pendant la période défavorable ..... - 26 -
6. Implications pour la thèse ..... - 27 -

Chapitre 2 - Revue critique des publications traitant de modèles de dynamique spatiale ou temporelle de population de moustiques ..... - 28 -

1. Introduction ..... - 28 -
2. Sélection et principales caractéristiques des articles ..... - 28 -
3. Représentation du cycle de vie des moustiques dans les modèles ..... - 29 -
4. Représentation de la distribution spatiale dans les modèles ..... - 31 -
5. Représentation des facteurs abiotiques et biotiques déterminants dans les modèles ..... - 33 -
6. Discussion ..... - 37 -
7. Conclusion ..... - 40 -

Conclusion de la première partie ..... - 41 -

Partie II Modèle de dynamique de population de moustiques ..... - 42 -

Chapitre 3 - Modèle temporel de dynamique de population de moustiques en environnement favorable et évaluation de stratégies de contrôle ..... - 43 -

1. Résumé de l'article ..... - 43 -
2. Manuscrit ..... - 45 -

Conclusion de la deuxième partie ..... - 63 -

Partie III Structuration spatiale des individus ..... - 64 -

Chapitre 4 - L'espace en dynamique de population ..... - 65 -

1. Importance de la composante spatiale en dynamique de population ..... - 65 -
2. Structuration spatiale d'une population ..... - 66 -
3. La distribution des individus reflète l'hétérogénéité des habitats ..... - 67 -
4. La composante spatiale en dynamique de populations de moustiques ..... - 68 -
5. Conclusion ..... - 69 -

Chapitre 5 - Etude d'un facteur du paysage structurant les populations de moustiques : la répartition des sites de pontes ..... - 70 -

1. Impact de la répartition des sites de pontes en zone humide sur la distribution spatiale d'Anopheles et de Culex, vecteurs potentiels ou avérés d'agents pathogènes dans le sud de la France ..... - 70 -
1.1. Résumé de l'article ..... - 70 -
1.2. Manuscrit ..... - 72 -

Conclusion de la troisième partie ..... - 84 -

Partie IV Prise en compte de la composante spatiale dans un modèle de dynamique de population ..... - 85 -

Chapitre 6 - Point sur les modèles intégrant la composante spatiale en dynamique de population ..... - 86 -

1. Introduction ..... - 86 -
2. Les catégories de modèles ..... - 86 -
3. Modèles à espace implicite ..... - 89 -
3.1. Modèles de métapopulation ..... - 89 -
3.2. Modèles d'agrégation ..... - 90 -
4. Modèles à espace explicite continu ..... - 90 -
4.1. Modèles de type masse-interaction ..... - 90 -
4.2. Modèles de type objet-interaction ..... - 91 -
5. Modèles à espace explicite discret ..... - 92 -
5.1. Modèles de type masse-interaction ..... - 92 -
5.2. Modèles de type objet-interaction ..... - 93 -
6. Conclusion ..... - 94 -

Chapitre 7 - Modèle de dynamique spatio-temporelle de population de moustiques, piloté par le climat et l'évolution du paysage ..... - 95 -

1. Introduction ..... - 95 -
2. Choix du modèle pour coupler composantes temporelle et spatiale ..... - 96 -
3. Dynamique de population de moustiques en environnement hétérogène ..... - 97 -
3.1. Phase démographique locale ..... - 98 -
3.2. Phase de dispersion ..... - 100 -
3.2.1. Représentation du paysage ..... - 101 -
3.2.2. Déplacement des individus en recherche d'hôtes ..... - 102 -
3.2.3. Déplacement des individus en recherche de sites de ponte ..... - 104 -
4. Application à un paysage réel ..... - 107 -
4.1. Description et représentation du paysage réel dans le modèle ..... - 107 -
4.2. Déplacement des moustiques au sein du paysage réel dans le modèle ..... - 110 -
4.3. Sorties du modèle ..... - 110 -
5. Premières illustrations du modèle spatio-temporel ..... - 111 -
6. Discussion ..... - 116 -
7. Conclusion ..... - 119 -

Conclusion de la quatrième partie ..... - 120 -

Discussion générale ..... - 121 -

1. Résultats majeurs de la thèse ..... - 121 -
2. Approches de modélisation utilisée ..... - 122 -
3. Complémentarité avec les autres approches ..... - 126 -
4. Applications possibles et perspectives pour les gestionnaires ..... - 127 -
5. Perspectives de recherche ..... - 129 -
6. Conclusion ..... - 132 -

Références bibliographiques ..... - 133 -

Liste des publications et des communications issues de la thèse - 145 -

Glossaire ..... - 146 -

Annexes ..... - 148 -

Annexe 1 : Méthodes d'analyse de sensibilité ..... **- 148 -**

Liste des abréviations

CMR capture-marquage-recapture
EDP Equations aux dérivées partielles
EDO Equation différentielles ordinaires
EID Entente Interdépartementale de Démoustication
IRD Institut de Recherche pour le Développement
MIC Modèles individu centré
OAT *One-at-a-time*
OIE Office International des Epizooties (Organisation mondiale de la santé animale)
OMS Organisation Mondiale de la Santé ou *World Health Organization* (WHO)
ONU Organisation des Nations Unies
RAM *Random Access Memory*
SIG Système d'Information Géographique

Propres à la thèse
DPM Dynamique de population de moustiques
AS Analyse de sensibilité

Introduction générale

1. Les moustiques, sources de nuisances et vecteurs d'agents pathogènes

L'humanité subit des nuisances importantes et des maladies aux conséquences humaines et économiques désastreuses du fait des moustiques (Tolle, 2009 ; Becker *et al.*, 2010). D'une part, leurs piqûres peuvent causer de sévères irritations pour l'homme ou les animaux (Takken et Knols, 2007 ; Becker *et al.*, 2010). D'autre part, les moustiques sont responsables de la transmission de nombreux agents pathogènes d'importance médicale et vétérinaire (virus, bactéries, protozoaires ou nématodes) (Becker *et al.*, 2010).

Dans certaines parties du monde, l'émergence massive et synchrone de quantités énormes de moustiques limite significativement les activités à l'extérieur des hommes et peut avoir de graves dommages économiques, comme par exemple dans le cadre de l'élevage de bétail (Becker *et al.*, 2010). En Europe, certaines zones géographiques, comme le littoral languedocien en France, ne se sont développé au tourisme qu'au prix d'une lutte permanente contre les moustiques.

Les maladies vectorielles – dont celles transmises par les moustiques – ont connu récemment une forte recrudescence (Morens *et al.*, 2004) et représentent aujourd'hui 14 % des maladies infectieuses et 28 % des maladies émergentes (Jones, *et al.*, 2008) qui pèsent lourdement sur la santé publique et l'économie mondiale (Morens *et al.*, 2004 ; Jones *et al.*, 2008 ; Suaya *et al.,* 2009). L'incidence de ces maladies a presque été multipliée par quatre depuis 50 ans et leurs apparitions sont nettement plus fréquentes depuis les années 1980 (Jones *et al.*, 2008). Les facteurs socio-économiques, tels que la densité de la population humaine, l'utilisation des antibiotiques et les pratiques agricoles, sont des déterminants majeurs de la distribution spatiale des émergences de maladies, comme les conditions écologiques ou environnementales qui peuvent affecter la distribution des populations humaines et des agents pathogènes (Jones *et al.*, 2008). L'économie mondialisée et les déplacements rapides des individus et des marchandises dans le monde entraînent la recrudescence des maladies infectieuses vectorielles qui prennent un poids épidémiologique croissant (Takken et Knols, 2007). Il est devenu, malgré de nouveaux moyens de diagnostic et de traitement, très difficile de les contrôler (résistance aux médicaments et aux insecticides). Les maladies vectorielles sont, de ce fait, particulièrement suivies par l'OMS, qui collabore de plus en plus avec l'OIE sous l'égide de l'ONU, notamment pour aider les pays pauvres à développer leurs systèmes de surveillance et de lutte/prévention.

Les maladies dont les agents pathogènes sont transmis par les moustiques sont présentes dans toutes les régions du monde (Tab. 1). Les espèces vectrices appartiennent principalement à trois genres : *Anopheles*, *Culex*, et *Aedes* (Fig. 1). Ainsi, la moitié de la population mondiale est aujourd'hui exposée au risque de paludisme, qui est transmis uniquement par les moustiques du genre *Anopheles*, avec 243 millions de cas estimés et près de 863 000 décès en 2008 (WHO: World Paludisme Report 2009). C'est l'une des six maladies infectieuses qui, à elles seules, provoquent 90 % des décès par infection dans le monde (OMS, 1999). Le virus de la dengue, responsable d'épidémies où surviennent des fièvres hémorragiques, s'est quant à lui étendu au cours des dernières décades en Amérique du sud, à cause de son principal vecteur, *Aedes aegypti*, qui a recolonisé les régions dont il avait été éliminé au milieu du 20e siècle (Halstead, 2007). Dans le monde, 50 à 100 millions de nouveaux cas de cette maladie sont détectés chaque année et au moins 2,5 % d'entre eux trouvent la mort suite à une

fièvre hémorragique (Suaya *et al.,* 2009 ; Tolle, 2009). Les moustiques peuvent également être vecteurs d'agents pathogènes de maladies animales comme l'encéphalite équine ou de zoonoses comme la fièvre du Nil Occidental qui est devenue endémique en Amérique du Nord au cours des dix dernières années, alors qu'elle en était jusque là absente (Campbell *et al.*, 2002). En effet, de nombreuses maladies vectorielles impliquant des moustiques comme vecteurs ont récemment émergé dans le monde. Par exemple, durant la dernière décennie, le virus du chikungunya, transmis par des moustiques du genre *Aedes*, a émergé dans le bassin de l'Océan Indien et dans les territoires d'Asie continentale et a affecté des millions de personnes (Pialoux *et al.*, 2007). Le virus de l'encéphalite japonaise transmis par des moustiques du genre *Culex*, s'est aussi étendu récemment dans le sous-continent indien et en Australie (Gould *et al.*, 2008). Pour certaines maladies, comme le paludisme il n'existe pas de vaccin. Pour la dengue, aucun vaccin ni traitement spécifique n'est encore disponible. Pour ces maladies le principal moyen de lutte reste le contrôle des populations de moustiques (Tolle, 2009 ; Becker *et al.*, 2010). Cependant, les moustiques défient pour l'heure ces stratégies (résistance aux insecticides), en effet, paludisme et dengue ne faiblissent pas (OMS).

Tableau 1 : Principales maladies transmises par des moustiques. D'après Becker *et al.* (2010).

Maladies	Vecteurs principaux*	Zones géographiques
Paludisme	*An. gambiae, An. funestus*	Afrique, Pacifique occidental, Asie Sud-Est, Méditerranée, Amérique Centrale et Sud
Dengue	*Ae. aegypti, Ae. albopictus*	Afrique, Asie, Amérique Nord
Chikungunya	*Ae. aegypti, Ae. albopictus*	Afrique, Asie, Europe, Océan indien
Fièvre du Nil Occidental	*Cx. pipiens*	Afrique, Europe, Asie, Océanie, Amérique Nord
Fièvre jaune	*Aedes aegypti*	Afrique, Amérique Centrale et Sud
Fièvre de la Ross River	*Aedes*	Australie, Océanie
Fièvre de la vallée du Rift	*Aedes, Culex,…*	Afrique, Moyen Orient
Encéphalites équines américaines	*Culex, Aedes, Culiseta*	Amérique
Encéphalite japonaise	*Cx. tritaeniorhynchus*	Extrême-Orient, Asie Sud-Est
Encéphalite de Saint Louis	*Culex*	Amérique Nord et Centrale

* La liste des vecteurs n'est pas exhaustive

Figure 1 : Exemple des trois principaux genres d'espèces vectrices. *Anopheles gambiae* - paludisme (a) ; *Culex pipiens* - fièvre du Nil Occidental (b); *Aedes aegypti* - dengue (c). Toutes les photos sont issues de la *Public Health Image Library* (http://phil.cdc.gov/phil/home.asp)

En Europe, ces maladies vectorielles se font de plus en plus menaçantes (Takken et Knols, 2007) : *Ae. albopictus* a colonisé une partie de l'Europe, comme l'Italie, où il a été responsable d'une centaine de cas de chikungunya en 2007 ou dans le sud de la France avec des cas autochtones de chikungunya et de dengue déclarés en 2010 (Takken et Knols, 2007 ;

AFSSAPS, 2010). En 2006, il y a eu un cas de réapparition du paludisme autochtone en Corse (à *Plasmodium vivax*) (Tarantola *et al.*, 2011). Pour expliquer ce phénomène de remontée vers le Nord des vecteurs et des maladies qu'ils transmettent, les changements globaux sont incriminés, les activités humaines (transports, mondialisation, …) (Takken et Knols, 2007). La hausse des températures en lien avec les changements climatiques permet aux arthropodes vecteurs d'élargir leurs aires de répartition (Takken et Knols, 2007 ; Jones *et al.*, 2008). La réémergence de maladies infectieuses vectorielles conduit à des préoccupations sociétales croissantes. Les apparitions saisonnières de nuisances dues aux populations de moustiques qui envahissent les zones touristiques et urbaines causent des dégâts économiques importants (Becker *et al.*, 2010). Les maladies vectorielles émergentes qui s'étendent en Europe préoccupent les pouvoirs publics européens.

La présence d'une population de moustiques suffisamment abondante est nécessaire pour permettre un contact avec l'agent pathogène et pour le transmettre aux hôtes de façon significative. Ainsi, la propagation d'agents pathogènes transmis par les moustiques dépend fortement de l'évolution dans le temps et dans l'espace du nombre de moustiques (Takken et Knols, 2007 ; Tolle, 2009 ; Becker *et al.*, 2010). Des stratégies de lutte anti-vectorielle efficaces nécessitent de bien connaître le cycle de vie des moustiques, leur comportement, ainsi que la relation qu'ils entretiennent avec leur biotope (type de végétation, sites de ponte, *etc.*), tout cela dépendant de l'évolution dans le temps et dans l'espace des facteurs climatiques (température, humidité, *etc.*).

2. La dynamique de population : complémentarité de différentes approches

La dynamique de population est la composante de l'écologie qui traite de la variation dans l'espace et le temps de la taille et de la densité de la population d'une ou plusieurs espèces (Begon *et al.* 1990, Turchin, 2003, Juliano, 2007). L'hétérogénéité des poids des individus composant la population, la structure d'âge des individus, l'environnement et les processus qui influent sur ses changements font également partie de son champ d'étude. Les études sur la dynamique de population ont pour objectif, outre de prévoir les accroissements ou diminutions des populations, de comprendre les influences environnementales sur les fluctuations des effectifs des populations. Des études sur ces sujets sont incontournables, par exemple pour la gestion de la pêche, celle des zones protégées, le contrôle des populations d'animaux dits nuisibles… Son histoire est longue et sa littérature vaste, incluant de nombreuses études sur les insectes (Tilman et Kareiva, 1997 ; Turchin, 2003), dont les moustiques (Juliano, 2007). Les recherches sur la dynamique de population de moustiques (DPM) (Juliano, 2007 ; Becker *et al.*, 2010) s'intéressent à la manière dont les facteurs environnementaux déterminent la taille des populations et sur quels stades du cycle de vie ils interviennent (Juliano, 2007).

Pour expliquer et identifier les oscillations d'abondance d'une population, des approches diverses et complémentaires existent (Turchin, 2003) : d'une part les données d'observation *i.e.* les suivis de terrain (capture-marquage-recapture, comptage…), les expérimentations et des expertises et d'autre part, les méthodes/outils d'analyse, *i.e.* les études statistiques, les modèles mathématiques et de simulation et finalement les systèmes d'information géographique (SIG).

2.1. Les données d'observations

L'observation d'un système biologique, plus particulièrement d'une dynamique de population est la condition *sine qua non* pour l'étudier. Il y a deux approches : l'approche observationnelle pour la quelle on observe *in situ* les populations et l'approche expérimentale en laboratoire. Nous nommons ici données d'observations les données obtenues en observant directement les populations.

Pour observer une population, son évolution, les facteurs qui l'influencent il existe plusieurs méthodes d'observation *in situ*. La méthode de capture-marquage-recapture (CMR) permet d'estimer la taille d'une population ou le nombre d'individus qui survivent un temps donné. Cette méthode est basée sur le suivi individuel d'une partie de la population. Elle s'applique à plusieurs groupes d'espèces tels que les oiseaux (baguage) ou les mammifères, mais également les insectes. Des essais de CMR chez les moustiques existent, notamment pour étudier les distances moyennes de dispersion. Mais ces études restent peu nombreuses à cause de la difficulté à manipuler les moustiques sans les abîmer et du faible taux de recapture (Clements, 1999 ; Becker *et al.*, 2010). Une autre méthode d'observation pour évaluer la taille d'une population est celle des dénombrements. Il s'agit de compter le nombre d'individus présent à un moment donné dans un périmètre donné comme, par exemple, le comptage du nombre de manchots royaux présents pendant la saison de reproduction sur toute une colonie. En répétant cette opération à différents moments, on obtient les variations temporelles des effectifs globaux de la population considérée. Cette méthode permet de connaître l'état global de la population : stable, augmentation, diminution, déclin. Cependant, les dénombrements de populations ne sont pas forcément bien adaptés à tous les écosystèmes, par exemple ceux qui sont difficiles d'accès. Par ailleurs, s'ils permettent une vision globale de la population, ils ne prennent pas (ou mal) en compte la grande hétérogénéité des individus et leurs différentes contributions au taux de croissance de la population. Pour les moustiques, les méthodes de captures échantillonnent différentes parties de la population : les adultes en recherche d'hôtes pour les pièges à CO_2, lumineux ou à appât, les adultes au repos pour un filet faucheur *etc.*, pour les stades aquatiques on peut utiliser des sites de ponte artificiels, des échantillonnages au moyen de louches (Balenghien, 2006 ; Ponçon, 2008 ; Becker *et al.*, 2010). Chez les adultes, plusieurs facteurs tels que les conditions météorologiques, le type d'activité (comportements de recherche d'hôtes ou de repos), ainsi que le stade physiologique, déterminera la composition des captures en terme de sexe et d'espèces. Différentes informations, comme l'âge physiologique ou la nature du repas de sang de la femelle, peuvent alors être récoltées à partir des adultes (ou des stades immatures) collectés. Cette démarche d'observation est couramment utilisée pour étudier les populations de moustiques.

Les études expérimentales sont qualifiées de méthodes empiriques, c'est-à-dire basées sur des observations dont les résultats sont ensuite analysés par des statistiques descriptives appelées aussi analyses de données (traitement des données). Ces méthodes expérimentales ont été largement utilisées chez les moustiques (Clements, 1999 ; Clements, 2000 ; Becker *et al.*, 2010). Ces études apportent de précieuses informations et connaissances sur des points précis du cycle de vie des moustiques. Par exemple, elles permettent d'étudier l'impact de divers facteurs physico-chimiques (température, salinité, tension à la surface de l'eau…) qui interviennent sur le développement des individus entre stades physiologiques ou qui affectent la longévité, la fécondité. Elles ont aussi permis d'étudier les phénomènes de densité dépendance pour les stades immatures. Ces études se sont enfin intéressées aux différents comportements des moustiques (accouplement, locomotion, agrégation, alimentation…) (Clements, 1999 ; Clements, 2000 ; Becker *et al.*, 2010).

Les résultats des études d'observation et d'expérimentation associées aux avis d'experts deviennent une source d'information indispensable pour les études qui font appel à d'autres méthodes (statistiques, modélisation dynamique, SIG). Elles permettent de comprendre le fonctionnement de la population ou de construire des modèles. Néanmoins, les données d'observations permettent difficilement de représenter l'ensemble des processus fins de la DPM comme par exemple les temps de transitions entre les différentes phases du cycle de vie. Les expérimentations quant à elle s'intéressent souvent à un processus en particulier, plus rarement aux relations entre les processus du cycle de vie. C'est pourquoi, l'utilisation d'autres méthodes d'analyse sont nécessaires pour étudier et intégrer l'ensemble du cycle de vie des moustiques.

2.2. Les études statistiques inférentielles

Les statistiques inférentielles permettent l'interprétation et l'analyse de données au contraire des statistiques descriptives citées précédemment qui sont utilisées pour traiter des données. L'inférence statistique a pour but de faire émerger des propriétés d'un ensemble de variables connues uniquement à travers quelques unes de leurs réalisations (qui constituent un échantillon de données). L'inférence statistique consiste à déduire les caractéristiques inconnues d'une population[1] à partir d'un échantillon issu de cette population. Les caractéristiques de l'échantillon, une fois connues, reflètent avec une certaine marge d'erreur possible celles de la population. Ces études statistiques se répartissent en deux outils : les tests statistiques d'hypothèses et l'élaboration de modèles statistiques.

Un test statistique d'hypothèse est un procédé qui permet d'accepter ou de rejeter, à partir de l'étude d'un ou plusieurs échantillons aléatoires (jeu de données), la validité d'une hypothèse relative à une ou plusieurs populations. Ces méthodes permettent de déterminer, avec une probabilité donnée, si les différences constatées au niveau des échantillons peuvent être imputables au hasard ou si elles sont suffisamment importantes pour signifier que les échantillons proviennent de populations vraisemblablement différentes. Ces tests font appel à un certain nombre d'hypothèses concernant la nature de la population dont provient l'échantillon étudié (normalité de la variable, égalité des variances, *etc.*). Ils permettent de quantifier la probabilité avec laquelle des variables (connues seulement à partir d'un échantillon) vérifient une propriété. Par exemple, cette approche a été utilisée pour comprendre quels facteurs induisent le choix par les femelles d'un site de ponte (Reiskind et Wilson, 2004).

Les modèles statistiques sont utilisés pour modéliser un phénomène *a posteriori*. La modélisation statistique doit être différenciée de la modélisation dynamique. Dans le second cas (dynamique) on cherche à construire un modèle explicatif d'un phénomène, qui est soutenu par une théorie plus générale décrivant comment les phénomènes surviennent en exploitant le principe de causalité. Dans le cas de la modélisation statistique, le modèle va être construit à partir des données disponibles, sans aucun *a priori* sur les mécanismes en jeu. Les modèles statistiques sont donc des modèles empiriques : ils sont construits en se basant sur des observations (Turchin, 2003). L'empirisme construit des lois générales en se basant sur les observations indépendamment des mécanismes sous-jacents (Soudani, 2010). Un modèle statistique est avant tout un moyen de relier des variables à expliquer Y à des variables explicatives X, par une relation fonctionnelle : $Y = F(X)$. Les modèles statistiques peuvent être regroupés en grandes familles (suivant la forme de la fonction F) : les modèles linéaires, les modèles non linéaires, les modèles non paramétriques, les modèles bayésiens (ces derniers

[1] Au sens statistique du terme population

peuvent être utilisés pour les statistiques descriptives et inférentielles). Ces modèles ont pu être utilisés pour, par exemple, étudier l'effet d'un facteur climatique sur la densité de moustiques et la transmission d'un virus (Hu *et al*., 2006).

Les études statistiques permettent de déduire des informations issues de jeux de données d'observations ou générées par les différentes approches utilisées en dynamique de population. Les modèles statistiques sont précis, mais ils ne sont pas adaptés hors des conditions dans lesquelles ils ont été établis (Soudani, 2010). De plus, ces approches nécessitent beaucoup de données, notamment pour les modèles statistiques.

2.3. Les modèles dynamiques

Les modèles dynamiques permettent de prédire l'évolution dans le temps et l'espace des effectifs d'une population sous différents scénarios (caractéristiques de la population, de la zone géographique, de la gestion de la population, *etc*.) choisis et maîtrisés. Il peut s'agir de modèles mathématiques, lorsque la dynamique de population est suffisamment simple pour être résumée en équations, ou de modèles de simulation pour les cas plus compliqués. Les modèles en découlant peuvent être soit théoriques (dégageant des concepts généraux), soit mécanistes (à visée plus explicative). Les modèles théoriques incluent peu de processus et sont plus éloignés de la réalité. Les modèles mécanistes décrivent les mécanismes sous-jacents à la dynamique, mais ont de nombreuses entrées qu'il faut déterminer et peuvent accumuler ainsi des imprécisions.

Les modèles dynamiques intègrent l'ensemble des connaissances disponibles et utiles sur le système représenté, ces connaissances pouvant résulter de l'utilisation des autres méthodes d'étude. Cependant, les modèles restent des représentations de la réalité (un objet ou un phénomène) dans un cadre idéalisé par les hypothèses et les règles qui ont servi à sa construction. Un modèle simplifie la réalité et ne conserve que les caractéristiques essentielles par rapport aux objectifs auxquels il cherche à répondre. Une fois construit, il est absolument nécessaire de faire une vérification du modèle en le confrontant avec des données indépendantes, de l'analyser et de l'explorer (Brown et Rothery, 1993) (voir encadré 1). Lorsque l'on modélise un système biologique, ici la dynamique de population, il faut faire attention à choisir une échelle de représentation adéquate pour représenter la composante temporelle et la composante spatiale (Tilman et Kareiva, 1997 ; Turchin, 2003).

Complémentaire aux autres méthodes, cette approche intégrative permet de mieux comprendre la dynamique de population et d'identifier les facteurs majeurs l'influençant, de tester des hypothèses biologiques (impliquant par exemple des modifications de valeur des paramètres d'entrée du modèle), et d'évaluer des scénarios tels que de transposer les connaissances à d'autres zones géographiques ou à d'autres conditions (de gestion de la population par exemple).

Les différents modèles développés pour étudier la DPM, qui seront présentés en détail dans le Chapitre 2, peuvent considérer une composante spatiale et/ou temporelle mais rarement les deux simultanément. Peu de modèles ont été développés, la plupart visant une espèce et une zone géographique données. Ils apportent des connaissances sur l'influence des facteurs environnementaux et le rôle joué par les paramètres du cycle de vie sur la fluctuation de la population (Juliano, 2007), mais peuvent aussi être utilisés pour prédire ou tester des stratégies de contrôle, indiquant par exemple sur quel stade du cycle de vie agir et de quelle manière pour un contrôle efficace (Lord, 2007). Ces modèles, utilisés pour étudier la DPM, ont été renseignés et construits à partir des connaissances issues de la littérature scientifique quelque soit l'approche ou l'outil utilisé. Pour valider ces modèles ils ont été comparés à des

données observées. Dans les modèles qui intègrent la composante spatiale, l'espace, lorsqu'il est représenté de manière explicite, est souvent représenté au moyen d'un SIG.

Encadré 1 : Définition d'un système, d'un modèle dynamique et des différentes étapes de son élaboration.

Un ***système*** est un ensemble d'éléments en interactions échangeant de l'information, de la matière et de l'énergie entre eux et avec l'environnement extérieur. Le système est l'objet que l'on cherche à modéliser (ici la population de moustiques). Un système est caractérisé par ses variables d'entrées (variable de forçage, par exemple la température) et variables de sorties traduisant le fonctionnement du système (par exemple le nombre de moustiques qui prennent un repas de sang). Les variables propres au système sont d'une part les variables de flux (variables quantifiant les processus d'échanges) et d'autre part les variables d'état (résultat des processus, par exemple le nombre d'individus).

Un ***modèle est dynamique*** lorsque l'évolution dans le temps du système est considérée d'une manière explicite (le temps est une variable du système) ou implicite (à un temps donné correspond à un état précis du système).

La ***formulation d'un modèle*** est la transformation d'un problème scientifique en terme mathématique et de simulation, via l'élaboration d'un modèle conceptuel.

Après élaboration, le modèle doit être ***validé*** pour pouvoir être utilisé par la suite. La validation consiste à confronter le modèle à des données qui n'ont pas été utilisées pour le construire (Soudani, 2010). La validation n'est pas une procédure pour tester la théorie scientifique ou d'attestation de la «vérité» des connaissances scientifiques actuelles ; ce n'est pas une activité obligatoire de chaque projet de modélisation. La validation signifie que le modèle est acceptable pour son utilisation prévue, car elle répond à des exigences spécifiques de performance (Rykiel, 1996). Rappelons que la qualité réelle d'un modèle ne peut pas être estimée au vu de la prédiction des données qui ont servi à le construire. Beaucoup de types de modèles peuvent, lorsqu'ils sont mal utilisés, conduire à des résultats excellents (et totalement illusoires) sur les données "de construction", et des résultats catastrophiques sur les données "d'utilisation". Valider un modèle est difficile, et la qualité de la validation dépend grandement du temps que l'on est prêt à y consacrer.

Pour ***étudier*** le modèle, on peut faire une analyse de sensibilité et d'incertitude. L'analyse de sensibilité consiste à faire varier les valeurs des paramètres d'entrée dans une fourchette raisonnable et à observer les changements d'une variable de sortie du modèle (variable d'état ou de flux) (Saltelli *et al.*, 2000). L'analyse d'incertitude est une évaluation de la qualité d'un résultat. Pour un modèle de forme simple, il s'agit donc d'évaluer les erreurs sur les variables de sortie dues à la propagation des erreurs sur les variables et les paramètres d'entrées du modèle (Soudani, 2010).

2.4. Les systèmes d'information géographique

Un Système d'Information Géographique (SIG) est un système informatique permettant de rassembler, d'organiser, d'analyser, de combiner, et de présenter des informations localisées géographiquement. Il permet de manipuler des objets provenant de sources et de natures diverses (réseaux routiers, image satellite, photos aériennes, images scannées, parcelles agricoles, réseaux hydriques…). Les SIG - parfois conjointement aux analyses

statistiques - peuvent être utilisés pour fournir des informations sur la localisation et les relations spatiales entre les objets géographiques, informations qui pourront être analysées statistiquement ou servir de données d'entrées dans les modèles mathématiques ou de simulations (Tischendorf, 1997). L'utilisation de SIG a pour contrainte le coût d'acquisition des images satellites qui peuvent être utilisées comme entrées dans les analyses, mais aussi le coût des logiciels SIG, qui nécessitent également des ordinateurs performants pour fonctionner correctement (Tischendorf, 1997).

Les SIG sont utilisés dans des domaines très divers et notamment en écologie. En effet, ils permettent l'étude des relations entre l'environnement et la distribution géographique des populations et la création par exemple de cartes de présence/absence d'une espèce (Rytkonen, 2004). Le SIG constitue donc un outil important dans la gestion et la protection des habitats et des espèces. Il permet d'étudier les populations animales à diverses échelles et fournit des outils analytiques pour étudier par exemple les corridors d'habitats, les schémas de migration et l'influence des caractéristiques du paysage sur la faune, en particulier sur le déplacement des populations animales (Chardon *et al.*, 2003). Les SIG sont ainsi couramment utilisés pour des études sur la distribution des vecteurs, des réservoirs de pathogènes ou des cas de maladies afin d'expliquer ou prédire la distribution future de maladies, et ce, à différentes échelles spatiales (Ostfeld *et al.*, 2005). En effet, les outils disponibles dans les SIG permettent le calcul de distance entre deux objets, ou de superficie à l'intérieur d'une zone déterminée, ce qui facilite ce type d'étude. Par ailleurs, le SIG permet d'utiliser les résultats des modèles statistiques ou dynamiques dans un outil de surveillance ou de prédiction, afin par exemple d'évaluer différentes stratégies de contrôle ou l'influence de modifications de l'environnement et de localiser des zones à risque (Kitron, 2000). Cet outil a été, par exemple, utilisé au Mexique par les pouvoirs publics dans la lutte contre le paludisme (Peppal, 2003).

Synthèse :

De part leur importance, de nombreuses études expérimentales (en laboratoire ou sur le terrain) se sont intéressé aux moustiques. Ces dernières ont permis de mieux connaître le fonctionnement des transitions entre les stades physiologiques et de quelle manière les facteurs biotiques (par exemple la densité-dépendance) et abiotiques (par exemple la température ou le vent) influencent le fonctionnement de ces transitions. Les études statistiques inférentielles permettent d'étudier l'effet de ces facteurs sur des stades physiologiques précis ou sur la densité de population et de comprendre ce qui régit un processus en particulier (par exemple le choix du site de ponte). Les SIG quant à eux permettent d'étudier divers aspects de la composante spatiale en DPM et notamment ils ont permis l'élaboration de cartes de risques de présence ou d'abondance de certaines espèces de moustiques dans certaines zones géographiques. Peu de modèles dynamiques ont été développés, la plupart visant une espèce et une zone géographique données. Pourtant, les modèles de DPM apportent des connaissances sur les facteurs environnementaux et les paramètres du cycle de vie qui influencent la fluctuation de la population tenant compte des interactions possibles entre les processus en jeux (Juliano, 2007). Ils permettent de prédire ou tester des stratégies de lutte anti-vectorielle et indiquent sur quel stade agir préférentiellement et avec quelle intensité pour un contrôle efficace (Lord, 2007). Une compréhension fine de la dynamique spatio-temporelle des populations de moustiques et des facteurs l'influençant aidera à la mise en œuvre de mesures de contrôle efficaces (Juliano, 2007 ; Lord, 2007).

3. Objectif et démarche de la thèse

Les moustiques restent à l'heure actuelle un problème pour les populations humaines et animales en tant que vecteurs de nombreuses maladies, mais aussi en tant que nuisants. Malgré l'existence de moyens de lutte, la maîtrise des populations de moustiques reste difficile comme le démontre dans les pays du Nord l'émergence récente de nombreuses maladies vectorielles. Dans ce contexte, un enjeu socio-économique majeur est de mieux comprendre et décrire les dynamiques spatio-temporelles des populations de moustiques sous différents scénarios (différentes zones géographiques, espèces, stratégies de contrôle…). Les moustiques ont une biologie et un cycle de vie comparable entre espèces et zones géographiques. En effet, ils passent tous par une phase aquatique (stades immatures), puis aérienne (adultes). Chez la plupart des espèces, un repas de sang est indispensable aux femelles pour la maturation des œufs – dont la durée dépend de la température. A la fin de cette période, la femelle cherchera un site de ponte où déposer ses œufs. Par ailleurs, les moustiques sont tous très dépendants des variables climatiques et environnementales, et donc aussi des saisons. Entre espèces ou zones géographiques, les valeurs des taux de transition entre états physiologiques diffèrent (taux de mortalité, taux de développent, nombre d'œufs pondus…) et peuvent dépendre de différents facteurs environnementaux (Clements, 1999 ; Clements, 2000). Parmi les différentes approches envisageables, la modélisation offre la possibilité d'intégrer des connaissances issues de données observées ou d'études statistiques pour représenter la DPM, comprendre ce qui l'influence, et tester des stratégies de lutte. Un premier enjeu méthodologique est de développer un modèle générique. D'autre part, l'utilisation de SIG permet de renseigner la composante spatiale. Un second enjeu méthodologique consiste à proposer une approche globale couplant les composantes temporelle et spatiale de la dynamique de population est nécessaire et permet d'aborder l'étude du fonctionnement et du contrôle de ce système sous un nouvel angle.

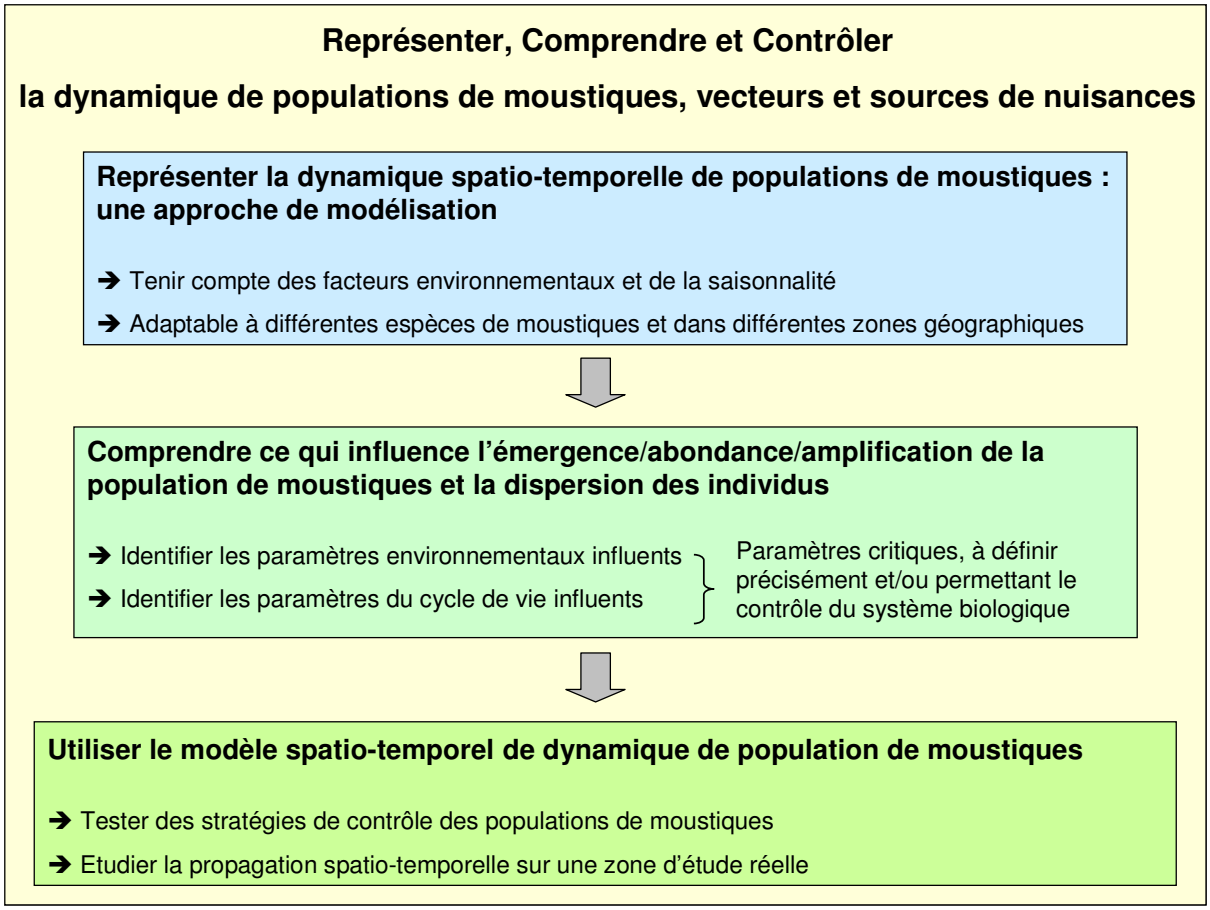

Figure 2 : Objectif et démarche scientifique de la thèse

L'objectif de ma thèse est de proposer un modèle couplant ces composantes spatiale et temporelle pour représenter la DPM, ceci afin d'identifier les paramètres environnementaux influant sur l'abondance et la dispersion des moustiques et d'identifier ceux qui sont les plus influents (paramètres critiques, à définir précisément et/ou permettant le contrôle du système biologique) (Fig.2). Il s'agit donc de développer un modèle plus générique de DPM adaptable à différentes espèces de moustiques nuisantes/vectrices et à leurs différentes zones de répartition géographiques, qui puisse représenter et mieux comprendre la dynamique de population dans un environnement réel et pouvant servir à tester différentes stratégies de contrôle sur plusieurs années. A plus long terme, ce modèle devra aussi pouvoir être couplé avec un modèle épidémiologique et/ou avec un SIG commercial pour développer un outil de surveillance ou de prédiction pour les services techniques chargés de surveiller et de contrôler les populations de moustiques.

Pour répondre à l'objectif et aux enjeux de la thèse, nous avons tout d'abord réalisé une revue critique des modèles publiés de dynamique spatiale et/ou temporelle de populations de moustiques, quelle que soit l'espèce ou la zone considérée (Partie I, Chapitre 2)[2]. Cette revue a été nécessaire à la mise en place du projet de thèse et à son orientation par rapport à ce qui avait été fait dans ce domaine. À partir de cette revue et de la synthèse des connaissances sur les moustiques (Partie I, Chapitre 1), un modèle de dynamique temporelle a été développé (Partie II, Chapitre 3). Ce modèle repose sur l'hypothèse d'un environnement favorable dans lequel la répartition dans l'espace des facteurs environnementaux nécessaires aux moustiques n'est pas influente. Il a été adapté aux espèces du genre *Anopheles* présentes en Camargue

[2] Cette partie sera traduite et soumise en tant qu'article de revue.

(France), et validé par confrontation avec des données de terrain disponibles pour cette zone. Le comportement du modèle a été évalué par une analyse de sensibilité pour identifier les paramètres influençant le plus sa dynamique. Enfin, ce modèle a été utilisé pour tester des stratégies de contrôle d'une population de moustiques. Tout ceci est traité dans la Partie II, Chapitre 3 [3]. La Partie III, concerne la prise en compte de la dimension spatiale, impliquant une structuration spatiale des individus. L'importance de la composante spatiale en écologie y est présentée (Chapitre 4). Puis, nous nous sommes intéressés à l'un des facteurs présumé de structuration spatiale des populations de moustiques en étudiant le rôle de la répartition des sites de ponte en zone humide sur la distribution spatiale d'*Anopheles* et de *Culex*, vecteurs avérés ou potentiels d'agents pathogènes dans le sud de la France[4] (Chapitre 5). La Partie IV concerne la prise en compte de la composante spatiale dans un modèle de dynamique de population. Nous avons tout d'abord décrit et comparé différentes approches de modélisation permettant d'intégrer la composante spatiale en dynamique de population (Chapitre 6). Toutes les informations issues des précédentes parties m'ont été nécessaires pour l'élaboration d'un modèle de DPM couplant composantes spatiale et temporelle (Chapitre 7). Une modélisation de la dynamique spatio-temporelle de populations de moustiques a d'abord été réalisée pour un environnement hétérogène théorique, pour pouvoir intégrer tout ce qui lie les moustiques à leur espace. Enfin, le modèle a été étudié en paysage réel, dans une zone humide du sud de la France. Les résultats des différentes parties de l'étude sont discutés à la fin de chaque partie et dans la session discussion des articles correspondants. Les principaux résultats permettant de répondre à la question de recherche ont été repris dans la discussion générale. Cette partie finale contient aussi les diverses perspectives et les apports de cette étude. Les interactions entre les différentes parties du projet sont illustrées dans la Fig. 3.

[3] Cette partie est rédigée pour partie sous forme d'un article en anglais.

[4] Cette partie est rédigée pour partie sous forme d'un article en anglais.

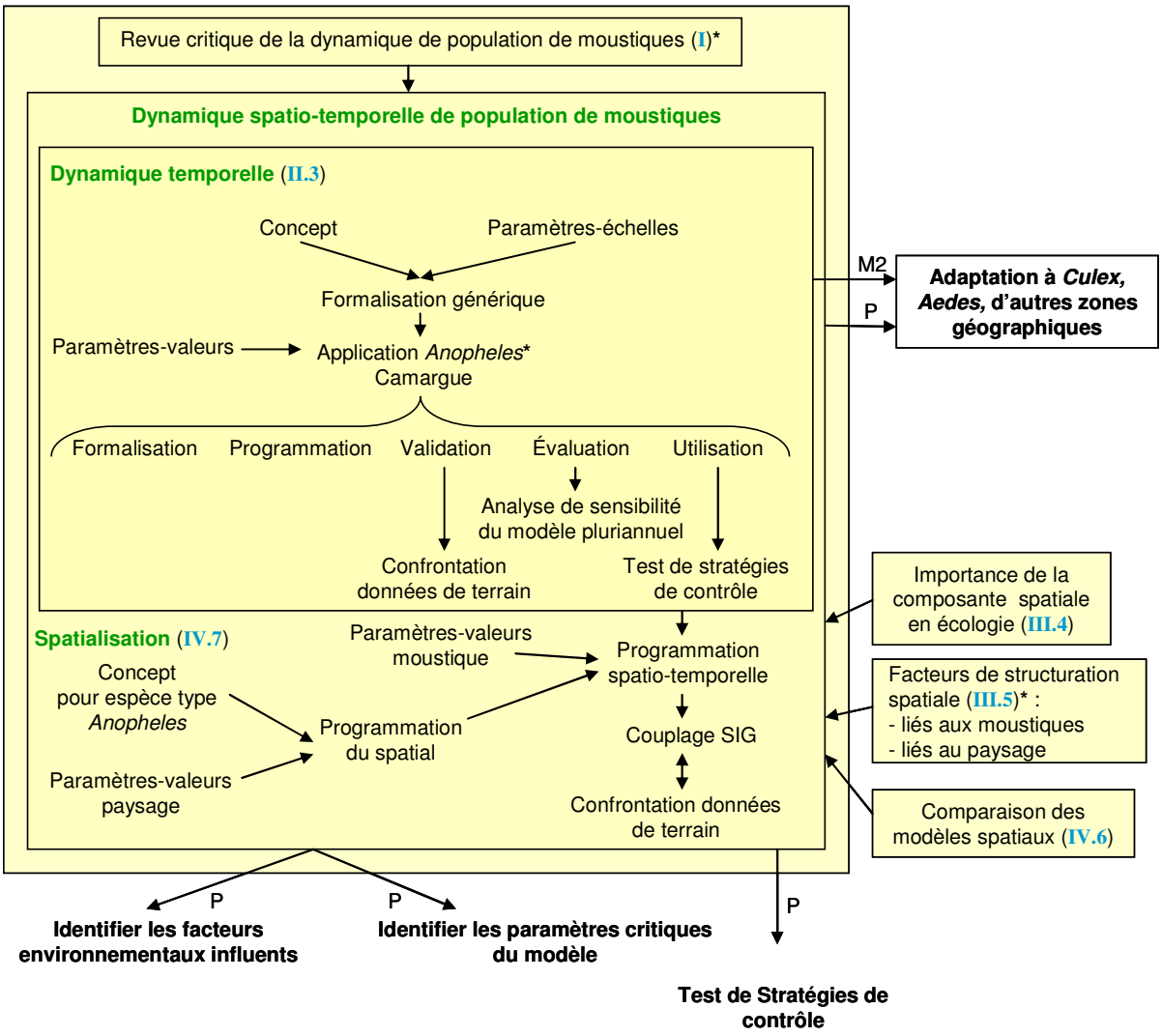

Figure 3 : Démarche méthodologique du projet de thèse. Les sections du manuscrit correspondants sont indiqués entre parenthèses en bleu : en chiffres romains les parties et en chiffres arabes les chapitres. La section indiquée M2 signifie que ce sujet fait l'objet d'un stage de Master 2 (INSA Lyon BioInformatique et Modélisation, ENS Lyon M2 Informatique fondamentale Filière Modélisation des systèmes complexes), en cours et que je co-encadre (Aubry-Kientz, 2011) ; P signifie en perspective. *fait l'objet d'une publication (acceptée, en préparation).

Partie I Etat de l'art sur la dynamique de population des moustiques : biologie et modèle

Dans cette première partie est présentée une courte synthèse des connaissances sur la biologie des moustiques (Chapitre 1), ainsi que sur les études appliquant la modélisation à la dynamique temporelle et spatiale de population de moustiques (Chapitre 2). Ce deuxième chapitre est en cours de mise en forme pour un article de synthèse à soumettre au journal Ecological modelling *en intégrant, pour une compréhension indépendante de la thèse, des éléments du Chapitre 1.*

Chapitre 1 - Courte synthèse des connaissances sur la biologie et le cycle de vie des moustiques

1. Introduction

Les moustiques sont capables de s'adapter à diverses conditions climatiques ou à des changements de conditions environnementales (Cléments, 2000 ; Becker *et al.*, 2010) et donc de coloniser des écosystèmes très variés. Ainsi, on trouve des moustiques depuis les tropiques jusqu'au cercle arctique, des basses altitudes jusqu'au sommet des montagnes et sur tous les continents à l'exception de l'Antarctique. Ils colonisent la plupart des habitats aquatiques. Les sites de ponte[5] des moustiques peuvent être extrêmement variés. Ainsi, les larves de moustiques peuvent être présentes dans des étendues d'eau permanentes ou temporaires, fortement polluées ou pures, grandes ou petites ; même les plus petites accumulations d'eau dans les seaux, vases, pneus, empreintes de pas sont des habitats larvaires[6] potentiels (Cléments, 2000).

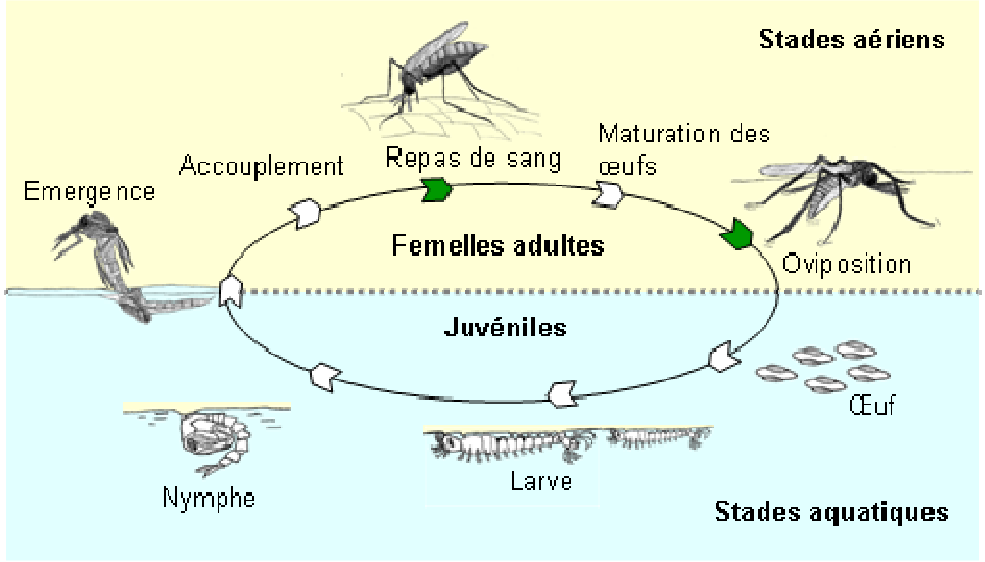

Figure I.1.1 : Représentation du cycle de vie des moustiques

Toutes les espèces de moustiques sont des insectes à métamorphose complète (Cléments, 2000), ou holométabole, c'est-à-dire que la larve ne ressemble pas à l'adulte. Ils ont au cours de leur cycle de vie une première vie aquatique (les stades immatures) puis après la métamorphose une vie aérienne (les adultes). Seules les femelles sont hématophages. Chez la plupart des espèces, la femelle a besoin d'un repas sanguin pour porter ses œufs à maturité. Les œufs deviennent des larves, puis des nymphes. L'émergence marque le passage de la vie aquatique à la vie aérienne. Après l'émergence se déroule l'accouplement, puis les femelles effectuent le cycle trophogonique : recherche d'un repas de sang, repos pour la maturation

[5] Lieu où les femelles déposent leurs œufs

[6] Lieu de vie des larves

ovarienne des œufs puis ponte. Les différents stades du cycle de vie des moustiques sont détaillés ci-après (Fig. I.1.1). Ce cycle de vie est commun à toutes les espèces de moustique. Le comportement et la façon de transiter d'un état physiologique à l'autre dépendent du genre, voire de l'espèce, ainsi que de la localisation géographique. Les trois principaux genres étudiés sont ceux parmi lesquels on retrouve les principales espèces vectrices : *Aedes*, *Anopheles*, et *Culex*. Par la suite, nous nous intéresserons à ces trois genres.

2. Oviposition et développement des stades aquatiques

Les femelles pondent entre 50 et 500 œufs, 2 à 4 jours après le repas de sang (délai qui est d'autant plus long que la température est basse) (Cléments, 2000). Les moustiques peuvent être séparés en deux groupes selon leur comportement de ponte (Cléments, 2000). Le premier groupe de femelles dépose ses œufs à la surface de l'eau un à un (*Anopheles*) ou en groupes (*Culex*), œufs qui vont éclore rapidement. Le second groupe pond des œufs sur des sols humides mais non inondés ; ces œufs ne vont éclore lors de la mise en eau des sites de ponte qu'après une période de dormance (période de repos déclenchée par des facteurs externes), pouvant aller de quelques jours jusqu'à plusieurs mois (*Aedes*). Plusieurs paramètres déterminent le choix d'un site de ponte : les conditions physico-chimiques, la présence de larves de la même espèce (stimuli physicochimiques), la présence de prédateurs, la végétation locale, *etc.* (Cléments, 2000 ; Becker *et al.*, 2010). Le choix du site de ponte détermine le succès de développement des stades immatures.

Pour tous les moustiques, le développement embryonnaire (dans l'œuf), qui dépend de la température, commence pratiquement immédiatement après la ponte des œufs (Cléments, 2000 ; Becker *et al.*, 2010). Au bout de quelques jours à une semaine ou plus, l'embryon se développe en larve entièrement formée. Pour une grande partie des espèces, la larve éclot une fois qu'elle est formée, et survit peu de jours en l'absence d'eau. Les œufs du genre *Aedes* sont capables de résister à la dessiccation. La larve dans l'œuf est complètement formée, mais il n'y a pas éclosion. Elle peut survivre pendant des mois jusqu'à des années en l'absence d'eau. Les *Aedes* pondent leurs œufs dans des lieux qui n'auront pas d'eau pendant des jours, des semaines ou des mois. Ils ont développé un mécanisme sophistiqué pour réguler les processus d'éclosion selon les fluctuations des conditions abiotiques (Becker *et al.*, 2010). En effet, les variations de température, du degré d'humidité de l'air ou du sol et de la durée du jour vont déterminer la levée ou le maintien de l'inhibition de l'éclosion au moment de la mise en eau du site de ponte (pluies, grandes marées pour les marais salés, mise en eau artificielle pour l'agriculture…) (Cléments, 2000).

Les habitats larvaires sont petits ou peu profonds, avec peu ou pas de mouvement d'eau : bassins peu profonds, marais, creux d'arbres, conteneurs artificiels… La taille de ces habitats larvaires va de la trace d'animaux remplie d'eau jusqu'aux marais et rizières (Cléments, 2000 ; Becker *et al.*, 2010). La majorité des espèces préfère les eaux douces, mais certaines espèces se sont adaptées aux eaux saumâtres ou salées. Par exemple, les bords des rivières et des lacs qui sont temporairement inondées sont des habitats larvaires pour *Aedes vexans* (Becker *et al.*, 2010). Les marais à eau douce ou salée, les zones de mangroves, les fossés, les bords de ruisseau peuvent être des habitats larvaires d'*Anopheles*. Les creux d'arbres sont des sites de ponte pour des espèces *Ae. cretinus* ou *An. plumbeus*. Les petits contenants d'eau comme les pots de fleurs, les vases dans les cimetières, les pneus, *etc.* sont des habitats larvaires pour des espèces comme *Cx. pipiens*, *Ae. aegypti* ou *Ae. albopictus*. Dans ces habitats, les larves se déplacent de façon active par saccades à la surface de l'eau ou au fond

de l'habitat larvaire se nourrissant de micro-organismes, d'algues, de protozoaires, d'invertébrés et de détritus (Cléments, 2000 ; Becker *et al.*, 2010). Parmi les stades aquatiques, seules les larves se nourrissent. Elles sont voraces, parce qu'elles ont besoin d'une alimentation abondante pour se développer. Les larves ont une croissance discontinue et subissent 4 mues. La dernière donne une nymphe (Cléments, 1999).

La durée du développement des larves dépend de la température (Cléments, 2000). L'effet de la température sur le développement est différent entre genres et même entre espèces. Par exemple, pour *Ae. vexans* et *Cx. pipiens* la durée entre l'éclosion et l'émergence nécessite de 6 à 7 jours dans une eau à 30 °C, contre 21 à 23 jours dans une eau à 15 °C. Ces espèces ne se développent plus en dessous de 7 à 8 °C (Becker *et al.*, 2010), alors que d'autres espèces peuvent se développer malgré des températures très basses : *Ae. impiger* à 1,1°C et *Ae. puntor* à 3,3°C ; la température optimale de développement étant 9 °C (Cléments, 2000). *Aedes rempeli* se développe au mois de juillet avec une température moyenne de l'eau de 4 °C (Cléments, 2000). Au sein des habitats larvaires, la population est régulée par différents processus (Cléments, 2000 ; Becker *et al.*, 2010). Il y a compétition entre les larves, notamment pour la ressource alimentaire. La compétition intra-spécifique allonge le temps de développement, réduit les chances de réussite de l'émergence et réduit la taille des larves. Les larves sont aussi soumises aux phénomènes de prédation (larves d'insecte, poissons, batraciens…).

Les nymphes ne se nourrissent pas. La nymphe se métamorphose en adulte en 2 à 4 jours. La période peut être réduite ou étendue en fonction de la température, la durée étant négativement corrélée à la température. Durant ce stade a lieu le processus de métamorphose (Cléments, 2000) au cours duquel les organes de la larve subissent une histolyse pour mettre en place le corps de l'adulte. Les graisses du corps de la nymphe pourront servir à l'élaboration des œufs pour les espèces autogènes (les femelles de ces espèces pondent une première fois sans repas de sang préalable) ou comme réserve lors d'une diapause. La nymphe flotte à la surface de l'eau, elle est vulnérable aux prédateurs. Cependant, les nymphes de plusieurs espèces de moustique sont relativement tolérantes à la dessiccation (Becker *et al.*, 2010).

3. Développement des stades adultes

La phase d'émergence marque le passage de la vie aquatique immature à la vie aérienne adulte. L'individu bouge à la surface de l'eau pour se libérer de son exuvie[7]. Pendant cette phase, l'individu est très vulnérable face aux conditions météorologiques (vent et forte pluie) et face aux éventuels prédateurs (*e.g.* araignées d'eau) (Becker *et al.*, 2010). Après le déploiement de ses ailes, c'est-à-dire au bout de quelques minutes, le moustique est capable de voler. Il faut 1 à 1,5 jours aux mâles et aux femelles pour ajuster leur métabolisme. Les mâles atteignent leur maturité sexuelle au bout d'un jour alors que les femelles l'atteignent au bout d'1 à 2 jours. Les mâles sont plus petits que les femelles issues d'une même émergence (Cléments, 1999 ; Becker *et al.*, 2010).

L'accouplement pour la plupart des moustiques de la région paléarctique (zone regroupant l'Europe, l'Asie au nord de l'Himalaya, l'Afrique du nord et une petite partie du Moyen-Orient) se met en place lorsque les femelles entrent dans l'essaim des mâles en vol. La

[7] Ancienne enveloppe (cuticule ou peau) laissée par l'insecte au cours de la mue.

formation de cet essaim dépend des conditions environnementales abiotiques (vent, moment de la journée, …). Des phéromones entrent en jeu pour attirer les femelles (ex. le son des battements d'ailes …) (Cléments, 1999). Lors de l'accouplement, le mâle dépose son sperme dans la spermathèque de la femelle. Le mâle émet alors des substances qui rendent la femelle non réceptive aux autres mâles après l'accouplement (Becker *et al.*, 2010). Le sperme stocké permettra de féconder tous les œufs pondus par la femelle au cours de sa vie. Les mâles vivent peu de temps après l'accouplement. Certaines espèces sont dites eurygames, c'est-à-dire que l'accouplement requiert un grand espace (l'essaimage est obligatoire), alors que d'autres sont dites sténogames, *i.e.* que l'accouplement est possible dans un petit espace, en particulier posé sur un support (Cléments, 1999).

Environ 24 heures après l'émergence et juste avant l'accouplement les femelles moustiques se dispersent (Cléments, 1999). Les moustiques adultes mâles et femelles se nourrissent de nectar de fleurs, source d'énergie pour le vol (Cléments, 2000). La femelle est aussi hématophage. Elle prend un repas sanguin, riche en protéines, qui permet la maturation ovarienne des œufs. Certaines espèces de moustique sont autogènes, c'est-à-dire que leur première ponte ne nécessite pas de repas de sang, au contraire les espèces anautogènes en ont nécessairement besoin. Généralement, seule une proportion des femelles est autogène, car cette capacité dépend de l'énergie accumulée par le moustique durant la phase larvaire (Cléments, 2000). Par la suite, la maturation des œufs nécessite obligatoirement la prise d'un repas de sang, pour cela les femelles se déplacent à la recherche d'un hôte (Cléments, 1999). Le choix de l'hôte dépend de l'espèce de moustique et de la disponibilité en hôtes : on peut généralement classer les espèces comme plutôt ornithophile, mammophile ou anthropophile, voir opportuniste (*Ae. albopictus*).

Après le repas de sang, les femelles ont besoin d'un site de repos le temps de la maturation des œufs dans les ovaires. Pour certaines espèces, ce site de repos peut être à l'intérieur de bâtiments, mais le plus souvent il est à l'extérieur. Il est proche ou loin de l'hôte selon les conditions environnementales (Becker *et al.*, 2010). La nutrition larvaire, la photopériode et la température pilotent la maturation des œufs : elles déterminent son existence et sa durée (Cléments, 2000). Lorsque les œufs arrivent à maturité, la femelle se met en recherche d'un site de ponte pour l'oviposition puis se gorge à nouveau et le cycle recommence. La durée de ce cycle (appelé cycle trophogonique) est variable suivant les espèces, les climats et l'environnement (Cléments, 1999 ; Cléments, 2000). Au nord de Moscou les femelles *An. maculipennis* ont besoin de 7 jours pour effectuer leur cycle trophogonique alors qu'à St Petersburg il faut 3,5 jours. Sur l'île d'Ellesmere (Canada), dans l'océan Arctique, au mois de juillet, il faut 6 jours ou moins à *Ae. impiger* et 8 jours ou moins pour *Ae. nigripes* après l'émergence pour devenir gravide.

La durée de vie d'un moustique est déterminée par son espèce, mais aussi par son activité, les facteurs climatiques, son alimentation et l'incidence de parasites et de prédateurs (Jetten et Taekken, 1994). La recherche d'hôtes et de site de ponte augmente la mortalité. Pour chaque espèce il y a un optimum de température et d'humidité, une température élevée et des conditions sèches diminuant la longévité. Cependant, une forte humidité n'est pas toujours favorable. Les repas de nectar et de sang influencent la durée de vie. Les parasites et la prédation par les libellules, les guêpes, des diptères, des oiseaux, des chauves-souris, *etc.* diminuent la longévité des moustiques adultes.

4. Les caractéristiques de déplacement et de vol

Deux types de mouvement sont possibles lors du déplacement des adultes : un processus de diffusion (local) dû aux mouvements de recherche autonomes volontaires des adultes, et des mouvements d'advection (globaux) interprétés comme le résultat de mouvements involontaires. Les mouvements volontaires sont soumis à des phénomènes d'attraction ou de répulsion. Ces mouvements sont généralement liés au cycle trophogonique (repas de sang, repos pour la maturation des œufs, ponte) (Clements, 1999). Dans un premier temps, les moustiques se déplacent pour trouver un hôte et prendre un repas de sang. La femelle détecte et est attirée par l'odeur et la respiration des hôtes (CO_2). Puis elle gagne un site de repos. Lorsqu'elle est gravide, la femelle devient compétente pour détecter par olfaction les sites de ponte favorable à son espèce (Clements, 1999 ; Becker *et al.*, 2010). La distance parcourue par les moustiques dépend de leur espèce mais aussi de la disponibilité de l'objet de leur recherche (Clements, 1999). Les mouvements involontaires sont soumis à des facteurs abiotiques, en particulier le vent. Il a un effet mécanique induisant le transport passif d'insectes. Les courants de vent peuvent être responsables d'un mouvement d'advection de grandes masses de moustiques transportées sur plusieurs kilomètres (Jetten et Takken, 1994). D'autre part, les densités de moustiques dans les lieux ventés sont moins fortes du fait de cette dispersion. Les hommes peuvent, sur d'importantes distances, transporter un grand nombre d'œufs et de larves dans des récipients contenant de l'eau ou directement des adultes enfermés dans des transports humains (avion, voiture, bateau, train) (Jetten et Takken, 1994).

Tous les moustiques montrent une périodicité de l'activité de vol et de l'inactivité qui est corrélée avec l'intensité de la lumière, la température et l'humidité. En effet, les facteurs géophysiques – essentiellement le cycle de lumière au cours d'une journée (espèces nocturnes, diurnes, crépusculaires) – et climatiques affectent directement le comportement des moustiques. Mais la relation entre ces facteurs et le comportement des adultes est complexe à étudier (Clements, 1999).

Plusieurs facteurs environnementaux affectent le vol. Le type de paysage influence la dispersion des insectes, la structure du paysage interagissant avec les comportements individuels. Ainsi, un fort contraste entre deux types d'occupation du sol, comme par exemple entre une forêt et une route, peut ralentir ou orienter les flux d'insectes, indépendamment de l'effet du vent ou des forces attractives (Jetten et Takken, 1994 ; Becker *et al.*, 2010). Par ailleurs, les moustiques adultes sont davantage présents à des altitudes basses ou moyennes (température favorables) qu'à des altitudes élevées (température moins favorables) (Jetten et Takken, 1994). Certaines espèces végétales pourraient constituer localement une force attractive. Les femelles en début de vie prennent des repas de nectar et l'énergie emmagasinée peut influencer leur dispersion. De plus, la végétation peut créer des microclimats favorables pour les moustiques, ils préféreront donc ces endroits (Clements, 1999 ; Becker *et al.*, 2010).

Le processus de recherche d'hôte diffère entre les espèces : il dépend de la saison et de la disponibilité de certains hôtes. Généralement, les femelles se déplacent de façon aléatoire et, après détection d'un hôte (à quelques dizaines de mètres), elles s'orientent en utilisant des stimuli olfactifs, visuels et thermiques (Cléments, 1999). La distance de déplacement aléatoire dépend de la disponibilité en hôtes.

5. Survie pendant la période défavorable

Le cycle de vie des moustiques est fortement dépendant de facteurs environnementaux (température, humidité, pluviométrie, photopériode…). Ces facteurs dépendent de la localisation géographique (la latitude) et sont rythmés par les saisons (Becker *et al.*, 2010 ; Clements, 1999). Les individus doivent faire face à des périodes défavorables : saison sèche ou hiver selon le climat et la zone géographique. Des mécanismes efficaces pour survivre à la période défavorable ont été mis en place pour différents stades du cycle de vie (selon les espèces : œufs, larves ou adultes) (Becker *et al.*, 2010). Dans les latitudes supérieures des hémisphères nord et sud, les individus effectuent un unique cycle de vie. Pour faciliter la survie pendant l'hiver ou la saison séche, les moustiques passent par une phase de diapause[8]. Ils détectent la diminution de la photopériode, ce qui leur permet de commencer le processus de diapause avant le début de la saison défavorable (Clements, 1999). Les basses températures de l'hiver induisent des changements physiologiques qui conduisent à l'inactivité et les températures douces du printemps entrainent un renouveau de l'activité des moustiques. En région tempérée, les insectes peuvent avoir deux ou trois générations par an, dont la dernière commence en fin d'été, et entre dans un processus de diapause.

Pour la plupart des espèces de *Culex* et *Anopheles,* ce sont les femelles adultes qui entrent en dormance, qui peut être complète ou incomplète (Jetten et Takken, 1994). Dans le premier cas, les femelles à l'automne cherchent un abri froid et humide (grotte, canal, terrier…) et sont complètement inactives durant cette période. Elles quittent ces sites au printemps lorsque la photopériode et la température augmentent. Ces femelles utilisent le reste de lipide accumulé au stade larvaire et consomment de façon intensive des nectars de plantes pour augmenter leurs réserves lipidiques pour passer l'hiver. Dans le second cas, les femelles restent relativement actives, elles cherchent une écurie, une habitation, *etc.,* et continuent irrégulièrement à prendre des repas de sang, mais elles ne pondent pas.

Pour certaines espèces de moustiques, c'est le stade larvaire qui est le stade de passage de l'hiver et qui peut survivre même si la surface de leur habitat larvaire est gelée. Durant la saison froide, leur métabolisme est ralenti et le développement larvaire est retardé. Les larves peuvent résister à des hivers sévères, même si leur taux de mortalité est élevé. Quelques espèces d'*Anopheles* et de *Culex* hivernent de cette manière (Becker *et al.*, 2010). Dans les régions proches de l'équateur et à basse altitude, il n'y a pas de moment de l'année où des températures faibles et la photopériode empêchent le développement. Dans ces régions, les conditions climatiques et environnementales déterminent dans quelle mesure la période est favorable, avec notamment l'alternance d'une saison sèche et d'une saison des pluies. Dans cette zone, pour survivre à la saison sèche deux stratégies de survie ont été mises en place par les moustiques : femelles en dormance et la diapause des œufs dans le sol humide pendant au minimum plusieurs jours (Becker *et al.*, 2010). Pour la majorité des *Aedes* la diapause survient au stade œuf. Si les conditions climatiques et hydrologiques sont impropres au développement jusqu'à l'âge adulte, la diapause n'est pas levée. Les *Aedes* des autres zones géographiques présentent les mêmes mécanismes. Dans les régions tempérées, la période de présence de larves d'*Aedes* varie entre espèces : pour certaines espèces le temps d'incubation est étroitement lié à la fonte des neiges, alors que d'autres éclosent en fin de printemps ou d'été (Becker *et al.*, 2010).

[8] La diapause est un "état à médiation hormonale d'activité métabolique basse, associée à une réduction de la morphogénèse, une augmentation de la résistance aux facteurs environnementaux extrêmes et une altération ou réduction de l'activité" (Tauber et Tauber, 1981)

6. Implications pour la thèse

Le cycle de vie, commun aux différentes espèces de moustiques, est composé de quatre stades : les trois premiers (œuf, larves, nymphe) sont les stades immatures aquatiques, et le dernier stade est celui des adultes qui est un stade aérien (Fig. I.1.1). D'autre part, plusieurs événements arrivent pendant ce cycle comme le développement de chaque stade au stade suivant, la mort, l'émergence ou les différentes phases du cycle trophogonique pour les femelles. Le cycle trophogonique est décomposé en trois phases : la recherche d'hôte pour le repas de sang, la phase de repos qui est nécessaire à la maturation des œufs et la recherche d'un site pour la ponte. Les femelles font plusieurs fois ce cycle au cours de leur vie. Les stades et les transitions entre stades sont communs, mais la biologie diffère (nombre d'œufs, temps de développement requis, *etc.*). Selon les espèces ce sont soit les œufs qui entrent en diapause soit les adultes durant la période défavorable. Les moustiques sont hétérothermes, c'est-à-dire qu'ils ne peuvent pas réguler leur température corporelle, ils sont donc très dépendant des températures. De plus, d'autres facteurs environnementaux comme la pluie, l'humidité, la présence de site de ponte, d'hôtes, etc. influencent grandement leur dynamique. L'augmentation du nombre de moustiques dépend des conditions climatiques et de la disponibilité en sites de ponte, elles-mêmes sont dépendantes des variables de l'environnement (Clements, 2000 ; Takken et Knols, 2007 ; Tolle, 2009). En revanche, le comportement des moustiques est spécifique : il dépend du genre (voire de l'espèce) et de la zone géographique ou du climat. Par exemple, la recherche d'hôtes ou de site de ponte dépend à la fois de la préférence de l'espèce et de la disponibilité en hôtes ou en sites de ponte. La durée dans chaque stade dépendra à la fois de l'espèce et des conditions environnementales (température, pluie…)

L'étude de la dynamique de population de moustiques (DPM) vise notamment à discerner de quelle manière les facteurs environnementaux influencent la taille des populations de moustiques, en particulier quels stades du cycle y sont sensibles (Juliano, 2007). Une des approches qui permet d'étudier la DPM est la modélisation mathématique et de simulation. Une telle méthode permet de représenter l'ensemble du cycle de vie des moustiques et de prendre en compte les facteurs environnementaux qui l'influencent.

Chapitre 2 - Revue critique des publications traitant de modèles de dynamique spatiale ou temporelle de population de moustiques

1. Introduction

Les recherches en dynamique de population de moustiques (DPM) ont une histoire relativement longue (Juliano, 2007). Depuis les années 70, plusieurs modèles décrivent la DPM et notamment dans le cadre de modèles épidémiologiques de maladies vectorielles (Lord, 2007). Plus particulièrement, les modèles développés visent à discerner de quelle manière les facteurs environnementaux influencent la taille des populations et quels stades du cycle de vie des moustiques sont importants. Le plus souvent, ces modèles sont couplés avec un modèle épidémiologique (Julinano, 2007 ; Lord, 2007). La modélisation de la dispersion des moustiques est plus récente (Takahashi *et al.*, 2005 ; Tran et Raffy, 2006 ; Tachiiri *et al.*, 2006 ; Otero *et al.*,2008 ; Yakob et Yan, 2010). Les modèles mécanistes de DPM ont principalement été élaborés dans les années 90 et surtout depuis 2000 (Juliano, 2007 ; Lord, 2007).

L'objectif de cette revue est de présenter et de discuter des hypothèses utilisées dans les différents modèles de DPM, tout d'abord en se concentrant sur la description/représentation du cycle de vie des moustiques, puis sur la représentation de leur distribution spatiale, et finalement sur la prise en compte de facteurs environnementaux déterminants. Puis nous montrons les intérêts et les limites d'une approche de modélisation. Enfin, nous formulons des recommandations pour les futures études de modélisation ou pour l'amélioration des modèles existants. Dans ce chapitre, seuls seront présentés les éléments de la biologie du moustique considérés dans les modèles dynamiques, le cycle de vie ayant été présenté dans le chapitre précédent.

2. Sélection et principales caractéristiques des articles

Les articles de revues à comité de relecture ont été systématiquement sélectionnés en utilisant les moteurs de recherche sur internet. La recherche d'articles s'est faite en utilisant les moteurs de recherche scientifique PubMed et Google Scholar et la base de données bibliographique scientifique ISI Web of Knowledge (Thomson Reuters, New York, NY). Cette recherche a été effectuée le 30 février 2008, et répétée régulièrement jusqu'au 6 juillet 2011. La revue des modèles de DPM s'est focalisée sur les modèles mécanistes, c'est-à-dire ceux qui décrivent les processus du cycle de vie, plutôt que sur les modèles statistiques ou de cartographie, qui sont complémentaires de ce genre d'études, mais hors des limites de cette revue.

Les articles sur les modèles épidémiologiques qui représentent les moustiques par un seul état ont été exclus ainsi que ceux qui portaient sur l'évolution génétique des populations. Seuls les articles rédigés en anglais ou en français ont été pris en considération. Les termes de recherche utilisés sont « model* AND (mosquito* OR anopheles OR culex OR aedes) AND population* AND (dynamic* OR dispers* OR abundance OR simulat* OR mathematic* OR (GIS OR "geographic information system" OR "geographical information system" OR "geospatial information system")) » dans les titres, les résumés, les rubriques, les mots-clés. Sur la base de ces critères, 37 articles ont été sélectionnés.

Les modèles publiés étaient pratiquement tous développés dans un cadre épidémiologique (soit couplés à un modèle épidémiologique, soit dans le cadre d'étude de risque de maladie, soit pour étudier un vecteur). L'ensemble de ces modèles porte sur les trois principaux genres de vecteur (*Aedes, Culex, Anopheles*) et sur trois maladies : le paludisme, la dengue et la fièvre du Nil Occidental.

3. Représentation du cycle de vie des moustiques dans les modèles

La propagation des maladies transmises par les moustiques dépend fortement de l'évolution dans le temps du nombre de moustiques adultes et est donc liée à leur cycle de vie. L'étude de ce dernier par la modélisation temporelle de la DPM permet d'identifier les points de contrôle majeurs des populations et par conséquent des maladies vectorielles associées. Cette partie nous indique comment le cycle de vie est représenté dans les modèles de dynamique de population.

Dans ces modèles, les variables d'état (qui dénombrent les individus) sont des stades, regroupement de stades ou, pour les adultes, une partie de ce stade (adulte émergeant, différentes phases du cycle trophogonique). Pour les modèles avec une composante spatiale, il est parfois question de densité spatiale d'individus (nombre par km^2) (Takahashi *et al.*, 2005 ; Pio Ferreira *et al.*, 2006) ou de quantités volumiques d'insectes (Tran et Raffy, 2006). La plupart du temps, seules les femelles sont considérées, car elles seules prennent des repas de sang et donc transmettent les agents pathogènes. Ne pas représenter les mâles adultes revient à appliquer un sex-ratio à l'équation d'émergence (Focks *et al.*, 1993a,b ; Patz *et al.*, 1998 ; Hopp et Foley, 2001 ; Duque et Navarro-Silva, 2006 ; Otero *et al.*, 2006 ; 2008 ; Willams *et al.*, 2008 ; Balenghien *et al.*, 2010 ; Morin *et al.*, 2010). Ainsi, un seul article considère explicitement les mâles pour qu'ils interagissent avec les femelles lors de l'accouplement (Almeida *et al.*, 2010). Le plus souvent, les quatre stades (œuf, larve, nymphe, adultes) sont modélisés (Focks *et al.*, 1993a,b ; Hopp et Foley, 2001 ; Ahumada *et al.*, 2004 ; Depinay *et al.,* 2004 ; Hoshen et Morse, 2004 ; Porphyre *et al.*, 2005 ; Duque et Navarro-Silva, 2006 ; Tachiiri *et al.*, 2006 ; Hancock et Godfray, 2007 ; Shaman 2007 ; Otero *et al.*, 2006 ; 2008 ; Almeida *et al.*, 2010 ; Morin et Comrie, 2010). En effet, d'une part, le nombre d'adultes, vecteurs potentiels, dépend de chacun des stades précédant et, d'autre part, cette représentation complète permet d'identifier les facteurs influençant la dynamique des stades considérés, lesquels peuvent être spécifiquement ciblés par des actions de contrôle. Par ailleurs, certains auteurs séparent les femelles pares des nullipares, cette caractéristique étant observable (Cuellar, 1969 ; Focks *et al.*, 1993a ; Shaman *et al.*, 2006 ; Ahumada *et al.*, 2004 ; Otero *et al.*, 2006 ; Shaman et Day, 2007 ; Otero *et al.*, 2008). De plus, pour mieux estimer l'abondance des vecteurs, les adultes peuvent être divisés en anautogènes et autogènes (Ritchie et Montague, 1995). En effet, ces différents sous-états influencent le nombre d'œufs produits. Cependant, larves et nymphes - considérés de biologie comparable - sont parfois réunies en un seul état (Ritchie et Montague, 1995 ; Schaeffer *et al.*, 2008 ; Gong *et al.*, 2010). Certaines études ne représentent que deux états, aquatique *versus* ailé, en particulier pour étudier un processus précis du cycle de vie qui concerne les adultes, comme la mortalité ou l'influence d'un facteur environnemental (Cuellar, 1969 ; Ritchie et Montague, 1995 ; Briet, 2002 ; Gu et Novak, 2005 ; Takahashi *et al.*, 2005 ; Ndiaye *et al.*, 2006 ; Pio Ferreira *et al.*, 2006 ; Shaman et Day, 2007 ; Gong *et al.*, 2010). Dans les modèles intégrant une composante spatiale, c'est le stade adulte qui est principalement considéré, en précisant « ailé » pour insister sur le fait que ce sont les individus qui se déplacent dans l'espace (Raffy et Tran, 2005 ; Takahashi *et al.*, 2005 ; Pio Ferreira *et al.*, 2006 ; Tran et Raffy, 2006). Les adultes sont parfois différenciés en sous-états suivant leur comportement (Hoshen et Morse,

2004 ; Ngwa, 2006 ; Killeen et Smith, 2007 ; Shaman 2007 ; Almeida *et al*., 2010), celui-ci influençant les mouvements individuels volontaires. Principalement dans les modèles avec une composante spatiale les stades immatures (œufs, larves, nymphes), s'ils sont considérés, sont réunis au sein de l'état « aquatique » regroupant les individus qui n'ont pas la capacité de se déplacer. Ils ne sont considérés que comme source d'adultes (Gu et Novak, 2005 ; Takahashi *et al.*, 2005 ; Esteva *et al*., 2006 ; Ngwa, 2006 ; Pio Ferreira *et al.*, 2006 ; Shaman *et al*., 2006 ; Shaman et Day, 2007 ; Li, 2011).

Les flux entrants et sortants de chaque variable d'état sont définis par les taux de mortalité de chaque stade, de développement d'un stade à l'autre (éclosion, nymphose, émergence, maturation des œufs), le nombre d'œufs pondus, et, pour les adultes, le pourcentage d'anautogènes, et les taux d'individus trouvant un hôte ou un site de ponte, réussissant à se nourrir ou à pondre (Cuellar, 1969 ; Focks *et al*., 1993ab ; Ritchie et Montague, 1995 ; Hopp et Foley, 2001 ; Ahumada *et al.*, 2004 ; Depinay *et al.,* 2004 ; Hoshen et Morse, 2004 ; Duque et Navarro-Silva, 2006 ; Esteva *et al*., 2006 ; Otero *et al.*, 2006 ; Tachiiri *et al*., 2006 ; Hancock et Godfray, 2007 ; Shaman, 2007 ; Otero *et al.*, 2008 ; Schaeffer *et al*., 2008 ; Almeida *et al*., 2010 ; Balenghien *et al*., 2010 ; Gong *et al*., 2010 ; Morin et Comrie, 2010 ; Yakob et Yan, 2010). Pour les modèles où tous les stades ne sont pas considérés, les flux entrants reposent pour les immatures (si considérés) sur le taux de naissance ou le taux d'oviposition (Raffy et Tran, 2005 ; Pio Ferreira *et al*., 2006 ; Tran et Raffy, 2006 ; Shaman *et a*l., 2006 ; Shaman 2007 ; Shaman et Day, 2007 ; Linard *et al*., 2009 ; Li, 2011), et pour les adultes sur le taux ou fonction d'émergence ou le taux de développement inter-stadial ou de maturation (Cuellar, 1969 ; Briet, 2002 ; Gu et Novak, 2005 ; Porphyre *et al*., 2005 ; Takahashi *et al.*, 2005 ; Ndiaye *et al*., 2006 ; Tran et Raffy, 2006 ; Killeen et Smith, 2007).

Les modèles représentant la composante temporelle sont principalement construits avec une structure par âge, représentant les quatre stades du cycle de vie et uniquement les femelles. Une première approche repose sur la méthode déterministe des « Tables de Vie » (Focks *et al*.,1993a,b ; Hopp et Foley, 2001 ; Shaman *et al*., 2006 ; Williams *et al*., 2008 ; Morin *et al*., 2010), représentant le nombre d'individus de chaque cohorte qui passe chaque jour à l'âge ou au stade suivant, fonction de multiples variables et relations. Le modèle matriciel est une autre approche qui repose, en temps discret, sur une matrice de transition entre états fonction des paramètres démographiques de la population et des facteurs environnementaux (Ahumada *et al.*, 2004 ; Schaeffer *et al*., 2008). Pour ces deux types de modèle, les individus sont distingués par âge et par état (Focks *et al*.,1993a,b ; Ahumada *et al.*, 2004). L'approche la plus couramment utilisée repose sur les modèles dits de cycle de vie, appartenant aux modèles à compartiments, représentant l'évolution au cours du temps du nombre d'individus par stade du cycle de vie, les transitions entre stades étant déterminées par des équations différentielles ordinaire et partielles (Ritchie et Montague, 1995 ; Depinay *et al.,* 2004 ; Hoshen et Morse, 2004 ; Gu et Novak, 2005 ; Porphyre *et al*., 2005 ; Takahashi *et al.*, 2005 ; Duque et Navarro-Silva, 2006 ; Esteva *et al*., 2006 ; Ndiaye *et al*., 2006 ; Ngwa, 2006 ; Otero *et al.*, 2006 ; Ndiaye *et al*., 2006 ; Pio Ferreira *et al*., 2006 ; Shaman *et al*., 2006 ; Tran et Raffy, 2006 ; Hancock et Godfray, 2007 ; Shaman, 2007 ; Otero *et al.*, 2008 ; Balenghien *et al*., 2010 ; Li, 2011) ou à différence (Gong *et al*., 2010). Parfois les modèles représentant le cycle de vie sont des modèles de simulation (Linard *et al*., 2009 ; Almeida *et al*., 2010).

Le pas de temps des modèles est généralement le jour, échelle appropriée pour représenter les événements du cycle de vie. Les modèles sont généralement construits sur une seule année, sans représenter le phénomène de diapause des adultes en hiver, excepté un article récent (Gong *et al*., 2010). En revanche, pour les espèces pour lesquelles les œufs sont un stade quiescent comme les *Aedes*, les modèles prennent en compte ce phénomène (Focks *et*

al., 1993ab ; Hopp et Foley, 2001 ; Otero *et al*., 2006 ; 2008 ; Schaeffer *et al*., 2008 ; Williams *et al*., 2008 ; Balenghien *et al*., 2010 ; Morin *et al*., 2010).

Enfin, une grande partie des modèles est déterministe (Focks *et al*.,1993a,b ; Hopp et Foley, 2001 ; Briet, 2002 ; Depinay *et al.,* 2004 ; Hoshen et Morse, 2004 ; Gu et Novak, 2005 ; Takahashi *et al*., 2005 ; Duque et Navarro-Silva, 2006 ; Esteva *et al*., 2006 ; Ngwa, 2006 ; Pio Ferreira *et al*., 2006 ; Shaman *et al*., 2006 ; Tran et Raffy, 2006 ; Hancock et Godfray, 2007 ; Killeen et Smith, 2007 ; Shaman, 2007 ; Williams *et al*., 2008 ; Balenghien *et al*., 2010 ; Gong *et al*., 2010 ; Morin *et al*., 2010 ; Li, 2011), une plus petite partie stochastique (Cuellar, 1969 ; Pio Ferreira *et al*., 2006 ; Otero *et al*., 2006 ; Killeen et Smith, 2007 ; Shaman 2007 ; Otero *et al*., 2008 ; Almeida *et al*., 2010 ; Yakob et Yan, 2010). Un modèle déterministe est justifié par les très grandes tailles des populations. Cependant, un modèle stochastique a l'avantage de décrire le processus d'extinction et les événements rares.

4. Représentation de la distribution spatiale dans les modèles

Le déplacement des moustiques adultes, potentiels vecteurs, peut propager des maladies vectorielles et contaminer des zones indemnes (Shaman, 2007). Il est donc nécessaire de comprendre et de prévoir la dispersion des moustiques (Raffy et Tran, 2005 ; Takahashi *et al*., 2005 ; Pio Ferreira *et al*., 2006 ; Tran et Raffy, 2006). Deux types de mouvements sont représentés dans les modèles : un processus de diffusion (local) dû aux mouvements de recherche autonomes et aléatoires des adultes et des mouvements d'advection (globaux) interprétés comme le résultat de transports involontaires (Raffy et Tran, 2005 ; Takahashi *et al*., 2005 ; Pio Ferreira *et al*., 2006). Les modèles représentant la composante spatiale ont été développés récemment. Plusieurs catégories existent : des modèles de réaction-diffusion (Takahashi *et al*., 2005 ; Pio Ferreira *et al*., 2006 ; Tran et Raffy, 2006), divers modèles en grille (Pio Ferreira *et al*., 2006 ; Otero *et al*., 2008 ; Shaman, 2007 ; Depinay *et al*., 2004), plus récemment un modèle en réseau (Yakob *et al*., 2010), et des modèles de simulation basés sur des cartes issues de SIG (Hopp et Foley, 2001 ; Tachiiri *et al*., 2006 ; Linard *et al*., 2009 ; Almeida *et al*., 2010).

Les modèles de réaction-diffusion ont tous été développés pour *Aedes aegypti* en zone urbaine en Amérique du Sud (Pio Ferreira *et al*., 2006 ; Takahashi *et al*., 2005 ; Tran et Raffy, 2006). Lorsque cette catégorie de modèle est utilisée, elle représente les mouvements volontaires et involontaires dans un espace continu. Les déplacements volontaires (courte distance) des adultes sont caractérisés par un coefficient de diffusion. Lorsque le phénomène de diffusion est détaillé, ce coefficient se décompose en une constante de diffusion pure, un tenseur de diffusion (hétérogénéité du paysage), la durée d'un déplacement moyen, la longueur moyenne d'un déplacement élémentaire, ou encore le nombre moyen de déplacements d'un insecte par unité de temps (Takahashi *et al*., 2005 ; Tran et Raffy, 2006). D'autre part, pour les mouvements involontaires (longue distance) les paramètres sont le coefficient de diffusion et la vitesse d'advection. Ces paramètres prennent en compte la distance, la direction et la vitesse auxquelles les moustiques sont transportés.

Dans le cas des modèles en grille, l'espace est représenté de façon discrète par un maillage de cellules carrées. Cette grille est restreinte à une centaine de cellules. Ces modèles représentent la population à l'échelle locale, c'est-à-dire sur quelques kilomètres. Ce sont les mouvements locaux volontaires qui sont représentés. Actuellement, ces modèles ne considèrent qu'un paysage théorique. Tous les individus en mouvement se répartissent à chaque pas de temps dans les cellules voisines (celles qui entourent la cellule d'origine). La

probabilité de répartition dans les cellules voisines est uniforme (Pio Ferreira *et al.*, 2006 , Otero *et al.*, 2008 ; Depinay *et al.*, 2004), sauf dans un cas où elle est orientée par la présence d'hôtes ou de sites de ponte (Shaman, 2007). Dans la majorité des cas, ce sont des modèles individus centrés (ils considèrent les individus - les moustiques - et non la population dans son ensemble) (Pio Ferreira *et al.*, 2006 ; Shaman, 2007 ; Depinay *et al.*, 2004). Un seul considère la population dans son ensemble (Otero *et al.*, 2008).

Dans le modèle en réseau récemment développé par Yakob et Yan (2010) pour des vecteurs de l'agent du paludisme en Afrique, l'espace est représenté par des nœuds qui symbolisent de potentiels sites de ponte entre lesquels les femelles se déplacent. Ces auteurs étudient l'effet d'un environnement instable sur les phénomènes d'extinction et de dispersion de la population. Ce modèle ne représente que les mouvements volontaires.

Contrairement aux autres catégories de modèles, dans les modèles de simulation basés sur des cartes issues de SIG, les déplacements des individus ne sont pas explicitement représentés, sauf dans le modèle d'Almeida *et al*. (2010). On calcule pour chaque pixel du paysage, en fonction de ses caractéristiques (occupation du sol, variables climatiques…), la DPM (Hopp et Foley, 2001 ; Tachiiri *et al.*, 2006 ; Linard *et al.*, 2009 ; Almeida *et al*. (2010). Ce sont des modèles spatialement explicites et discrets. Ils sont utilisés dans le cadre d'études le plus souvent à une échelle globale, celle du globe (Hopp et Foley, 2001), d'un pays (Canada) (Tachiiri *et al.*, 2006) ou d'une région (sud de la France) (Linard *et al.*, 2009), et plus rarement à une échelle très locale (quartier, pâté de maison) (Almeida *et al*., 2010). Ils sont utilisés pour réaliser des cartes de risque d'émergence, ré-emergence ou extension géographique de maladie (dengue, paludisme, fièvre du Nil Occidental). Mais aussi pour comprendre quels sont les facteurs influençant la DPM. Certaines études, en plus de variables environnementales et climatiques, prennent en compte des variables liées aux hôtes potentiels (homme, animaux) (Tachiiri *et al.*, 2006 ; Linard *et al.*, 2009 ; Almeida *et al*., 2010).

Tous ces modèles intégrant une composante spatiale (et donc le paysage) cherchent à comprendre ce qui influence la dispersion des moustiques, les phénomènes d'extinction des populations et de colonisation. D'autre part, les modèles ont été développés avec pour objectif le contrôle des moustiques et donc de la maladie associée. Ils utilisent un paysage théorique pour certains et pour d'autres un paysage réel. Ceux qui ont pour but d'étudier l'effet d'une seule composante du paysage, le plus souvent les potentiels sites de ponte (leurs tailles, extinction, répartition, ..), considèrent un paysage théorique (Depinay *et al.*, 2004 ; Takahashi *et al.*, 2005 ; Pio Ferreira *et al.*, 2006 ; Shaman, 2007 ; Yakob et Yan, 2010). Ceux qui considèrent un paysage réel ont pour but d'étudier l'effet de plusieurs composantes du paysage : caractéristiques des sites de pontes, occupation du sol, végétation, point d'eau (Tachiiri *et al.*, 2006 ; Tran et Raffy, 2006 ; Linard *et al.*, 2009 ; Almeida *et al*., 2010). Le paysage est renseigné le plus souvent au moyen d'un SIG (Tachiiri *et al.*, 2006 ; Tran et Raffy, 2006 ; Linard *et al.*, 2009). Dans ces modèles, la recherche de sites de ponte et parfois en plus la recherche d'hôtes sont à l'origine des mouvements volontaires. Ces mouvements sont rarement soumis à des phénomènes d'attraction ou de répulsion (Tran et Raffy, 2006 ; Shaman, 2007). Pour renseigner ces phénomènes, des paramètres tels que l'attraction des sites de ponte ou des hôtes, le nombre d'hôtes ou de sites de ponte dans une direction précise, ou le flux des insectes vers la direction attractive sont utilisés. L'espace est toujours représenté de manière explicite qu'il soit continu ou discret. Mais lorsque le paysage est représenté, dans la majorité des cas, il l'est seulement par la répartition des sites de ponte, et très rarement par d'autres critères comme la végétation, l'occupation du sol… (Tran et Raffy, 2006 ; Linard *et al.*, 2009 ; Almeida *et al*., 2010). La composante spatiale est toujours représentée en milieux urbain et jamais en zones rurales. La répartition d'hôtes potentiels peut être indiquée, notamment dans le cadre d'études portant sur des risques d'apparition et d'extension de

maladies (Tachiiri *et al.*, 2006 ; Tran et Raffy, 2006 ; Shaman, 2007 ; Linard *et al.*, 2008). Parfois l'environnement dans lequel évoluent les moustiques est considéré comme instable, c'est-à-dire que des sites de pontes apparaissent et disparaissent (Depinay *et al.*, 2004 ; Yakob et Yan, 2010). Tous les paramètres utilisés pour représenter la composante spatiale sont capitaux, influençant fortement le nombre d'individus par état. Leur modification va permettre le contrôle des populations de moustiques (Juliano, 2007 ; Lord, 2007 ; Shaman, 2007 ; Otero *et al.*, 2008). De plus, ces paramètres sont très influencés par les facteurs environnementaux biotiques et abiotiques.

5. Représentation des facteurs abiotiques et biotiques déterminants dans les modèles

Les moustiques sont dépendants de facteurs environnementaux, biotiques et abiotiques, aussi bien durant leur vie aquatique qu'une fois adultes (Clements, 1999 ; Clements, 2000). De ce fait, tous les articles qui traitent de la DPM par une approche de modélisation considèrent un voire plusieurs facteurs environnementaux, qu'ils s'intéressent à la composante temporelle ou spatiale. Nous présentons d'abord les facteurs abiotiques qui sont pris en compte, qui peuvent être climatiques ou liés au paysage, puis les facteurs biotiques.

Les facteurs liés au climat sont les plus influents sur la DPM et les plus représentés dans les modèles, en particulier la température. Des températures chaudes, à l'exception des conditions extrêmes, accélèrent le développement des différents stades (Ritchie et Montague, 1995 ; Hoppe et Foley, 2001 ; Shaman *et al.*, 2006 ; Tachiiri *et al.*, 2006).

La majorité des études considèrent seulement la température ambiante, mais certaines considèrent aussi la température de l'eau pour les stades aquatiques (Focks *et al.*, 1993a ; 1993b ; Williams *et al.*, 2008 ; Morin et Comrie, 2010). La température affecte les taux de développement, les taux de mortalité ou de survie et la durée du cycle trophogonique. Deux méthodes sont couramment utilisées pour décrire le taux de développement (en jour^{-1}) – *i.e.* la transition d'un stade à un autre - d'un stade en fonction de la température.

La première est un modèle de cinétique enzymatique dérivé de Sharpe et DeMichele (1977) (cité dans Focks *et al.*, 1993a ; 1993b ; Hopp et Foley, 2001 ; Otero *et al.*, 2006 ; 2008 ; Williams *et al.*, 2008 ; Gong et DeGaetano, 2010). Le taux de développement r s'écrit (Focks *et al.*, 1993b , Otero *et al.*, 2006 ; Morin et Comrie, 2010) :

$$r(T_t) = \frac{\rho(25C)(Tt/298)\exp\left[\left(\Delta H_A^{\neq}/R\right)\left((1/298)-(1/T_t)\right)\right]}{1+\exp\left[\left(\Delta H_H/R\right)\left((1/T_{1/2H})-(1/T_t)\right)\right]} \qquad (1)$$

avec T_t la température (en Kelvin) au temps t, $\rho(25C)$ le taux de développement à 25 °C supposant aucune inactivation du taux contrôlé par l'enzyme, $\Delta H_A^{\neq}$ la réaction d'enthalpie d'activation catalysée par l'enzyme (cal/mol), ΔH_H le changement d'enthalpie associé aux hautes températures qui inactive l'enzyme (cal/mol), $T_{1/2H}$ la température avec 50 % d'enzymes inactives avec des températures élevées, et R la constante des gaz universelle (1,987 cal/mol/deg). Cette relation permet de définir le développement cumulatif (CD_t) :

$$CD_t = \sum_{t=0}^{n} r(T_t) \qquad (n \text{ est le temps nécessaire pour accomplir le développement}) \qquad (2)$$

Le développement d'un stade est accompli quand CD_t est supérieur à 0,95 (pour tous les stades).

La seconde méthode – plus récente et plus simple – est la méthode des degrés-jours (Rueda *et al.*, 1990 ; Ritchie et Montague, 1995 ; Ahumada *et al.*, 2004 ; Depinay et al., 2004 ; Hoshen et Morse, 2004 ; Tachiiri *et al.*, 2006 ; Shaman *et al.*, 2006 ; Shaman, 2007 ; Gong et De Gaetano, 2010). Cette méthode évalue la quantité de chaleur cumulée exigée pour le développement d'un stade à un autre, déterminant le temps physiologique (Jetten et Takken, 1994 ; Craig *et al.*, 1999). Le taux de développement *r,* piloté par la température, est calculé au moyen de la température moyenne du jour *t* (T_t), de la température minimale pour laquelle les individus survivent (*Te*) et du nombre total de degrés-jours nécessaires au développement (*TDDe*) (Craig *et al.*, 1999). *Te* et *TDDe* sont différents pour les œufs, les larves, les nymphes et les adultes. Un taux instantané peut être dérivé d'un tel processus cumulatif en supposant que la température reste constante au cours de la période de développement, ce qui est généralement vrai pour une période de seulement quelques jours. Pour un stade donné, on obtient (Craig *et al.*, 1999) :

$$r(T_t) = \left(\frac{(T_t - Te)}{TDDe}\right), si\, T_t \leq Te,\ r(T_t)=0 \qquad (3)$$

D'autres formules sont aussi utilisées pour le développement des immatures et la maturation des œufs (Linard *et al.*, 2008, Schaeffer *et al.*, 2008 ; Balenghien *et al.*, 2010 ; Hancock et Godfray, 2007 ; Almeida *et al.*, 2010). Les taux de mortalité dépendent aussi parfois de la température (Focks *et al.*, 1993a ; 1993b ; Ahumada *et al.*, 2004 ; Otero *et al.*, 2006 ; Hancock et Godfray, 2007 ; Otero *et al.*, 2008 ; Williams *et al.*, 2008). Ces taux de développement ou de mortalité sont définis par des fonctions de la température s'appuyant sur des données observées.

Par ailleurs, les immatures ayant une vie aquatique, les changements hydrologiques ont un fort impact sur la dynamique de population (Shaman et Day, 2007 ; Balenghien *et al.*, 2010). Dans les modèles sont pris en compte l'humidité relative (celle de l'air) et la présence d'eau dans les sites de ponte et les habitats larvaires liée aux précipitations. L'humidité en surface agit sur la survie et le développement (Focks *et al.*, 1993a ; 1993b ; Williams *et al.*, 2008 ; Almeida *et al.*, 2010) : les milieux humides fournissent plus d'habitats, favorisant la reproduction des adultes et la survie des stades aquatiques (Shaman *et al.*, 2006). Gong et De Gaetano (2010) calculent un « indice d'humidité » (*moisture index*), *M(t)* qui a été développé pour prendre en compte l'impact cumulatif des précipitations et de l'évaporation sur les sites de ponte et les habitats larvaires. Cet indice a été créé en additionnant les différences journalières entre les précipitations, *P*, et l'évaporation, *E*, (en mm) durant les 7 jours précédents :

$$M(t) = \sum_{D=t-6}^{t} P(D) - E(D), \text{ si } M(t) \leq 0,\ M(t) = 0, \text{ pour le jour } D \qquad (4)$$

Dans le modèle, cet « indice d'humidité » conditionne la ponte des œufs par les femelles. D'autres auteurs s'intéressent à la combinaison des précipitations et de l'évaporation pour calculer l'évapotranspiration par jour des habitats larvaires, ce qui influence la quantité d'eau disponible (Morin et Comrie, 2010). La fréquence des événements de précipitation est déterminante (Focks *et al.*, 1993a ; 1993b ; Ahumada *et al.*, 2004 ; Shaman et Day, 2007 ; Williams *et al.*, 2008 ; Almeida *et al.*, 2010) : des chutes de pluies modérées à fortes synchronisent l'activité des moustiques en augmentant l'humidité de surface, ce qui incite les

moustiques gravides à pondre puis à trouver un hôte (Shaman et Day, 2007) et modifie l'abondance et les types de sites de pontes disponibles pour le développement ultérieur des immatures (Ritchie et Montague, 1995 ; Ndiaye *et al*., 2006 ; Schaeffer *et al*., 2008 ; Shaman et Day, 2007). En revanche, des événements extrêmes de précipitations qui lessivent les habitats larvaires (Ahumada *et al*., 2004) et la dessiccation (Ritchie et Montague, 1995 ; Ahumada *et al*., 2004) sont défavorables à la survie des adultes et des immatures. Certains auteurs évoquent un lien indirect entre abondance de moustiques et précipitations et n'incluent pas cette relation dans leurs modèles (Tachiiri *et al*., 2006). Pour étudier l'influence d'un facteur environnemental, comme la fréquence des chutes de pluie (Shaman *et al*., 2002 ; Ndiaye *et al*., 2006 ; Shaman et Day, 2007), l'alternance des saisons (Briet, 2002 ; Gong et De Gaetano, 2010) ou la dynamique d'inondation des sites de ponte (Porphyre *et al*., 2005 ; Schaeffer *et al*., 2008 ; Balenghien *et al*., 2010), la dynamique du cycle est couplée avec le modèle décrivant le facteur étudié.

Le forçage climatique saisonnier est un autre facteur essentiel : il induit des cycles annuels dans la dynamique de population en modifiant le cycle trophogonique et le cycle de vie, ce qui influence l'abondance en moustiques (Ritchie et Montague, 1995 ; Hopp et Foley, 2001 ; Gong et De Gaetano, 2010). Ce forçage varie avec l'altitude, la quantité de pluie et la température (Ritchie et Montague, 1995 ; Gong et De Gaetano, 2010). De surcroît, l'alternance des saisons affecte l'activité des moustiques puisque la photopériode (longueur du jour) essentiellement mais aussi la température et la luminosité influencent l'entrée en diapause des adultes (Tachiiri *et al*., 2006 ; Gong et De Gaetano, 2010 ; Morin et Comrie, 2010). Les saisons rythment alors l'abondance en moustiques.

Par ailleurs, ces facteurs qui influent les événements du cycle de vie peuvent aussi influencer le déplacement des femelles adultes. Ainsi, un gradient propice de température et d'humidité de surface peut représenter une force attractive (Tran et Raffy, 2006). L'humidité relative favorise en particulier la dispersion des adultes (Takahashi *et al*., 2005 ; Tachiiri *et al*., 2006 ; Tran et Raffy, 2006). Son augmentation associée à une chute de pluie améliore l'activité de vol et le comportement de recherche d'hôtes (Shaman et Day, 2007). D'autre part, le vent a un effet mécanique induisant le transport passif d'insectes. Les courants de vent peuvent être responsables d'un mouvement d'advection de grandes masses de moustiques transportés sur plusieurs kilomètres (Takahashi *et al*., 2005 ; Pio Ferreira *et al*., 2006 ; Tran et Raffy, 2006 ; Shaman, 2007). Les densités de moustiques dans les lieux ventés sont moins fortes du fait de cette dispersion (Tran et Raffy, 2006).

Parmi les facteurs abiotiques liés au paysage, les caractéristiques des sites de ponte sont principalement représentées dans les modèles : qualité, taille (Cuellar, 1969 ; Gu et Novak, 2005 ; Ferreira *et al*., 2006), disponibilité (Depinay *et al*., 2004 ; Yakob et Yan, 2010), répartition (Pio Ferreira *et al*., 2006), distance (Tachiiri *et al*., 2006 ; Shaman, 2007 ; Otero *et al*., 2008 ; Yakob et Yan, 2010). La présence de sites de ponte peut aussi être représentée sous forme de gradient (Shaman, 2007). Les habitats larvaires affectent le développement ou la mortalité des immatures (Focks *et al*., 1993a ; 1993b ; Morin et Comrie, 2010), mais aussi la dispersion et la ponte des adultes (Cuellar, 1969 ; Focks *et al*., 1993a ; 1993b ; Depinay *et al*., 2004 ; Raffy et Tran, 2005 ; Otero *et al*., 2006 ; Pio Ferreira *et al*., 2006 ; Linard *et al*., 2008 ; Otero *et al*., 2008 ; Almeida *et al*., 2010 ; Yakob et Yan, 2010). L'hétérogénéité de la rugosité du paysage (ou de la surface) influence également la dispersion des insectes, la structure du paysage interagissant avec les comportements individuels. Ainsi, une forte différence de rugosité, par exemple entre une forêt et une route, peut ralentir ou orienter les flux d'insectes, indépendamment de l'effet du vent ou des forces attractives (Raffy et Tran, 2005 ; Pio Ferreira *et al*., 2006). Par ailleurs, les moustiques adultes sont davantage présents en basse ou moyenne altitude qu'en altitude élevée (en relation avec la variation de la température)

(Ahumada *et al*., 2004). Parfois la végétation est considérée, certaines espèces végétales pourraient constituer localement une force attractive (source de nectar sucré ou ombrage / humidité qui forme des couloir de dispersion) (Raffy et Tran, 2005 ; Linard *et al*., 2009 ; Almeida *et al*., 2010). Les femelles peuvent prendre des repas de nectar et l'énergie emmagasinée peut influencer la ponte (Almeida *et al*., 2010).

La DPM est aussi influencée par des facteurs biotiques. Parmi ceux qui sont considérés dans les modèles, le plus représenté est le phénomène de densité-dépendance, en lien avec la capacité de charge du milieu pour les stades aquatiques immatures, même s'il est moins couramment utilisé dans les modèles ayant une composante spatiale (Cuellar, 1969 ; Focks *et al*., 1993a ; 1993b; Ritchie et Montague, 1995 ; Ahumada *et al*., 2004 ; Coutinho *et al*., 2005 ; Takahashi *et al.,* 2005 ; Esteva *et al*., 2006 ; Otero *et al*., 2006 ; Pio Ferreira *et al*., 2006 ; Tachiiri *et al*., 2006 ; Hancok *et al*., 2007 ; Juliano 2007 ; Lord, 2007 ; Shaman, 2007 ; Otero *et al*., 2008 ; Schaeffer *et al*., 2008 ; Williams *et al.,* 2008 ; Li , 2011). Ce phénomène pour les immatures peut intervenir à différents niveaux dans les modèles. Ainsi, la mortalité des œufs est plus influencée par la densité en larves que par la température (Coutinho *et al*., 2005 ; Otero *et al*., 2006 ; Tachiiri *et al*., 2006 ; Shaman, 2007 ; Otero *et al*., 2008 ; Schaeffer *et al*., 2008). La densité-dépendance est considérée principalement pour les larves, influençant leur développement (Focks *et al*., 1993a ; 1993b ; Patz *et al*., 1998 ; Hopp et Foley, 2001 ; Esteva *et al*., 2006 ; Williams *et al.,* 2008 ; Morin *et al*., 2010 ; Li , 2011) et leur mortalité (Focks *et al*., 1993 ; Ritchie et Montague, 1995 ; Patz *et al*., 1998 ; Hopp et Foley, 2001 ; Ahumada *et al*., 2004 ; Otero *et al*., 2006 ; Tachiiri *et al*., 2006 ; Hancok *et al*., 2007 ; Shaman, 2007 ; Otero *et al*., 2008 ; Williams *et al.,* 2008 ; Morin *et al*., 2010). Pour les nymphes, il est parfois utilisé au moment de l'émergence, phase critique du passage de la vie aquatique à la vie aérienne (Focks *et al*., 1993a ; 1993b ; Ritchie et Montague, 1995 ; Otero *et al*., 2006 ; Otero *et al*., 2008 ; Williams *et al.,* 2008). Lorsque les immatures sont regroupés dans un seul stade, le phénomène de densité-dépendance est appliqué de façon globale au stade (Takahashi *et al.,* 2005 ; Pio Ferreira *et al*., 2006). Les effets de densité-dépendance semblent être répandus au sein des habitats permanents comme ceux extrêmement éphémères (Focks *et al*., 1993a ; 1993b ; Ritchie et Montague, 1995 ; Ahumada *et al*., 2004). Les facteurs induisant une densité-dépendance sont principalement la prédation, le parasitisme et la compétition intraspécifique pour les ressources (Esteva *et al*., 2006 ; Tachiiri, 2007). Une forte densité au sein des stades aquatiques augmente la mortalité, et affecte croissance et taux de développement. S'ensuivent des adultes plus petits avec une fécondité moindre, une reproduction retardée, voire une réduction de longévité (Ahumada *et al*., 2004). La densité-dépendance limite la taille de la population, mais sans influencer les cycles saisonniers de sa dynamique (Ahumada *et al*., 2004). Enfin, prédateurs, pathogènes et concurrents peuvent induire d'autres effets affectant aussi la dynamique de population (Focks *et al*., 1993a ; 1993b ; Ritchie et Montague, 1995 ; Depinay *et al*., 2004 ; Williams *et al.,* 2008 ; Morin *et al*., 2010). Ainsi, dans les milieux aquatiques permanents servant d'habitats larvaires, les prédateurs généralistes sont une source importante de mortalité, pouvant parfois mener à l'extinction des stades aquatiques (Esteva *et al*., 2006). D'autre part, pour les femelles adultes, parfois le poids et l'âge des femelles sont considérés comme influents sur le cycle trophogonique et le nombre d'œufs pondus (Focks *et al*., 1993a ; 1993b ; Hopp et Foley, 2001 ; Linard *et al*., 2008 ; Williams *et al.,* 2008 ; Almeida *et al*., 2010). Pour les moustiques, insectes hématophages, la présence d'hôtes, sur lesquels sont pris les repas sanguins, peut constituer une force attractive (Takahashi *et al.,* 2005 ; Pio Ferreira *et al*., 2006 ; Tran et Raffy, 2006 ; Killeen et Smith, 2007 ; Shaman, 2007). Parfois ce sont les humains qui sont considérés en tant qu'hôtes avec la prise en compte des activités humaines ou de l'urbanisation (Ngwa, 2006 ; Tran et Raffy, 2006 ; Linard *et al*., 2008 ; Almeida *et al*., 2010 ; Morin *et al*., 2010).

Tous les modèles de DPM, quels que soient leurs objectifs, même lorsqu'ils sont simplifiés, prennent toujours en compte au moins un facteur influent. Parmi les facteurs abiotiques, la température, les facteurs liés à l'humidité et la pluviométrie sont le plus couramment pris en compte et étudiées. Parmi les facteurs biotiques, c'est la densité-dépendance sur les immatures qui est le facteur le plus couramment considéré. Prendre en compte ces facteurs abiotiques et biotiques permet de mieux estimer la taille des populations, mais implique des modèles plus complexes (Rueda *et al.*, 1990 ; Ahumada *et al.*, 2004).

6. Discussion

Les modèles de dynamique temporelle renseignent sur l'abondance des moustiques au cours du temps en un lieu donné. Dans ces modèles qui représentent le cycle de vie l'âge n'est pas explicite, mais les stades et les divers états physiologiques sont étudiés de manière assez détaillée. Cependant, aucun modèle actuellement ne considère à la fois tous les stades aquatiques (œufs, larves, nymphes) et tous les états physiologiques adultes (émergeant, pares/nullipares, autogènes/anautogènes, en recherche d'hôtes, de site de repos pour la maturation des œufs, de site de ponte). Or, cette différenciation semble cruciale pour plusieurs raisons.

Premièrement, actuellement, les méthodes de lutte ciblent principalement les stades aquatiques pour *Culex* et *Aede*s (Becker *et al.*, 2010). Ces stades dépendent fortement des facteurs environnementaux, qui peuvent fluctuer et donc faire varier la population d'adultes nuisants et/ou vecteurs.

Deuxièmement, la différenciation des stades adultes est importante au niveau épidémiologique (nullipares/pares), puisque ce sont les femelles pares qui ont déjà pris un repas de sang qui peuvent potentiellement transmettre l'agent pathogène. En outre, durant le cycle trophogonique les adultes se déplacent et ces déplacements dépendent des caractéristiques du paysage. De plus, ce sont les individus en recherche d'hôtes qui sont capturés dans les études entomologiques de terrain, ce stade permet donc une comparaison entre sorties du modèle et données observées. D'autre part, le nombre d'œufs pondus diffère pour les pares/nullipares et les autogènes/anautogènes (Clements, 2000). Représenter les différents stades du cycle de vie permettrait de tester et confronter différentes stratégies de contrôle de la DPM. En effet, les méthodes de lutte anti-vectorielles actuellement utilisées ou en cours de développement s'appliquent et affectent les différents stades du cycle de vie.

Par ailleurs, dans les modèles publiés, la biologie du moustique n'est pas complètement représentée. En effet, peu de modèles représentent la diapause des adultes (Gong et De Gaetano, 2010), limitant l'étude à un intervalle d'une année au plus (la diapause des œufs, notamment des *Aedes,* est plus couramment représentée). Considérer le passage de la saison défavorable permettrait de modéliser cette dynamique sur plusieurs années. De plus, une étude pluriannuelle permettrait de prendre en compte les variations climatiques interannuelles, représentant par exemple une succession d'années favorables ou défavorables, et d'en étudier les effets sur la dynamique de population de moustiques. Enfin, une telle étude sur le long terme permettrait de mieux appréhender les conséquences des changements climatiques sur la dynamique de population de moustiques et sur les maladies transmises (Hope et Foley, 2001).

Par ailleurs, les mâles ne sont quasi jamais modélisés, n'étant pas hématophages. Le sex-ratio devrait alors être considéré lors de l'émergence des adultes (Otero *et al.*, 2006 ; 2008)

pour ne pas surestimer l'abondance des moustiques adultes ou sous-estimer celles des immatures.

Les modèles de dynamique spatiale renseignent sur la dispersion géographique des individus. Les études de la dynamique spatiale de population de moustiques – récentes et peu nombreuses – s'intéressent aux modes de propagation des individus et aux effets de l'environnement sur ces mouvements. Toutes les catégories de modèles utilisées représentent l'espace de façon explicite. Mais, en dehors des facteurs climatiques, l'environnement est très souvent théorique et réduit aux sites de ponte (Otero *et al*., 2008 ; Shaman, 2007). Bien sûr, les sites de ponte et leurs caractéristiques sont déterminants pour la DPM, mais d'autres facteurs sont importants comme l'occupation du sol et la structure du paysage (Becker *et al*., 2010). Leurs effets n'ont été que rarement intégrés dans les modèles (Tran et Raffy, 2006 ; Linard *et al*., 2009 ; Almeida *et al*., 2010), et n'ont pas été étudiés. D'autre part, généralement ces modèles considèrent que les moustiques se déplacent de manière aléatoire comme des particules inertes (Pio Ferreira *et al*., 2006 , Otero *et al*., 2008 ; Depinay *et al*., 2004), alors que ce sont des êtres vivants qui reçoivent des signaux de leur environnement, et ont des préférences vis-à-vis de leur environnement pour se déplacer ou choisir un hôte ou un site de ponte (Clements, 1999 ; Becker, 2010). La topographie des milieux dans lesquels évoluent les moustiques est peu prise en compte, alors que le relief peut empêcher la dispersion des moustiques (montagnes…) ou au contraire former un corridor (vallées, les bords de cours d'eau). Aucun de ces modèles ne considère une évolution dans le temps des caractéristiques du paysage de façon explicite, même si certains modèles considèrent que la présence de sites de ponte peut être instable (disparition/apparition) (Yakob et Yan, 2010). Enfin, aucun de ces modèles ne se situe en zone rurale, alors que ce sont des zones qui peuvent être favorables aux moustiques (Rioux, 1958) et qui sont de plus en plus proche des zones urbaines. De plus, les caractéristiques environnementales des zones rurales sont d'avantage soumises à l'alternance des saisons que les zones urbaines et donc influencent différemment la DPM.

Les modèles de dynamique temporelle et spatiale sont deux approches complémentaires et nécessaires pour étudier la DPM (Juliano, 2007). Cependant peu de modèles couplent dynamiques temporelle et spatiale. La plupart sont simplifiés et intégrés dans un modèle épidémiologique. Alors qu'il est reconnu depuis longtemps que les populations d'arthropodes fluctuent avec les changements des conditions environnementales, qui se produisent à différentes échelles spatiales et temporelles (Curriero *et al*., 2005). Ainsi, modéliser précisément la DPM permettrait de mieux comprendre le fonctionnement de la DPM, d'expliquer l'incidence de maladies vectorielles et aiderait à l'implémentation efficace de mesures de contrôle des populations de moustiques et des maladies vectorielles associées (DeGroot *et al*., 2007 ; Juliano, 2007). Le couplage des dynamiques spatiale et temporelle apparaît alors nécessaire, pour prévoir l'abondance et la dispersion des moustiques, mais aussi comprendre quel est le rôle joué par les conditions environnementales (Turchin, 2003).

De tels modèles sont rares (Hopp et Foley, 2001 ; Shaman, 2007 ; Otero *et al*., 2008 ; Almeida *et al.* 2010). Le premier (Hopp et Foley, 2001) ne représente pas les déplacements des moustiques. C'est un modèle en SIG, à l'échelle mondiale, qui d'intéresse aux effets des changements climatiques et non aux processus qui régissent la dispersion des moustiques. Le second (Shaman, 2007), considère le cycle de vie des moustiques, mais le paysage est théorique et très simplifié : les distances sont euclidiennes et le paysage est représenté par des gradients d'hôtes et de sites de ponte. Le troisième (Otero *et al*., 2008) représente le cycle de vie et considère un paysage réel urbain en grille qui est seulement représenté par les sites de ponte (densité des sites de ponte), lorsqu'il n'y en a pas le paysage est considéré comme homogène. De plus, l'étude se situe en climat tempéré, c'est la variation des températures qui représente les saisons, même si les taux de développement et de mortalité dépendent de la

température, la diapause n'est pas représentée explicitement. Le dernier, (Almeida *et al.* 2010) est un modèle multi-agents et individu-centré. Il représente le cycle de vie des moustiques, mais ne fait pas la distinction pares/nullipares, autogènes/anautogènes. La durée dans les différents stades et la mortalité sont aléatoires et ne dépendent pas de facteurs biotiques ou abiotiques. Les individus se déplacent de façon aléatoire, même si le modèle tient compte des obstacles il n'y a pas de phénomène d'attraction.

Les moustiques lorsqu'ils se déplacent subissent les contraintes du paysage (obstacles physiques, rugosité…), ce sont des facteurs qui n'ont encore jamais été introduits dans les modèles spatio-temporels. La prise en compte de ces facteurs en plus de la présence de sites de ponte et d'hôtes permettrait d'en apprendre davantage sur l'effet du paysage et de sa structuration sur l'évolution dans l'espace de la DPM. Les modèles incluant la dispersion des moustiques sont peu nombreux et souvent relativement simples, probablement du fait du manque d'informations sur ce qui influence cette dispersion (Depinay *et al.*, 2004).

Le développement des modèles intégrant une composante spatiale est lié au développement récent des ressources informatiques. L'intérêt pour la modélisation, plus particulièrement pour celle de la dynamique de population, s'est développé avec le développement de ces nouveaux outils. En effet, le développement des ressources informatiques (ordinateurs, plateformes…) avec de meilleures capacités de calcul a augmenté les possibilités de simulation et rendu possible le couplage des composantes temporelle et spatiale. D'autre part, le développement d'outils tels que les SIG ont permis d'étudier la dynamique spatiale de façon plus détaillée : ils permettent soit de spatialiser une dynamique de population (Hopp et Foley, 2001), soit de renseigner un modèle spatio-temporel (Tran et Raffy, 2006).

Un nouveau modèle est développé quasiment à chaque fois que l'on cherche à représenter la dynamique temporelle de la population de moustique. Seul le modèle de Focks *et al.* (1993a) intitulé CIMSiM (*the container-inhabiting mosquito simulation model*) construit pour *Aedes aegypti*, piloté par le climat, et qui est un modèle de simulation de dynamique de tables de vie, a été réutilisé par d'autres auteurs pour des études sur cette même espèce (Patz *et al.*, 1998 ; Hopp et Foley, 2001 ; Willams *et al.*, 2008), et dans un cas modifié pour une étude sur *Culex quinquefasciatus* (Morin *et al.*, 2010). Ces études sont situées principalement en Amérique du Nord, sauf deux, l'une en Australie et l'autre à l'échelle du globe. D'autre part, Schaeffer *et al.* (2008) annonce la construction d'un modèle générique et simple pour étudier la DPM en ne prenant en compte que les états du cycle de vie et les facteurs environnementaux les plus importants. Selon les auteurs ce modèle vise à restituer les grandes tendances de la population au cours du temps et pourrait être utilisé dans un cadre épidémiologique. Il a été adapté à seulement deux espèces du même genre (*Aedes africanus* et *Aedes furcifer*) dans la même zone géographique l'Afrique de l'Ouest. Les œufs sont séparés en deux stades pour prendre en compte la diapause, les larves et nymphes sont représentées dans le même stade et les adultes sont séparés en pares et nullipares. Mais ce modèle qui se veut générique ne prend pas en compte ni l'éventuelle diapause des adultes, ni les différentes phases du cycle trophogonique, ce qui peut poser problème si on veut l'utiliser dans un modèle qui considère la composante spatiale et donc les déplacements des individus (recherche d'hôtes, site de repos, site de ponte). De plus, sa généricité n'a pas été démontrée étant donné qu'il a été utilisé que pour un seul genre et dans une seule zone géographique. Un modèle générique dont la structure est conservée pour différents genres et zones géographiques éviterait pour chaque étude de reconstruire un modèle de dynamique de population et permettrait de comparer des études entre espèces et entre zones géographiques. De plus, un tel modèle dans le cas d'espèces proches pour lesquelles l'une est bien renseignée

et l'autre non, permettrait en utilisant les connaissances sur l'espèce la mieux connue d'étudier l'espèce sur laquelle il manque des informations.

7. Conclusion

Suite aux différents travaux menés en modélisation mathématique de la dynamique temporelle (cherchant à prévoir l'abondance des moustiques) et de la dynamique spatiale (visant à prévoir la dispersion des moustiques), il serait intéressant de coupler les deux approches, afin de déterminer les facteurs et processus qui affectent l'abondance et la dispersion des individus. Pour représenter l'espace, ne pas se limiter aux mouvements aléatoires et à un paysage réduit à la représentation des sites de ponte permettrait d'étudier davantage l'effet de l'espace sur la dispersion des moustiques.

D'autre part, une approche qui intégrerait l'ensemble du cycle de vie des moustiques, y compris la diapause des adultes permettrait une représentation pluriannuelle de la dynamique de population. Les connaissances seraient alors mobilisables pour aider au contrôle des populations de moustiques, nuisants et vecteurs d'agents pathogènes.

Enfin, étant donné les similitudes du cycle de vie des différentes espèces de moustiques, il serait intéressant de tenter de construire un modèle générique de la DPM.

Conclusion de la première partie

Dans le Chapitre 1, nous avons vu que les moustiques ont un cycle de vie commun. Ce sont les transitions entre les différents états physiologiques et les facteurs (biotiques ou abiotiques) affectant les événements du cycle de vie qui diffèrent entre espèces et zones géographiques. Dans le Chapitre 2, nous avons évoqué la manière dont le cycle de vie et les facteurs qui l'influencent sont pris en compte dans les modèles de dynamique de population. Les modèles couplent rarement les composantes temporelle et spatiale, alors que la prise en compte de ces deux composantes est nécessaire à la représentation de la dynamique de population et notamment celle des moustiques. Par ailleurs, la diapause des adultes est très rarement considérée et aucun modèle ne prend en compte simultanément tous les stades physiologiques du cycle de vie. Alors que le cycle de vie est commun à tous les moustiques, il n'existe actuellement pas de modèle générique de la dynamique de population. Enfin, aucun modèle intégrant la composante spatiale n'étudie la dynamique de population en zone rurale.

Partie II Modèle de dynamique de population de moustiques

Dans cette partie la construction du modèle temporel est présentée, ainsi que sa validation et son application. Notre objectif était d'identifier les principaux paramètres influençant la dynamique temporelle des populations de moustiques et d'évaluer différentes stratégies de contrôle au moyen de la modélisation. Pour cela nous commençons par construire un modèle générique, i.e. *l'adaptation à une espèce nécessite uniquement de changer la valeur des paramètres d'entrée et les fonctions qui dépendent de facteurs environnementaux. Notre modèle prend en compte l'évolution sur l'année des facteurs météorologiques et leurs impacts sur le cycle de vie des moustiques. Il considère la diapause des adultes durant la saison défavorable, permettant ainsi des prédictions sur plusieurs années. Nous avons appliqué le modèle à des espèces d'*Anopheles *présentes dans une zone humide du sud de la France, la Camargue. Les prédictions du modèle ont été comparées avec des données entomologiques. Les paramètres importants du modèle ont été identifiés : ils sont de potentiels points de contrôle des populations. Enfin, nous avons utilisé le modèle pour comparer différentes stratégies de lutte ciblant une étape donnée du cycle de vie.*

Cette partie fait l'objet d'un article prochainement soumis à Ecological Modelling. D'autre part, elle a fait l'objet d'une communication orale au congrès international EDEN (2010) et d'un poster au congrès international Epidemics (2008).

Chapitre 3 - Modèle temporel de dynamique de population de moustiques en environnement favorable et évaluation de stratégies de contrôle

1. Résumé de l'article

Les moustiques sont des vecteurs de pathogènes provoquant d'importantes maladies humaines et animales (paludisme, dengue, fièvre du Nil Occidental...). Un modèle qui représente leur dynamique de population permet de comprendre quels sont les facteurs influents et d'améliorer nos connaissances sur ces vecteurs. D'autre part, la lutte anti-vectorielle est un moyen de contrôle des maladies vectorielles, parfois le principal (par exemple, pour les arboviroses sans vaccin disponible comme la dengue). Notre objectif est d'identifier les facteurs influençant sur la taille d'une population de moustiques située dans un environnement favorable (les hôtes, sites de ponte et sites de repos sont accessibles et non limité) par une approche de modélisation. Dans le Chapitre 2, nous avons vu qu'il n'existe pas de modèle de dynamique de population réellement générique pour les moustiques et que ces modèles sont rarement conçus avec comme perspective de tester et comparer différentes stratégies de contrôle. Nous avons donc développé un modèle avec comme objectif d'obtenir un modèle générique et un outil pour comparer différentes stratégies de lutte.

Ce modèle est mécaniste, piloté par le climat, et permet de décrire les variations d'abondance des moustiques sur plusieurs années puisqu'il prend en compte la diapause. Le modèle représente chaque étape du cycle de vie, qui sont communes aux différentes espèces de moustiques : œuf, larve, nymphe et adulte (émergent, nullipare et pare). Parmi les adultes, seules les femelles ont été considérés ; au moment de l'émergence les mâles sont exclus via le sex-ratio, car ils ne participent à la dynamique de population qu'à l'émergence lors de l'accouplement et d'autre part ne transmettent pas d'agents pathogène. La structure du modèle peut ainsi être utilisée pour les différentes espèces de moustiques. Seuls les valeurs des paramètres et les fonctions doivent être modifiées pour adapter le modèle à nouvelle une espèce ou à une autre zone géographique.

Dans cet article, les valeurs de paramètres et les fonctions de transition sont choisies pour des espèces du genre *Anopheles* présentes en Camargue (France). Cette zone humide est un environnement favorable pour lequel nous disposions de données de terrain indépendantes sur deux années successives pour valider le modèle. Chez ces espèces, seules les femelles nullipares entrent en diapause et survivent à l'hiver. Nous avons utilisé les connaissances issues de la littérature pour renseigner les paramètres et fonctions du modèle. Certains temps de développement et taux de mortalité dépendent de la température. La relation entre paramètre et température a été définie dans des gammes de températures observables en Camargue. La photopériode a été considérée comme le facteur déterminant l'alternance entre périodes favorable et défavorable. L'humidité n'a pas été considérée pour les *Anopheles* en Camargue, parce qu'elle est relativement constante dans la zone d'étude (variabilité intra-journalière forte, mais inter-journalière faible). La pluviométrie n'a pas été incluse car elle détermine uniquement pour les *Anopheles* la disponibilité en sites de ponte que l'on a considérée en Camargue comme non limitant.

Nous n'avons pas calibré le modèle avec les données de terrain qui ont donc pu être utilisées pour la validation. Le modèle a été confronté aux données de terrain (Ponçon *et al.*, 2007b) avec un test de corrélation de Bravais-Pearson. Nous avons utilisé les températures

enregistrées en Camargue les années de piégeage pour simuler l'abondance des moustiques et la comparer aux données observées. Notre modèle représente de manière cohérente une dynamique de population de moustique et correctement les données récoltées en Camargue.

La sensibilité du modèle aux variations des paramètres a été évaluée et permet d'identifier les facteurs clés du système biologique, qui peuvent potentiellement servir de points de contrôle. Nous avons utilisé une analyse de sensibilité globale sur les sorties du modèle agrégées en utilisant une méthode basée sur la variance : le test de sensibilité de Fourier Amplitude (FAST) (Saltelli *et al.*, 2000), pour lequel tous les paramètres du modèle varient simultanément. L'analyse de sensibilité globale a fourni une estimation de la contribution de chaque paramètre et de leurs interactions à la variance de chaque sortie du modèle. L'analyse de sensibilité montre que la dynamique de population prédite est sensible aux variations du taux de mortalité des adultes, du sex-ratio, du taux de développement des œufs, des paramètres de transition des adultes gorgés à gravides (maturation des œufs dans les ovaires de la femelle après le repas de sang) et du nombre d'œufs pondus par les femelles pares. Ces paramètres représentent des points de contrôle potentiels du système biologique. Lorsqu'agir sur ces paramètres est envisageable, ils peuvent permettre de contrôler efficacement les populations.

Enfin, le modèle développé a été utilisé pour comparer, pendant la période favorable, l'efficacité de deux stratégies d'application d'un même larvicide couramment employé dans la lutte contre les moustiques. La première stratégie consiste à des applications du larvicide à intervalles de temps réguliers. Différentes durées d'intervalles, correspondantes à un nombre différent d'applications par an, ont été testées. La seconde stratégie consiste à appliquer le larvicide lorsque la population de moustiques en recherche d'hôtes (nombre d'adultes observé sur le terrain) atteint une valeur seuil, dont plusieurs ont été testées. Pour chacune des stratégies, différentes surfaces d'application ont été utilisées. Les résultats montrent qu'une application de larvicide à intervalles de temps réguliers agit comme une mesure préventive contre l'émergence des moustiques. Une telle stratégie est plus efficace qu'une gestion des applications par un suivi de l'abondance de femelles en recherche d'hôtes.

2. Manuscrit

A climate-driven abundance model to assess mosquito control strategies

Priscilla Cailly[1,2,3*], Annelise Tran[3,4], Thomas Balenghien[5], Grégory L'Ambert[6], Céline Toty[7,8], Pauline Ezanno[1,2]
[1]INRA, UMR1300 Bio-agression, épidémiologie et analyse de risques en santé animale, BP40706, F-44307 Nantes, France.
[2]ONIRIS, UNAM Université Nantes Angers Le Mans, France.
[3]CIRAD, UPR AGIRs Animal et Gestion Intégrée des Risques, Montpellier, France.
[4]UMR TETIS, Territoires, Environnement, Télédétection et Information Spatiale. Maison de la télédétection, 500 rue Jean-François Breton F-34 093 Montpellier Cedex 5, France.
[5]CIRAD, UMR Contrôle des maladies, Campus International de Baillarguet, F-34398 Montpellier, France.
[6]EID Méditerranée, 165, avenue Paul-Rimbaud, F-34184 Montpellier Cedex 4
[7]IRD, UR016 Caractérisation et Contrôle des Populations de Vecteurs, BP64501, F-34394, Montpellier cedex 5, France.
[8]Centre de Recherche et de Veille sur les maladies émergentes dans l'Océan Indien, 97490 Sainte Clotilde, Ile de la Réunion, France.

Révision modérée *Ecological Modelling*

Abstract

As mosquitoes are vectors of major pathogens worldwide, the control of mosquito populations is one way to fight vector-borne diseases. The objectives of our study were to develop a tool to predict mosquito abundance over time, identify the main determinants of mosquito population dynamics, and assess mosquito control strategies. We developed a generic, mechanistic, climate-driven model of seasonal mosquito population dynamics that can be run over several years because it takes diapause into account. Both aquatic and adult stages are considered, resulting in 10 model compartments: eggs, larvae, and pupae for juveniles; emergent, nulliparous, and parous for adults, the latter two both broken down into host-seeking, resting, and ovipositing adults. We then applied the model to *Anopheles* species of southern France, some of which (nulliparous adults) overwinter. We defined specific transition functions and parameter values for these species and this geographical area based on a literature review. Our model correctly predicted entomological field data. Control points in the model were related to mortality rates of adults, the sex-ratio at emergence, parameters related to development functions and the number of eggs laid by females. Lastly, we used our model to compare the efficiency of mosquito control strategies targeting larvae. We found that a larvicide spraying at regular time intervals acted as a preventive measure against mosquito emergence, and that such a strategy was more efficient than spraying only when the abundance of host-seeking females reached a given threshold. The proposed model can be applied easily to other mosquito species and geographic areas by adapting transition functions and parameter values.

Keywords: climate-driven model; population dynamics; control strategy; sensitivity analysis; mosquito; *Anopheles*;

1. Introduction

Vector-borne diseases, and particularly mosquito-borne diseases, can be highly fatal to human and animal populations. For instance, half of the world's population is at risk of malaria, which is transmitted by *Anopheles* mosquitoes, and an estimated 243 million cases led to nearly 863 000 deaths in 2008 (WHO: World Malaria Report 2009). Moreover, vector-borne diseases are both emerging in hitherto disease-free areas and re-emerging in areas where they previously had been era dicated. One example is the sharp increase of dengue virus infections over the past few decades due to urban population growth, increased international trade and travel, and inadequate control of the virus' main vector, *Aedes aegypti* (Linnaeus) mosquitoes (Gubler, 2002). Recently, the Chikungunya virus also has appeared in the Indian Ocean region, affecting thousand of people (Pialoux et al., 2007). Mosquitoes furthermore transmit pathogens responsible for important zoonotic diseases such as Rift Valley and West Nile fevers (Campbell et al., 2002).

The transmission of mosquito-borne pathogens is highly dependent on mosquito population dynamics (Focks et al., 1933; Ahumada et al. 2004; Depinay et al. 2004; Juliano, 2007; Shaman and Day, 2007). As mosquitoes are very climate sensitive, environmental conditions trigger their dynamics and consequently affect disease spread. Understanding this vector-environment relationship thus is essential for the control of mosquito populations and the prevention of diseases (Juliano, 2007). However, there is a lack of efficient tools that can be used to determine which vector control strategies (chemical, biological, or genetic control of immature or adult stages) are most suitable within a given context (IRD, 2009).

Modelling describes biological knowledge within a mathematical or computational framework to achieve a better understanding of how a biological system works. Modelling therefore is an effective means to develop decision support tools for the control of vectors such as mosquitoes. The integrative nature of modelling is needed to understand the population dynamics of mosquitoes, describe variations in abundance over time, and identify the most influential parameters, *i.e.* the potential control points of the biological system simulated. Several models have been developed to predict mosquito population dynamics (*e.g.* Focks et al., 1933; Ahumada et al., 2004; Depinay et al. 2004; Otero et al., 2006; Schaeffer et al., 2008, Gong et al., 2010). However, all of these models were built for a specific mosquito species in a specific geographic context. The ensuing simplifications of the mosquito life cycle in these models limit their capacity to be applied to other mosquito species or areas. The diapause phenomenon, which enables mosquitoes to survive through unfavourable seasons, also rarely is taken into account in existing models (Gong et al., 2010). However, this information is essential for predicting population dynamics over several years (Becker et al., 2010).

Our objectives were to develop a general model to predict mosquito abundance over several years, to identify the main determinants of mosquito population dynamics, and to assess mosquito control strategies. To develop a modelling framework that can be applied to several different species and areas, we explicitly modelled each event of the mosquito life cycle and the event's dependence on the climate based on an extensive review of current knowledge on mosquito biology. To demonstrate the capacity of our model to identify the key parameters of mosquito population dynamics and to assess the efficiency of control strategies, we applied the model to describe *Anopheles* population dynamics in a wetland area of southern France (the Camargue). Model outputs were compared to entomological field data and a sensitivity analysis was performed to identify the key parameters of the model. Finally, we demonstrated the model's ability to assess the efficiency of mosquito control strategies.

2. Material and methods

2.1. Model of mosquito population dynamics

2.1.1. Generic modelling framework

The life cycle of mosquitoes involves aquatic (egg, larva and pupa) and terrestrial (adult) stages (Fig. 1a). Male and female adults mate rapidly after emerging from the last aquatic stage. The lifespan of males usually is shorter than that of females. After insemination, females disperse to seek a host, possibly resulting in long-distance movements and a risk of host defence response. After a blood meal, females mostly remain in a sheltered place during the few days needed for the eggs to mature. They ingress and egress from resting sites, resulting in local and less risky movements. Then, females seek for an oviposition site, which may result again in long-distance and risky movements. Depending on the species, different sites may be used, from aquatic environments to humid places. Hatching may occur either within a few days or may be delayed for several months depending on the species and the period of the year when the eggs are laid. The larvae then mature through four larval stages before moulting into pupa, from which adults emerge on the surface of water (Clements, 1999).

We first considered mosquito population dynamics in a generic way. The model that we developed is *i)* mechanistic, *i.e.* we used an *a priori* mathematical description of all processes of mosquito population dynamics; *ii)* deterministic, *i.e.* it represents the average behaviour of the population – such an approach is well adapted for large populations such as those formed by mosquitoes; *iii)* climate-driven; as poikilothermals, mosquitoes are unable to regulate their body temperature and thus are highly dependent on environmental conditions (Jetten and Takken, 1994); and *iv)* can explicitly take overwintering processes into account if needed (as two periods of the year are separately considered during which processes can be different) and thus can be run through several consecutive years; the dynamics in year $n+1$ explicitly depends on the dynamics in year n and on survival rates during unfavourable seasons.

Our model represents all of the steps of the mosquito life cycle (Fig. 1b) conventionally described in the literature (Clements, 1999, 2000). Ten different stages were considered: 3 aquatic stages (E: eggs, L: larvae, P: pupae), 1 emerging adult stage (A_{em}), 3 nulliparous stages (A_{1h}, A_{1g}, A_{1o}), and 3 parous stages (A_{2h}, A_{2g}, A_{2o}). Parous females are females that have oviposited at least once, thus including multiparous females. Adults were subdivided regarding their behaviour during the gonotrophic cycle (h: host-seeking, g: transition from engorged to gravid, o: oviposition site seeking). Once parous, females repeat their gonotrophic cycle until death. Individual transitions between stages were due to ten possible events (Fig. 1b): egg mortality or hatching, larva mortality, pupation (moult of larvae to pupae), pupa mortality, adult emergence, mortality, engorgement, egg maturing, and oviposition. Density-dependent mortality was assumed at the larval stage as it is generally observed (Clements, 2000). The success of adult emergence was considered dependent on pupa density, as emergence success has been shown to be negatively correlated to pupa density (Jetten and Takken, 1994). Because they do not blood feed (and therefore cannot be involved in pathogen transmission), adult males were not explicitly considered and were excluded from future computations at emergence.

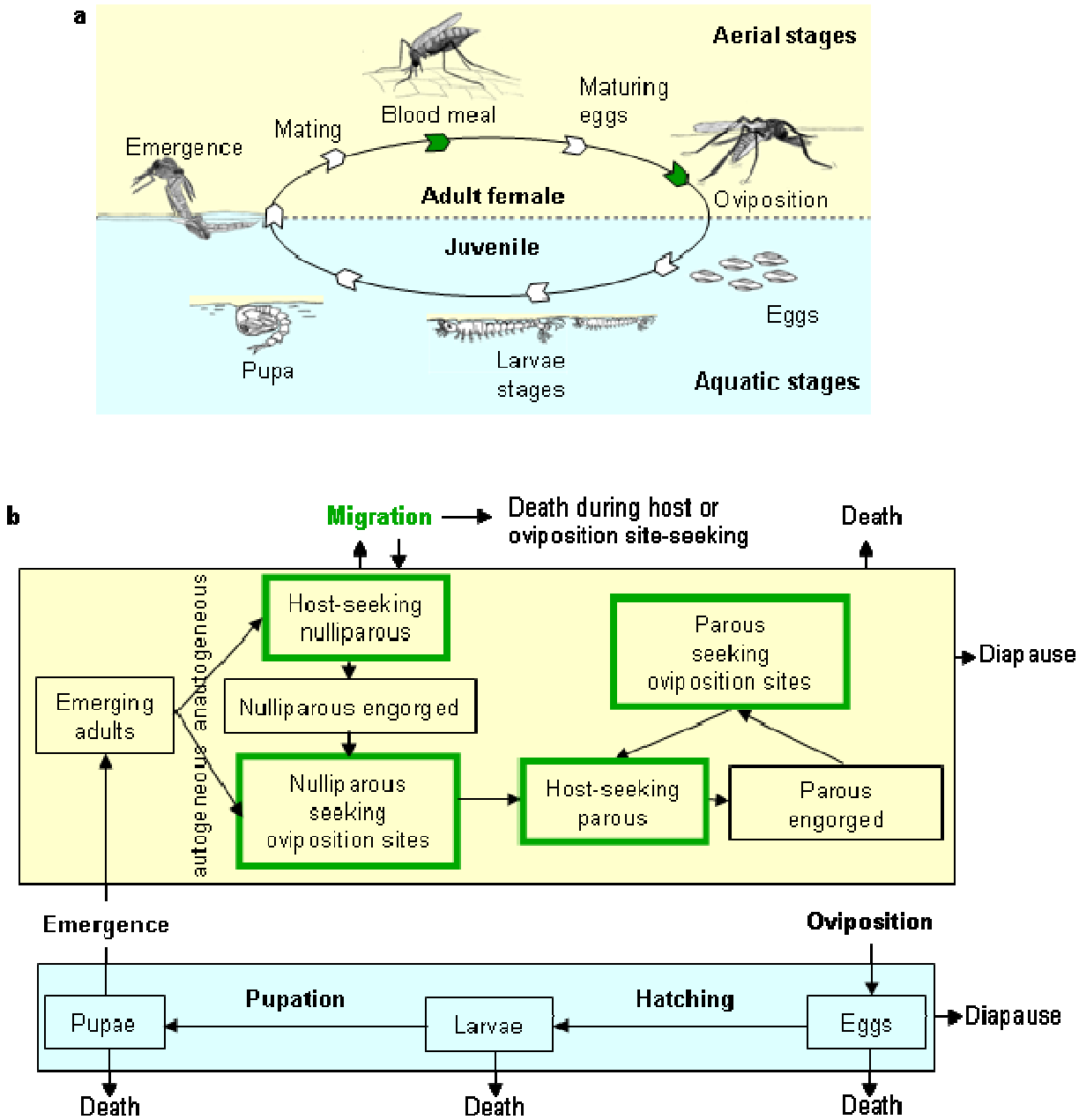

Figure 1. Mosquito life cycle. (a) Succession of stages and events. Mosquitoes are insects with a complete metamorphosis, with aquatic juveniles and aerial adults. (b) Generic model diagram of mosquito population dynamics. Females are divided into nulliparous (which have never laid eggs) and parous (which have laid eggs at least once). a, b Juveniles are drawn in blue, adult females in yellow. The green compartments indicate the females which move to seek a host or an oviposition site.

The model is based on two systems of ordinary differential equations (ODE), one for the favourable period (1), during which mosquitoes are active, and one for the unfavourable period (2), during which diapause occurs. The choice of which ODE system to use was determined by the time of year considered, which was taken as an indicator of both the temperature level and the length of the day in a given geographical area.
During the favourable period, the ODE system is:

$$\begin{cases} \dot{E} = \gamma_{Ao}(\beta_1 A_{1o} + \beta_2 A_{2o}) - (\mu_E + f_E)E \\ \dot{L} = f_E E - (m_L(1 + L/\kappa_L) + f_L)L \\ \dot{P} = f_L L - (m_P + f_P)P \\ \dot{A}_{em} = f_P P \sigma \exp(-\mu_{em}(1 + P/\kappa_P)) - (m_A + \gamma_{Aem})A_{em} \\ \dot{A}_{1h} = \gamma_{Aem} A_{em} - (m_A + \mu_r + \gamma_{Ah})A_{1h} \\ \dot{A}_{1g} = \gamma_{Ah} A_{1h} - (m_A + f_{Ag})A_{1g} \\ \dot{A}_{1o} = f_{Ag} A_{1g} - (m_A + \mu_r + \gamma_{Ao})A_{1o} \\ \dot{A}_{2h} = \gamma_{Ao}(A_{1o} + A_{2o}) - (m_A + \mu_r + \gamma_{Ah})A_{2h} \\ \dot{A}_{2g} = \gamma_{Ah} A_{2h} - (m_A + f_{Ag})A_{2g} \\ \dot{A}_{2o} = f_{Ag} A_{2g} - (m_A + \mu_r + \gamma_{Ao})A_{2o} \end{cases} \quad (1)$$

Model parameters are in Greek letters. They are constant. For stage X, γ_X is the transition rate to the next stage, β_X the egg laying rate, μ_X the mortality rate, and κ_X the environment carrying capacity which limits the population growth due to density-dependent mortality. Moreover, σ is the sex-ratio at the emergence. Only the proportion of emerging pupae that survives to emergence transits to stage "emerging adults". The classic formula of a density-dependent survival rate $1 - \mu_{em}\left(1 + \frac{P}{\kappa_P}\right)$ can be expressed as a probability using $e^{\left(-\mu_{em}\left(1+\frac{P}{\kappa_P}\right)\right)}$ as the time interval is one. Lastly, we assumed an additional adult mortality rate related to the seeking behaviour, μ_r, which does not vary with climatic factors. This rate applies only on adult stages involving risky movements (host or oviposition site seeking).
Model functions are in Latin letters. They depend on parameters and climate-driven functions (*i.e.* functions of temperature, humidity or precipitation varying over time). The kinds of forcing functions retained are specific to the mosquito genus and at times even the species. For stage X (A for adults), f_X is the transition function to the next stage, and m_X the mortality function. For all mosquito species, we assumed that the egg mortality and adult mortality related to seeking behaviour are not related to the climate, whereas other mortalities are (Jetten and Takken, 1994). Moreover, we assumed that transitions between successive stages are all climate-driven for the aquatic stages, whereas only the duration of egg maturation (transition from engorged to gravid) is climate-driven in adults (Jetten and Takken, 1994).

Depending on the mosquito species, either eggs or nulliparous adults enter into diapause. During the unfavourable period, the ODE system is:

$$\begin{cases} \dot{X} = -Xm_x \ \ for\ X \in \{L, P, A_{2h}, A_{2g}, A_{2o}\} \\ \dot{E} = -\mu_E E \\ \dot{A}_{em} = -(m_A^{dia} + \gamma_{Aem})A_{em} \\ \dot{A}_1 = \gamma_{Aem} A_{em} - m_A^{dia} A_1,\ with\ A_1 = A_{1h} + A_{1g} + A_{1o} \end{cases} \quad (2)$$

with $m_A^{dia} = \mu_A$ (independent of the climate) if nulliparous adults enter into diapause, $m_A^{dia} = m_A$ (climate-driven) otherwise. To ensure that only one stage may enter into diapause,

other stages were reinitialised at the end of the unfavourable period (this step thus becoming species-dependent).

2.1.2. Parameter values and functions of the model adapted to *Anopheles* species in a temperate wetland

We applied the developed model (1-2) to *Anopheles hyrcanus* (Pallas) and to species of the Maculipennis Complex, referred to hereafter as *Anopheles maculipennis sensu lato*. Both *Anopheles atroparvus* Van Thiel, which belongs to the Maculipennis Complex, and *An. hyrcanus* are found in the Camargue, the main wetland of southern France. Both species bite humans, are competent for different *Plasmodium* strains, and therefore are considered to be possible malaria vectors in this region (Jetten and Takken, 1994; Ponçon et al., 2008). The Camargue is located in the Rhône River delta on the Mediterranean coast. The Mediterranean climate is characterised by warm, dry summers and mild, wet winters. Total annual rainfall usually ranges between 500 and 700 mm. The annual mean temperature is 14°C. The landscape includes wetlands (salt ponds, marshes, rice fields) and dry areas (agricultural zones, scrubland, and forests). In this temperate Mediterranean climate, mosquitoes are sensitive to changes in seasons: the nulliparous hibernate when temperatures and the photoperiod decrease (Jetten and Takken, 1994).

Table 1. Parameter values of the model of population dynamics adapted to *Anopheles hyrcanus* and *Anopheles* Maculipennis *s.l.* in a favourable temperate wetland.

Parameter	Definition	Value	Source
β_1	Number of eggs laid by ovipositing nulliparous females (per females)	150	1
β_2	Number of eggs laid by ovipositing parous females (per females)	200	1
κ_L	Environment carrying capacity for larvae (larvae.hectare^{-1})*	8.00E+08	1
κ_p	Environment carrying capacity for pupae (pupae.hectare^{-1})*	1.00E+07	1
σ	Sex-ratio at the emergence	0.5	2
μ_E	Egg mortality rate (day^{-1})	0.1	1
μ_L	Minimum larva mortality rate (day^{-1})	0.08	1
μ_P	Minimum pupa mortality rate (day^{-1})	0.1	1
μ_{em}	Mortality rate during adult emergence (day^{-1})	0.1	to our best knowledge
μ_A	Minimum adult mortality rate (day^{-1})	1/30	1
μ_r	Adult mortality rate related to seeking behaviour (day^{-1})	0.08	to our best knowledge
T_E	Minimal temperature needed for egg development (°c)	12.2	1
TDD_E	Total number of degree-days necessary for egg development (°c)	26.6	1
γ_{Aem}	Development rate of emerging adults (day^{-1})	0.25	1
γ_{Ah}	Transition rate from host-seeking to engorged adults (day^{-1})	2	1
γ_{Ao}	Transition rate from oviposition site-seeking to host-seeking adults (day^{-1})	2	1
T_{Ag}	Minimal temperature needed for egg maturation (°c)	9.9	1
TDD_{Ag}	Total number of degree-days necessary for egg maturation (°c)	36.5	1

[1]Jetten and Taekken, 1994; [2]Clements, 2000.* acreage of the study area

The model adapted to *Anopheles* species in the Camargue is defined by specific parameter values, forcing functions, and transition functions between stages of the life cycle or ending with death. Parameter values were determined based on findings in the literature and expert knowledge (Tab. 1). We took into account the alternation of seasons by defining a date after which the short photoperiod induced hibernation of nulliparous adults. Hibernation occurs in the model from November 15 to March 14 the following year. Only nulliparous adults survive until the start of the next favourable season when they all seek a host (Clements, 1999). The only forcing function retained is temperature (T, varying over time). The daily temperature at time t is chosen randomly in a uniform distribution ranging from the average minimum to the average maximum temperatures, these boundaries being calculated from temperatures recorded by the national meteorological service "Météo France" on a 10-day basis from 1978 to 2007 at Grau-du-Roi, located in the Camargue. The relative humidity is considered to remain constant based on the weather forecast data (most variations occurring within the day). Precipitation was not modelled because the availability of oviposition sites and hosts does not depend on rainfall in such a large wetland. Transition functions between aquatic stages and for engorged adults depend on temperature. The concept of degree-day is applied widely in mosquito population dynamics models to assess the quantity of accumulated heat necessary for development from one stage to another. This measure determines the physiological time (Jetten and Takken, 1994; Craig et al., 1999). A development rate driven by temperature can be expressed for stage X as a function of the temperature at time t ($T(t)$), the minimal temperature above which individuals survive (T_X), and the total number of degree-days necessary for their development (TDD_X). An instantaneous rate can be derived from such a cumulative process assuming temperature remains constant over the development period (Craig et al., 1999), which generally holds true for a period consisting of only a few days. This relation is used to express the development rate of eggs and of engorged adults becoming gravid at time t:

$$\begin{cases} f_X(T(t)) = (T(t) - T_X)/TDD_X \\ \quad if\ T(t) \le T_X,\ f_X(T(t)) = 0 \end{cases} \tag{3}$$

with X in $\{E;\ A_g\}$

Values of T_X and TDD_X are given in Tab. 1. The development of other aquatic stages (larvae and pupae) is positively correlated to temperature within an optimum range (Jetten and Takken, 1994). The photoperiod has no effect on the duration of the aquatic development (Jetten and Takken, 1994). A Logan curve adjusted for different species of *Anopheles* for each of the four larval sub-stages and for the pupa stage (Jetten and Takken, 1994) is used to express the relationship between the temperature (in °C) and the development rate between 10°C and 35°C (temperatures never exceeded 35°c in the study area):

$$f_P(T(t)) = 0.021(\exp(0.162(T(t)-10)) - \exp(0.162(35-10) - (35 - T(t))/5.007)) \tag{4}$$

$$f_L = f_P / 4 \tag{5}$$

Expressions for the mortality rates of larvae, pupae and adults are derived from Shaman *et al.* (2006) and adapted to *Anopheles* species under a temperate climate. They all depend on temperature:

$$m_X(T(t)) = \exp(-T(t)/2) + \mu_X,\ with\ X \in \{L, P\} \tag{6}$$

$$\begin{cases} m_A(T(t)) = 0.1 - 0.00667T + 0.000148T^2 \\ if\ m_A(T(t)) < \mu_A,\ m_A = \mu_A \end{cases} \tag{7}$$

2.1.3. Model outputs

The model predicted the abundance of mosquitoes per stage over time. In addition, the dynamic information computed by the model was aggregated using average output values

(Fig. 2). The adult peak was the average maximum number of adults observed in a year. Emerging adults (A_{em}) were set to zero at the end of the hibernation period. A threshold of 10 emerging adults was defined to identify the date during the favourable period when a new generation occurred in the year. The emergence date was the average of this date. The attack rate was the average of the daily number of host-seeking adults ($A_h = A_{1h} + A_{2h}$) during the 21 days around the peak dates (the 10 days before and after the peak date, plus the peak date). The parity rate was the ratio of the total number of parous females to the total number of females.

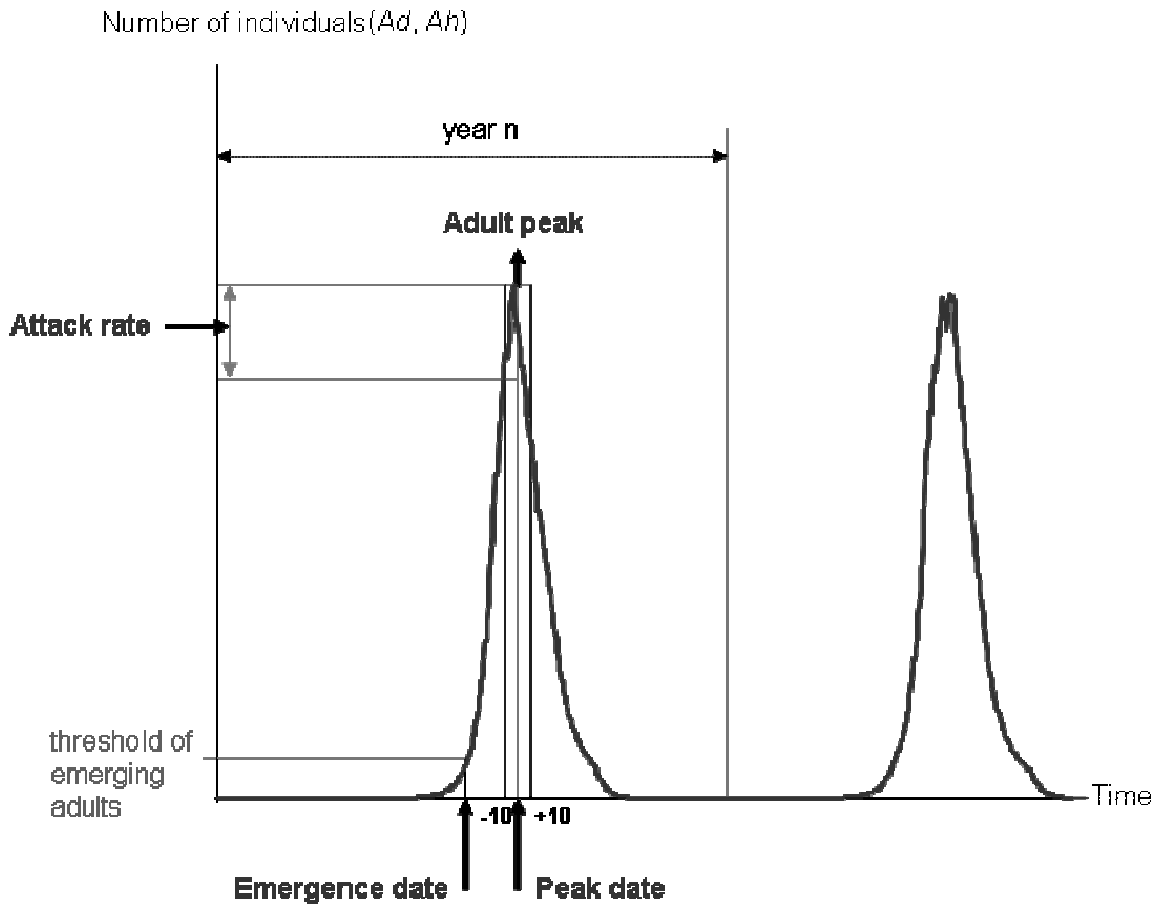

Figure 2. Aggregated outputs of the model.

2.1.4. Initial conditions and simulations

The model was implemented in Scilab 5.0.3 (www.scilab.org). Simulations were run over 6 years because the first year was not retained for output computation. Initially, the population consisted of 1.00E+6 nulliparous, host-seeking adult mosquitoes (stage A_{1h}), t_0 corresponding to the 1st of January.

2.2. Model validation

To validate the model for *Anopheles,* we used data collections of mosquitoes performed in two representative areas of the Camargue. The "Carbonnière" site, a transitional zone between dry areas and wetlands, includes arable paddies and different types of marshes. There is a

considerable amount of human activity through agriculture, animal husbandry, hunting, tourism, agriculture, *etc*. Mosquito control is carried out mainly against the pest species *Aedes caspius* (Pallas) and *Aedes detritus* Haliday. The "Marais du Vigueirat" site is a nature reserve holding a large wetland with marshes and reed beds. Human activities and impacts in the reserve are limited, and mosquito populations are not controlled. Both sites provide favourable environments, *i.e.* hold breeding sites, accessible hosts, and resting places.

Adults belonging to *An. hyrcanus* and to *An. maculipennis s.l.* were collected from March to October 2005 (Ponçon et al., 2007) and from March to November 2006. In 2005, 8 CDC-light traps baited with carbon dioxide dry ice were used in each study area. In 2006, only one trap was used on each site. CO_2 was used as bait because it mimes host breathing and therefore attracts host-seeking females. Collections were carried out overnight from 7.00 PM to 10.00 AM over two consecutive nights once every two weeks. The mean number of *Anopheles* collected per trap over the two consecutive nights was calculated, as well as the mean number simulated for the same dates. The total numbers of *Anopheles* collected and simulated per month then were calculated.

We compared the monthly observed relative abundances of mosquitoes (relative to the total number of mosquitoes collected in a year for each collection site) with the monthly simulated relative abundances of host-seeking females (relative to the total number of host-seeking females present in a year). We compared relative abundances because it was not possible to have absolute quantitative information on the expected mosquito abundance (we only had information on the mosquitoes collected) and therefore absolute numbers (either observed or simulated) were meaningless. The degree of association between the sum of the mosquitoes collected by the 8 traps and the simulated abundance was assessed for each collection site in 2005 by calculating the Bravais-Pearson correlation coefficient. In 2006, mosquitoes were collected by only one trap, therefore providing insufficient information on the mean population dynamics to be analysed; this year only is given as an indication of *Ah* presence on the site.

2.3. Key model parameters

Sensitivity analyses (SA) indicate how model predictions vary with model inputs (Saltelli et al., 2000). We carried out a global SA on aggregated model outputs using a variance-based method: the Fourier Amplitude Sensitivity Test (FAST) (Saltelli et al., 2000) defined in the sensitivity package (version 1.4-0 of 2008-07-15 by Gilles Pujol) of the R software (http://www.r-project.org/). All parameters in the model (18) were varied simultaneously. The global SA provided an estimate of the contribution of each parameter and each interaction between parameters to the variance of each model output (Saltelli et al., 2000). The variation space of input parameters was defined by their nominal values (Tab. 1) ± 10% and a uniform distribution. A variation interval of ± 25% also was tested and gave the same results (data not shown). Only parameters contributing to more than 10% of the output variance were considered to be influential parameters. We limited the analysis to the first-order interactions, beyond which it becomes difficult to interpret the results. We consequently considered as negligible interactions between three or more factors.

For each output, the whole output variance (V) was separated into the variance attributable to each parameter i (V_i; main effect) and the variance attributable to interactions between parameters (V_{ij} for the first-order interaction between parameters i and j): $V = \Sigma V_i + \Sigma V_{ij}$. Sensitivity indices ($S_i$ and S_{ij}) were the ratio between the estimated and the total variance (for the main effect and the first-order interactions, respectively): $1 = \Sigma S_i + \Sigma S_{ij}$. We analysed the model sensitivity using 180,000 simulations.

2.4. Scenarios of control strategies

We evaluated whether the model can be used to compare the efficiency of different control strategies. Mosquito control methods can be divided into three groups (Walker, 2002): environmental management, which aims to avoid the creation of larval habitats (marsh alteration, vegetation planting, filling, grading, drainage, *etc*.) (Takken and Knols, 2009); insecticide applications (targeted residual spraying, larviciding, space spraying), which have been used widely in control programs against mosquito-borne diseases (Takken and Knols, 2009); and biological control, which uses natural enemies of the targeted species and biological toxins (larvivorous fish, nematode, bacteria, *etc*.) (Takken and Knols, 2009).

We studied control strategies using a biological toxin that currently is used worldwide (Takken and Knols, 2009), particularly against *Anopheles* in Asian rice fields (Regis et al., 2004). We choose to consider a sprayed insecticide similar to *Bacillus thuringiensis israelensis* (Bti), a bio-larvicide, which has a limited environmental impact due to the absence of effect on non-dipteral organisms. Bti has been used widely for mosquito control since the 1980s (Kroeger et al., 1995). Larva mortality rates induced by Bti during the seven-day period that the insecticide persists in the environment were derived from Kroeger et al. (1995). The treatment induces daily larva mortality rates (μ_{TL}) of 5.599, 3.650, 3.030, 2.535, 2.205, 2.107, and 1.973 the day of treatment and 1 to 6 days after treatment, respectively, and no mortality thereafter. These Bti-induced mortalities were added to the "natural" larva mortality rate in the model (Eq. 8).

We compared two strategies applied during the favourable period for mosquitoes using simulated temperatures (Fig 3a). In the first strategy, Bti was sprayed at regular time intervals, and 21 intervals between sprayings were tested, from 127 days down to 7, respectively leading to 1 to 35 sprayings per year. In the second strategy, Bti was sprayed when the abundance of host-seeking females (*Ah*) exceeded a threshold value, and 161 thresholds were tested from 10^5 to 17.10^5 females, leading to 3 to 15 sprayings per year. As the number of sprayings performed only may be calculated at the end of the experiment, all pairs of numbers of treatments and sprayed surface cannot be tested. Moreover, different thresholds can give the same number of treatments for a given surface sprayed. In such cases, we kept the highest threshold. For each strategy, we tested the effect of varying the proportion of the surface sprayed ('*p_surface*'; Eq. 8), from 0% (no part of the area treated) to 100% (the entire area treated). The expression for the larva mortality rate during treatment is:

$$m_L^T(d) = p_surface \times (\mu_{TL}(d) + m_L) + (1 - p_surface) \times m_L \quad (8)$$

with *d* the number of days since the last treatment.

We calculated the percentage of reduction of the number of *Ah* during the period of treatment compared to the reference without spraying. We also tested both strategies in an environment with a lower larva carrying capacity ($\kappa_L = 8.10^2$ larvae per hectare, the acreage of the study area below which the population cannot be maintained) to examine the impact of a larva density-dependent process on the efficiency of a larvicide. We tested both strategies by first applying the strategy for one year, and then for 3 consecutive years to identify possible cumulative effects.

3. Results

3.1. Mosquito population dynamics in a favourable wetland

Based on simulated temperatures over 5 consecutive years (Fig. 3a), the model predicted adequate periodic variations in the abundance per stage of the mosquito life cycle (Fig. 3b-c), with a peak occurring in August. Differences between years were due to differences in simulated temperatures (the model being otherwise deterministic). During the year, parous became more numerous than nulliparous, leading to an increase in parity rate. Among

nulliparous and parous females, engorged adults (A_g) were the most numerous; this is due to the temperature-dependent nature of their transition to the next stage and the absence of mortality induced by a seeking behaviour.

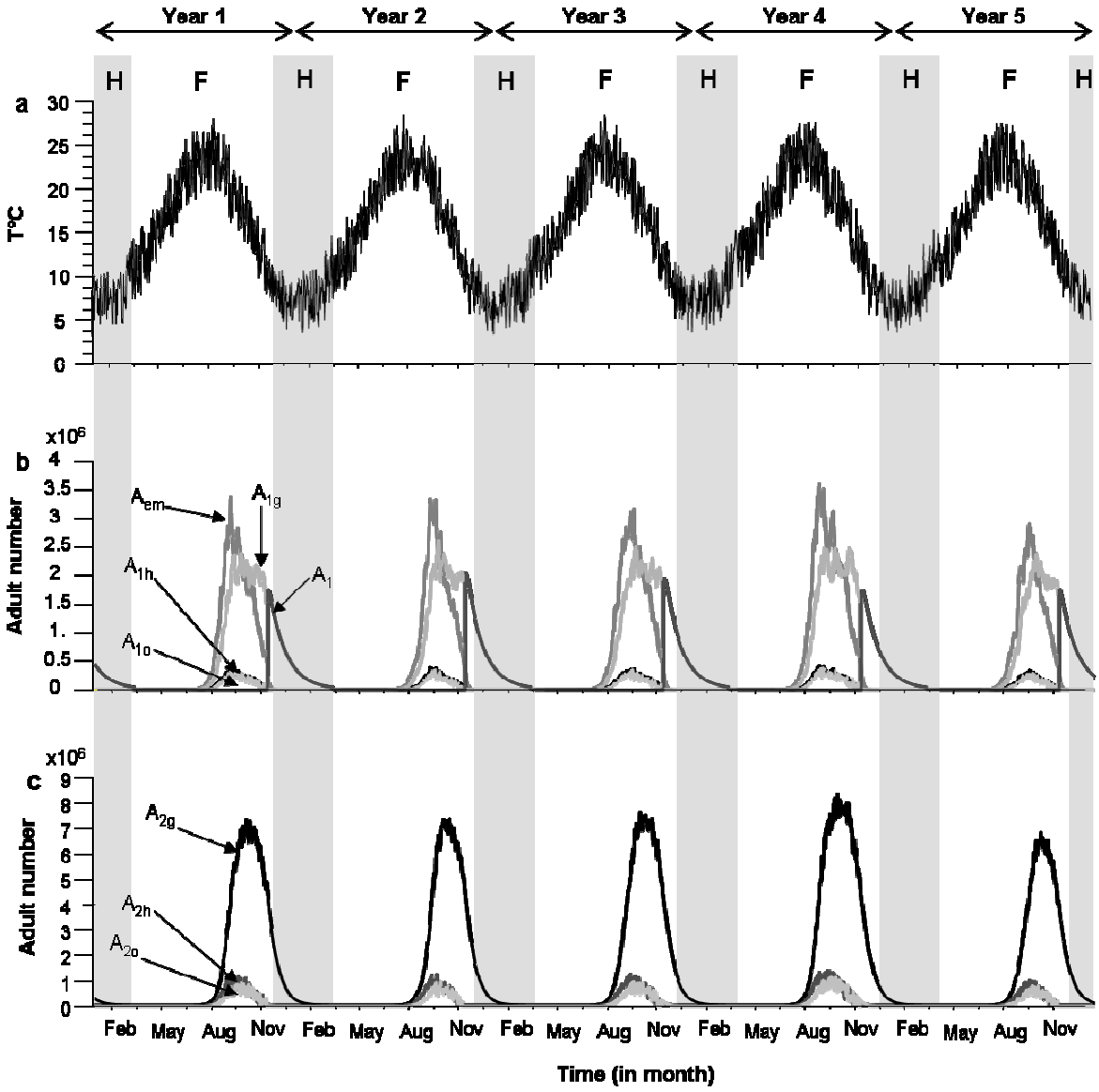

Figure 3. Mosquito population dynamics simulated over five years according to simulated temperatures (a): (b) nulliparous stages: emerging adult stage (A_{em}), host-seeking females (A_{1h}), engorged females (A_{1g}), ovipositing females (A_{1o}); (c) parous stages (A_{2h}, A_{2g}, A_{2o}). H denotes the hibernation period (the unfavourable season) and F the favourable season.

3.2. Model validation

Based on observed temperatures in 2005 and 2006 (Fig. 4a), the model showed *Anopheles* mosquitoes to be present in the Camargue from June to October with a maximum population in August (Fig. 4b). Simulated data were consistent with field data collected in 2005 (Fig. *4*c-f: cross-correlation of 0.87 for Fig. 4c; 0.57 for Fig. 4d; 0.66 for Fig. 4e and 4f), especially when comparing values for *An. hyrcanus* on the "Carbonnière" site (Fig. 4c). This demonstrates that our model correctly predicts the mean dynamic of *Anopheles* populations in favourable wetlands.

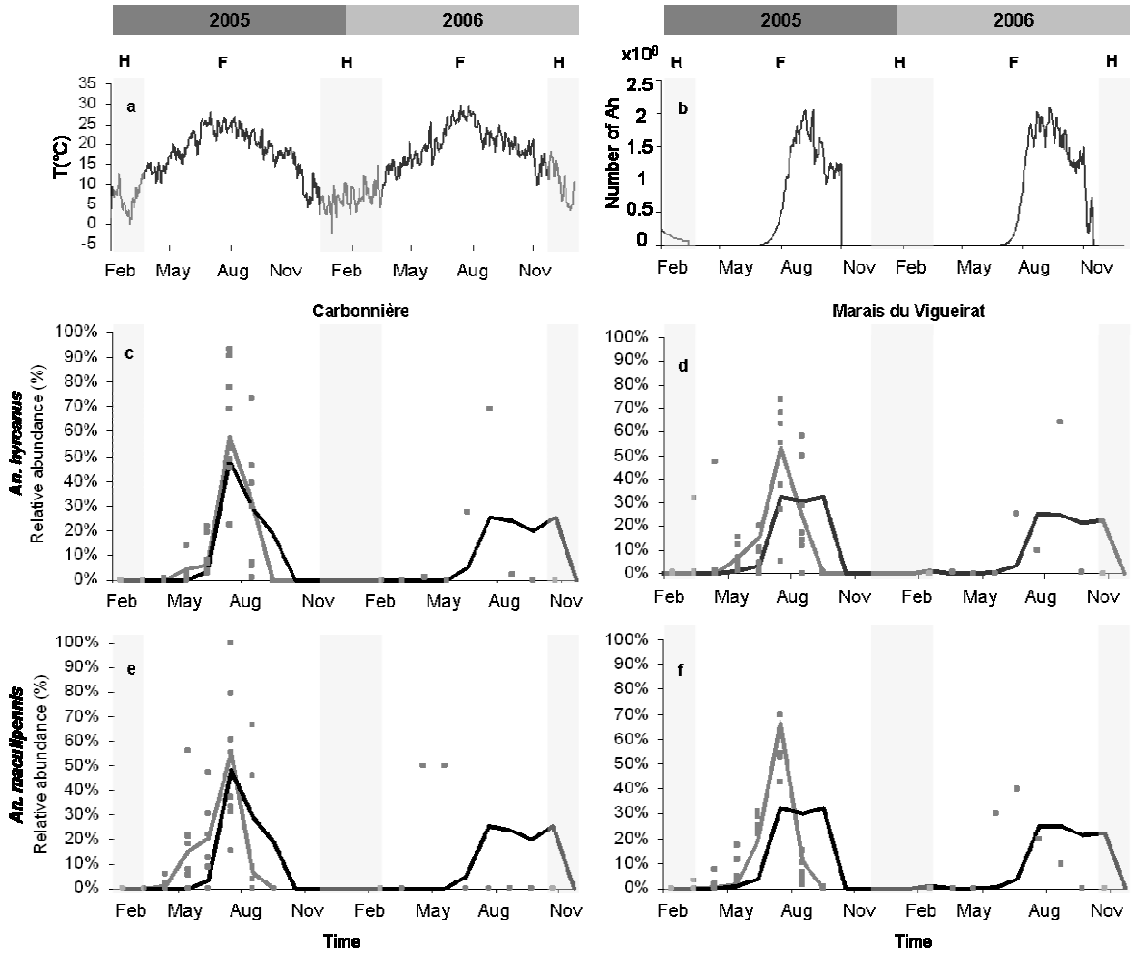

Figure 4. Model validation. The simulated dynamics of host-seeking adults (b) based on observed temperatures (a) was compared to field data on host-seeking *Anopheles* species collected in the Camargue in 2005 and 2006 using relative abundances (c-f): *An. hyrcanus* on the "Carbonnière" (c) and "Marais du Vigueirat" (d) sites; *An. maculipennis s.l.* on the "Carbonnière" (e) and "Marais du Vigueirat" (f) sites. Mosquitoes were collected on both sites by 8 traps in 2005 and 1 trap in 2006. Point: one trap for one month; grey line: sum of the 8 traps in 2005; black line: model prediction. H denotes the hibernation period (the unfavourable season) and F the favourable season.

3.3. Key model parameters

Parameters identified as influential were first the minimum adult mortality rate (μ_A), second the sex-ratio at emergence (σ), the minimal temperature needed for egg development (T_E), and the minimal temperature (T_{Ag}) and the total number of degree-days (TDD_{Ag}) needed for egg maturation and development rate of emerging adults (γ_{Aem}), and third the number of eggs laid by parous females (β_2) (Fig. 5). Variations of μ_A contributed to variations of 4 out of 5 outputs (*i.e.* all except the parity rate as μ_A equally affects nulliparous and parous females; Fig. 5a-e). Variations of σ contributed to variations of the three outputs related to the peak in abundance: the adult peak, the peak date, and the attack rate. Variations of T_E (either as a main effect or as first-order interactions with other parameters) influenced mainly the emergence date, and second the peak date. Variations of the parameters related to egg maturation (T_{Ag} and TDD_{Ag}) contributed to variations of the attack rate, the parity rate, and the peak date. Variations of β_2 only contributed to variations of the peak date. Variations of γ_{Aem}

only contributed to variations of the parity rate. Other parameters contributed only slightly to output variations.

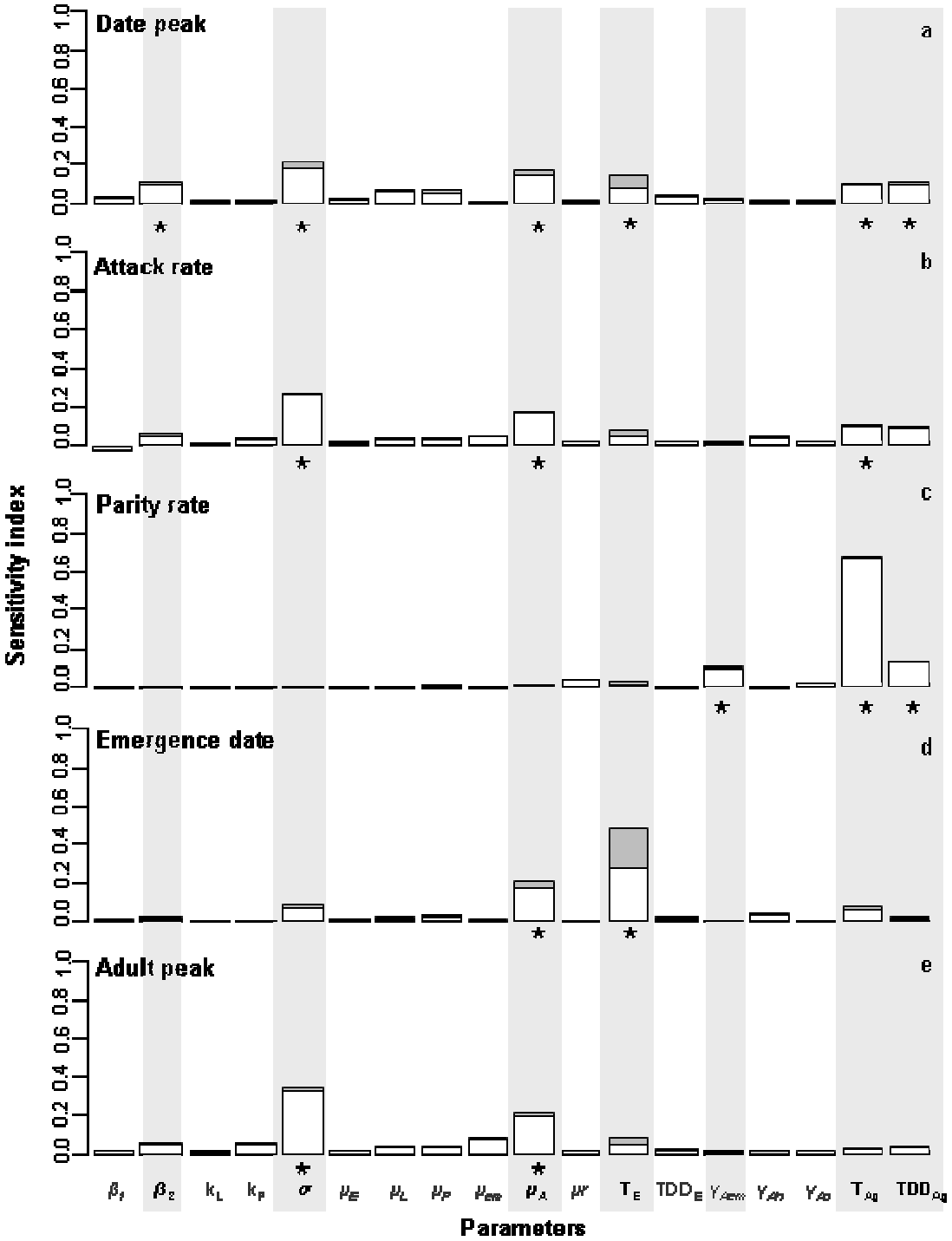

Figure 5. Sensitivity indices of the Fourier amplitude sensitivity test (FAST) for the peak date (a), the emergence date (d), the parity rate (c), the attack rate (b), the adult peak (e). In white: main effects; in grey: interactions. 180,000 simulations (with 10,000 points per parameter, ±10% around their nominal value). Parameters contributing to more than 10% of the output variance were considered to be influential parameters (identified by a star for each output). See Tab. 1 for parameter definitions.

3.4. Scenarios of control strategies

The model estimated the number of treatments needed and the proportion of the surface to be sprayed to reach a given percentage of reduction in host-seeking females (*Ah*) (Fig. 6a-b).

A comparison of the two strategies indicates that spraying with a regular time interval is more efficient. For instance, when 45% of a surface area was sprayed (Fig. 6c), five sprayings with a regular time interval led to a 53% reduction in the number of host-seeking females (Fig. 6a). In contrast, under the second strategy, five sprayings of the same surface area led to only a 27% reduction (Fig. 6b); to reach a 53% reduction, eight treatments were needed.

The carrying capacity for larvae (κ_L) barely influenced the effect of control strategies. For the smallest κ_L, both control strategies also reduced the number of host-seeking females, the strategy with regular treatments was still the most effective.

When mosquito control was performed for one year only, the decrease in host-seeking female abundance ceased once control measures ceased, the population returning to its initial dynamics within one to several years depending on the control scenario applied (Fig. 7a). When a treatment was performed over several successive years, the treatment effect was higher the second and third years than the first one (Fig. 7b). The reduction in the number of host-seeking females was then of 67% and 45% for strategy 1 and 2, respectively (when 45% of a surface area was sprayed with five sprayings).

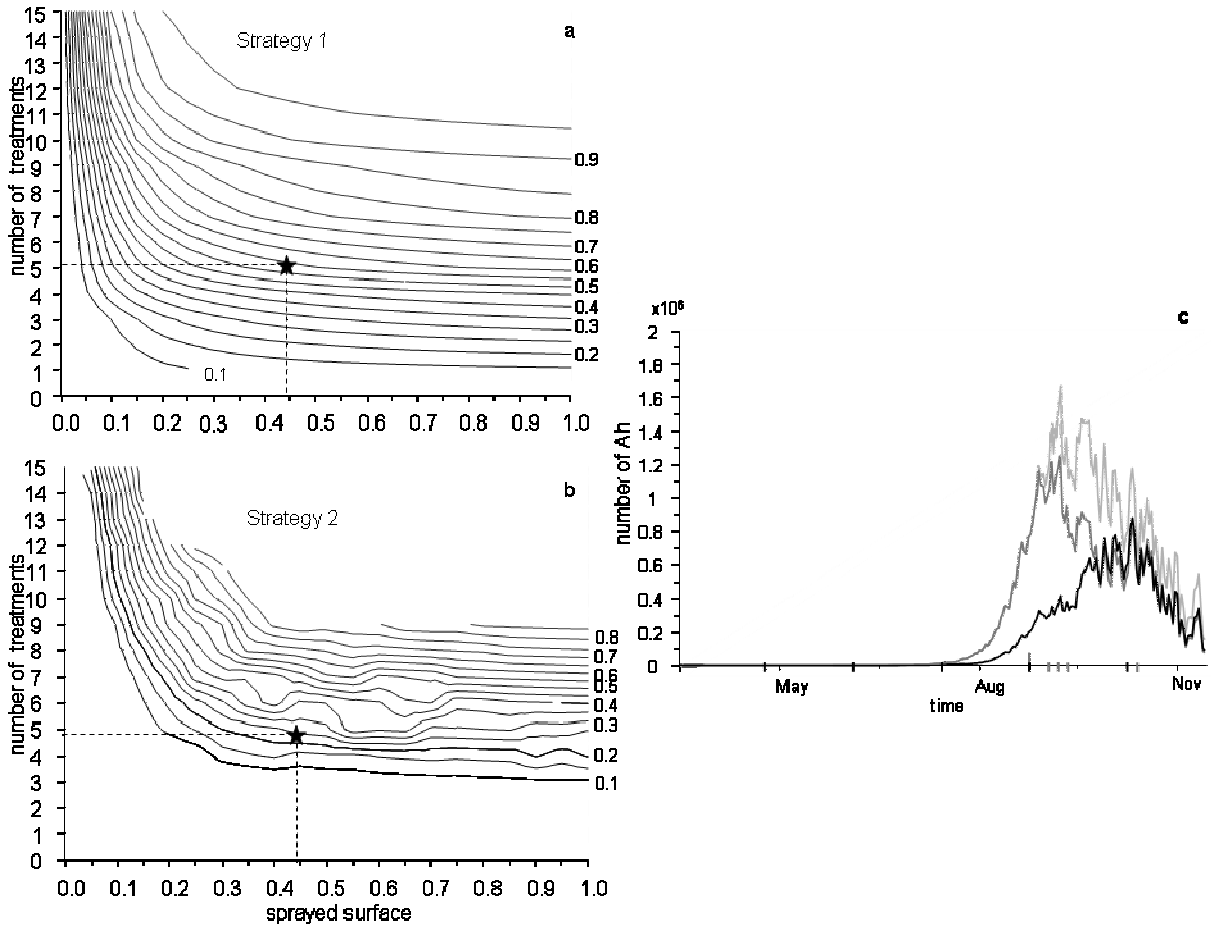

Figure 6. Assessment of two control strategies. Percentage of reduction (represented with a contour plot, the reduction ranging from 10% to 95% with an interval of 5%) of the abundance of host-seeking females (A_h=A_{1h}+A_{2h}) with and without treatment, as a function of the surface sprayed and the number of treatments: (a) regular time intervals between sprayings (Strategy 1); (b) sprayings determined by the *Ah* abundance over a given threshold (Strategy 2); (c) A_h dynamics without treatment (in light grey), under strategy 1 (in black) and strategy 2 (in dark grey) both when 45% of the surface area was sprayed 5 times (dates are indicated by sticks). (c) performed during a single year. Scenarios were run using simulated temperatures (see Fig. 3a).

When mosquito control was performed for one year only, the decrease in host-seeking female abundance ceased once control measures ceased, the population returning to its initial

dynamics within one to several years depending on the control scenario applied (Fig. 7a). When a treatment was performed over several successive years, the treatment effect was higher the second and third years than the first one (Fig. 7b). The reduction in the number of host-seeking females was then of 67% and 45% for strategy 1 and 2, respectively (when 45% of a surface area was sprayed with five sprayings).

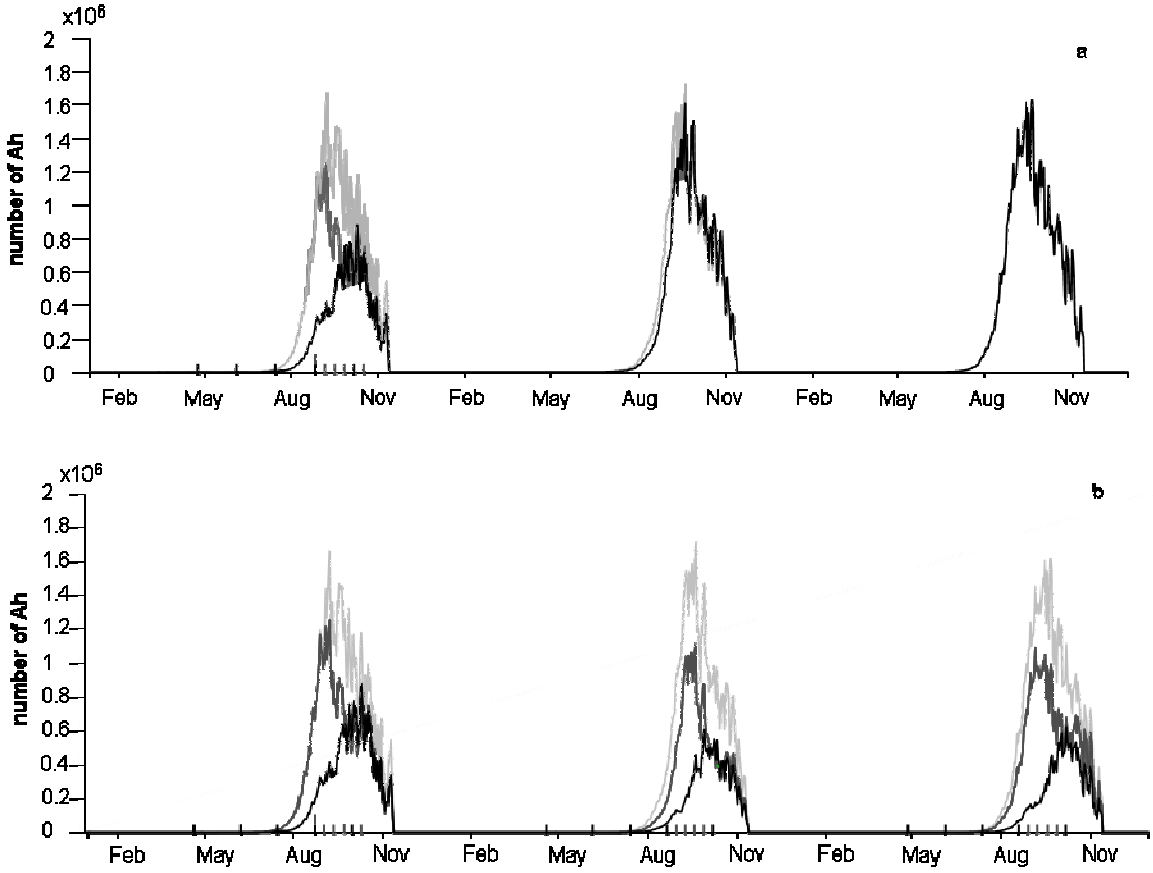

Figure 7. Effect of the two control strategies over several years. (a) performed during a single year, (b) performed over several years. The abundance of host-seeking females (A_h=A_{1h}+A_{2h}) A_h dynamics without treatment (in light grey), under strategy 1 (regular time intervals between sprayings) (in black) and strategy 2 (sprayings determined by the *Ah* abundance over a given threshold) (in dark grey) both when 45% of the surface area was sprayed 5 times the first year (dates are indicated by sticks) Scenarios were run using simulated temperatures (see Fig. 3a).

4. Discussion

We developed a climate-driven model of mosquito population dynamics to include alternating seasons and diapause processes. Our model simulates the population dynamics over several years, with the dynamics of one season depending on those of the preceding season. This model is generic because the model structure is common to all mosquito species. It can be applied to other species of genus *Anopheles* and *Culex* and to other environments simply by changing parameter values and functions. For *Aedes* genus species, eggs are the diapausing stage (Clements, 2000). This particularity can be captured by the proposed model. However, the between-stage transition from eggs to larvae needs to be driven by the water level (Becker et al., 2010), which should be modelled specifically (Porphyre et al., 2005).

We developed a mechanistic model representing all of the events and stages of the mosquito life cycle. On one hand, we considered specific compartments for nulliparous and parous adults because, although they have the same gonotrophic cycle, they do not have the same fertility. Moreover, only nulliparous adults hibernate for species belonging to genus *Anopheles* (Jetten and Takken, 1994). Lastly, this kind of model structure enables the model

to be coupled with an epidemiological model. Host-seeking nulliparous are infectious for a host only if transovarial transmission has occured, whereas host-seeking parous are infectious after acquiring the pathogen on infected hosts at nulliparous or parous stages. Hence, the vectorial risk is different between these two stages. However, if the model were to be coupled with an epidemiological model, several categories of parous females should be accounted for to represent the delay before transmission as for example due to the extrinsic incubation period. On the other hand, we divided the gonotrophic cycle into three stages (host-seeking, engorged, ovipositing) for several reasons. First, such a model structure is needed to compare simulated abundances with field observations made only on host-seeking females. Second, while the transition from engorged to gravid depends on temperature, other transitions in the gonotrophic cycle are less influenced by this parameter. Nevertheless, hosts and oviposition sites have to be found, and related movements give rise to additional mortality. This is especially true in less favourable environments where hosts and oviposition sites may be dispersed, becoming limiting factors of the population dynamics.

Knowledge of *Anopheles* biology made it possible to construct a model consistent with entomological field data collected in the Camargue (France). Model parameter values were determined *a priori* and not fitted on observed data. However, model accuracy was not equivalent between the two study sites. Data were not collected on the same dates on the two sites. Mosquitoes were collected on two consecutive nights (Ponçon et al., 2007). A longer period would have produced more robust estimations of mosquito abundances over time but would have been less feasible. Model predictions on a two-day interval also are not sufficiently consistent to be representative of a monthly abundance. However, such an interval was needed to enable the comparison between the model and the field data. In addition, a seasonal variability occurs in the field in oviposition site abundance, even during the favourable period (*e.g.* because of managed priming). Such variability between sites and over time is not represented in our deterministic model, which produces average population dynamics in a favourable environment. Moreover, if less favorable conditions were to be modelled, possibly leading to species extinction, a stochastic model should be preferred.

The key parameters identified (adult mortality rates, sex-ratio at the emergence, development rates, and number of eggs laid) represent potential control points in the biological system when they can be managed in the field. Acting on these parameters should be an efficient way to control mosquito population dynamics. Varying adult mortality may be impossible due to the difficulty of targeting adult stages and to restrictions on insecticide spraying in some countries (Zulueta et al., 1980). Control strategies targeting aquatic stages, such as larval habitat drainage or predator introduction, usually are more feasible (Becker et al., 2010). Currently, research is focussing on the control of mosquito populations by altering the sex-ratio (Becker et al., 2010). Parameters related to development rates can be managed by Insect Growth Regulators (IGRs) as IGRs blocks the moulting process resulting in infinite development rates (Becker et al., 2010). Their influence on model predictions indicates that these parameters have to be identified precisely. The determination of key model parameters can be used therefore to orientate future research efforts. To improve the predictive capacity of the model, further research is necessary to better estimate the uncertain and key parameters identified here and to assess their dependence on climate factors. To apply the model to other species and geographical zones, these parameters have to be documented clearly. Almost half of the model parameters were not highlighted as influential parameters. They do not need to be estimated precisely as long as the range of possible values is correct. However, zero does not belong to this range for any of the non influential parameters (even with a 25% interval). Therefore, no parameter can be neglected.

Our model can predict variations in mosquito abundance for a large range of typical control strategies, even those targeting a precise stage of the life cycle. This is possible because the life cycle is represented in its entirety and the mortality rate of each stage is considered separately, following Hancock's recommendations (2009). Other published

models do not allow this because they simplify the life cycle (Ahumada et al., 2004; Porphyre et al., 2005; Otero et al., 2006; Schaeffer et al., 2008; Shaman and Day, 2007; White et al., 2011). Furthermore, while the efficiency of a molecule can be obtained by lab or field studies (Kroeger et al., 1995; Fillinger et al., 2003), modelling is essential to evaluate the impact of strategies on a large range of scenarios. We have shown that the spraying of a larvicide at a regular time interval acts as a preventive measure against mosquito emergence, such a strategy being more efficient than sprayings done when host-seeking female abundance reaches a given threshold. Treating at a regular time intervals reduces the total number of sprayings and thus control costs. Sprayings performed after abundance reaches a given threshold (as in the second strategy) come too late to control the population dynamics. When using lower thresholds, sprayings occurred earlier but the total number of treatments increased. Moreover, expensive surveillance systems would be required for this strategy. When treatment occurred over several years, we obtained the same results with a reduced intensity of treatment because the population decreased year by year. More refined control strategies driven by more than one indicator (here either the time interval between treatments or an abundance threshold) could be of interest in the field (White et al., 2011) and could be tested in the future with our model. For example, a starting date for control could be defined as related to the initial oviposition of the overwitering cohort, or the threshold of adult abundance could increase over time to reflect different control purposes: preventive control to reduce at most the abundance peak *vs*. curative control to reduce the nuisance during the peak. As a climate-driven model, our model also can be used to predict variations in mosquito abundance under different climate change scenarios. Lastly, the model can be an input to model mosquito-borne disease spread and control.

References

Ahumada JA, Lapointe D, Samuel MD: Modeling the Population Dynamics of *Culex quinquefasciatus* (*Diptera: Culicidae*), along an Elevational Gradient in Hawaii. J Med Entomol 2004, 41:1157-1170.

Becker N, Petric D, Zgomba M, Boase C, Madon M, Dahl C, Kaiser A: Mosquitoes and Their Control, Second edition Springer; 2nd ed. edition 2010.

Campbell GL, Marfin AA, Lanciotti RS, Gubler DJ: West Nile virus. Lancet infec dis 2002, 2:519-529.

Clements AN: The Biology of Mosquitoes: Sensory, Reception, and Behaviour. Eastbourne: CABI Publishing; 1999.

Clements AN: The biology of mosquitoes: development, nutrition and reproduction. Eastbourne: CABI Publishing; 2000.

Craig MH, Snow RW, le Sueur D: A Climate-based Distribution Model of Malaria Transmission in Sub-Saharan Africa. Parasitology today (Personal ed) 1999, 15:105-111.

Depinay JM, Mbogo CM, Killeen G, Knols B, Beier J, Carlson J, Dushoff J, Billingsley P, Mwambi H, Githure J, Toure AM, McKenzie FE: A simulation model of African Anopheles ecology and population dynamics for the analysis of malaria transmission. Malaria Journal 2004, 3: 29.

Fillinger U, Knols BGJ, Becker N: Efficacy and efficiency of new *Bacillus thuringiensis var. israelensis* and *Bacillus sphaericus* formulations against *Afrotropical anophelines* in Western Kenya. Trop Med Int Health 2003, 8:37-47.

Focks DA, Haile DG, Daniels E, Mount GA: Dynamic Life Table Model for *Aedes aegypti* (*Diptera: Culicidae*): Simulation Results and Validation. J Med Entomol 1993, 30:1018-1028.

Gong H, DeGaetano A, Harrington L: Climate-based models for West Nile *Culex* mosquito vectors in the Northeastern US. International Journal of Biometeorology 2010,1-12.

Gubler D J: The Global Emergence/Resurgence of Arboviral Diseases As Public Health Problems. Archives of Medical Research 2002, 33: 330-342.

Hancock PA: Combining Fungal Biopesticides and Insecticide-Treated Bednets to Enhance Malaria Control. PLoS Comput Biol 2009, 5:e1000525.

IRD : La lutte antivectorielle en France. Marseille: IRD Editions, 533 p. (collection Expertise collégiale); 2009.

Jetten TH, Takken W: Anophelism without malaria in Europe: a review of the ecology and distribution of the genus *Anopheles* in Europe. Wageningen: Wageningen agricultural university press; 1994.

Juliano AJ: Population dynamics. J Am Mosq Control Assoc 2007, 23:265-275.

Kroeger A, Horstick O, Riedl C, Kaiser A, Becker N: The potential for malaria control with the biological larvicide *Bacillus thuringiensis israelensis* (Bti) in Peru and Ecuador. Acta Tropica 1995, 60:47-57.

Organization WH: World Malaria Report 2009. Geneva; 2009.

Otero M, Solari HG, Schweigmann N: A Stochastic Population Dynamics Model for *Aedes aegypti*: Formulation and Application to a City with Temperate Climate Bull Math Biol 2006, 68:1945-1974.

Pialoux G, Gauzere B., Jaureguiberry S., Strobel M: Chikungunya, an epidemic arbovirus. Lancet Infec Dis 2007, 2:319-327.

Ponçon N, Toty C, L'Ambert G, Le Goff G, Brengues C, Schaffner F, Fontenille D: Biology and dynamics of potential malaria vectors in Southern France. Malar J 2007, 6:18.

Ponçon N, Tran A, Toty C, Luty A, Fontenille D: A quantitative risk assessment approach for mosquito-borne diseases: malaria re-emergence in southern France. Malar J 2008, 7:147.

Porphyre T, Bicout DJ, Sabatier P: Modelling the abundance of mosquito vectors versus flooding dynamics. Ecological Modelling 2005, 183:173-181.

Regis L, Silva-Filha MH, Nielsen-LeRoux C, Charles J-F: Bacteriological larvicides of dipteran disease vectors. Trends in Parasitology 2001, 17:377-380.

Saltelli A, Chan K, Scott M: Sensitivity Analysis. New York: John Wiley and Sons; 2000.

Schaeffer B, Mondet B, Touzeau S: Using a climate-dependent model to predict mosquito abundance: Application to *Aedes* (Stegomyia) *africanus* and *Aedes* (Diceromyia) *furcifer* (Diptera: Culicidae). Infection, Genetics and Evolution 2008, 8:422-432.

Shaman J, Spiegelman M, Cane M, Stieglitz M: A hydrologically driven model of swamp water mosquito population dynamics. Ecol Mod 2006, 194:395-404.

Shaman J, Day J: Reproductive Phase Locking of Mosquito Populations in Response to Rainfall Frequency. PLoS ONE 2007, 2:e331.

Takken W, Knols BGJ: Malaria vector control: current and future strategies. Trends in Parasitology 2009, 25:101-104.

Walker K: A review of control methods for African malaria vectors. (Arlington V, Camp Dresser and McKee International, Environmental Health Project, 2002 Apr. [54] p. (Activity Report 108|USAID Contract No. HRN-I-00-99-00011-00) ed.

White MT, Griffin JT, Churcher TS, Ferguson NM, Basáñez MG, Ghani AC: Modelling the impact of vector control intervention on *Anopheles gambiae* population dynamics. Parasites & Vectors 2011, 4:153.

Zulueta Jd, Mujtaba SM, Shah IH: Malaria control and long-term periodicity of the disease in Pakistan. Trans R Soc Trop Med Hyg 1980, 74:624-632.

Conclusion de la deuxième partie

Nous avons développé un modèle générique de dynamique de population de moustiques. Cette généricité permet de maintenir une structure commune et d'uniquement modifier les paramètres et les fonctions lorsque l'on décide de l'adapter à une espèce ou zone géographique différente. La généricité du modèle est en cours de démonstration ; c'est l'objectif du stage de Master II de Mélaine Aubry-Kientz (INSA Lyon BioInformatique et Modélisation, ENS Lyon M2 Informatique fondamentale Filière Modélisation des systèmes complexes) (Aubry-Kientz, 2011). Ici, le modèle a été appliqué à certaines espèces d'*Anopheles* présentes en zone rurale camarguaise (climat tempéré) en considérant le milieu comme favorable (disponibilité en hôtes, sites de ponte ou sites de repos). Le modèle représente correctement la dynamique moyenne d'une population de moustiques, avec cependant une discordance des observations dans différents sites de piégeage avec ce comportement moyen. D'autre part, l'analyse de sensibilité du modèle nous a permis d'identifier les potentiels points de contrôle du système biologique et les paramètres qu'il semble important de mieux connaître pour améliorer les prédictions du modèle adapté à *Anopheles* en zone rurale. Nous avons aussi développé ce modèle pour obtenir un outil de comparaison de différentes stratégies de lutte. La pertinence de cet outil a été démontrée en comparant différentes fréquences d'application d'un larvicide.

Cependant la comparaison entre simulations et données recueillies entre les différents sites de capture suggère que la localisation du site de piégeage et donc le paysage a une influence sur la dynamique de population. En effet, les conditions environnementales évoluent dans le temps et l'espace. Le paysage est rarement homogène et favorable toute l'année. De plus, pour effectuer leur cycle trophogonique, les femelles adultes se déplacent et l'objet de leur recherche (hôte, site de repos, site de ponte) n'est pas toujours présent à proximité. Ces déplacements pourraient expliquer les différences de dynamiques inter-sites. Ainsi, la spatialisation du modèle apparaît nécessaire pour pouvoir considérer d'autres aspects susceptibles de structurer la population, tels que les mouvements des individus ou le type de paysage.

Partie III Structuration spatiale des individus

Dans cette troisième partie, nous présentons, dans un premier temps, les raisons rendant nécessaire de considérer la composante spatiale (chapitre 4), puis dans un second temps, une étude portant sur l'un des facteurs de structuration possible de la population de moustiques (chapitre 5). Le chapitre 5 a été valorisé par un article accepté dans Parasites & Vectors début 2011.

Chapitre 4 - L'espace en dynamique de population

1. Importance de la composante spatiale en dynamique de population

Premièrement, les individus se déplacent. Le mouvement effectué par les individus à partir de leur lieu de naissance ou d'un habitat à forte concentration est appelé dispersion. Les mouvements effectués par les individus peuvent être passifs, c'est-à-dire involontaires (par le vent, les transports humains…) ou actifs, c'est-à-dire volontaires (recherche de nourriture, de sites de reproduction…). Ils ne sont pas soumis toute leur vie aux mêmes conditions de milieux du fait de ces déplacements. Deuxièmement, une population est continuellement en interaction avec son environnement, qui varie dans le temps et l'espace entraînant des changements spatiaux et temporels de la dynamique de cette population. L'environnement hétérogène dans l'espace influence la dynamique de population en : *i.* structurant spatialement les populations ; *ii.* influençant les paramètres démographiques. L'ensemble de ces influences s'observe par des différences de densité ou de structuration de la population en âge.

Les facteurs qui vont entraîner une structuration des populations peuvent varier dans le temps et l'espace, par exemple la taille et l'organisation des surfaces d'habitats favorables et hostiles. Ces facteurs sont structurants parce qu'ils induisent la présence et les caractéristiques de la population (dense ou pas, concentrée ou répartie de façon homogène). Ces pressions environnementales conditionnent la dispersion des individus. Un individu peut chercher à échapper aux conditions locales pour plusieurs raisons. Les conditions climatiques sont défavorables, la nourriture pas assez abondante, les prédateurs sont trop nombreux sans possibilité de les éviter ou les sites de reproduction deviennent rares La pression de l'environnement sur les individus peut être de due : *i.* aux variations physiques de l'environnement, l'habitat pouvant varier dans le temps et l'espace ou *ii.* aux variations de l'environnement social, *i.e.* la compétition entre individus apparentés ou non (inter âge, intra- et inter-sex) (Danchin *et al.*, 2005).

Cette structuration de la population liée à l'environnement (physique ou social) se reflète à travers des variables de la dynamique de population. Puisque, l'environnement est plus ou moins contraignant, la densité, l'espacement, les mouvements et la proportion des individus dans chaque classe d'âge ou chaque sexe sera influencée par leur localisation. D'autre part, il est possible de comprendre le degré d'interaction entre les individus d'une population, ou au contraire leur niveau d'indépendance mutuelle, en étudiant la distribution et les mouvements des individus (Ricklefs et Miller, 2003). Cette connaissance est très utile pour qui souhaite, par exemple, déterminer l'influence de l'habitat sur la dynamique de population, comme la sensibilité des populations à la fragmentation de l'habitat.

Finalement, l'environnement influence aussi les processus démographiques qui régissent la dynamique de population. Elle est régulée par quatre processus : mort, naissance, immigration et émigration. L'immigration et l'émigration sont des processus liés aux mouvements des individus, un des premiers mécanismes à considérer lorsque l'on veut lier un animal à son environnement (Tilman et Kareiva, 1997). La mort, les naissances et les développements au cours de la vie sont influencés par les caractéristiques de l'habitat. Par exemple, les individus peuvent mourir s'ils n'ont pas pu échapper à un prédateur parce qu'ils n'ont pas eu l'opportunité de se cacher ou, parce qu'étant séparés des autres individus à cause de problèmes de compétitions pour les ressources, ils n'ont pas pu bénéficier de l'effet de dilution face au prédateur.

2. Structuration spatiale d'une population

La structure spatiale d'une population est définie selon la distribution géographique des individus et de leurs habitats. L'aire de distribution géographique est l'aire dans laquelle se rencontrent les individus d'une espèce. Dans l'aire de distribution des espèces, les individus ne sont pas présents dans toutes les régions avec la même densité, cela dépend du paysage écologique.

Forman (1995) définit un paysage écologique comme une mosaïque d'éléments fonctionnels interagissant. De manière schématique, ces éléments sont couramment classés dans cinq grandes catégories (Fig. III.4.1) : la matrice, les patches, les écotones, les corridors et les barrières. La **matrice** est l'élément du paysage ayant la plus grande continuité et qui constitue « la trame de fond » du paysage (surface non favorable). Les **patches** sont des zones d'habitat potentiel de taille variable au sein de la matrice. Les individus d'une espèce installés dans ces patches d'habitat favorable forment des populations locales. Chaque patch est une surface d'habitat homogène dans laquelle toutes les conditions nécessaires au maintien des individus de la population sont présentes. La taille d'un patch est importante puisqu'elle conditionne la taille de la population qui pourra y habiter.

Les **écotones** sont les zones de transitions écologiques en bordure des patches. Ces écotones sont généralement très productifs (Frontier et Pichod-Viale, 1993) et écologiquement favorables à une grande diversité spécifique. La forme des patches est fonctionnellement très importante (Forman, 1995) puisqu'elle conditionne l'importance relative des différents types de milieux (écotones, milieu intérieur) et donc la composition spécifique des patches. Elle contraint les échanges avec la matrice : plus une forme sera tourmentée (circonvolution, péninsules, baies…), plus l'importance des écotones (surface de contact) sera grande et plus les échanges avec l'extérieur seront favorisés. Les **corridors** sont des structures linéaires traversant la matrice et mettant en contact les patches. Toute surface d'habitat à travers laquelle un animal a une forte probabilité de se déplacer peut être considérée comme un corridor (Noss, 1991). Un corridor peut avoir différentes fonctions écologiques : zones d'habitat, de conduit, filtre, source ou puits. Sa forme, sa longueur et son orientation par rapport aux flux physiques (vent, courant) et biotiques (flux d'individus) conditionnent son efficacité en terme de connectivité du paysage.

Les **barrières** sont des zones impropres à la vie ou défavorables aux déplacements ou à la reproduction des individus. Ces barrières peuvent être sources de fragmentation de l'espace écologique. Elles sont soit d'origine anthropique comme les routes, autoroutes, voie ferrées, barrages, canaux, soit naturelle, comme les cours d'eau, les montagnes. Il est important de noter que, pour un même habitat, selon l'espèce considérée, les caractéristiques de l'occupation du sol et de la végétation seront favorables ou non. La perception de l'espace par un individu dépend de ses capacités biologiques à se déplacer. Par exemple, un ruisseau est une barrière pour un escargot, mais pas pour un macro mammifère. Les cours d'eau sont des barrières pour certaines espèces, et leurs berges peuvent être des corridors pour d'autres.

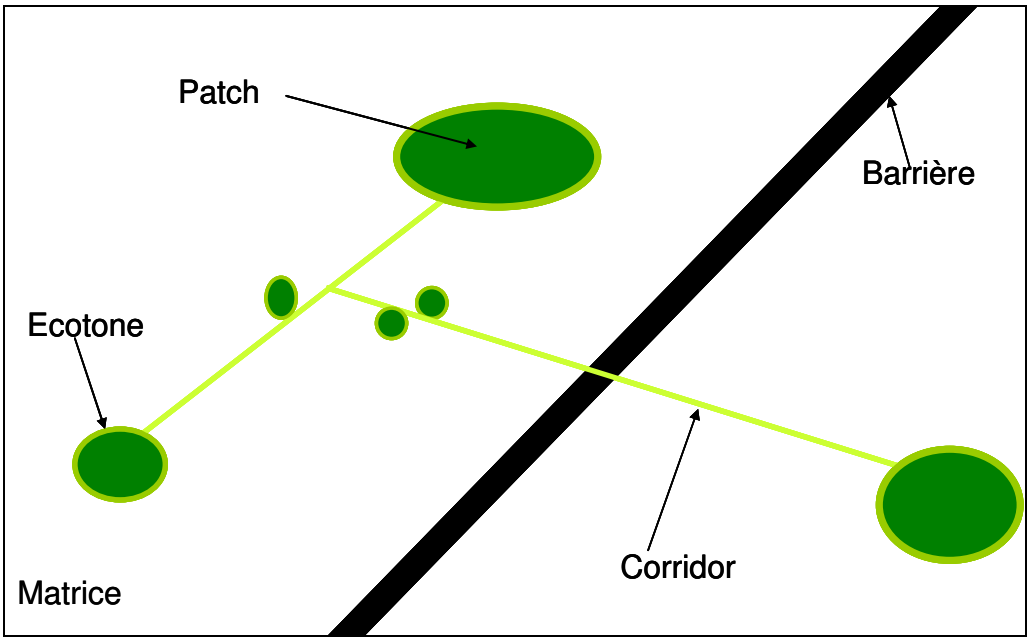

Figure III.4.1 : Schéma du paysage écologique. Il est composé de cinq éléments principaux. La matrice, hostile, est la trame du paysage. Les patches et écotones, zones de transition entre patch et matrice, sont des zones favorables et de potentiels habitats. Les corridors mettent en contact les patches. Les barrières sont des éléments contraignants et défavorables pour les individus.

3. La distribution des individus reflète l'hétérogénéité des habitats

Dans des milieux homologues, il existe d'étroites similitudes de structure entre les populations, même dans des continents différents. Cette constatation atteste de l'influence décisive des caractéristiques physiques du milieu sur l'organisation des peuplements (Barbault, 1981). En effet, les organismes vivants sont liés à leur environnement par des relations de contrainte et de dépendance résultant en général d'une très longue co-évolution (Begon *et al.*, 1990). L'hétérogénéité des habitats (biotiques et abiotiques) a donc une importance fonctionnelle, capitale en écologie puisqu'elle contraint la distribution des populations, leur mouvement, leur isolement et leur capacité de dispersion, de rencontre, de croissance, d'interaction… La répartition spatiale des individus dans un espace géographique contient alors des informations sur le mode d'organisation des individus ainsi que sur leurs interactions avec l'espace. On distingue trois types de distributions (Fig. III.4.2) :

- régulière ou uniforme : répartition égale résultant des interactions entre individus ;
- aléatoire : les individus sont répartis dans l'espace sans tenir compte des autres (absence de répulsion ou d'attraction), de manière imprévisible, c'est une situation rare ;
- agrégative : les individus sont répartis en groupes discrets (c'est le cas par exemple des colonies d'insectes, des troupeaux ou des bancs de poissons).

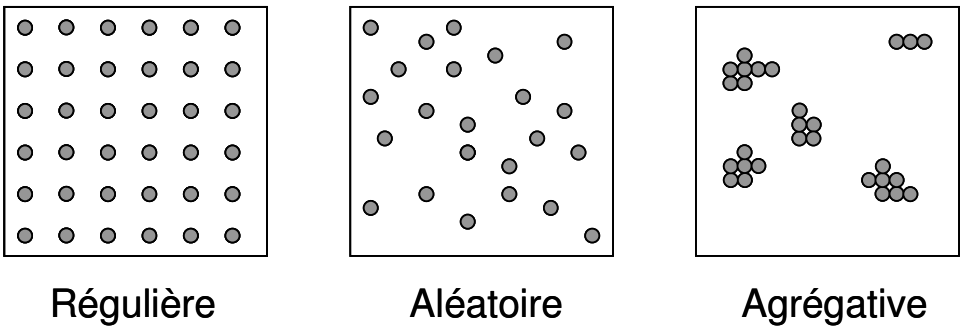

Figure III.4.2 : Représentation schématique de différents modes de distribution des individus dans l'espace, reflétant les interactions entre les individus et avec le paysage. On distingue trois modes de distribution : régulière, aléatoire ou agrégative.

En général, la distribution des éléments constitutifs de l'habitat présente des structures agrégatives en patches ou des structures continues de type gradient (Christophe *et al.*, 1996). De l'interaction des différents facteurs environnementaux répartis en patches ou en gradients émergent des structures spatiales complexes qu'on peut, dans une perspective écologique, caractériser par leur diversité (nature, taille), leur degré de fragmentation et de connectivité.

Il convient de différentier l'hétérogénéité structurelle, qui est l'hétérogénéité du point de vue de l'observateur, telle qu'on peut l'observer directement sur le terrain, et l'hétérogénéité fonctionnelle, qui est l'hétérogénéité telle qu'elle est perçue (vécue) par l'animal (McGlade, 1999). L'hétérogénéité structurelle est facilement mesurable mais seule l'hétérogénéité fonctionnelle est importante d'un point de vue écologique.

La connectivité est un élément fondamental de l'hétérogénéité d'un paysage. D'un point de vue structurel, la connectivité d'un paysage correspond à la connectivité des éléments de même nature. D'un point de vue fonctionnel, la connectivité du paysage correspond à la capacité réelle des animaux à se déplacer dans le paysage et à former une population plus ou moins homogène. La connectivité fonctionnelle dépend alors de la connectivité structurelle et de la capacité des animaux à franchir des zones défavorables. Des éléments comme le vent ou les courants peuvent jouer un rôle important dans la connectivité en ne permettant, par exemple, la dispersion des animaux que dans un seul sens (McGlade, 1999).

4. La composante spatiale en dynamique de populations de moustiques

La prise en compte de l'espace et de son hétérogénéité est plus récente que l'étude des dynamiques temporelles (Barbault, 1981). Dans l'étude des moustiques, comme des autres êtres vivants, la prise en compte de la composante spatiale dans la dynamique de population est plus tardive que pour la composante temporelle. En effet, cette prise en compte nécessitait le développement de différents outils : étude expérimentale sur les distances de vol, notamment capture-marquage-recapture, dès les années 60 (Clements, 1999 ; Becker *et al.*, 2010) ; étude de l'effet du paysage au moyen d'un SIG (Kitron *et al.*, 2000 ; Ryan *et al.*, 2005 ; Rytkonen *et al.*, 2004 ; Ostfled *et al.*, 2005 ; Zeilhofer *et al.*, 2007) ; étude de l'effet du paysage par une approche de modélisation depuis les années 2000 (Hopp et Foley, 2001 ; cf. Chapitre 2).

Les déplacements des moustiques sont contraints par la variation des caractéristiques du terrain (Becker *et al.*, 2010). Les sites de ponte sont nécessaires aux moustiques pour

effectuer le cycle trophogonique, or ils peuvent évoluer dans l'espace et le temps (présence/absence, conditions physico-chimique…). D'autre part, pour effectuer ce cycle de reproduction les moustiques ont aussi besoin de prendre des repas de sang, or les hôtes évoluent eux aussi dans l'espace qui structure également leur population (Jetten et Taekken, 1994). Les moustiques ont besoin d'un site de repos pour la maturation des œufs, la disponibilité et la qualité de ces sites de repos dépend du paysage (Jetten et Taekken, 1994 ; Clements, 1999). D'autre part, la dispersion des moustiques est affectée par l'occupation du sol (Jetten et Taekken, 1994). Les moustiques volent habituellement près du sol ou légèrement au-dessus de la végétation, qui peut créer un microclimat. Selon les espèces les préférences pour ces microclimats varient, elles sont réparties en quatre catégories (Clements, 1999 ; Becker *et al.*, 2010) : le plus grand nombre des espèces évoluent en milieu ouvert (distances de vol les plus grandes), d'autres dans les bois (distances de vol modérées), d'autres à l'interface entre les champs et les forêts, et finalement, il y a aussi celles qui évoluent en zone urbaine (courtes distances de vol). La longueur du déplacement des individus dépend donc des caractéristiques de l'environnement : urbain/rural, végétation dense/éparse ou disponibilité en ressources (hôtes, sites de ponte) (Clements, 1999).

Actuellement, les connaissances sur l'effet de l'espace sur les dynamiques de population de moustiques progressent grâce notamment à de nouveaux outils (SIG, modélisation), mais il reste encore de nombreuses inconnues sur leurs influences. Par exemple, si on sait que le vent a une influence sur la dispersion des moustiques (Jetten et Taekken, 1994 ; Becker *et al.*, 2010), son effet précis reste difficilement quantifiable. Autre exemple, la diversité spécifique des moustiques est différente en fonction des habitats larvaires (Rioux, 1958 ; Jetten et Taekken, 1994), en revanche, l'influence de la répartition de ces habitats sur la structuration dans l'espace des populations d'adultes restent à quantifier pour de nombreuses espèces.

5. Conclusion

La structure physique du milieu constitue un cadre structurant dans lequel se déroulent les processus biotiques (colonisation, compétition, relations trophiques…). C'est cet ensemble complexe qui détermine la structuration des populations dans l'espace. Pour les moustiques, comme pour les autres êtres vivants, la structure physique du paysage influence et structure la répartition de la population dans l'espace. Actuellement, même si l'on connait les principaux facteurs influents, leurs effets sur les populations restent à quantifier précisément.

Chapitre 5 - Etude d'un facteur du paysage structurant les populations de moustiques : la répartition des sites de pontes

1. Impact de la répartition des sites de pontes en zone humide sur la distribution spatiale d'*Anopheles* et de *Culex*, vecteurs potentiels ou avérés d'agents pathogènes dans le sud de la France

1.1. Résumé de l'article

Nous avons vu dans le précédent chapitre que, pour étudier la dynamique de population d'une espèce, il est important de considérer à la fois la composante temporelle et la composante spatiale. Actuellement, peu d'informations quantitatives sont disponibles sur la dispersion des moustiques (Depinay *et al.*, 2004). Pour construire un modèle spatio-temporel de dynamique de population, nous avons notamment besoin d'informations sur les facteurs environnementaux structurant les populations de moustiques dans l'espace et sur leur distance de dispersion moyenne.

Des études expérimentales se sont intéressées à la capacité de dispersion des moustiques. Si la distance de dispersion maximum est souvent une donnée disponible (Clements, 1999), il est difficile d'extraire, des données expérimentales, la distance de dispersion moyenne journalière des individus, notamment parce qu'il n'est pas possible de distinguer les phénomènes de dispersion et de mortalité. D'autre part, même s'il est établi que l'occupation du sol (la végétation) et la présence de sites de ponte influencent l'abondance en adultes (Jetten et Takken, 1994 ; Becker *et al.*, 2010), la relation spatiale entre présence d'habitats larvaires et abondance des adultes n'est pas quantifiée pour de nombreuses espèces et zones géographiques. Nous avons donc cherché à savoir quelle est l'influence de l'occupation du sol et de la présence de sites de ponte sur la distribution spatiale de différentes espèces de moustique en zone humide.

Dans cet article, nous avons étudié les liens successifs entre l'occupation du sol, les habitats larvaires et la répartition spatiale des moustiques adultes en Camargue. En effet, les relations spatiales entre moustiques et facteurs environnementaux sont cruciales pour l'étude du risque de transmission des maladies vectorielles et pour cibler le contrôle des populations de vecteurs. Nous avons utilisé à la fois des données de terrain, des analyses statistiques et un système d'information géographique (SIG). En effet, pour comprendre la relation entre les habitats et la présence ou l'abondance d'espèces, les SIG et les analyses spatiales sont largement utilisés en écologie (Kitron *et al.*, 2000 ; Ryan *et al.*, 2005 ; Rytkonen *et al.*, 2004 ; Ostfled *et al.*, 2005 ; Zeilhofer *et al.*, 2007). Ainsi, nous avons évalué si la localisation des sites de ponte pouvait expliquer la distribution spatiale de moustiques adultes, vecteurs potentiels ou avérés présents en Camargue : les espèces du Complexe *An. maculipennis* (*An. atroparvus, An. melanoon*), *Cx. modestus* et *Cx. pipiens*. *Anopheles atroparvus* est le vecteur historique de plasmodium dans le sud de la France. *Anopheles melanoon* est compétent pour transmettre ces parasites, même si son caractère zoophile peut limiter son rôle vecteur (Ponçon *et al.,* 2007a ; 2007b ; Ponçon, 2008 ; Ponçon *et al.,* 2008). Les deux espèces de *Culex* (*Cx. modestus* et *Cx. pipiens*) sont des vecteurs efficaces et actifs du virus du Nil occidental en Camargue. Nous avons utilisé la méthode développée par Tran *et al.* (2008) pour *An. hyrcanus*. Ces auteurs ont proposé un cadre méthodologique pour construire un modèle environnemental prédictif de la distribution des moustiques immatures et adultes

analysant la relation entre les caractéristiques du paysage et les données entomologiques de terrain (larves et adultes). Par conséquent, les résultats pour les différentes espèces (*An. hyrcanus* et les espèces étudiées dans cet article) peuvent être comparés et discutés.

Dans un premier temps, nous avons identifié par régression logistique le type de formation végétale favorable à la présence des larves de *Culex* et d'*Anopheles*. Pour cette étape, nous avons utilisé des données géoréférencées de prospections larvaires. Dans un deuxième temps, nous avons utilisé une carte des principaux habitats larvaires en zone humide (rizières, roselières, marais à scirpes, zones humides temporairement inondées, et eau claire) pour, à partir des résultats de la régression logistique, cartographier la probabilité de présence de larves sur l'ensemble de la zone d'étude, pour les espèces dont la relation entre occupation du sol et présence de larves était significative. Enfin, nous avons fait l'hypothèse que la présence de larves explique la présence d'adultes. Pour vérifier cette hypothèse, nous avons utilisé la carte de probabilité de présence de larves pour calculer la probabilité de trouver des adultes dans une zone tampon autour de la localisation de pièges estimant l'abondance des adultes. Cette probabilité a été comparée au nombre d'adultes collectés dans ces pièges, fournissant également une évaluation quantitative de la capacité de dispersion des adultes de chaque espèce.

Les résultats montrent un lien étroit entre le biotope et la présence de larves de *Cx. modestus* et du Complexe *An. maculipennis.* La distribution de *Cx. modestus* et *An. melanoon* est principalement due à la répartition des terres agricoles irriguées (rizières) et des roselières, qui sont leurs principaux habitats larvaires. La présence de sites de ponte explique la répartition des adultes des deux espèces. La taille de la zone tampon, qui reflète la capacité de dispersion moyenne des adultes, est de 700 m pour *Cx. modestus* et de 1000 m pour *An. melanoon*. Pour *Cx. modestus* la corrélation entre l'indice adulte calculé et les données de terrain est forte (Pearson $r = 0,78$, $p<0,01$), alors que pour *An. melanoon* cette corrélation est moins marquée (Pearson $r = 0,55$, $p<0,05$). Cette différence suggère que d'autres facteurs, comme la présence d'hôtes, peuvent influencer la répartition des adultes d'*An. melanoon*. Nous n'avons pas trouvé d'association entre la présence de larves de *Cx. pipiens* et le biotope ce qui peut être expliqué par le caractère ubiquiste de l'espèce (Rioux, 1958 ; Clements, 2000). Pour *An. atroparvus* trop peu de larves ont été récoltées pour qu'on puisse appliquer l'étude à cette espèce.

Cette étude a ainsi permis de quantifier la relation entre facteurs environnementaux et distribution des immatures et des adultes pour d'importants vecteurs européens, avérés ou potentiels, qui présentent des habitats larvaires spécifiques. Il s'agit de la première étape pour construire des modèles spatialement explicites de dynamique de populations et de transmission de pathogènes. Ces modèles peuvent servir, par exemple, à cartographier le risque d'émergence de maladies selon différents scénarios de changements environnementaux anthropiques ou climatiques.

1.2. Manuscrit

Role of the repartition of wetland breeding sites on the spatial distribution of Anopheles and Culex, human disease vectors in Southern France

Priscilla Cailly[1,2], Thomas Balenghien[3], Pauline Ezanno[1], Didier Fontenille[4], Céline Toty[4,5], Annelise Tran[2]

[1]INRA, ONIRIS, UMR1300 Bio-agression, Epidémiologie et Analyse de Risques, Nantes, France
[2]CIRAD, UPR AGIRs Animal et Gestion Intégrée des Risques, UMR TETIS, Territoires, Environnement, Télédétection et Information Spatiale, Montpellier, France
[3]CIRAD, UMR Contrôle des maladies, Montpellier, France
[4] IRD, MIVEGEC Maladies Infectieuses et Vecteurs : Ecologie, Génétique, Evolution et Contrôle, Montpellier, France
[5]Centre de Recherche et de Veille sur les maladies émergentes dans l'Océan Indien, Sainte Clotilde, Ile de la Réunion

***Parasites & Vectors* 2011, 4:65**

http://www.parasitesandvectors.com/content/4/1/65

Abstract

Background

In this study, carried out in the Camargue region (France), we combined entomological data with geomatic and modelling tools to assess whether the location of breeding sites may explain the spatial distribution of adult mosquitoes. The species studied are important and competent disease vectors in Europe: *Culex modestus* Ficalbi and *Cx. pipiens* Linnaeus (West Nile virus), *Anopheles atroparvus* Van Thiel, a former *Plasmodium* vector, and *An. melanoon* Hackett, competent to transmit *Plasmodium*.

Using a logistic regression model, we first evaluated which land cover variables determined the presence of *Culex* and *Anopheles* larva. The resulting probability map of larval presence then was used to project the average probability of finding adults in a buffer area. This was compared to the actual number of adults collected, providing a quantitative assessment of adult dispersal ability for each species.

Results

The distribution of *Cx. modestus* and *An. melanoon* is mainly driven by the repartition of irrigated farm fields and reed beds, their specific breeding habitats. The presence of breeding sites explained the distribution of adults of both species. The buffer size, reflecting the adult dispersal ability, was 700 m for *Cx. modestus* and 1000 m for *An. melanoon*. The comparatively stronger correlation observed for *Cx. modestus* suggested that other factors may affect the distribution of adult *An. melanoon*. We did not find any association between *Cx. pipiens* larval presence and the biotope due to the species' ubiquist character.

Conclusion

By applying the same method to different species, we highlighted different strengths of association between land cover (irrigated farm fields and reed beds), larval presence and adult population distribution.

This paper demonstrates the power of geomatic tools to quantify the spatial organization of mosquito populations, and allows a better understanding of links between landcover, breeding habitats, presence of immature mosquito populations and adult distributions for different species.

Background

Environmental conditions may determine the presence of species and their population dynamics, especially for insects which are highly dependent on climatic conditions and landscape organization [8,9,29,32]. Geographical Information Systems (GIS) and spatial analyses are used widely in ecology [14,20,29,30,39] to understand the relation between habitats and the presence or abundance of species. When applied to pathogen vectors, these tools render it possible to develop control strategies and compute risk maps [19,35,38-40].

For mosquitoes, which are the most important vectors of human pathogens (malarial *Plasmodium* species, dengue, Chikungunya, yellow fever viruses, *etc.*), several authors have noted the possibility of mapping the distribution of immature and adult populations as a function of landscape characteristics [11,18,34,37]. Mosquito larvae are purely aquatic and develop in water bodies, the type of which is more or less specific to each species. Various landscape components, such as land cover, hydrologic networks, vegetation characteristics, and human and animal population distributions, may determine the presence and abundance of immature mosquitoes, the dispersion of adult from breeding sites, and the abundance of adult mosquitoes in different habitats. Human activities that modify the landscape, such as irrigated fields and land settlements, consequently may impact the temporal and spatial distribution of mosquitoes [38,39], *e.g.* change the availability of breeding sites in time and space.

The spatial distribution of mosquitoes determines their contact with vertebrate hosts, which influences in turn the spatial spread of vector-borne pathogens. An understanding of the relationship between the availability of productive breeding sites and landscape and climatic conditions, and of how mosquitoes disperse from breeding sites, should therefore contribute to more accurate predictions of disease spread.

Tran *et al.* (2008) [37] proposed a framework to build a predictive environmental model for immature and adult mosquito distribution that analyzes the relationship between landscape characteristics and mosquito field collections (larvae and adults). They successfully applied this approach on *Anopheles hyrcanus* (Pallas), a potential malaria vector, in the Camargue region of southern France. They demonstrated that the repartition of this species' breeding sites was the main driver behind the distribution of the adult population. In this paper, we aimed to evaluate the impact of the repartition of wetland breeding sites on the spatial distribution of *Culex modestus* Ficalbi, *Cx. pipiens* Linnaeus, and *An. maculipennis* Complex. For the latter, we focussed on *An. atroparvus* Van Thiel, a former plasmodium vector in southern France, and *An. melanoon* Hackett, which is competent to transmit malaria parasites, although its preference for large mammal hosts may limit its potential role as a vector [23-26].

Both *Culex* species are efficient and active vectors of the West Nile virus (WNV) in the Camargue region [1-4]. We applied the same methodology developed by Tran *et al.* (2008) [37] on *An. hyrcanus* on *An. melanoon, Cx. modestus* and *Cx. pipiens*. The results for the four species consequently can be compared and discussed.

Methods

Study area

The Camargue is a region located in the Rhône River delta in southern France (between 43.33° and 43.73° north and 4.05° and 4.93° east) (Fig.1). This area has a Mediterranean climate characterized by warm, dry summers and mild, wet winters. Sparsely populated by humans, the region is an ecological mosaic shaped by the sea in the south and agricultural activities in the north. The southern landscapes are influenced by the presence of saltwater, and are composed of associations of halophytic plants and salt ponds. During the summer, evaporation leads to a water deficit that is compensated by artificial flooding linked to human activities (cultivation, extensive breeding of bulls and horses, hunting and fishing). Vegetation associated with fresh water is composed of reed marshes, wet meadows, and riverine forest. The northern landscapes of this area are mostly composed of rice fields and pastures.

Larva and adult mosquitoes were collected on three sites that are potentially suitable for *Anopheles* and *Culex* species (Fig.1). The “Carbonnière” site includes arable paddies and different types of marshes. There is a considerable amount of human activity through agriculture, animal husbandry, hunting, and tourism. Mosquito control is carried out almost exclusively against the pest species *Aedes caspius* (Pallas) and *Ae. Detritus* Haliday, and mainly is applied to their principal breeding sites: salt marshes and irrigation canals. Mosquito control activities therefore have only limited consequences on *Culex* and *Anopheles* populations. Moreover, insecticide sprayings on rice fields, which previously had affected mosquito populations, currently are restricted largely due to European regulations [24]. The “Marais du Vigueirat” site is a nature reserve holding a large wetland with marshes and reed beds. Human activities and impacts in the reserve are limited, and mosquito populations are not controlled. The “Méjanes” site is a rice paddy area located inside a nature reserve where mosquito populations are not controlled.

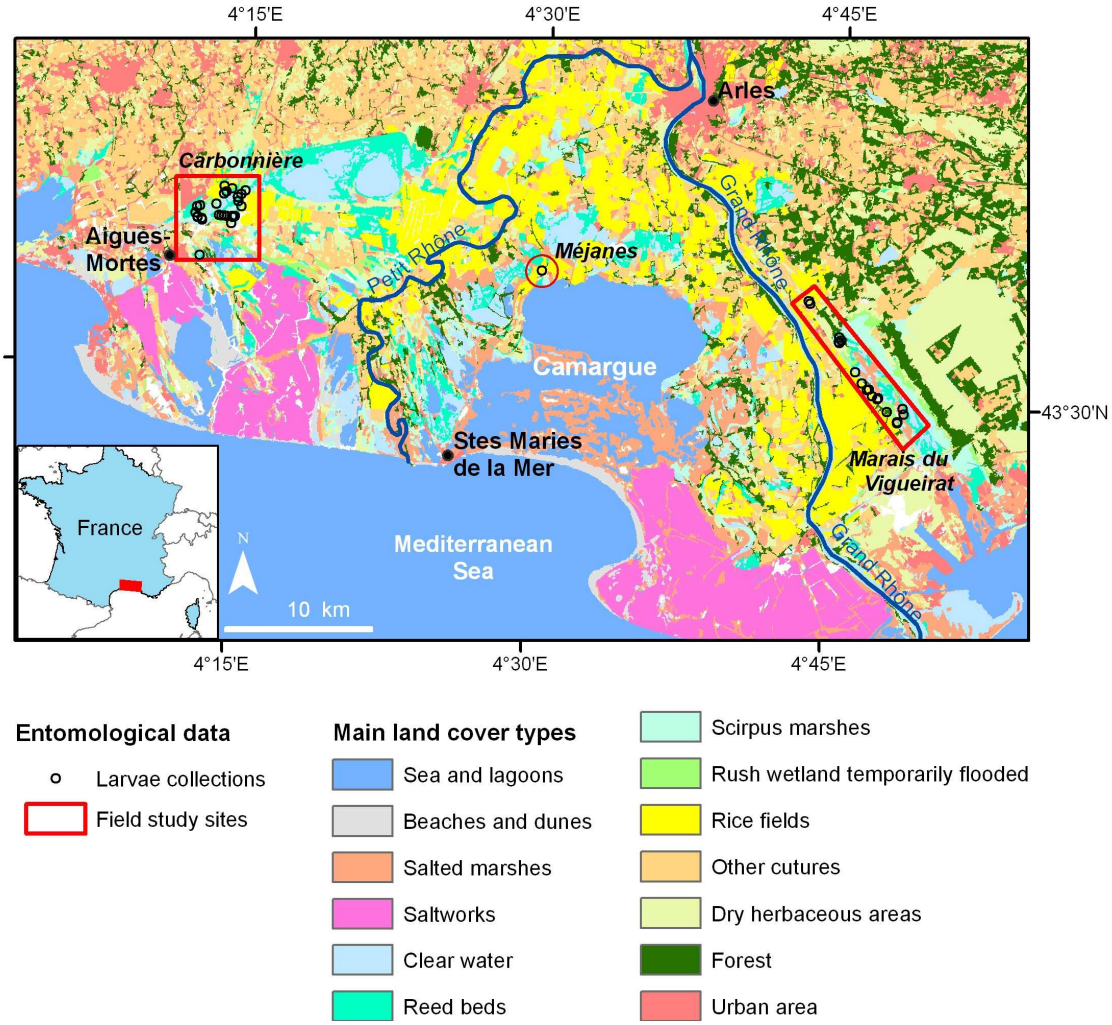

Figure 1 – Location of the study area and the mosquito sampling sites in the Camargue, Southern France. Background: Land cover map derived from Landsat ETM+ imagery.

Entomological data

To collect larvae, 80 potential breeding sites (37 in "Marais du Vigueirat", 41 in "Carbonnière" and 2 in "Méjanes") were visited in 2006 every month from April to October, the period when mosquitoes are active. Standard dipping techniques were used [33]; larvae were stored in absolute alcohol and identified down to the species level using a morphological identification key [31] and Polymerase Chain Reaction (PCR) assay to separate *An. atroparvus* and *An. melanoon* [27]. We organized the larval collection data by presence (at least one larva collected during the whole period) and absence (no larva collected). The larvae of five *Culex* and *Anopheles* species were collected: *Cx. modestus*, *Cx. pipiens*, *An. atroparvus, An. melanoon,* and *An. hyrcanus*. All five species were present on all three sites with the exception of *An. atroparvus*; only a few larvae (N = 3) of this species were collected. Data on *An. hyrcanus* were analyzed in a previous paper [37]. We therefore focused our statistical analysis on the three other abundant species: *Cx. modestus*, *Cx. pipiens*, and *An. melanoon*.

Adult mosquitoes were captured the previous year, 2005, from March to October. As numerous individuals working in the study area reported that environmental conditions and mosquito populations were similar in 2005 and 2006, there is no reason to believe that the gap between the collection of adults and larvae prejudiced the study. Adults were captured on 8 locations in "Marais du Vigueirat" and 8 locations in "Carbonnière". Centers for Disease

Control (CDC) light traps associated with carbon dioxide dry ice were used from 19:00 to 10:00 the following morning for two consecutive nights once every two weeks (512 collections). Adults then were identified down to the species level using the same techniques applied to larvae. In 2005, we collected adults of fours species, *Cx. modestus*, *Cx. pipiens*, *An. melanoon* and *An. hyrcanus,* on the two field study sites. Due to logistical constraints, it was not possible to carry out collections of adult mosquitoes in "Méjanes"; the site was added in 2006 to catch additional larvae.

All collections of adult and larva mosquitoes were localized using a Global Positioning System (GPS) receiver.

Land cover map

A land cover map was obtained using a supervised object-oriented classification of two Landsat Enhanced Thematic Mapper (ETM+; spatial resolution of 30 m) images from the dry (July 21, 2001) and wet (October 25, 2001) seasons (method presented in [37]). This map was computed to include the main wetland mosquito habitats: rice fields, reed beds, *Scirpus* marshes, temporarily flooded rush wetland, and clear water (Fig.1).

Spatial distribution of mosquito larvae

We used a logistic regression to test the association between the presence of larva in the breeding sites (response variable) and the land cover classes (explanatory qualitative variables) to estimate the regional risk of larval presence. Logistic regression commonly is used to study the relationship between a binary variable (presence/absence) and risk factors which may be qualitative or quantitative variables [6]. First, spatial autocorrelations of larval samples were tested (calculation of Moran's I index) and three logistic regression models were built [37]. The model that had the best accuracy then was chosen. We used a multi-cross-validation to assess the stability and quality of the predictions of the model implemented with R freeware [36]. The sample (n = 80) first was divided randomly into two sub-samples. One sub-sample (n_1 = 60) was used to build the logistic regression model. Larval presence then was predicted using a risk threshold value of 0.5, which was the optimal cut-off threshold estimated by a Receiver-Operating Characteristic analysis [22]. The model accuracy (overall accuracy, sensitivity (confidence interval 95%) and specificity (confidence interval 95%)) was assessed by comparing the predicted values and the values of the second sub-sample (n_2 = 20). This procedure was repeated 1,000 times to assess the stability of the model and determine its parameters. Finally, for each species, we calculated a larval index for all map pixels using ESRI ArcGIS™ (Spatial Analyst Tools). This larval index was the probability of larva being present at least once in the year and was obtained by applying the logistic transformation to each pixel according to the pixel's land cover class. As mosquito control measures were being implemented during the capture period, they were taken into account in the larval index maps (*e.g.* rice fields likely to be treated were excluded).

Spatial distribution of adult mosquitoes

Assuming that the presence of breeding sites in the environment impacts the distribution of adult mosquito populations, we assessed the association between the probability of larval presence, estimated by the larval index, and the maximum adult mosquito catch. We compared the adult index, which was the projected probability of adult presence based on the larval index, with the maximum number of adults captured during the year. The risk of pathogen transmission increases with host/vector contacts, which in turn increase with the

number of vectors. Tran *et al.* (2008) [37] and Ponçon *et al.* (2008) [26] used this maximum adult mosquito catch value to assess the highest risk of host/vector contact in the Camargue. For each adult collection site, we used ArcGIS™ to compute an adult index as the average of the larval index in a buffer area around the trapping site. Different buffer sizes were tested (ranging from 100 to 3,000 meters) to test for a large range of dispersion radiuses. We calculated the Pearson correlation coefficient between the computed adult index and the observed adult abundance. The optimum buffer size was the smallest one maximising the correlation.

Results

Mosquito collections

For *Cx. modestus*, *Cx. pipiens* and *An. melanoon*, the most frequented breeding sites were rice fields followed by reed beds (Fig. 2). Only *Culex* larvae were collected in rush wetlands. All three species were collected in *Scirpus* marshes.

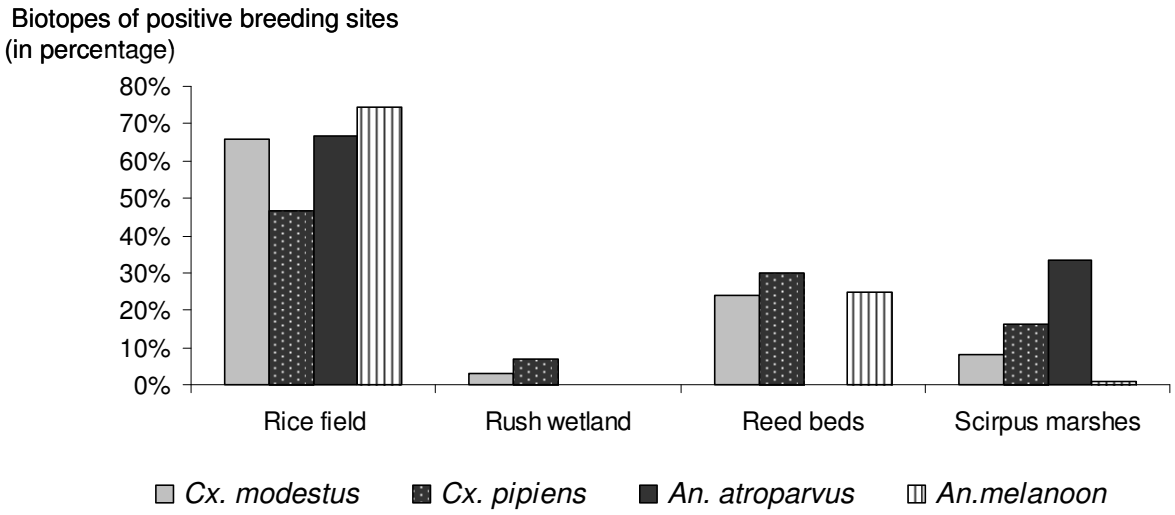

Figure 2 – Contribution of each biotope to the breeding sites of mosquito species in the Camargue, France. Larvae were captured from March to October 2005. Larvae captured: 144 for An. melanoon, 328 for Cx. pipiens, 428 Cx. modestus.

Populations were more abundant in "Marais du Vigueirat" than "Carbonnière": 163,922 *Cx. modestus,* 60,944 *Cx. pipiens* and 1,290 *An. melanoon* were collected in "Marais du Vigueirat" compared to 26,279 *Cx. modestus,* 30,626 *Cx. pipiens* and 241 *An. melanoon* adults collected in "Carbonnière".

Spatial distribution of larval populations

Larval abundances were not spatially auto-correlated (Moran's I indices = 0.07, -0.03, 0.17 and associated p-values = 0.45, 0.89, 0.07 for *An. melanoon, Cx. modestus* and *Cx. pipiens* respectively). Therefore, observations could be considered as being independent in the analysis. The model with the best compromise between sensitivity and specificity, as well as the best overall accuracy, explained the presence of larvae as a function of biotope (for *Cx. modestus* sensitivity = 0.57[0.33-0.83], specificity = 0.87[0.73-1], overall accuracy =

0.75[0.58-0.89]; for *Cx. pipiens* sensitivity = 0.33[0-0.67], specificity = 0.7[0.62-0.76], overall accuracy = 0.69[0.53-084]; for *An. melanoon* sensitivity = 0.75[0.4-1], specificity = 0.83[0.71-0.93], overall accuracy = 0.79[0.63-0.89]). Rice field and reed bed biotopes were associated with the presence of *Cx. modestus* and *An. melanoon* larvae (Tab. 1). For *Cx. pipiens*, we did not found any significant association.

Table 1 – Prediction of larval presence using regression models in the Camargue region, France.

Species	Model	Regression coefficient	[95%CI[a]]	p[b]
Culex modestus	Intercept	-17.09	[-17.57 ;-16.67]	
	Biotope			
	Rush wetland	12.74	[-4.19^{E}-09 ;16.47]	
	Rice field	17.93	[17.02 ;19.11]	*
	Reed beds	16.12	[15.34 ;17.01]	*
	Marshes with *Scirpus*	15.97	[14.96 ;16.87]	
Culex pipiens	Intercept	-17.61	[-18.57 ;-17.57]	
	Biotope			
	Rush wetland	5.93^{E}-11	[-7.65^{E}-09 ;7.66^{E}-09]	
	Rice field	17.45	[17.02 ;18.11]	
	Reed beds	16.59	[16.01 ;17.01]	
	Marshes with *Scirpus*	15.95	[15.17 ;16.47]	
Anopheles melanoon	Intercept	-19.57	[-19.57 ;-19.57]	**
	Biotope			
	Rush wetland	-5.54^{E}-11	[-3.91^{E}-08 ;3.47^{E}-08]	
	Rice field	19.91	[19.48 ;20.34]	**
	Reed beds	17.93	[17.21 ;18.29]	**
	Marshes with *Scirpus*	-5.54^{E}-11	[-3.91^{E}-08 ;3.47^{E}-08]	

[a]CI: confidence interval; [b]p: $p < 0.01$ (**); $p < 0.05$ (*)

From these results, larval index maps were obtained (Fig. 3) that show the spatial repartition of *Cx. modestus* and *An. melanoon* larvae over the entire landscape.

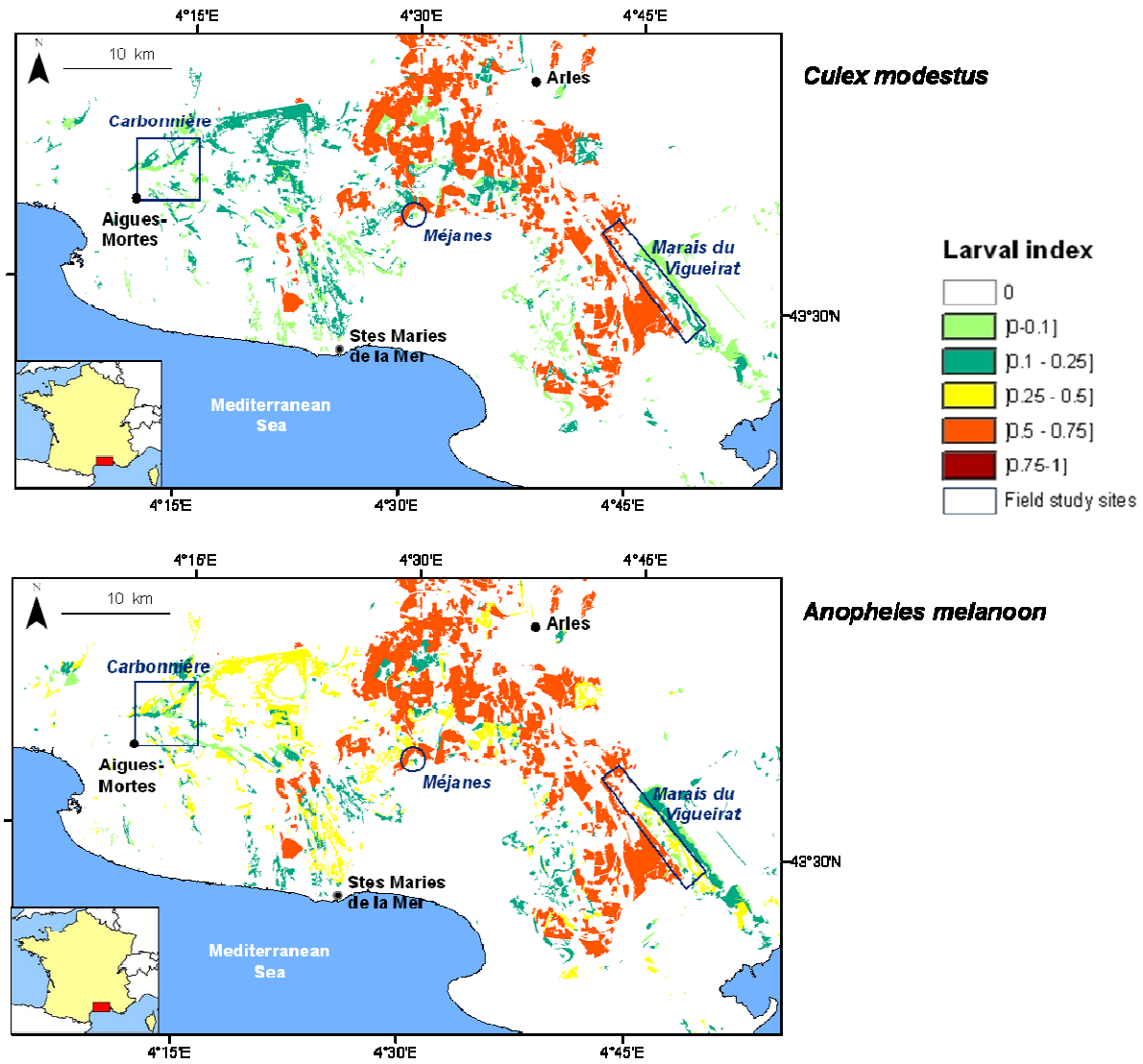

Figure 3 – Maps of the larval index for two mosquito species in the Camargue, France. Colour scale of the probability of larval presence ranges from green (low probability) to brown (high probability).

Spatial distribution of adult populations

Adult indices were significantly correlated with the observed abundance of *Cx. modestus* and *An. melanoon*. For *Cx. modestus*, the correlation coefficient between the computed adult index and the observed abundance increased with the buffer radius up to 700 m, when the correlation coefficient reached a plateau (Fig. 4). For *An. melanoon*, this coefficient increased with the buffer radius up to 1000 m, and then decreased (Fig. 4). The correlation was stronger for *Cx. modestus* (Pearson r = 0.78 for buffer radius = 700 m, $p<0.01$) than for *An. melanoon* (Pearson r = 0.55 for buffer radius = 1000 m, $p<0.05$).

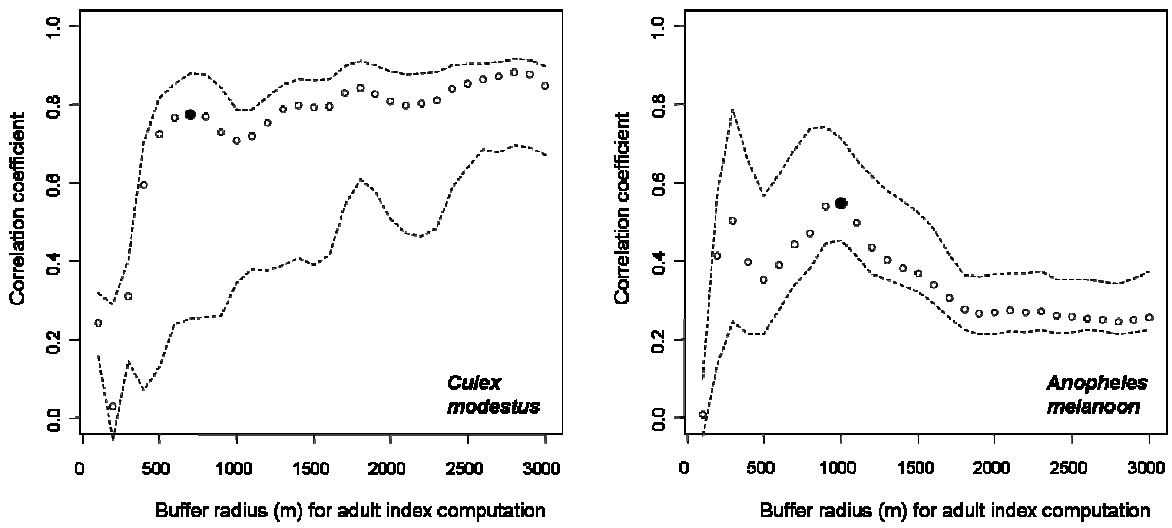

Figure 4 – Correlation the estimated and the observed mosquito adult abundance, function of the buffer radius, Camargue, France. In full black dot, the buffer radius identified as the optimal buffer size. Dashed lines indicate the confidence envelope, computed by leave-one-out method.

Discussion

Models of mosquito spatio-temporal dynamics can be used to focus surveillance, assess control strategies, and understand mechanisms of the epidemiology of mosquito-borne diseases. However, it remains difficult to determine the environmental factors structuring the spatial distribution of mosquito populations on a large scale [10]. In this study, we used landscape characteristics and mosquito field collections (larvae and adults) to produce predictive maps of the fine spatial distribution of populations of Cx. *modestus* and *An. melanoon* larvae and to assess the dispersion ability of adults in a wetland area of southern France.

We confirmed that *Cx. modestus* and *An. melanoon* larvae are present mainly in irrigated farm fields, as was demonstrated in a previous entomological survey in this area [28]. Irrigated farmland such as rice fields are known to be important breeding sites for *Anopheles* species [12,13,21,37]. Other biotopes such as reed beds are less productive; however, they may constitute the only available breeding sites when rice fields are dry [5,28]. The wide distribution of *Cx. modestus* larvae can be explained by their ability to colonize relatively salty breeding sites such as *Scirpus* marshes. In contrast, *Cx. pipiens* larval presence was not related to a preferred biotope among the sampled wetland habitats. This result confirms their ability to colonize diverse breeding sites, rendering the species ubiquitous [8,28].

The adult index was correlated with the observed abundance of *Cx. modestus* and *An. melanoon*. The spatial distribution of the breeding sites thus strongly influenced adult abundance, as was suggested by studies on other *Anopheles* species [16,39,40]. This correlation was lower for *An. melanoon* than for *Cx. modestus*, suggesting that other factors may influence *An. melanoon* distribution. Dispersion occurs when mosquitoes are seeking hosts, resting places and breeding sites. Host presence therefore may be an explanatory factor of the observed adult abundance [16,40] because the traps mainly collected host-seeking females. Moreover, vegetation characteristics such as openness and topography are known to drive female dispersion [13,39]. However, the study area is flat, with no elevations. Although wind is

known to inhibit the flight activity of mosquitoes[3], it also may transport mosquitoes over long distances. We therefore do not think that wind plays an important role in structuring mosquito populations in the Camargue. Different optimum buffer sizes, which can be interpreted as different distances of active dispersion around an emergence site, were observed for the two species, the smallest being observed for *Cx. modestus*. This species is known to have limited dispersion ability [17]. We estimated the average active dispersion distance of *An. melanoon* to be one kilometre, which is consistent with findings in the literature [8,13]. This dispersion range should not only be regarded as an individual flight range, but as the average dispersion ability of the population.

By applying the same method to different species, *An. hyrcanus* (results presented in [37]), *An. melanoon, Cx. modestus* and *Cx. pipiens* (this study), it was possible to highlight different strengths of association between land cover, larval presence and adult population distributions. The adult index computed for *An. hyrcanus* was correlated closely with the observed adult abundance values (Pearson $r = 0.97$, buffer size = 300 m, $p<0.05$). All together, the results indicate that these associations are stronger for species with marked preferences for breeding habitats and more restricted active dispersion ability. When mosquito species are opportunist, they can choose between a range of potential hosts; the presence and abundance of one particular host consequently has less influence on their distribution. Moreover, we illustrated the capacity of spatial analyses to characterize important features of mosquito behaviour (such as breeding site preferences) and to quantify some of them (such as dispersion distance). Based on our results, predictive maps of the presence of *Cx. modestus* and *An. melanoon* could be produced. However, quantitative maps accounting for seasonal variations in abundance could not be produced without the use of a predictive model of population dynamics.

The time gap between the acquisition of satellite data (2001) and the entomological surveys (2005-2006) was not prejudicial in a context of relative landscape stability [7]; this was confirmed during field studies [15]. Human activities in the Camargue, including non-agricultural areas and nature reserves, which might affect the landscape mainly consist of flooding for fishing, hunting, and conservation purposes. Inter-annual variations of climatic conditions therefore have limited consequences on landscape in the Camargue. The same sampling procedures were carried out on the “Marais du Vigueirat” and “Carbonnière” sites (8 traps). We demonstrated that we could relate the repartition of breeding sites to adult abundance. Differences in adult abundance thus appear to be mainly due to differences in the landscape of the sites.

The epidemiology of vector-borne diseases largely depends on vectors which are affected by environmental conditions. As these environmental conditions evolve in time and space, the study of the epidemiology of such diseases requires a combination of several approaches such as field entomology, geomatics, and modelling. Field entomology informs mosquito biology. Geomatics identifies links that exist between vectors and their environment. Modeling integrates all of this knowledge to better understand the functioning of the epidemiology of vector-borne diseases and to identify risk zones. Moreover, spatio-temporal models enable mosquito abundance over time and dispersion in space to be calculated by taking into account changes in the landscape [38]. This tool could be used to map the risk of disease emergence under different scenarios of climate and anthropogenic environmental change.

References

1 Balenghien, T., doctorat, Université Joseph-Fourier - Grenoble I 2006

2 Balenghien, T., Fouque, F., Sabatier, P., and Bicout, D. J. 2009 Horse-, Bird-, and Human-Seeking Behavior and Seasonal Abundance of Mosquitoes in a West Nile Virus Focus of Southern France. *Journal of Medical Entomology* **43**: 936-946

3 Balenghien, T. *et al.* 2008 Vector competence of some French *Culex* and *Aedes* mosquitoes for West Nile virus. *Vector Borne Zoonotic Dis.* **8**: 589-595

4 Balenghien, T. *et al.* 2007 Evidence of laboratory vector competence of *Culex modestus* for West Nile Virus. *Journal of the American Mosquito Control Association* **23**: 233-236

5 Becker, N. *et al.*, 2010 *Mosquitoes and Their Control, Second edition* (Springer; 2nd ed. edition)

6 Bouyer J. 1991 Logistic regression in epidemiology, Part I. *Rev Epidém et Santé Publ* **39**: 79-87

7 Camargue PNRd. Occupation du sol en Camargue : cartographie du territoire du Parc naturel régional de Camargue en 2001 et évolution depuis 1991. 2001

8 Clements, A. N., 1999 *The Biology of Mosquitoes: Sensory, Reception, and Behaviour*. (CABI Publishing, Eastbourne)

9 Clements, A. N., 2000 *The biology of mosquitoes: development, nutrition and reproduction*. (CABI Publishing, Eastbourne)

10 Dale, P. E. R. and Knight, J. M. 2008 Wetlands and mosquitoes: a review *Wetlands Ecology and Management* **16**: 255-276

11 Diuk-Wasser, M. A., Brown, H. E., Andreadis, T. G., and Fish, D. 2006 Modeling the Spatial Distribution of Mosquito Vectors for West Nile Virus in Connecticut, USA. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* **6**: 283-295

12 Diuk-Wasser, M. A. *et al.* 2007 Effect of rice cultivation patterns on malaria vector abundance in rice-growing villages in Mali. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **76**: 869-874

13 Jetten, T. H. and Takken, W., 1994 *Anophelism without malaria in Europe: a review of the ecology and distribution of the genus Anopheles in Europe*. (Wageningen agricultural university press, Wageningen)

14 Kitron, U. 2000 Risk Maps: Transmission and Burden of Vector-borne Diseases. *Parasitology Today* **16**: 324-325

15 Langewiesche, K. Evaluation des risques d'émergence, d'installation et de diffusion du paludisme en France dans un contexte de changement global (environnement et climat) : projet EDEN, volet sciences sociales., 2006

16 Minakawa, N., Seda, P., and Yan, G. 2002 Influence of host and larval habitat distribution on the abundance of African malaria vectors in western Kenya. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **67**: 32-38

17 Mouchet, J. *et al.* 1970 Epidémiologie du virus West Nile : étude d'un foyer en Camargue V. Le vecteur : *Culex modestus* Ficalbi Diptera ; Culicidae. *Ann Inst Pasteur (Paris)* **118**: 839-855

18 Mushinzimana, E. *et al.* 2006 Landscape determinants and remote sensing of anopheline mosquito larval habitats in the western Kenya highlands. *Malaria Journal* **5**: 13

19 Mutuku, F. M. *et al.* 2009 A supervised land cover classification of a western Kenya lowland endemic for human malaria: associations of land cover with larval *Anopheles* habitats. *International Journal of Health Geographics* **8**: 19

20 Ostfeld, R. S., Glass, G. E., and Keesing, F. 2005 Spatial epidemiology: an emerging (or re-emerging) discipline. *Trends in Ecology & Evolution* **20**: 328-336

21 Overgaard, H. J., Ekbom, B., Suwonkerd, W., and Takagi, M. 2003 Effect of landscape structure on anopheline mosquito density and diversity in northern Thailand: Implications for malaria transmission and control. *Landscape Ecology* **16**: 605-619

22 Park, S. H., Goo, J. M., and Jo, C. H. 2004 Receiver operating characteristic 5ROC) curve: Practical review for radiologists. *Korean Journal of Radiology* **5**: 11-18

23 Ponçon, N., Montpellier II, 2008

24 Ponçon, N. *et al.* 2007 Effects of local anthropogenic changes on potential malaria vector Anopheles hyrcanus and West Nile virus vector Culex modestus, Camargue, France. *Emerg. Infect. Dis.* **13**: 1810-1815

25 Ponçon, N. *et al.* 2007 Biology and dynamics of potential malaria vectors in Southern France. *Malar. J.* **6**: 18

26 Ponçon, N. *et al.* 2008 A quantitative risk assessment approach for mosquito-borne diseases: malaria re-emergence in southern France. *Malar. J.* **7**: 147

27 Proft, J., Maier, W. A., and Kampen, H. 1999 Identification of six sibling species of the *Anopheles maculipennis* complex (Diptera: Culicidae) by a polymerase chain reaction assay. *Parasitology Research* **85**: 837-843

28 Rioux, J. A., 1958 *Les Culicides du "Midi" méditerranéen*. (Paris)

29 Ryan, P. *et al.* 2004 Spatial statistical analysis of adult mosquito (Diptera: Culicidae) counts: an example using light trap data, in Redland Shire, southeastern Queensland, Australia. *Journal of Medical Entomology* **41**: 1143-1156

30 Rytkonen, M. J. 2004 Not all maps are equal: GIS and spatial analysis in epidemiology. *International Journal of Circumpolar Health* **63**: 9-24

31 Schaffner, F. *et al.* eds., *The mosquitoes of Europe*, IRD éditions and EID Méditerranée ed. (Paris, 2001)

32 Schowalter, T. D., 2006 *Insect Ecology: An Ecosystem Approach*, 2nd Revised edition (13 juillet 2006) ed. (Academic Press Inc, LONDON)

33 Silver, J. B., 2008 *Mosquito ecology: field sampling methods*.

34 Sithiprasasna, R., Ja Lee, W., Ugsang, D., and Linthicum, K. 2005 Identification and characterization of larval and adult anopheline mosquito habitats in the Republic of Korea: potential use of remotely sensed data to estimate mosquito distributions. *International Journal of Health Geographics* **4**: 17

35 Stoops, C. A. *et al.* 2008 Remotely-sensed land use patterns and the presence of Anopheles larvae (Diptera: Culicidae) in Sukabumi, West Java, Indonesia. *Journal of Vector Ecology* **33**: 30-39

36 Team, R. R. C., R:A language and environment for statistical computing. (Austria: R Foundation for Statistical Computing, Vienne, 2006)

37 Tran, A. *et al.* 2008 Using remote sensing to map larval and adult populations of *Anopheles hyrcanus* (Diptera: Culicidae) a potential malaria vector in Southern France. *International Journal of Health Geographics* **7**: 9

38 Vanwambeke, S. O. *et al.* 2007 Impact of Land-use Change on Dengue and Malaria in Northern Thailand. *EcoHealth* **4**: 37-51

39 Zeilhofer, P. *et al.* 2007 Habitat suitability mapping of *Anopheles darlingi* in the surroundings of the Manso hydropower plant reservoir, Mato Grosso, Central Brazil. *International Journal of Health Geographics* **6**

40 Zhou, G. *et al.* 2007 Spatial Relationship between Adult Malaria Vector Abundance and Environmental Factors in Western Kenya Highlands. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **77**: 29-35

Conclusion de la troisième partie

Dans cette partie nous avons vu qu'il existe des relations étroites et complexes entre la structure physique du milieu et l'organisation des populations. Etroites, parce que les performances biologiques et démographiques des organismes dépendent de leur adéquation avec l'environnement physique et social. Complexes, parce que l'environnement « physique » est bien souvent un substrat vivant (la végétation) et parce que les relations entre celui-ci et les espèces de la population considérée peuvent s'exprimer par l'intermédiaire d'interactions biotiques (compétition, prédation, mutualisme…). En ce qui concerne les moustiques, les facteurs qui structurent la population sont actuellement connus, mais leurs relations restent souvent à quantifier précisément.

Nous avons montré que pour une espèce spécialiste la répartition et les caractéristiques des sites de ponte sont structurantes pour la distribution de larves en Camargue, ce qui a des répercussions sur la dynamique de population de moustiques puisque la disponibilité de ces sites de ponte varie dans le temps. Nous avons pu aussi estimer les distances moyennes de dispersion des moustiques adultes.

Cette troisième partie nous montre qu'il est important et même nécessaire de considérer l'espace en dynamique de population et plus particulièrement pour les moustiques. La spatialisation du modèle temporel de la DPM comme celui développé dans le Chapitre 2 permettrait alors de prendre en compte deux éléments importants pour la dynamique de population que sont les mouvements des individus et la structure de l'environnement dans lequel ils évoluent. De plus, cela permet d'étudier les relations qui peuvent exister entre la population et cet environnement.

Partie IV Prise en compte de la composante spatiale dans un modèle de dynamique de population

Dans cette quatrième partie, nous abordons la prise en compte de la composante spatiale dans les modèles de dynamique de population. Dans un premier temps, les différentes catégories de modèles qui intègrent la composante spatiale en dynamique de population sont présentées (Chapitre 6). Dans un second temps, le modèle spatio-temporel de population de moustiques est développé (Chapitre 7). Lorsque le modèle sera étudié et évalué, il fera l'objet d'une publication.

Chapitre 6 - Point sur les modèles intégrant la composante spatiale en dynamique de population

1. Introduction

Avec le développement des outils informatiques et des capacités de calcul, différentes démarches intégrant la dimension spatiale dans les modèles de dynamique de population sont désormais possibles. Ces modèles intégrant la composante spatiale en dynamique de population présentent différents niveaux de réalisme en fonction de la question de recherche posée : un compromis est nécessaire entre réalisme et simplicité (Tilman et Kareiva, 1997). Nous nous sommes intéressés ici seulement aux modèles qui peuvent considérer une seule espèce.

Après avoir brièvement présenté les différentes catégories de modèles (§IV.6.2), nous détaillons les différents modèles (Tab. IV.6.1) en fonction de leur représentation de l'espace : d'abord les modèles à espace implicite (§IV.6.3), puis ceux à espace explicite (§ IV.6.4 et § IV.6.5).

Leurs caractéristiques, avantages et inconvénients sont présentés. Cela nous a permis de choisir la catégorie de modèle qui correspondait à nos objectifs pour la spatialisation du modèle de population de moustiques.

2. Les catégories de modèles

Les modèles en dynamique de population peuvent être classés en catégories (Tab. IV.6.1), selon les choix conceptuels et techniques, qui sont réalisés en lien avec le système biologique représenté.

Tout d'abord, les **modèles** peuvent être **spatialement implicites**. Ils n'ont pas de localisation d'espace topographique, les coordonnées spatiales ou les indices des patches d'habitat n'étant pas utilisés (Czaran *et al.* 1998). Cependant, des hypothèses concernant une certaine structure spatiale des interactions sont toujours présentes dans leurs postulats. Ces modèles peuvent être très utiles pour étudier certains processus de dynamique de population liés au paysage comme par exemple l'impact d'un paysage composé d'habitats sources et puits sur la dynamique de population intra et inter-spécifique. Néanmoins, ces modèles analytiques excluent la possibilité d'examiner les effets de tous les aspects de la structure du paysage (différents patrons de qualité de l'habitat) sur les populations, tel que l'isolement de patch, puisque l'agencement des patches d'habitat dans la matrice n'est pas spécifié (Dunning *et al.*, 1995 ; Travis et Dytham, 1999). D'autre part, cette catégorie de modèles est trop abstraite pour une comparaison directe avec les données d'observation et il y a très peu de travaux empiriques sur l'explication ou l'étude de données expérimentales (Czaran *et al.* 1998).

Au contraire, les **modèles spatialement explicites** font l'hypothèse que des individus sont alloués à un espace topographique (Tilman et Kareiva, 1997 ; Czaran *et al.* 1998 ; Gros 2001). Ces modèles combinent un simulateur de dynamique de population avec une carte de paysage qui décrit la distribution des éléments du paysage. Avec cette carte, l'emplacement des

patches, les individus et d'autres éléments d'intérêt sont explicitement incorporés dans le modèle permettant ainsi d'intégrer des paysages réels aux modèles de simulation. Ces modèles permettent d'étudier par exemple l'influence de l'évolution des caractéristiques du paysage sur la dynamique de la population ou la réponse des organismes aux changements d'habitat. En effet, ces derniers peuvent avoir lieu à différentes échelles spatiales et temporelles : changements globaux, climatiques ou liés à la gestion anthropique du paysage à l'échelle régionale et locale, ainsi que tous les évènements susceptibles de modifier le paysage (incendies, inondations, catastrophes…). Toutes ces questions sont plus difficilement étudiées avec les autres méthodes utilisées en dynamique de population (observation, études expérimentales, analyses statistiques) (Dunning *et al.* 1995). Ces modèles spatialement explicites permettent de modéliser avec précision des paysages complexes et contribuent à améliorer les connaissances sur les phénomènes écologiques liés au paysage et à développer des applications pour la gestion et la conservation des populations. Ces modèles intégrant de l'information supplémentaire sont plus lourds que les modèles à espace implicite en termes de temps de calcul pour les simulations et ont besoin d'être davantage renseignés.

Tableau IV. 6.1 : Les catégories de modèles qui intègrent la dimension spatiale en dynamique de population. Ils sont classés ici selon leur représentation de l'espace, du temps, de la représentation de la population (masse-interaction ou objet-interaction). Le temps et l'espace peuvent être considérés comme des entités continues (C) ou discrètes (D).

Espace		Temps	Population	Modèle	Formulation	Référence
Implicite		C	Masse-interaction	Métapopulation	EDO ou ED	1
		D		Agrégation	EDO ou ED	2
Explicite	C	C	Masse-interaction	Réaction-diffusion	EDP	3, 4
		D	Objet-interaction	Distance	règles	5
		D		*Tesselation*	règles	5
		D		Voisinage	règles	1, 6
		C		Processus ponctuels spatialisés	règles	6
	D	C	Masse-interaction	Métapopulation spatialement réalistes	EDO	1, 3
		D		Réseaux d'itérations couplées	EDO	7, 8
		D	Objet-interaction	Réseaux d'automate cellulaire	règles	3, 5
		C		Systèmes d'interaction de particules	règles	6
		C		Ecologie artificielle	règles	7

1 : Hanski, 1999 ; 2 : Hassell et May, 1974 ; 3 : Tilman et Kareiva, 1997 ; 4 : Gros, 2001 ; 5 : Czaran *et al.* 1998 ; 6 : Berec, 2002 ; 7 : McGlade, 1999 ; 8 : Auger *et al.*, 2010
Abréviations : ED : équation à différence ; EDO : équations différentielles ordinaires ; EDP : équations aux dérivées partielles.

Ces modèles peuvent représenter une population (**modèles de type masse-interaction**) comme des individus (**modèles de type objet-interaction**). Les modèles objet-interaction, aussi appelés modèles individu centré (MIC), représentent les individus explicitement et sont utilisés pour des études à des échelles spatio-temporelles petites (Tilman et Kareiva, 1997 ; Czaran, 1998 ; Gros 2001 ; Berec, 2002). Berec (2002) définit l'unité fondamentale de ces modèles comme un individu ayant au moins une caractéristique unique. Cet individu obéit à des règles d'interaction définies en fonction notamment de la proximité spatiale. Les caractéristiques de ces modèles sont donc basées sur la définition du voisinage et la nature des règles d'interaction. Ces modèles ont été établis comme des outils théoriques standards en

écologie et sont très divers, conceptuellement et structurellement. Outre leurs contributions importantes aux questions sur la formation de structures spatiales, les MIC permettent de déterminer les conséquences des comportements individuels sur l'ensemble de la population. Pour être fiables, des simulations par ordinateur doivent être exécutées à de nombreuses reprises (Berec, 2002), ce qui rend les MIC couteux en temps de calcul. D'autre part, l'utilisation des MIC demande une description spatiale de l'environnement et de chaque individu qui y vit, ainsi que des interactions entre les individus et avec leur environnement. Cela rend ces modèles plus réalistes, mais plus complexes à définir, simuler et analyser (Berec, 2002). Au contraire, les modèles masse-interaction représentent une population globale dans différentes localités, aucun objet (individu) n'étant séparable. Seuls les mouvements à large échelle entre les localités sont spatialement contraints. Ces modèles permettent d'étudier les interactions dans et entre les populations (Tilman et Kareiva, 1997 ; Czaran, 1998). Ce sont des modèles analytiques qui ne tiennent pas compte de la possible variabilité individuelle. Leur formulation oblige à admettre des hypothèses concernant la biologie individuelle qui sont rarement plausibles dans les systèmes naturels. Par exemple, tous les individus sont semblables (Berec, 2002). Mais leur but est de représenter un comportement moyen de la population, pas de représenter les variabilités individuelles. Cette catégorie de modèles est plus appropriée lorsqu'il s'agit de représenter la dynamique de population d'organismes abondants, tels que les rongeurs ou les insectes, pour lesquels il peut être difficile de suivre chaque individu au sein d'une grande population (Dunning *et al.* 1995). En définitive, faire le choix de représenter la population dans son ensemble ou les individus dépend à la fois de l'espèce à laquelle on s'intéresse et de la question à laquelle on veut répondre (Czaran, 1998).

Comme les modèles temporels, les modèles spatiaux peuvent être déterministes ou stochastiques. Les **modèles déterministes** spatiaux sont ceux où les entités (individus ou population) ont un comportement moyen. Dans cette approche, les entités ont la même probabilité d'entrer en interaction avec les autres entités et d'évoluer dans leur environnement (Durrett et Levin, 1994a). Il n'y a pas de variabilité des paramètres et des fonctions du modèle. Les **modèles stochastiques** spatiaux représentent les déplacements des entités par plusieurs fonctions de probabilité (Durrett et Levin, 1994b). Les modèles stochastiques considèrent qu'il y a de la variabilité dans le fonctionnement de l'entité. Les modèles stochastiques contrairement aux modèles déterministes permettent de représenter les phénomènes d'extinction.

Enfin, dans les modèles spatio-temporels, les échelles de temps et d'espace peuvent être discrètes ou continues. Si **l'espace est continu**, des coordonnées cartésiennes décrivent les positions spatiales des états. En revanche, si l'espace est discret, la représentation de l'espace topographique est un indice de la localité (Czaran *et al.* 1998). Dans la majorité des cas, l'espace est alors représenté par une grille de sites ou de cellules qui peuvent être dans un nombre fini d'états (Durrett et Levin, 1994b). Dans les modèles à espace continu, les interactions sont indirectes. En effet, la probabilité que deux individus occupent la même position est nulle (Berec, 2002). Alors que dans ceux à **espace discret**, les interactions entre individus sont souvent directes, avec interactions lorsque les individus occupent le même site (Berec, 2002).

Les modèles intégrant la composante spatiale peuvent être classée de différentes façons (Tilman et Kareiva, 1997 ; Czaran *et al.* 1998 ; Berec, 2002) selon les caractéristiques présentées ci-dessus. Puisque leur principale caractéristique est de considérer la composante spatiale, j'ai fait le choix de les classer en fonction de leur représentation de l'espace : implicite *versus* explicite, puis pour les explicites continu *versus* discret.

3. Modèles à espace implicite

Il existe deux catégories de modèles spatialement implicites (Czaran *et al.* 1998) : les modèles de métapopulation (ou modèles d'occupation de patches) et les modèles d'agrégation. Ces deux méthodes permettent d'incorporer l'hétérogénéité spatiale de l'environnement, mais aucune ne garde de trace topographique spécifiant le chemin spatial réel de la population (Czaran *et al.* 1998). La littérature sur ces deux catégories de modèle est vaste (Hanski, 1999, Hassell, 2000). Ils ont l'avantage d'avoir des résultats relativement simples. De plus, même si on ne peut pas comparer les résultats du modèle directement avec des données d'observation, les prédictions du modèle peuvent être testées par des expérimentations (Czaran *et al.* 1998).

3.1. Modèles de métapopulation

Les modèles présentés ici correspondent à la terminologie initiale de la métapopulation. Les modèles développés plus récemment avec espace explicite, que certains auteurs nomment actuellement modèles de métapopulation (Hanski, 1991), sont abordés plus loin (§ IV.6.5).

Le concept de métapopulation a été défini par Levins (1969) comme une population de populations locales qui vivent dans un réseau infiniment grand de patches entourés d'environnements uniformes et non favorables. En d'autres termes, une métapopulation est un ensemble de populations connectées entre elles par des phénomènes de dispersion. Les biologistes ont développé la dynamique des métapopulations pour étudier et prévoir les réactions des populations face à la fragmentation de l'habitat (Hanski, 1999). Le concept de métapopulation suit la « théorie de la biogéographie insulaire » (MacArthur et Wilson, 1967) qui met l'accent sur le processus d'extinction et de colonisation des îles océaniques, et qui a rapidement été reconnu comme étant également applicable à des patches terrestres en « îles » de populations locales. Ainsi, ces modèles s'intéressent à la façon dont les taux de migration et d'extinction des espèces déterminent la fraction d'habitats qui est réellement occupée par les espèces. Levins (1969) a proposé un modèle simple qui repose sur l'idée que la persistance d'une métapopulation est le résultat d'un équilibre entre les extinctions locales stochastiques et la colonisation liée à la dynamique des populations et aux conditions environnementales qui caractérisent leur habitat. Cette catégorie de modèle et ses dérivés sont utilisés par exemple en biologie de la conservation (Nee et May, 1992). Tilman *et al.* (1994) ont étendu le modèle de métapopulation de Levins (1969) en introduisant de la compétition.

Le modèle en métapopulation est spatialement implicite parce qu'il suppose une dispersion globale, mais cela le rend simple et il est possible de l'étudier analytiquement. Il fournit souvent une approximation raisonnable aux simulateurs explicitement spatiaux. En faisant l'hypothèse que tous les individus sont dispersés aléatoirement dans l'habitat, le modèle élimine les effets de dispersion locale. Ce modèle et ses dérivés ont été remarquablement universels dans le dévoilement de certains effets de l'espace liés à la variabilité environnementale, tant sur une espèce que sur les interactions entre espèces (Tilman et Kareiva, 1997). Toutefois, ces modèles ne prennent pas en compte le comportement des individus, considérant par exemple le taux de dispersion comme inné, *i.e.* indépendant des conditions rencontrées, en tous cas à l'échelle de temps dans laquelle se placent ces modèles. Alors que la plupart des organismes sont capables de percevoir et de

tenir compte dans leurs déplacements des différences intrinsèques de qualité de l'habitat répondant à des tropismes[9] négatifs ou positifs (Danchin *et al*., 2005).

3.2. Modèles d'agrégation

Les modèles d'agrégation vont encore plus loin dans la simplification de la représentation de la structure spatiale. Plus précisément, dans le cas d'interactions qui ne concernent que deux espèces, l'hétérogénéité de la distribution spatiale de l'espèce est considérée de façon générale, sans aucune référence directe à l'espace (Czaran *et al.* 1998). On fait l'hypothèse que les interactions biotiques sont distribuées de manière non homogène (Czaran *et al.* 1998). Ce sont des modèles en temps discret considérant une hétérogénéité spatiale basée sur le modèle classique de Nicholson-Bailey pour les interactions hôtes-parasitoïdes. Cette catégorie de modèle a été développée par Hassell et May (1974), qui ont supposé que : i) les hôtes sont majoritairement localisés sur certains patches (les autres patches ont une densité d'hôtes faible) ; ii) l'efficacité de recherche d'hôtes dans les patches est une constante qui ne dépend pas du patch et iii) la répartition des parasitoïdes dépend de celle des hôtes selon une fonction qui prend en compte l'agrégation des hôtes.

4. Modèles à espace explicite continu

On retrouve des modèles spatialement explicites continus de type masse-interaction (les modèles de réaction-diffusion) et de type objet-interaction, qui regroupent les modèles de voisinage, les modèles des processus ponctuels spatialisés, les modèles de distance et les modèles de *tesselation*.

4.1. Modèles de type masse-interaction

Les **modèles de réaction-diffusion** sont les seuls modèles de type masse-interaction qui reposent sur une représentation explicite et continue de l'espace. Ils permettent de faire une approximation de la dispersion comme un processus de diffusion. La diffusion est considérée comme un mouvement de dispersion régulière de groupe de particules (la population), qui résulte du mouvement aléatoire des particules (les individus). Dans cette catégorie de modèles, toutes les interactions sont donc locales (Czaran *et al.* 1998). Ces modèles sont continus dans le temps et l'espace et utilisent des équations aux dérivées partielles (EDP) (Gros, 2001). Ils ont été beaucoup utilisés et étudiés en dynamique de population notamment pour les espèces végétales ou les animaux benthiques sessiles (Tilman et Kareiva, 1997 ; Czaran *et al.* 1998 ; Gros, 2001).

Cette catégorie de modèles permet d'intégrer les processus de déplacement des individus (terme de diffusion) et de spatialiser les processus démographiques habituellement utilisés dans les modèles non spatiaux (terme de réaction). Dans un contexte écologique, ce terme de réaction se rapporte aux processus dynamiques en absence de dispersion (morts, naissances, interactions entre individus). Dans l'équation de réaction-diffusion, le terme de réaction peut être une équation logistique, une fonction de croissance exponentielle ou tout autre modèle d'écologie. Le terme mathématique de diffusion correspond à une simple diffusion passive (Tilman et Kareiva, 1997). Si le mouvement des particules est directement affecté par une

[9] Les tropismes sont des réactions souvent innées d'attraction ou de répulsion vis à vis d'élément de l'habitat (cf. glossaire).

force externe ou interne, par exemple un flux (air, courant d'eau…), ou par l'attraction des individus vers un point de l'espace (nourriture, accouplement…), la composante directionnelle du mouvement de dispersion du groupe est appelée advection (Czaran *et al.* 1998 ; Gros, 2001). Cette dernière s'ajoute alors aux termes de diffusion et de réaction.

Ces modèles peuvent être analytiquement commodes et fournir un cadre rigoureux pour étudier les implications de différentes hypothèses sur les interactions entre espèces, sur le processus de dispersion et sur les conditions limites de l'habitat. Ils représentent la description la plus compacte d'une dynamique de population spatialement explicite (Tilman et Kareiva, 1997). Leur apport théorique est de permettre l'étude de l'émergence de structures liées à des variations de densité de la population en environnement homogène (*i.e.* propagation d'ondes, fronts d'invasion) et l'identification de la relation entre la persistance d'une population et la géométrie de son habitat (notion d'aire critique[10]) (Czaran *et al.* 1998 ; Gros, 2001).

4.2. Modèles de type objet-interaction

Les modèles de type objet-interaction en espace explicite continu regroupent les modèles de voisinage, les modèles de processus ponctuels spatialisés, les modèles de distance et les modèles de *tesselation*.

Pour les **modèles de voisinage** la dynamique de chaque individu est définie par une série de règles. L'environnement, physiquement homogène, est modélisé comme une parcelle continue de taille $M * N$ et le temps s'écoule en temps discret, avec initialement un certain nombre d'individus répartis uniformément ou de façon aléatoire sur la parcelle. Ensuite, les processus qui régissent le sort de chaque individu sont déterminés par des probabilités de mourir ou de donner naissance à de nouveaux individus et de se déplacer. A chaque pas de temps, chaque individu se déplace à une position donnée par un noyau de dispersion, spécifiée par une fonction de densité de probabilité (Berec, 2002). La formulation des paramètres de la dynamique est relativement simple puisque ce sont des probabilités. L'analyse du modèle est difficile du fait d'une dynamique complexe (Berec, 2002).

Les hypothèses des **modèles de processus ponctuels spatialisés** sont identiques à celles des modèles de voisinage sauf que le temps est continu et que les processus démographiques (mortalité, reproduction) sont représentés par des taux (Berec, 2002). Cette approche a montré que, dans un l'environnement local, des représentations simplifiées de la fécondité, de la dispersion locale et de la mortalité densité-dépendante sont suffisantes pour prédire correctement les observations de terrain de phénomènes de compétition. Cette catégorie de modèles est davantage utilisée principalement, afin d'étudier les interactions entre individus chez les végétaux et les animaux sessiles (Picard *et al.*, 2009 ; Raghib *et al.*, 2011).

Les **modèles de distance** et les **modèles de *tesselation*** sont utilisés pour des individus solitaires (isolé des autres individus), l'état *i* comprenant sa localisation spatiale. Pour les modèles de distance, l'interaction entre deux individus est toujours une fonction directe de leur distance dans l'espace, mais les fonctions d'interaction peuvent être de formes très différentes. Pour les modèles de *tesselation*, on alloue une part de l'espace de l'habitat à chaque individu. La dynamique est une fonction directe de l'aire et de la forme de l'espace de l'habitat. La dimension temporelle est implicite, ce qui signifie que les trajectoires d'abondance ne sont pas suivies à travers les générations. L'objectif est de prévoir l'état final

[10] L'aire critique d'un patch correspond à la taille minimale de l'habitat nécessaire pour la persistance de la population.

d'un processus à court terme à partir de son état initial, indépendamment de la série d'états intermédiaires par lesquels passe le processus. La répartition dans l'espace peut être représentée de différentes façons, en fonction des contraintes spatiales, temporelles et physiologiques de l'organisme considéré. Ces deux catégories de modèle sont la plupart du temps utilisées pour étudier la dynamique de population dans le domaine végétal (Czaran *et al.* 1998). Ce sont des approches à petite échelle spatiale et petit pas de temps (Czaran *et al.* 1998). Les avantages et inconvénients sont communs aux modèles objet-interaction (§ IV.6.2).

5. Modèles à espace explicite discret

Les modèles spatialement explicites discrets regroupent des modèles de type masse-interaction, extensions du modèle de métapopulation tel que défini par Levins (1969), ou de type objet-interaction, qui regroupent les réseaux d'automates cellulaires, les systèmes d'interaction de particules et les modèles d'écologie artificielle.

5.1. Modèles de type masse-interaction

Les modèles de type masse-interaction à espace explicite discret sont des **extensions du modèle de métapopulation** tel que défini par Levins (1969) (Dunning *et al.* 1995 ; Hanski, 1999 ; Yuttham, 2003). Ces modèles représentent l'espace topographique par une indication discrète de la localité. Un paysage réel y est caractérisé par un treillis de patches et un nombre fini de sites géoréférencés, de taille et de connexion variables. Ce treillis conserve la position relative des patches, des zones et des autres attributs du paysage réel (Yuttham, 2003). Les transitions entre les différents stades sont représentées par un système d'équations différentielles ordinaires, avec une équation pour chaque stade. Cette catégorie de modèle diffère du modèle de Levins (1969) par trois aspects (Tilman et Kareiva, 1997) : *i)* le nombre de patches d'habitats, et donc le nombre de populations locales, est limité, *ii)* les patches peuvent avoir différentes tailles et *iii)* chaque patch a une unique coordonnée spatiale et est en interaction avec les autres patches localisés dans l'espace. Ces modèles permettent l'étude des effets de la fragmentation et de l'isolement de l'habitat sur la persistance de la métapopulation. Ces hypothèses compliquent énormément l'analyse mathématique du modèle, mais ces modèles ouvrent un lien utile et pratique entre les modèles et les études de terrain. L'application de ces modèles nécessite cependant de disposer de données abondantes (Tilman et Kareiva, 1997 ; Yuttham, 2003).

Une autre extension de l'approche en métapopulation de Levin (1969) réside dans les **réseaux d'itérations couplées** (Yuttham, 2003). Dans ces modèles le temps est discret et l'espace est représenté par un maillage régulier, les variables d'état sont continues et de lois d'évolution déterministes. Les comportements sont exprimés avec de nombreuses équations couplées. Ces modèles sont largement utilisés en écologie dans le cas d'un grand nombre d'individus (McGlade, 1999 ; Auger *et al.*, 2010). Ils représentent une dynamique locale. L'espace y est représenté par un treillis de cellules homogènes où la population de chaque cellule est strictement dépendante de celles des cellules de son voisinage au pas de temps précédent. Seules les interactions entre les cellules avoisinantes sont prises en compte. Dans ces modèles appliqués à l'écologie, on distingue deux phases : une première phase démographique où ont lieu les interactions au sein de chaque site et une seconde phase de dispersion de chaque population entre les sites (McGlade, 1999 ; Auger *et al.* 2010). L'un des intérêts de ces réseaux est leur capacité à mimer certains traits de la formation de structures spatiales transitoires avec une grande économie de moyens numériques. Une autre application

est la caractérisation de la différence (due à la dispersion locale des individus) entre les régimes dynamiques d'une population et de ses sous-populations constitutives (Gros, 2001 ; Auger *et al.* 2010). Enfin, ces modèles, numériquement efficaces, peuvent être facilement couplés aux SIG. L'un des principaux inconvénients est leur complexité. Il est donc recommandé d'aborder progressivement la complexité que l'on souhaite introduire dans le modèle (McGlade, 1999). Comme pour tous les modèles où l'espace est représenté en grille, se pose le problème des effets de bords et les limites de capacité de simulation lorsque l'on veut gérer une grande grille (McGlade, 1999).

5.2. Modèles de type objet-interaction

Les **réseaux d'automates cellulaires** font l'hypothèse que les individus sont répartis dans des habitats de taille égale formant une grille. Ces modèles ont un formalisme entièrement discret qui est défini par des séries de règles. Le système est homogène, les mêmes règles s'appliquent à toutes les cellules, *i.e.* elles prennent une liste finie d'états (Gros, 2001). Ces modèles permettent de modéliser la dispersion locale en considérant un site (une cellule) physiquement homogène. La dispersion locale peut être un simple mouvement équiprobable dans toutes les cellules adjacentes ou être plus complexe. Comme pour les réseaux d'itérations couplées, l'état d'une cellule dépend de l'état des cellules de son voisinage au pas de temps précédent. L'intérêt majeur de ce formalisme est d'associer à chaque cellule les propriétés et les règles qui définissent ses interactions avec les autres ou son évolution. Un réseau d'automates cellulaires peut être stochastique ou déterministe. Comme il s'agit d'un modèle de simulation, il n'y a pas de solution mathématique pour les cas généraux. Cependant, le modèle partage de nombreuses caractéristiques avec le modèle de Levin et a l'avantage d'être facilement modifiable (Tilman et Kareiva, 1997). De ce fait, le modèle peut être manipulé pour tester et étudier des hypothèses sur la dynamique de population en prenant en compte l'importance des processus locaux. Cette catégorie de modèles peut par exemple être utilisée pour étudier les phénomènes de percolation (réaction de la population au phénomène « d'encombrement » dans son habitat) (Tilman et Kareiva, 1997). L'analyse du modèle est difficile du fait d'une dynamique complexe (Berec, 2002). Ces modèles sont considérés par certains auteurs comme une extension de l'approche en métapopulation de Levin (1969) (Yuttham, 2003).

Les **systèmes d'interaction de particules** différent des réseaux d'automates cellulaires car le temps est continu et les séries de règles sont formulées différemment. Les transitions des différents événements démographiques sont représentées par des taux (mortalité, reproduction) et les individus se dispersent de façon équiprobable dans le voisinage (Czaran *et al.* 1998 ; McGlade, 1999 ; Berec, 2002). Comme pour les réseaux d'automates cellulaires certains auteurs considèrent ces modèles comme une extension de l'approche en métapopulation de Levin (1969) (Yuttham, 2003).

Les **modèles d'écologie artificielle** sont similaires aux automates cellulaires, ils sont définis par un ensemble de règles probabilistes sur un espace en mailles régulières et chaque cellule ne peut contenir qu'un individu. La probabilité d'une cellule d'être dans un certain état à l'itération suivante dépend de l'état actuel de la cellule et de son voisinage. Cette catégorie de modèles est l'outil idéal pour étudier la composante spatiale des populations et des systèmes écologiques, si le comportement des individus est compris de manière détaillée. Ils sont utilisés pour représenter un petit nombre ou une faible densité d'organismes (McGlade, 1999).

6. Conclusion

L'intégration de la composante spatiale peut être envisagée par de nombreuses approches de modélisation (Tab. IV.6.1), chacune ayant ses avantages et ses inconvénients selon la représentation de l'espace que l'on souhaite considérer. D'autre part, chacune est potentiellement révélatrice d'un éclairage particulier à une échelle donnée (Gros, 2001). Les caractéristiques de chaque population, l'environnement dans lequel évoluent les individus (en termes d'échelles spatiale et temporelle, de structure spatiale…) ou l'objectif de l'étude conditionnent le choix de modélisation, qui implique nécessairement un compromis entre la représentation de la réalité (description et reproduction des observations de terrain) et la complexité du modèle. Tilman et Kareiva (1997) montrent l'importance des débats sur la façon de représenter l'espace. Certains auteurs considèrent qu'une représentation de l'espace implicite suffit alors que d'autres sont convaincus que l'analyse de modèles spatialement explicites est la clé pour comprendre les *patterns* observés dans la nature. Ces divergences de point de vue sont dues aux différentes cultures (discipline des auteurs) et aux problèmes que souhaitent traiter les auteurs (question de recherche et système modélisé).

Puisque chaque approche considère des processus différents et est liée à des hypothèses différentes (sous-jacentes à la structure du modèle), le choix de l'approche doit être adaptée aux questions posées et aux hypothèses à tester. La méthode à suivre peut alors être de répondre aux questions définies par Gros (2001) :

- Quel est le degré de détail et de réalisme (ou au contraire de simplification) nécessaire à la spatialisation du modèle ?
- Possède-t-on les observations et les résultats expérimentaux nécessaires à la paramétrisation et à « la mise en œuvre » du modèle ?
- Comment restituer l'effet des phénomènes aléatoires ? Par exemple les fluctuations de l'environnement, les processus stochastiques dus à la démographie locale, ou encore, dans le cas de populations envahissantes, les sauts exceptionnels à grande distance de quelques individus.
- Comment concevoir quel est le modèle témoin non spatialisé qui servirait de référence pour mesurer l'effet de l'espace ?

Dans ce Chapitre 6, les différentes catégories de modèle utilisées en dynamique de population (animales et végétales) ont été présentées, ce qui nous a permis de choisir quelle catégorie de modèles nous allions utiliser. Dans le chapitre suivant, ce choix est justifié en fonction de nos objectifs et l'élaboration de ce modèle intégrant composante spatiale et temporelle est présentée.

Chapitre 7 - Modèle de dynamique spatio-temporelle de population de moustiques, piloté par le climat et l'évolution du paysage

1. Introduction

Dans les Parties II et III, nous avons pu voir que les populations de moustiques sont influencées par la composante spatiale de l'environnement. L'étude de ce lien reste difficile sans le recours à la modélisation ou à l'utilisation de SIG. Le développement de ces deux outils étant relativement récent, la littérature scientifique ne contient actuellement que peu d'information sur les facteurs de la composante spatiale influant la dynamique de population de moustiques (DPM). Nous avons donc voulu développer un modèle qui permette d'étudier les facteurs structurant les populations de moustiques dans l'espace. Nous souhaitions ainsi déterminer des facteurs (biotiques et abiotiques) favorables ou défavorables à la dispersion des moustiques, notamment l'importance de la structure du paysage, et disposer d'un outil permettant de tester différentes stratégies de contrôle, notamment en prenant en compte l'aspect spatial des traitements.

Il existe un profond changement conceptuel entre des modèles non spatialisés et spatialisés, le milieu passant d'homogène à hétérogène. Les restrictions engendrées par la considération d'un environnement homogène sont fortes, et l'absence de la dimension spatiale est invoquée dès les années 1930 comme cause contributive aux écarts entre observations et prévisions des modèles temporels (Gros, 2001). La prise en compte de la dimension spatiale semble essentielle pour décrire finement la dynamique de population de moustiques structurés spatialement. En effet, nous avons montré dans la Partie II que le modèle temporel représente correctement l'abondance moyenne des moustiques – le nombre relatif de femelles en recherche d'hôte prédit étant fortement corrélé avec la somme du nombre de femelles capturées dans l'ensemble des pièges de la zone d'étude – mais ne permet pas de représenter la dynamique locale de chaque piège. L'intégration d'une représentation du paysage explicite devrait donc nous permettre d'être plus précis dans la prédiction de la dynamique de population.

Notre objectif était de développer un modèle spatio-temporel de la DPM prenant en compte l'influence du paysage. Le modèle temporel présenté précédemment a été couplé avec un modèle spatial. Comme dans sa composante temporelle, le modèle est appliqué à certaines espèces d'*Anopheles* des zones rurales humides du sud de la France. Nous présentons d'abord les choix effectués pour le développement du modèle (§2), puis le modèle lui-même (§3). Par la suite, nous détaillons son application au cas d'*Anopheles hyrcanus* en paysage réel (§4), en présentant les différentes étapes intermédiaires. Enfin, le modèle a été développé en passant par plusieurs étapes intermédiaires. Actuellement, le couplage spatio-temporel a été effectué et le modèle a pour entrée un paysage réel. Nous avons rencontré des difficultés lors de la dernière étape de sa construction. La résolution de ces problèmes est en cours, nous présentons ici seulement les premières illustrations du modèle spatio-temporel (§5).

2. Choix du modèle pour coupler composantes temporelle et spatiale

Pour choisir la catégorie de modèles à utiliser, nous nous sommes basés sur les réponses aux questions posées dans le Chapitre 6.

Quel est le degré de détail et de réalisme (ou au contraire de simplification) nécessaire à la spatialisation du modèle ?

Les processus locaux, *i.e.* ceux à la taille d'une population et qui sont volontaires, peuvent avoir un effet structurant à grande globale (Tilman et Kareiva, 1997). Comme nous avions peu d'information sur l'effet de la composante spatiale sur les populations de moustiques nous avons fait le choix de commencer par nous intéresser aux processus locaux, avec l'idée de l'application future du modèle à une plus large échelle. Nous nous sommes donc situés à l'échelle régionale (de quelques hectares à une région), échelle adaptée pour représenter les mouvements des moustiques au cours d'une génération. Cette échelle est intermédiaire entre l'échelle globale ou continentale, davantage adaptée pour l'étude des déplacements à longue distance liés au transport passif des individus, et l'échelle des micro-habitats, pouvant prendre en compte des variations sur de très courtes distances (par exemple, des températures différentes au soleil ou à l'ombre dans un même lieu), mais complexifiant beaucoup le modèle. Nous n'avons donc pas cherché à représenter les processus de migration par le vent et le transport humain.

A cette échelle régionale, nous voulions localiser explicitement chaque patch dans l'environnement, pour pouvoir le renseigner avec des informations liées à un environnement réel (végétation, cours d'eau, zones humides…) au moyen de données issues d'un SIG. Nous avons donc fait le choix d'une représentation explicite et discrète de l'espace (représenté par un maillage régulier).

Afin de coupler composantes spatiale et temporelle dans notre modèle, il nous a fallu représenter l'ensemble du cycle de vie en plus des déplacements des femelles. Nous avons donc choisi le jour pour l'échelle temporelle, comme pour le modèle temporel. Cette échelle nous a permis de représenter les différents processus qui régissent le cycle de vie des moustiques ainsi que leurs déplacements. La composante temporelle est donc discrète dans le modèle spatio-temporel.

En ce qui concerne les déplacements des moustiques, les différentes phases du cycle trophogonique ont été représentées puisque le comportement des femelles varie au sein du cycle. En revanche, si nous nous sommes intéressés aux mouvements des femelles, nous n'avons pas cherché à connaitre explicitement le trajet des individus.

Enfin, nous voulions représenter et étudier le comportement moyen d'une population de moustiques et non pas suivre chaque individu. Comme une population de moustiques est constituée d'un grand nombre d'individus, nous avons donc choisi un modèle de masse-interaction avec des variables d'état continues et des lois d'évolution déterministes.

Possède-t-on les observations et les résultats expérimentaux nécessaires à la paramétrisation et à « la mise en œuvre » du modèle ?

Nous avons utilisé le modèle temporel développé dans la Partie II pour représenter le cycle de vie. Nous avions donc toutes les informations nécessaires à son élaboration, informations issues de résultats expérimentaux décrits dans la littérature scientifique. En

revanche, nous avions moins d'informations pour renseigner la composante spatiale, la littérature scientifique à ce sujet étant plus récente et limitée.

Nous avons donc travaillé à partir de différentes observations. Tout d'abord, l'occupation du sol (la rugosité du paysage) a un effet sur la dispersion des moustiques et donc sur leur répartition ; les relations qui existent entre les deux sont mal connues mais notre modèle doit pouvoir contribuer à améliorer la compréhension de cette relation. Par ailleurs, les sites de ponte sont attractifs pour les femelles de moustiques et cette attractivité dépend des caractéristiques du site de ponte (végétation, profondeur ou caractères physico-chimiques). La quantification de ces préférences n'est pas clairement définie pour toutes les espèces, mais les résultats de l'étude sur les *Anopheles* et *Culex* de Camargue (Chapitre 5) nous permettent de hiérarchiser les préférences d'habitats larvaires pour ces espèces. Cette étude nous a également fourni des informations sur les distances de vol moyennes parcourues par les femelles, informations cruciales pour pouvoir caractériser leurs mouvements. Enfin, nous savions aussi que la recherche d'hôte comme la recherche de sites de ponte peut induire le déplacement des individus.

Comment restituer l'effet des phénomènes aléatoires ?

Les fluctuations de l'environnement sont représentées dans les entrées du modèle à la fois par la variation des conditions météorologiques et par l'évolution au cours de l'année du paysage : évolution des sites de ponte et de la rugosité du paysage. Mais le modèle reste déterministe. En effet, nous n'avons pas cherché à représenter les processus rares ou de colonisation et d'extinction.

Comment concevoir quel est le modèle témoin non spatialisé qui servirait de référence pour jauger l'effet de l'espace ?

L'élaboration du modèle temporel avant le couplage spatio-temporel nous a fourni un modèle témoin. Ce modèle témoin nous a permis de vérifier que le modèle spatio-temporel se comportait bien de la manière attendue. De plus, ce témoin nous permet aussi d'évaluer l'effet du couplage des composantes spatiale et temporelle par rapport à l'effet de la composante temporelle seule.

Choix de la catégorie de modèle

Un modèle en réseaux d'itérations couplées paraît être la mieux adaptée à notre objectif. En effet, les réseaux d'itérations couplées (Gros, 2001) offrent un compromis entre le formalisme entièrement discret des automates, et l'espace-temps continu des EDP. Dans cette catégorie de modèle, tous les organismes sont des entités qui interagissent et se dispersent localement. Avec ces modèles, l'environnement est discrétisé en n cellules identiques, chacune représentée par ses coordonnées (i,j) dans l'espace, et les populations sont décrites pour chaque cellule. Cette représentation de l'espace permet le couplage avec des informations issues d'un SIG, chaque cellule correspondant à un pixel.

3. Dynamique de population de moustiques en environnement hétérogène

Un réseau d'itérations couplées permet la distinction d'une phase démographique sur chaque cellule de l'espace discrétisé (site) et d'une phase de dispersion de chaque population entre les cellules. Nous considérons l'espace à deux dimensions comme un treillis (une grille)

de cellules carrées ; chaque cellule présente une dynamique locale et les moustiques femelles (en recherche d'hôtes et de sites de ponte) se déplacent de cellule en cellule. Les coordonnées d'une cellule sont données par les indices *i* et *j* correspondant à la colonne et la ligne dans la grille. Si *X* est un état du cycle de vie des moustiques, alors *X(i, j)* est la population *X* de cet état dans la cellule de coordonnées *(i, j)*. Les coordonnées des variables d'état sont, comme l'espace, discrètes.

Lorsque l'on construit un modèle, il est conseillé de faire une vérification (c'est-à-dire de vérifier à chaque étape de construction du modèle que celui-ci fait bien ce qu'on attend de lui) pour s'assurer que le formalisme est correct (Kleijnen, 1995 ; Rykiel, 1996). Cette vérification repose sur des contrôles du programme au moyen de traceurs sur des vérifications intermédiaires du code et sur des tests à partir de modèles simplifiés (Kleijnen, 1995 ; Rykiel, 1996). De plus, comme les modèles en réseaux d'itérations couplées, il est recommandé d'aborder progressivement la complexité que l'on souhaite introduire (Auger *et al.* 2010, Gros 2001). C'est ce qui a été fait lors de l'élaboration du modèle spatio-temporel : nous avons vérifié à chaque étape de construction la cohérence du modèle et nous avons utilisé le modèle temporel précédemment développé et vérifié (Partie II) comme comparaison avec le modèle spatio-temporel.

3.1. Phase démographique locale

Les paramètres et les fonctions sont identiques au modèle temporel (Partie II), à l'exception de certains paramètres, qui compensaient l'absence de dimension spatiale. Ainsi, le taux de mortalité additionnelle liée au comportement de recherche d'hôtes et de sites de ponte (μ_r) a été supprimé puisque l'hétérogénéité du paysage est prise en compte dans les déplacements. Le taux des adultes qui trouvent un site de ponte et pondent (γ_{Ao}) a aussi été supprimé puisque cette événement dépend du succès de recherche à travers le paysage. Le modèle reste basé sur deux systèmes d'équations différentielles ordinaires : l'un pour la période favorable (moustiques actifs) (éq. IV.7.1) et l'autre pour la période défavorable (moustiques en diapause) (éq. IV.7.2). L'un ou l'autre des systèmes est utilisé en fonction de la date de l'année, l'entrée en diapause ou la reprise d'activité étant déterminée par la durée du jour.

L'intégration de la composante spatiale fait apparaitre des délais (appelés aussi retards) dans le modèle pendant la période favorable. En effet, le déplacement des individus vers des sites de ponte dépend du paysage et nécessite un certain temps (Δ_{lk}). Ce délai est variable et dépend du paysage, comme défini ci-après (§ IV.7.3.2.3). La phase démographique a lieu avant la phase de dispersion.

Au cours de la période favorable, le système est décrit par :

$$\begin{cases} \dot{E}_{(i,j)} = \beta_1 Ponte_{A_{1o}(i,j)}(t-\Delta_{lk}) + \beta_2 Ponte_{A_{2o}(i,j)}(t-\Delta_{lk}) - (\mu_E + f_E)E_{(i,j)} \\ \dot{L}_{(i,j)} = f_E E_{(i,j)} - \left(m_L\left(1 + L_{(i,j)}/\kappa_L\right) + f_L\right)L_{(i,j)} \\ \dot{P}_{(i,j)} = f_L L_{(i,j)} - (m_P + f_P)P_{(i,j)} \\ \dot{A}_{em(i,j)} = f_P P_{(i,j)} \sigma \exp\left(-\mu_{em}\left(1 + P_{(i,j)}/\kappa_P\right)\right) - (m_A + \gamma_{Aem})A_{em(i,j)} \\ \dot{A}_{1h(i,j)} = \gamma_{Aem} A_{em(i,j)} - (m_A + \gamma_{Ah})A_{1h(i,j)} \\ \dot{A}_{1g(i,j)} = \gamma_{Ah} A_{1h(i,j)} - (m_A + f_{Ag})A_{1g(i,j)} \\ \dot{A}_{1o(i,j)} = f_{Ag} A_{1g(i,j)} - m_A A_{1o(i,j)} - Ponte_{A_{1o}(i,j)}(t-\Delta_{lk}) \\ \dot{A}_{2h(i,j)} = Ponte_{A_{1o}(i,j)}(t-\Delta_{lk}) + Ponte_{A_{2o}(i,j)}(t-\Delta_{lk}) - (m_A + \gamma_{Ah})A_{2h(i,j)} \\ \dot{A}_{2g(i,j)} = \gamma_{Ah} A_{2h(i,j)} - (m_A + f_{Ag})A_{2g(i,j)} \\ \dot{A}_{2o(i,j)} = f_{Ag} A_{2g(i,j)} - m_A A_{2o(i,j)} - Ponte_{A_{2o}(i,j)}(t-\Delta_{lk}) \end{cases} \quad \text{(éq. IV.7.1)}$$

Comme précédemment (Partie II), 10 stades différents sont considérés : 3 stades aquatiques (*E*: les œufs, *L*: larves, *P*: nymphes), 1 stade adultes émergents (A_{em}), 3 stades adultes nullipares (A_{1h}, A_{1g}, A_{1o}), et trois stades adultes pares (A_{2h}, A_{2g}, A_{2o}). Les adultes sont subdivisés selon leurs comportements durant le cycle trophogonique (*h*: recherche d'hôtes, *g*: transition de gorgé à gravide, *o*: ponte). Les paramètres du modèle sont en lettres grecques et constants. Pour l'état $X_{(i,j)}$, γ_X est le taux de passage à l'état suivant, β_1 et β_2 le nombre d'œufs pondus par les femelles nullipares et pares, μ_X le taux de mortalité, κ_X la capacité de charge de l'environnement qui limite la croissance de la population (mortalité densité-dépendance) et σ est le sex-ratio à l'émergence (Tab. § II.3.1)

Les fonctions du modèle sont en caractères latins. Elles dépendent de paramètres pilotés par le climat (*i.e.* des fonctions de la température pour *An. hyrcanus* en Camargue) ou par le paysage. Pour l'état $X_{(i,j)}$ (*A* pour les adultes), f_X est la fonction de transition à l'état suivant et m_X la fonction de mortalité. La mortalité des œufs n'est pas une fonction mais un paramètre car nous considérons qu'elle n'est pas liée à la température. En outre, nous avons supposé que les transitions entre les états successifs dépendent de la température pour tous les stades aquatiques. De même, la durée de maturation ovarienne des œufs chez les adultes (passage de l'état gorgé à l'état gravide) est considérée comme dépendante de la température.

$Ponte_{X(i,j)}(t-\Delta_{lk})$ est le nombre d'individus en recherche de sites de ponte qui étaient partis de la cellule *l* à l'instant t, qui ne sont pas morts durant le déplacement, qui ont trouvé un site de ponte *k* et pondu, Δ_{lk} le délai nécessaire aux femelles gravides pour trouver un site et pondre et dépend des caractéristiques du paysage (telles que définies ci-après (§ IV.7.3.2.1). Cette quantité $Ponte_{X(i,j)}(t-\Delta_{lk})$ influence la dynamique du système à l'instant *t* ; son action est donc retardée de Δ_{lk}.

Pour les espèces comme celles du genre *Anopheles* en climat tempéré, ce sont les adultes nullipares qui entrent en diapause. Au cours de la période défavorable, le système reste le même que précédemment (Partie II), aucun mouvement ne survenant à cette période :

$$\begin{cases} \dot{X}_{(i,j)} = -X_{(i,j)} m_x \ \ pour \ X \in \{L, P, A_{2h}, A_{2g}, A_{2o}\} \\ \dot{E}_{(i,j)} = -\mu_E E_{(i,j)} \\ \dot{A}_{em(i,j)} = -(m_A^{dia} + \gamma_{Aem}) A_{em(i,j)} \\ \dot{A}_{1(i,j)} = \gamma_{Aem} A_{em(i,j)} - m_A^{dia} A_{1(i,j)}, \ avec \ A_{1(i,j)} = A_{1h(i,j)} + A_{1g(i,j)} + A_{1o(i,j)} \end{cases} \quad \text{(éq. IV.7.2)}$$

avec $m_A^{dia} = \mu_A$ (indépendante du climat) pour les adultes nullipares en diapause et $m_A^{dia} = m_A$ (dépendante du climat) pour les autres stades. Seuls les adultes nullipares en diapause survivent à la saison défavorable, les autres stades meurent. Comme pour le modèle temporel (Chapitre 3) le modèle spatio-temporel a été implémenté avec Scilab 5.0.3.

3.2. Phase de dispersion

Pour la phase de dispersion, étant donné les incertitudes existantes sur les mouvements des moustiques, différentes hypothèses sur les mécanismes de déplacement des femelles ont été nécessaires. Ces déplacements sont liés aux trois événements du cycle trophogonique (Jetten et Takken, 1994) : la recherche d'un hôte pour le repas de sang, la recherche d'un site de repos pour la maturation des œufs et la recherche d'un site de ponte. Même si le processus de recherche d'un hôte peut différer au sein des espèces selon la saison et la disponibilité de certains hôtes, il peut généralement être divisé en trois phases (Becker *et al.*, 2010) :

- Le comportement de dispersion non orienté qui renforce la probabilité de la femelle d'entrer en contact avec des stimuli provenant d'un hôte potentiel ;
- Le comportement orienté de localisation d'hôte après contact olfactif avec les stimuli de l'hôte. Les stimuli sont renforcés lorsque le moustique s'approche de l'hôte ;
- L'attraction vers l'hôte candidat, une fois que la femelle l'a identifié dans son voisinage immédiat (stimuli alors visuels).

Généralement, après le repas de sang les femelles se reposent dans des formations végétales denses (buissons) pour les moustiques exophiles et à l'intérieur des habitations pour les moustiques endophiles (Becker *et al.*, 2010). Les femelles choisissent ensuite de déposer leurs œufs dans des sites de ponte en fonction de critères qui dépendent de l'espèce telle que la qualité de l'eau, la végétation locale, la disponibilité en nourriture, *etc.* (Becker *et al.*, 2010).

Nous faisons l'hypothèse que les recherches d'hôtes et de sites de ponte induisent des déplacements volontaires des femelles, tandis que les sites de repos ne sont pas limités et n'induisent pas de déplacement hors de la cellule dans laquelle les femelles se trouvent. Suite aux résultats obtenus dans l'étude réalisée précédemment (§IV.7.3), nous considérons que seule la recherche de sites de ponte induit un déplacement orienté et que la recherche d'hôtes induit un déplacement aléatoire. Dans le modèle, les hôtes ne sont pas représentés explicitement, le temps pendant lequel les individus sont en recherche d'hôtes dépend du taux de transition des femelles en recherche d'hôtes à femelles gorgées, le même que celui utilisé dans le modèle temporel. La durée de maturation des œufs dépend de la température, comme pour le modèle temporel. Contrairement aux autres états du cycle trophogonique, les femelles gorgées ne se déplacent pas tant qu'elles ne deviennent pas gravides. Enfin, nous supposons que les sites de ponte sont attractifs et orientent la direction de la dispersion des femelles gravides (c'est-à-dire en recherche de sites de ponte).

Pour tous ces déplacements, nous avons choisi de prendre en compte les caractéristiques du paysage, telles que l'occupation du sol et le type d'habitat larvaire pour la recherche de sites de ponte. Nous considérons en effet que les individus peuvent se déplacer dans tous les

milieux, mais pas à la même distance (Fig. IV.7.1). Cette distance dépend des besoins de l'espèce et de l'ouverture des milieux traversés et des capacités de dispersion selon les espèces (Clements, 1999 ; Becker *et al.*, 2010).

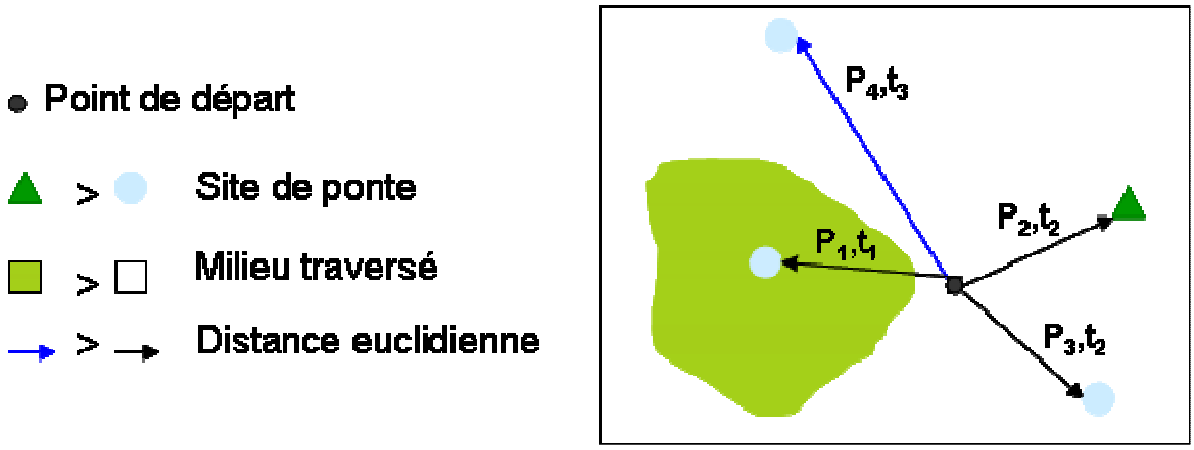

Figure IV.7.1 : Représentation du déplacement des femelles en recherche de sites de ponte dans un milieu hétérogène. Le temps (*t*) pour aller du point de départ au site de ponte dépend des milieux traversés avec $t_1 < t_2 < t_3$. La proportion (*P*) des individus du point de départ allant dans les différents sites de ponte dépend de la localisation du site de ponte et des milieux traversés, $P_1 > P_2 > P_3 > P_4$, $\sum_i P_i = 1$ .Le site de ponte « triangle » est plus favorable que le « rond », le milieu vert est le plus favorable aux déplacements.

3.2.1. Représentation du paysage

Nous voulons prendre en compte l'influence d'un milieu hétérogène sur la dispersion des moustiques femelles, que ce soit pour la recherche d'hôtes ou de sites de ponte en intégrant l'hétérogénéité structurelle du paysage.

La distance est une notion fondamentale inhérente à tout espace géographique. En écologie des populations, et particulièrement dans l'étude des mouvements de populations animales, la distance est un paramètre clé (Foltête *et al.*, 2007). La distance euclidienne correspond à la distance en ligne droite qui sépare deux points. C'est la mesure la plus simple d'une distance. L'hypothèse sous-jacente est que le trajet de dispersion des individus est indépendant de la structure du paysage. Dans le cas de déplacements d'espèces animales, il est rare de vérifier l'hypothèse d'un espace homogène où tous les lieux sont également accessibles : selon le type d'habitat de l'espèce étudiée, la disposition spatiale de ses ressources, la présence de corridors ou de contraintes de déplacements, une forte différenciation de l'espace conduit en général à remettre en question l'utilisation de la distance euclidienne (Foltête *et al.*, 2007).

Nous avons donc choisi de calculer des trajets écologiques, à partir de la méthode dite de moindre coût, qui prend en compte l'hétérogénéité spatiale. En effet, Chardon *et al.* (2003) ont montré que le rapport coût/distance se révèle être une meilleure mesure de connectivité des éléments du paysage que la distance euclidienne. Ces distances sont mesurées à partir de données en mode image : il s'agit de calculer le coût minimal entre deux points (les centres des cellules) en incluant une certaine résistance au déplacement pour chaque type de paysage. Les distances-coûts sont appelées parfois « distances effectives » par opposition à la distance euclidienne (Ferreras, 2001). L'emploi de ces distances nécessite l'attribution de niveaux de résistance, qui s'appuie en principe sur les connaissances acquises sur l'espèce étudiée. Une résistance de 1 est le plus souvent attribuée à la classe qui correspond à l'habitat de l'espèce et

aux corridors de déplacement. Un niveau de résistance supérieur est attribué aux autres classes, en fonction de leur degré d'« hostilité » (prédation potentielle) ou de leur capacité à limiter les mouvements (obstacles physiques, absence de ressources) (Foltête *et al.*, 2007).

Dans le cadre de notre étude, nous avons considéré que les milieux fermés étaient plus favorables au déplacement des moustiques tandis que les milieux ouverts y étaient défavorables. Nous avons utilisé un logiciel SIG (ArcGis 9.2 Spatial Analyst) pour implémenter le calcul de la distance pondérée par les coûts du chemin suivi. Cet outil permet d'intégrer des paramètres de coûts (relief, occupation du sol, cours d'eau, route…) sous la forme d'une grille de coût. La carte de distance-coût se fait en trois étapes :

- *Pondération* : permet d'attribuer un facteur augmentant ou diminuant les valeurs des cellules. Ce facteur correspond au niveau de résistance évoqué précédemment ;
- *Analyse de coûts* : cette étape génère un fichier indiquant le coût nécessaire pour franchir chaque cellule depuis un point de départ jusqu'à un point d'arrivée ;
- *Calcul du chemin optimal* : le fichier de coût permet de calculer ce chemin entre deux points.

En écologie, le tropisme ou taxie désigne le comportement d'orientation qu'adoptent des êtres vivants quand ils répondent à des facteurs environnementaux externes comme la lumière, l'occupation du sol, l'altitude... C'est pour cela que nous utilisons la distance pondérée la plus courte (ou le coût de déplacement cumulé) séparant chacune des cellules. Pour cette étude nous avons choisi d'utiliser des cartes d'occupation du sol qui évoluent avec les saisons (une carte par mois). Ces cartes, en mode matriciel, ont été pondérées en trois classes de facteurs en fonction de l'ouverture de chaque type d'occupation du sol : espaces fermés (faible coût), espaces semi-ouverts (coût moyen), espaces ouverts (coût élevé). En effet, comme nous l'avons évoqué précédemment, l'ouverture et la structure du paysage influencent la dispersion des insectes. De plus, chaque type de milieu présente un microclimat qui sera plus ou moins favorable aux moustiques en fonction des espèces (Becker *et al.*, 2010), rendant le milieu plus ou moins coûteux à traverser.

Nous utilisons un réseau à maille carrée pour représenter le paysage. L'espace est représenté par une grille de cellules carrées de 100 m de côté.

3.2.2. Déplacement des individus en recherche d'hôtes

Pendant la phase de dispersion, les femelles à la recherche d'hôtes se répartissent dans leur voisinage proche en fonction des caractéristiques du paysage. Pour définir le voisinage de la cellule constituant le point de départ, nous utilisons un voisinage de type Moore (Fig. IV.7.2) considérant neuf entrées (la cellule de départ et ses huit plus proches voisines).

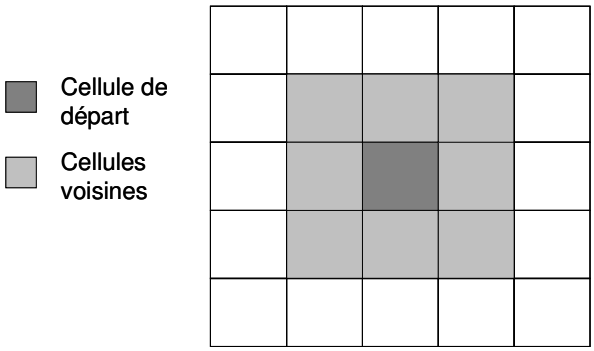

Figure IV.7.2 : Représentation de la structure du voisinage de type Moore, utilisée pour les déplacements des individus en recherche d'hôtes.

Nous utilisons une adaptation de la marche aléatoire biaisée (processus stochastique de déplacement au hasard) sur grille. Notre modèle est déterministe, il y a beaucoup d'individus par cellules, donc le processus aléatoire individuel revient à une répartition pondérée de tous les individus (la probabilité devient une proportion). Les marches aléatoires et leurs comportements ont été beaucoup étudiés notamment en biologie (Codlin *et al.*, 2008). En écologie, il est classique de considérer que, du fait de la taxie, les individus ont tendance à aller davantage vers des milieux qui leur conviennent le mieux. Dans une marche aléatoire biaisée et/ou corrélée, les décisions de mouvement de l'individu restent stochastiques, mais certains choix sont plus probables que d'autres (biais). Dans un cas, les individus peuvent répondre à des stimuli extérieurs (facteurs environnementaux comme la luminosité, la température, la végétation…). On peut alors utiliser un modèle de marche aléatoire biaisé, où les individus peuvent changer de directions à chaque étape (Codlin *et al.*, 2008). Dans un autre cas, les individus peuvent suivre préférentiellement une direction (persistance). On peut alors utiliser une marche aléatoire corrélée où les probabilités de direction des mouvements successifs sont corrélées (Codlin *et al.*, 2008). Enfin, le mouvement aléatoire peut être à la fois corrélé et biaisé, les directions des mouvements étant alors corrélées avec une direction absolue (Codlin *et al.*, 2008). Pour les déplacements des femelles en recherche d'hôtes, nous utilisons une marche aléatoire biaisée par le type de milieu. En effet, les individus se déplacent de façon aléatoire à chaque pas de temps, l'occupation du sol influence leur déplacement, sans que les individus suivent préférentiellement une direction. Il y a suffisamment d'hôtes pour qu'ils ne soient pas limitants, mais d'une part il n'y en a pas partout donc les moustiques se déplacent et d'autre part les hôtes aussi bougent donc la direction n'est pas fixe (le mouvement n'est pas corrélé).

Pour chaque cellule une proportion P_l d'individus de la population quitte la cellule l et se distribue sur les cellules du voisinage en un pas de temps. P_{lv} est la proportion d'individus dans une cellule l qui va en cellule v. l appartient à ξ l'espace total et v appartient à ε l'ensemble des cellules voisines. m est le nombre de cellules voisines dans ε (ici, m = 8 cellules voisines, cf. voisinage de Moore). D_{lv} est la distance-coût pour aller de l (départ) à v (arrivée). Plus la valeur de la distance-coût est faible plus elle est favorable (cela signifie qu'elle est moins « coûteuse » pour le moustique). Nous répartissons les individus en fonction de la distance-coût, une plus grande proportion d'individus allant dans les milieux favorables, *i.e.* ceux qui ont une faible distance-coût. Ainsi, pour calculer la proportion d'individus P_{lv} nous avons utilisé l'inverse de la distance-coût D_{lv}^{-1}, pour que, lorsque D_{lv} augmente, D_{lv}^{-1} diminue. La proportion P_{lv} est alors :

$$P_{lv} = \frac{D_{lv}^{-1}}{\sum_{v=1}^{m} D_{lv}^{-1}}, \text{ avec } \sum_{v=1}^{m} P_{lv} = 1 \qquad \text{(éq. IV.7.3)}$$

La figure IV.7.3 illustre le fonctionnement de cette formule en prenant pour exemple la répartition de femelles en recherche d'hôtes.

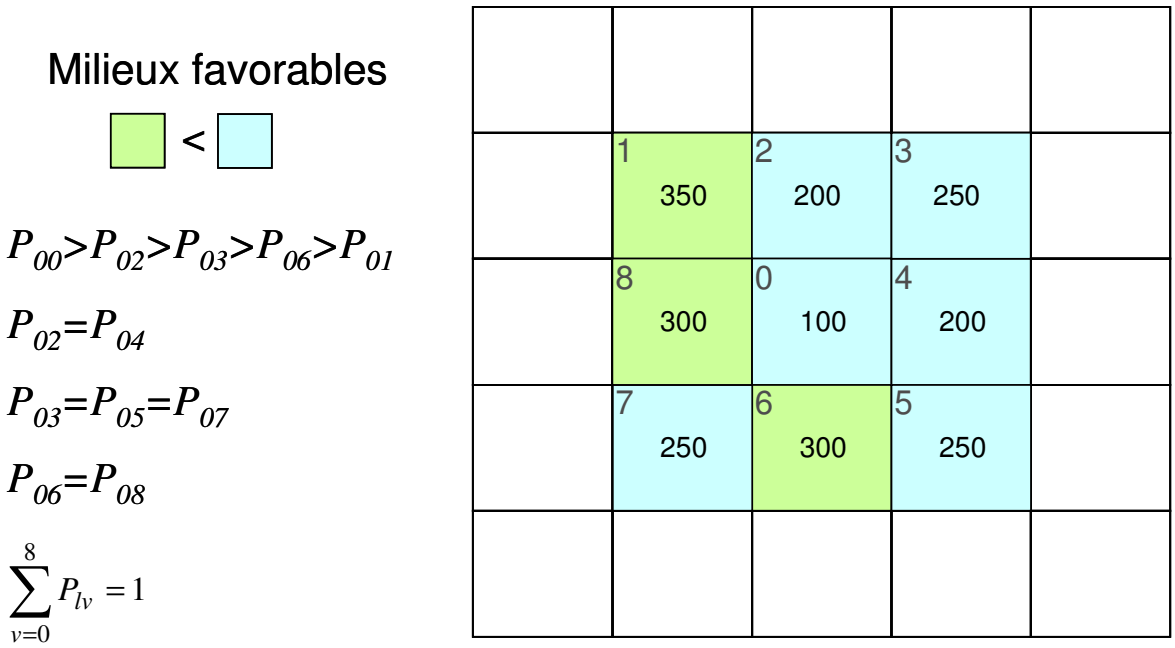

Figure IV.7.3 : Illustration de la répartition des femelles en recherche d'hôte dans les cellules de leur voisinage, en un pas de temps. La cellule 0 est la cellule de départ et les autres numéros sont les autres cellules de son voisinage (numéro en haut à gauche de la cellule). Les distances-coût des cellules (qui dépendent de la distance euclidienne et du milieu) sont indiquées au milieu.

Le nombre d'individus en recherche d'hôtes (A_{1h} et A_{2h}) qui se déplace en un pas de temps pour aller de l (départ) à v (arrivée) est alors $P_{lv}A_{1h(i,j)}$ et $P_{lv}A_{2h(i,j)}$.

3.2.3. Déplacement des individus en recherche de sites de ponte

Les femelles peuvent pondre dans différents types de sites, mais montrent des préférences en fonction des caractéristiques des potentiels sites de ponte et de leur disponibilité (Clements, 1999 ; Tran *et al.*, 2008 ; Becker *et al.*, 2010 ; Cailly *et al.* 2011), qui peuvent évoluer au cours de l'année en fonction de l'activité humaine (agricole, chasse,…), de la disponibilité en eau, *etc.* Par ailleurs, la distance et la direction de vol dépendent de la saison et de la disponibilité en sites de ponte (Jetten et Taekken, 1994).

Pour prendre en compte différents niveaux d'attractivité des sites de ponte, nous avons considéré quatre classes en fonction de l'occupation du sol : défavorable (pas de site de ponte), peu favorable, moyennement favorable et très favorable.

La définition d'un rayon de perception va permettre de sélectionner les cellules « perceptibles » par les femelles en recherche de sites de ponte. Nous avons appelé « voisinage perceptible » l'ensemble des cellules situées à l'intérieur d'un disque où r est ce rayon de perception (Fig. IV.7.4). En approchant des bords de la grille qui représente l'espace, ce voisinage perceptible est tronqué

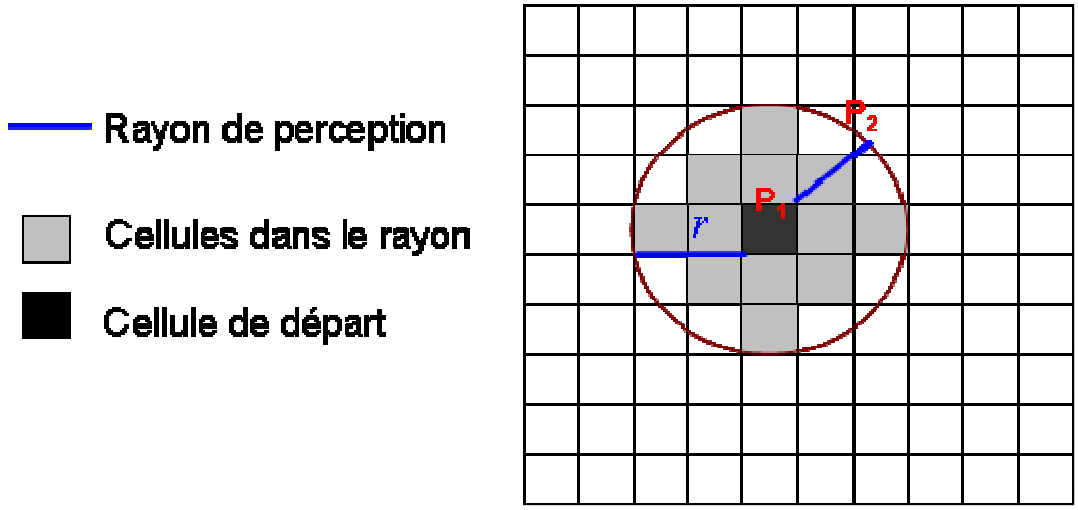

Figure IV.7.4 : Définition du disque de rayon *r*, qui délimite le voisinage perceptible de la cellule de départ lors de la dispersion de femelles en recherche de sites de ponte.

La fonction de répartition des femelles gravides (à la recherche d'un site de ponte) dans les sites de ponte dépend du nombre de sites dans le voisinage perceptible, de leurs caractéristiques et de la distance-coût nécessaire pour les atteindre. Durant cette phase de dispersion, pour chaque cellule, une proportion P_l d'individus de la population quitte la cellule l et se distribue sur les cellules du voisinage perceptible. P_{lk} est la proportion d'individus dans une cellule l qui vont en cellule k. l appartient à l'espace total ξ et k appartient à Ω l'ensemble des sites de ponte du voisinage perceptible. Le nombre de sites de ponte dans Ω est noté n. D_{ik} est la distance-coût pour aller de l (départ) à k (arrivée), d'autant plus faible que le trajet est « facile ». A_k est l'attractivité du site de ponte k, d'autant plus élevée que le site de ponte est favorable. La fonction de distance dépend de l'attractivité et de la distance-coût. Comme pour le déplacement des femelles en recherche d'hôtes, pour que la proportion de femelles gravides allant dans les cellules de faible distance-coût soient plus élevées que celle allant dans les cellules de distance-coût élevée (moins favorable), nous avons utilisé l'inverse de la distance-coût pour calculer P_{lk}. La proportion P_{lk} dépend de l'attractivité du site de ponte A_k et de la distance-coût D_{lk} (Fig. IV.7.5) :

$$P_{lk} = \frac{A_k D_{lk}^{-1}}{\sum_{k=1}^{n} A_k D_{lk}^{-1}}, \text{ avec } \sum_{k=1}^{n} P_{lk} = 1 \qquad \text{(éq. IV.7.4)}$$

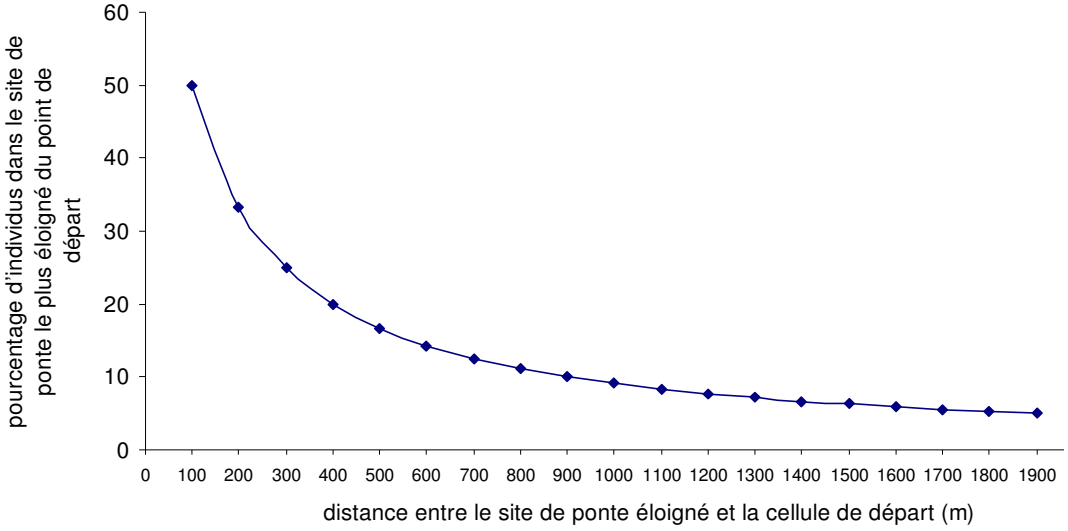

Figure IV.7.5 : Représentation de la fonction de distance en paysage homogène sans dynamique temporelle. On se place dans un cas théorique avec une cellule comme point de départ et deux sites de ponte d'attractivité identique. L'un des deux sites reste proche (100 m) et l'autre est éloigné (jusqu'à 1900 m) de la cellule de départ.

D'autre part, l'attractivité et la distance-coût peuvent ne pas avoir la même importance dans la répartition des individus gravides. La proportion P_{lk} devient alors :

$$P_{lk} = \frac{A_k{}^z D_{lk}{}^{-w}}{\sum_{k=1}^{n} A_k{}^z D_{lk}{}^{-w}} \text{, avec } \sum_{k=1}^{n} P_{lk} = 1 \qquad \text{(éq. IV.7.5)}$$

où z et w sont des indices pondérant respectivement l'attractivité A_k du site de ponte k et la distance-coût D_{lk}, *avec* $z = w$ lorsque ces deux caractéristiques sont d'égale importance, $z > w$ lorsque la distance-coût est plus importante et $z < w$ dans le cas inverse.

Il faut un certain temps aux individus pour se rendre dans les sites de ponte. Les individus peuvent mourir pendant ce temps. Δ_{lk} est la durée pour aller de la cellule de départ l au site de ponte k et m_A est le taux de mortalité des femelles en recherche de ces sites de ponte. P_{lk} vaut 0 lorsqu'il n'y a pas de site de ponte dans le voisinage perceptible. Le nombre de femelles gravides (A_{1o} et A_{2o}) survivant au déplacement de la cellule l (départ) au site de ponte k (arrivée) est $Ponte_{A_{1o(i,j)}}$ pour les A_{1o} et $Ponte_{A_{2o(i,j)}}$ pour les A_{2o} :

$$\begin{cases} Ponte_{A_{1o(i,j)}}(t-\Delta_{lk}) = P_{lk} A_{1o(i,j)} \left(1-\left(1-e^{-m_A}\right)\right)^{\Delta_{lk}} \\ Ponte_{A_{2o(i,j)}}(t-\Delta_{lk}) = P_{lk} A_{2o(i,j)} \left(1-\left(1-e^{-m_A}\right)\right)^{\Delta_{lk}} \end{cases} \qquad \text{(éq. IV.7.6)}$$

La durée Δ_{lk} nécessaire au passage pour aller de la cellule de départ au site de ponte d'arrivée dépend de la vitesse de déplacement des individus et de la distance à parcourir :

$$\Delta_{lk} = distance \times vitesse^{-1} \qquad \text{(éq. IV.7.7)}$$

4. Application à un paysage réel

Le modèle spatio-temporel en paysage réel est adapté à *An. hyrcanus* dans les zones rurales de Camargue (delta du Rhône). La dispersion des *Anopheles* est liée à l'évolution des sites de pontes et à la structure du paysage. Comme démontré par Tran *et al.* (2008) et Cailly *et al.* (2011), les rizières sont les habitats larvaires préférentiels des *Anopheles de cette espèce*, ont les larves peuvent être secondairement trouvées dans les roselières et les marais à joncs et scirpes. Rioux (1958) qualifiait déjà *An. hyrcanus* d'espèce « accompagnatrice du riz ».

4.1. Description et représentation du paysage réel dans le modèle

La Camargue correspond à la zone du delta du Rhône (entre 43,33° et 43,73° de latitude et 4,05° et 4,93° de longitude). Cette région a un climat méditerranéen caractérisé par des étés chauds et secs et des hivers doux et humides. Peu peuplée, cette zone est une mosaïque d'écosystèmes façonnée par la mer au sud et les activités agricoles au nord. Les paysages du sud sont influencés par la présence d'eau salée et sont composés des associations de plantes halophiles et de marais salants. Pendant l'été, l'évaporation conduit à un déficit hydrique compensé par une inondation artificielle liée aux activités humaines (culture, élevage extensif de taureaux et de chevaux, chasse et pêche). La végétation associée à l'eau douce est composée de roselières, prairies humides et de forêts riveraines. Les paysages du nord sont principalement composés de rizières et de pâturages. Il s'agit de la même zone d'étude présentée dans la Partie II et le Chapitre 5, zone pour laquelle nous disposons de données entomologiques de terrain pour calibrer ou valider les modèles.

L'ouverture du paysage évolue au cours de l'année en fonction des saisons, mais aussi du fait de l'activité humaine (agriculture, chasse…). Nous avons considéré que seuls les degrés d'ouverture des milieux « rizières » et « cultures de céréales » évoluaient au cours de l'année en fonction du développement des plants. Pour en tenir compte, nous avons réalisé trois cartes de distance-coût (Fig. IV.7.6) :

- janvier, février, mars, avril, septembre, octobre, novembre, décembre : les rizières et les champs de céréales[11] sont considérés comme ouverts (pas de plant ces mois-là) ;
- mai : les rizières sont considérées comme ouvertes (pas de plant ce mois là) et les « cultures de céréales[12] » comme semi-ouvertes (plantations développées) ;
- juin, juillet, août : les milieux « rizières » et « cultures de céréales » sont semi-ouvertes (végétation développée).

Il est nécessaire de disposer du coût du chemin entre chaque pixel du paysage et tous les autres pixels de la grille. Ainsi, il est nécessaire de générer autant de cartes de distance-coût que de pixels et ce, pour chacune des trois périodes de l'année. La création des cartes de distance-coût a été automatisée (Python 2.4 et ArcGis 9.2 Spatial Analyst).

Les cartes de distance-coût représentent l'hétérogénéité du paysage qui conditionne le déplacement des individus (§ IV.7.3.2.2 et § IV.7.3.2.3). Ces cartes sont construites à partir de cartes d'occupation du sol avec des pixels pondérés par des coefficients liés à l'ouverture du paysage : 1 (fermé), 2 (semi-ouvert) et 3 (ouvert).

[11] Défini comme étant le lieu de culture des céréales, pareil pour rizières

[12] Défini comme étant la culture en elle-même, pareil pour « rizières »

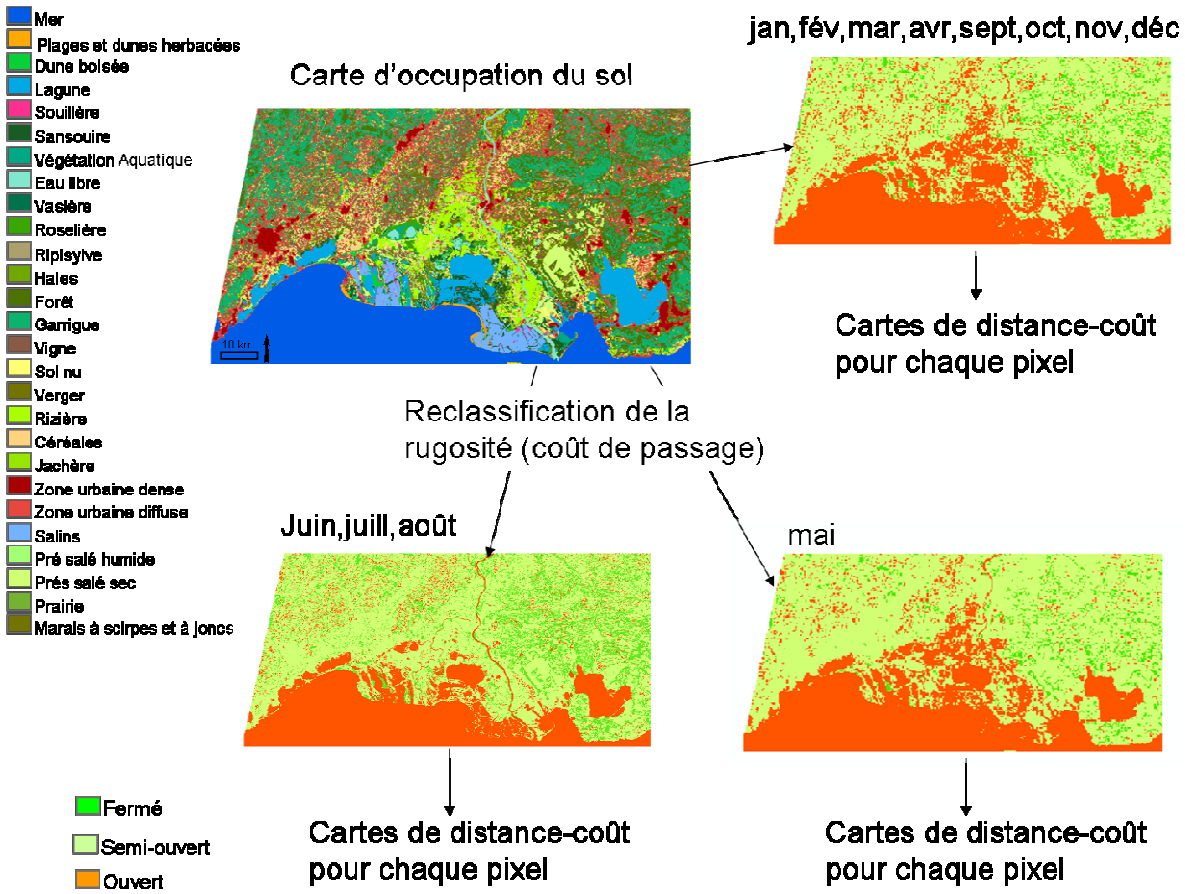

Figure IV.7.6 : Construction des cartes de distance-coût en fonction du mois de l'année à partir de la carte d'occupation du sol de la Camargue. Pour chacune des trois périodes de l'année, il y a autant de cartes de distance-coût que de pixels (ou cellules de la grille du modèle spatio-temporel).

La disponibilité et les caractéristiques des sites de ponte d'*An. hyrcanus* évoluent au cours de l'année en fonction de l'activité agricole (rizières), de la disponibilité en eau (pluviométrie) et de la mise en eau des marais de chasse. Nous avons fixé différentes capacités des rizières, roselières et marais à jonc et à scirpes à constituer des habitats larvaires au cours de l'année, de très défavorable à très favorable. Nous avons généré cinq cartes d'attractivité et de disponibilité en sites de ponte à partir de la carte d'occupation du sol (Tab. IV.7.1 et Fig. IV.7.7) :

- janvier, février, mars, avril, octobre, novembre, décembre : les rizières sont très défavorables, les roselières sont moyennement favorables et les marais à joncs et scirpes sont peu favorables ;
- mai, juin : les rizières deviennent très favorables (mises en eau pour la culture) ;
- juillet : les roselières et marais à joncs et scirpes sont peu favorables, alors que les rizières restent très favorables ;
- août : les roselières sont peu favorables, les marais à joncs et scirpes sont très défavorables et les rizières moyennement favorables ;
- septembre : les rizières sont peu favorables, les roselières sont moyennement favorables et les marais à joncs et scirpes sont peu favorables.

Tableau IV.7.1 : Disponibilité et caractéristiques des sites de ponte d'*An. hyrcanus* évoluant au cours de l'année en fonction de l'activité agricole (rizières), de la disponibilité en eau (pluviométrie, température) et de la mise en eau des marais de chasse. Les cartes d'attractivité et de disponibilité en sites de ponte correspondantes sont présentées dans la figure IV.7.7.

	Disponibilité et caractéristiques des sites de ponte		
Mois où le paysage change	Rizières	Roselières	Marais à joncs et scirpes
Jan.,Fev.,Mar.,Avr.,Oct.,Nov.,Dec.			
Mai, Juin			
Juillet			
Aout			
Sept.			

Attractivités des sites de ponte :

très défavorable	peu favorable	moyennement favorable	très favorable
0	0,03	0,06	0,9

Les cartes d'attractivité et de disponibilité en sites de ponte ont été définie à partir de la répartition des larves dans les différents habitats larvaires utilisés dans le Chapitre 5 (Tran *et al.*, 2008 ; Cailly *et al.*, 2011) (Tab. IV.7.1) : 0 (très défavorable, *i.e.* pas de site de ponte disponible), 0,03 (peu favorable), 0,06 (moyennement favorable) et 0,9 (très favorable).

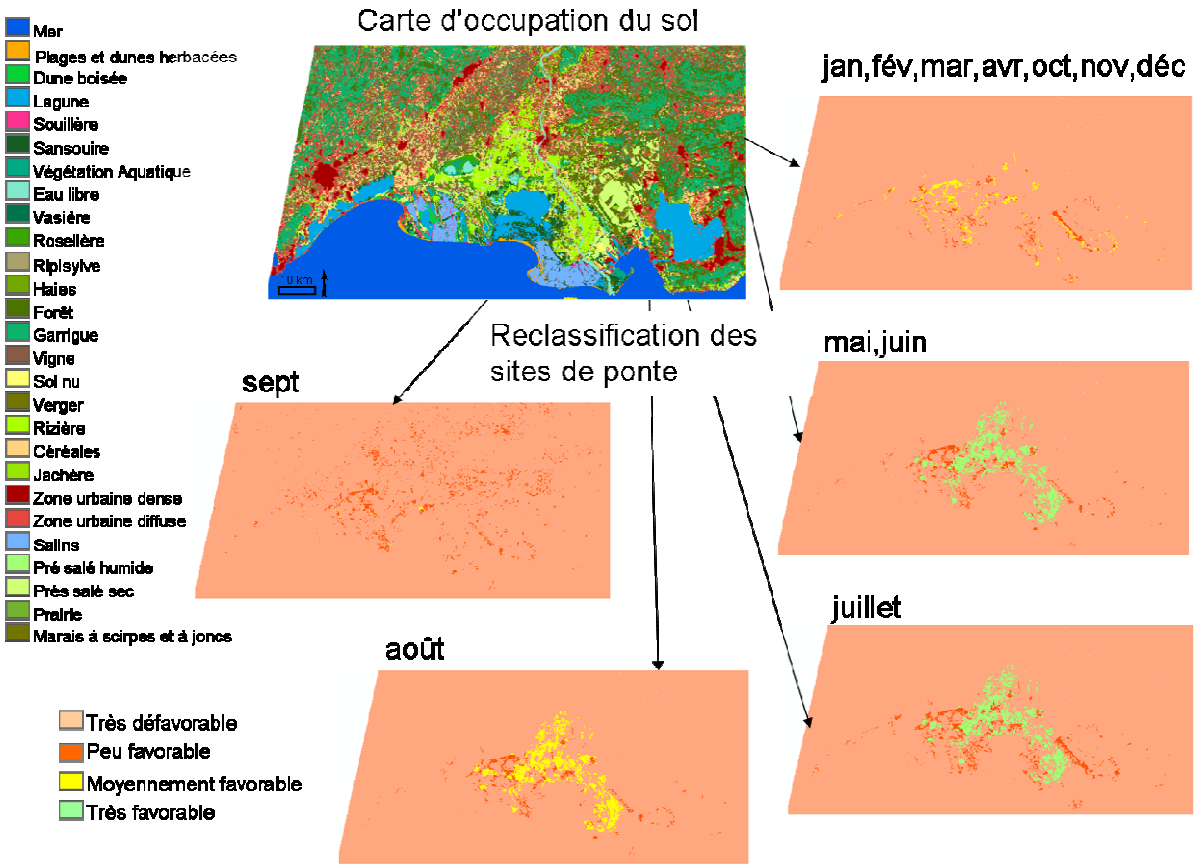

Figure IV.7.7 : Construction des cartes d'attractivité et de disponibilité en sites de ponte en fonction du mois de l'année à partir de la carte d'occupation du sol de Camargue.

Dans le modèle les sites de ponte et les habitats larvaires sont confondus, par la suite en ce qui concerne le modèle nous utiliserons le terme de sites de ponte.

4.2. Déplacement des moustiques au sein du paysage réel dans le modèle

La dispersion des individus en recherche d'hôtes est pilotée par l'occupation du sol donc par les cartes de distance-coût qui évoluent au cours de l'année et qui ont été définies précédemment.

La dispersion des femelles gravides dépend à la fois de l'occupation du sol, *i.e.* la distance-coût, et de la disponibilité et de l'attractivité des sites de ponte qui évoluent en fonction du mois de l'année. Le voisinage perceptible est déterminé par la distance moyenne de dispersion de l'espèce étudiée. Cette distance est représentée dans le modèle par r (le rayon du disque qui délimite le voisinage perceptible). En l'absence d'élément décisionnel, les indices z et w, déterminant l'influence de l'attractivité et de la distance-coût, ont été fixés à 1 c'est-à-dire d'égale importance. La durée du stade gravide dépend de la distance vers le site de ponte (la distance-coût) et de la vitesse de vol des moustiques. Cette vitesse de déplacement journalier a été calculée de la façon suivante :

$$\textit{Vitesse} = 2 \times \textit{rayon de diffusion moyen} \times \textit{intervalle de temps entre deux pontes}^{-1} \quad \text{(éq. IV.7.8)}$$

Le rayon de diffusion moyen autour des sites de ponte a été évalué à 300 mètres (Tran *et al.*, 2008), mais s'il n'y a pas de site de ponte dans le voisinage perceptible les individus peuvent aller plus loin. Cette distance est doublée pour tenir compte du retour vers le site de ponte, ils parcourent donc deux fois la distance. Le temps moyen entre deux pontes a été fixé à 3 jours, dans le modèle temporel c'est le temps moyen entre deux pontes (Chapitre 3). Ceci nous permet d'estimer à environ 200 $m.j^{-1}$ la vitesse moyenne de déplacement des individus en recherche de sites de ponte.

4.3. Sorties du modèle

Les sorties du modèle spatio-temporel sont les états en fonction du temps et de leur localisation dans le paysage. Ces états peuvent être agrégés dans l'espace, c'est-à-dire moyennés par rapport au nombre de pixels présents dans le paysage. L'étude de ces états agrégés permet par exemple d'étudier l'influence de la variation saisonnière et interannuelle du paysage sur la dynamique de population, ou l'influence de la variation de paramètres comme le coefficient d'attractivité des sites de ponte et le rayon de perception. On peut aussi agréger les états immatures dans l'espace en fonction de différentes catégories de sites de ponte (rizières, roselière, marais à jonc et à scirpes) pour étudier l'influence de chacune de ses catégories au cours de l'année.

Pour confronter notre modèle à des données de terrain, on compare le nombre d'adultes en recherche d'hôtes (*Ah*) prédit dans les cellules où les pièges ont été posés avec le nombre d'adultes piégés. Dans le modèle, les hôtes induisent un déplacement, mais ne sont pas attractifs. Pour tester l'effet de l'attractivité des pièges (le type de piège utilisé est ciblé sur les femelles en recherche d'hôtes), on peut calculer, pour chaque localisation de site de piégeage, dans le modèle le nombre moyen et la somme d'*Ah* dans le rayon de perception de cette cellule.

Pour s'assurer de sa cohérence, les prédictions du modèle seront confrontées aux données de terrain utilisées pour valider le modèle temporel (Partie II) à la Tour Carbonnière et au Marais du Vigueirat (zone humide de l'ouest camarguais). Nous utiliserons l'abondance

relative, *i.e.* le nombre d'*Anopheles* collectés chaque mois divisé par le nombre total d'*Anopheles* capturés sur toute l'année. Nous utiliserons la sortie « abondance des femelles en recherche d'hôtes » prédite avec les températures réelles correspondant aux dates de piégeage, pour confrontation aux données entomologiques.

5. Premières illustrations du modèle spatio-temporel

Le modèle spatio-temporel a été développé par étapes successives avec à chaque complexification du modèle une vérification de la cohérence des prédictions par des scénarii types. Nous avons rencontré des difficultés lors de la dernière étape d'assemblage de toutes les complexités du modèle (déplacement des individus en recherche d'hôtes, en recherche de sites de ponte, paysage réel). La résolution de ces problèmes étant en cours, nous présentons ici seulement les premières illustrations du modèle. Dans cette partie, sauf mention contraire, toutes les valeurs de paramètre et les fonctions utilisées en entrée sont celles citées précédemment.

Pour vérifier la cohérence de la dynamique temporelle nous avons utilisé comme « modèle témoin » le modèle temporel développé précédemment (Chapitre 3). Nous avons comparé les sorties du modèle temporel aux sorties du modèle spatio-temporel (états en fonction du temps) (Fig. IV.7.8). Les individus, contraints dans une cellule de l'espace, qui était aussi un site de ponte, n'avaient pas besoin de se déplacer. Dans ces conditions, le modèle spatio-temporel était plus favorable que le modèle temporel, qui présente une mortalité additionnelle pour les individus en recherche d'hôtes et de sites de ponte et une durée de transition du stade en recherche de sites de ponte (A_o) au stade suivant (A_h). Au contraire, dans le modèle spatio-temporel, il n'y a plus la mortalité additionnelle et une durée constante du stade A_o, puisque cette durée dépend du temps pour gagner le site de ponte (Δ_{lk}). Nous avons fait varier Δ_{lk} dans le modèle spatio-temporel afin de voir pour quelle valeur les deux modèles coïncident. Pour cela, nous avons utilisé un paysage théorique homogène. Pour Δ_{lk} = 3 j les sorties des deux modèles sont équivalentes (Fig. IV.7.8.c), et ce, quelque soit le stade du cycle de vie (les immatures, les adultes). Pour des valeurs inférieures de Δ_{lk}, c'est le modèle spatio-temporel qui est le plus favorable (Fig. IV.7.8. a et b) et inversement pour des valeurs supérieures (Fig. IV.7.8.d).

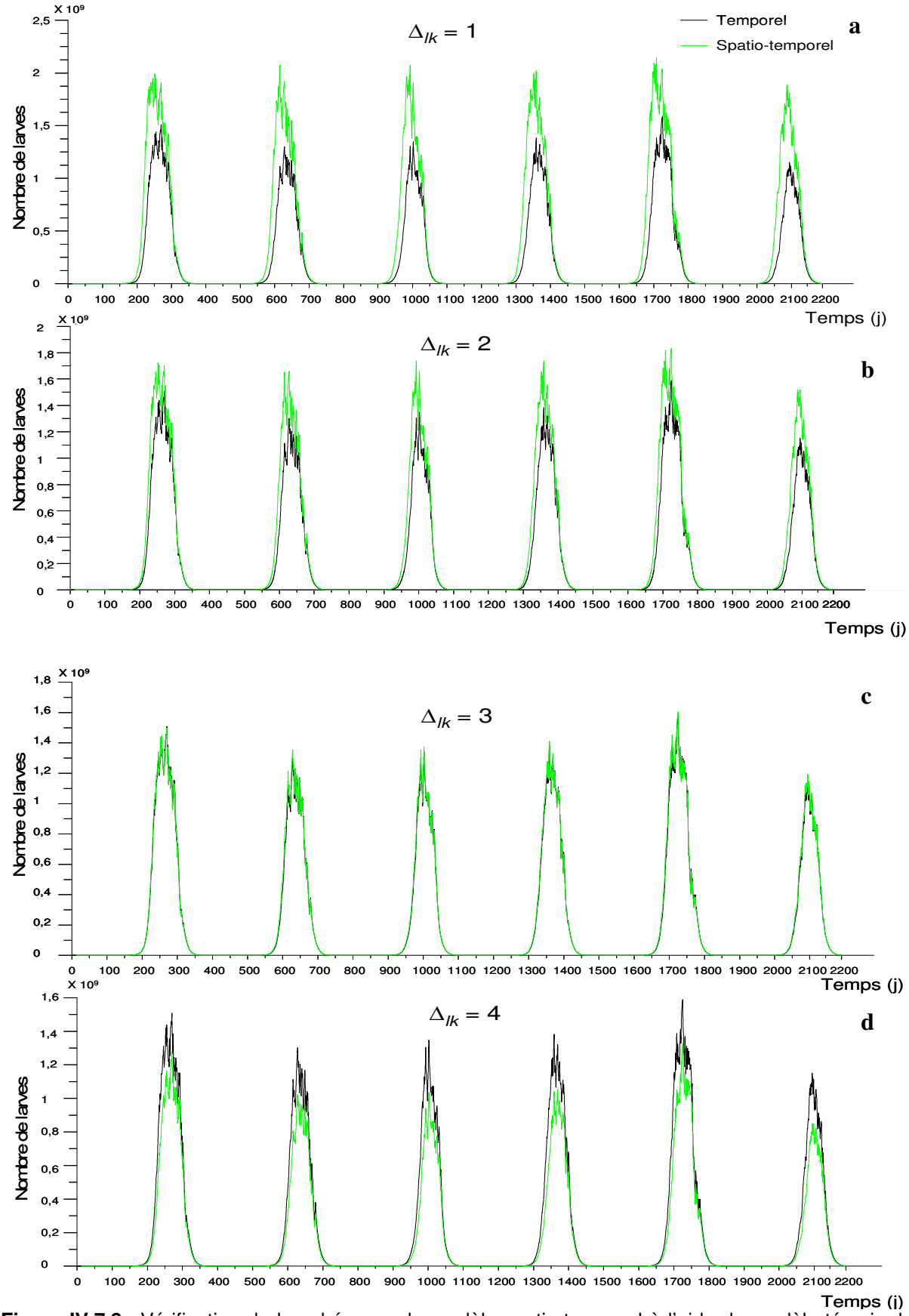

Figure IV.7.8 : Vérification de la cohérence du modèle spatio-temporel à l'aide du modèle témoin, le modèle temporel précédemment développé (cf. Partie II, Chapitre 3). Pour le modèle spatio-temporel, le paysage d'entrée était homogène et les individus, contraints dans une cellule de l'espace, qui était aussi un site de ponte, n'avaient pas besoin de se déplacer. Différentes durées dans le stade A_o (les femelles en recherche de sites de ponte) ont été testées (Δ_{lk}). Fig. IV.7.8.a : Δ_{lk} = 1j ; Fig. IV.7.8.b : Δ_{lk} = 2j ; Fig. IV.7.8.c : Δ_{lk} = 3j ; Fig. IV.7.8.d : Δ_{lk} = 4j.

Nous avons aussi vérifié les règles de déplacement des femelles en recherche d'hôtes. Pour cela, nous avons utilisé un paysage homogène avec des sites de ponte partout et avec seulement deux états : en recherche d'hôtes (A_h) *versus* autres (A_x). Seuls les A_h se déplacent de proche en proche de façon aléatoire. Il n'y a pas de dynamique temporelle (ils ne meurent pas). Les individus transitent simplement entre les deux stades. Initialement, les 100 individus sont tous concentrés dans une seule cellule et on a suivi l'évolution de la dispersion des individus dans le paysage (Fig. IV.7.9). Comme attendu, les individus se répartissent au début seulement dans les cellules autour du point de départ, puis par la suite, envahissent progressivement tout le paysage.

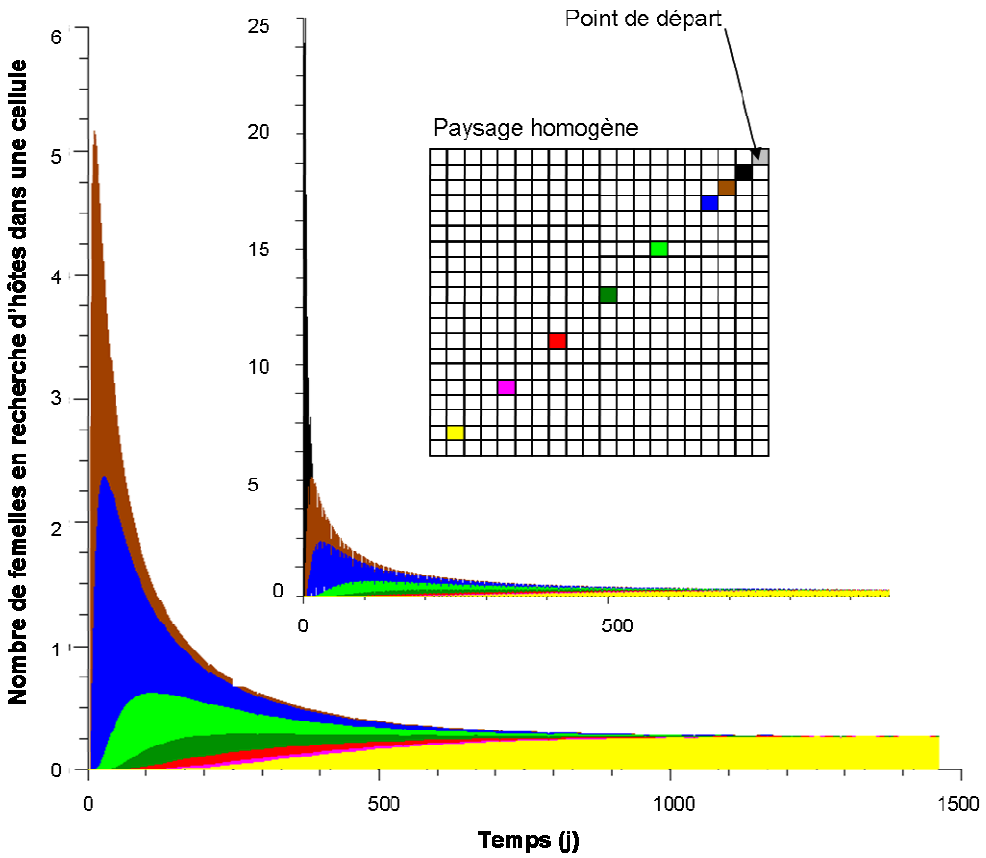

Figure IV.7.9 : Déplacement des femelles en recherche d'hôtes (A_h), qui se dispersent de proche en proche de façon aléatoire. Le paysage est homogène et la dynamique temporelle n'est pas représentée ainsi que les interactions entre eux. Seulement deux stades sont représentés (les individus en recherche d'hôtes (A_h) et ceux en recherche de sites de ponte (A_o)).

Nous avons aussi vérifié le déplacement des femelles en recherche de sites de ponte à travers le paysage. Nous voulions savoir si les individus se répartissent bien comme attendu en fonction des caractéristiques du paysage. Pour cela, nous avons utilisé des paysages homogène et hétérogène, la population d'adultes se répartissant ici en deux états : en recherche de sites de ponte (A_o) *versus* autre (A_x), ces derniers ne se déplaçant pas sur le paysage. Les A_o bougent en fonction de la distance-coût et de l'attractivité des sites de ponte. Il n'y a pas de dynamique temporelle (ils ne meurent pas). Les individus transitent simplement entre les deux stades. Initialement, 100 individus sont localisés dans une cellule de départ. La répartition des individus dans deux sites de ponte est suivie en fonction de la distance au point de départ, des caractéristiques des sites de ponte et des caractéristiques du paysage (Fig. IV.7.10).

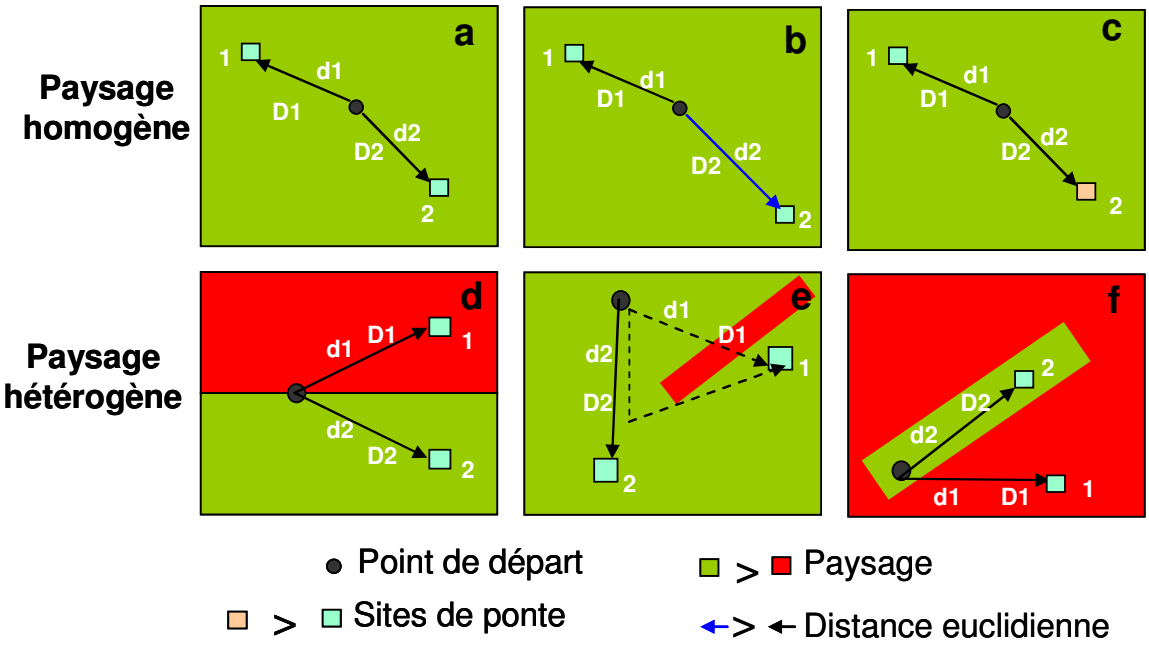

Figure IV.7.10 : Déplacement des femelles en recherche de sites de ponte (A_o) en fonction de la distance euclidienne au point de départ (*d*), de l'occupation du sol (rouge ou vert) (donc la distance-cout *D*) et de l'attractivité des sites (*A*) (rouge ou vert clair). En paysage homogène en occupation du sol : **a**. sites d'attractivités équivalentes et équidistants ; **b**. sites équivalents à des distances différentes ; **c**. sites différents mais équidistants. En paysage hétérogène, les sites étant équivalents et équidistants en distance euclidienne : **d**. occupation du sol différente autour des sites ; **e**. présence d'une barrière ; **f**. présence d'un corridor.

Comme attendu en paysage homogène en occupation du sol, pour deux sites de ponte d'attractivité équivalente, si les sites sont équidistants (en distance euclidienne) ils comportent chacun la moitié des individus (Fig. IV.7.10.a et Tab. IV.7.2) ; si les sites sont à des distances euclidiennes différentes ($d_1<d_2$), la distance-coût est aussi différente ($D_1<D_2$) et il y plus de moustiques dans le site le plus proche ($P_1 = D_1^{-1}/(D_1^{-1}+D_2^{-1}) = 2/3$ des individus pour $d_1 = d_2/2$; Fig. IV.7.10.b et Tab. IV.7.2). Si les sites ne sont pas équivalents ($A_1 < A_2$) mais sont équidistants, il y a plus d'individus dans le site le plus attractif ($P_2 = A_2(A_1+A_2)^{-1} = 2/3$ des individus pour $A_2 = 2A_1$; Fig. IV.7.10.c et Tab. IV.7.2). Comme attendu en paysage hétérogène, pour deux sites de ponte d'attractivité équivalente et équidistants en distance euclidienne mais pas en distance-coût ($D_1>D_2$), il y a plus d'individus dans le site de ponte en environnement favorable ($P_2 = D_2^{-1}/(D_1^{-1}+D_2^{-1}) = 2/3$ des individus pour $D_1 = 2D_2$; Fig. IV.7.10.d et Tab. IV.7.2) ; en présence d'une barrière ou dans un corridor dans le paysage, les individus sont plus nombreux dans le site de ponte le plus accessible ($P_1 = D_1^{-1}/(D_1^{-1}+D_2^{-1}) = 1/4$ des individus pour $D_1 = 3D_2$; Fig. IV.7.10.e,f et Tab. IV.7.2).

Tableau IV.7.2 : Répartition des individus en fonction des caractéristiques des paysages théoriques de la Figure IV.7.10. En gris le paysage homogène en occupation du sol, en blanc le paysage hétérogène

Figure (IV.7.10)	Distance euclidienne(d)	Distance-coût (D)	Attractivité (A)	P1*	P2*
a	$d_1=d_2$	$D_1=D_2$	$A_2 = A_1$	1/2	1/2
b	$d_1 = d_2/2$	$D_1 = D_2/2$	$A_2 = A_1$	2/3	1/3
c	$d_1=d_2$	$D_1=D_2$	$A_2 = 2A_1$	1/3	2/3
d	$d_1=d_2$	$D_1 = 2D_2$	$A_2 = A_1$	1/3	2/3
e	$d_1=d_2$	$D_1 = 3D_2$	$A_2 = A_1$	1/4	3/4
f	$d_1=d_2$	$D_1 = 3D_2$	$A_2 = A_1$	1/4	3/4

* proportion d'individus qui va depuis le point de départ dans le site de ponte 1 (P_1) et 2 (P_2).

Nous avons alors intégré deux des trois processus : dynamique temporelle et mouvements des A_o, sur un paysage réel. Le mouvement des A_h sera intégré dans un second temps. Le paysage en entrée est un paysage réel (2km x 2km, tour Carbonnière) camarguais évoluant au cours de l'année (Fig. IV.7.11).

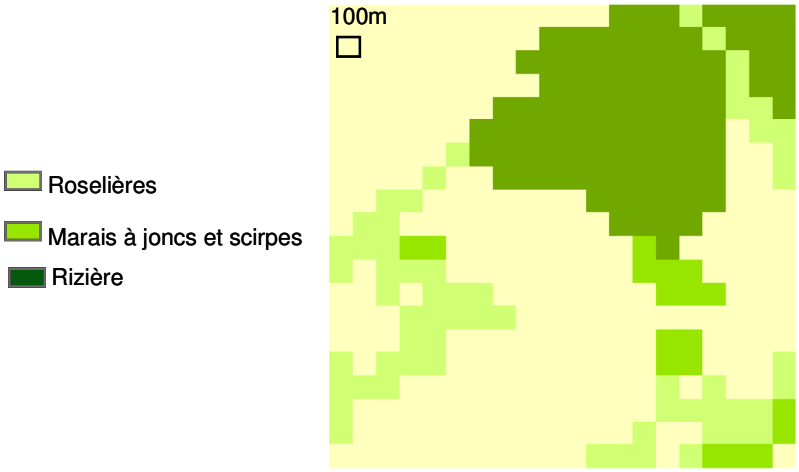

Figure IV.7.11 : Paysage réel utilisé en entrée du modèle spatio-temporel (2km x 2km, tour Carbonnière) : localisation des sites de ponte (roselières, marais à joncs et scirpes et rizières).

Comme attendu, rapidement, tous les individus se retrouvent dans les sites de ponte. Nous avons comparé le nombre de larves prédit par le modèle temporel et par le modèle spatio-temporel (le nombre total de larves divisé par le nombre de sites de ponte) (Fig. IV.7.12.a). Le modèle spatio-temporel est plus favorable que le modèle temporel (et ce pour tous les stades du cycle de vie). Cela paraît logique puisqu'actuellement, comme la dispersion des individus en recherche d'hôtes n'est pas incluse dans le modèle, tous les individus se retrouvent dans les sites de ponte et trouvent donc ensuite immédiatement un site de ponte et un hôte. Par ailleurs, le paysage évolue au cours de l'année, donc la disponibilité et l'attractivité des sites de pontes évoluent dans le modèle spatio-temporel (Tab. IV.7.1). Nous observons que la dynamique de population moyenne de la zone est relativement lisse (peu de variations durant la période favorable), alors que cette dynamique dans les sites de ponte, qui évoluent dans l'année, est beaucoup plus variable et dépend de la nature du site de ponte (Fig. IV.7.12.b). De plus, nous observons que cette variabilité se répercute sur les stades adultes (Fig. IV.7.12.c). Cette variabilité est semblable à celle qu'il y avait dans les pièges des données entomologiques du Chapitre 3.

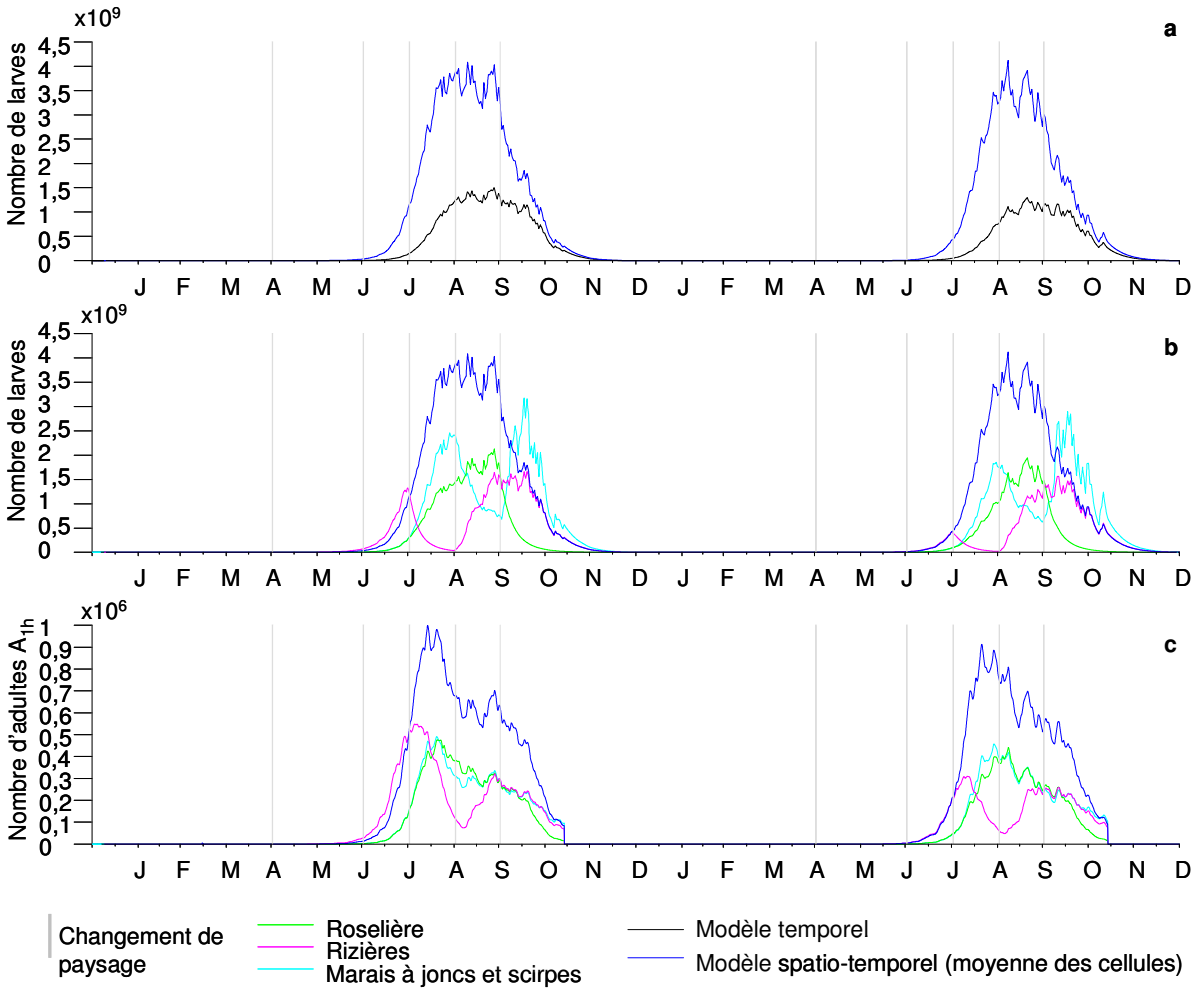

Figure IV.7.12 : Premières illustrations du modèle spatio-temporel sur paysage réel évoluant dans le temps. Fig. IV.7.12.a : Comparaison du nombre de larves (*L*) prédites par le modèle temporel et le modèle spatio-temporel agrégé dans l'espace (le nombre total de larves divisé par le nombre de sites de ponte). Fig. IV.7.12.b : Comparaison du modèle spatio-temporel agrégé dans l'espace et de la dynamique des larves dans des sites de pontes variables dans le temps (roselières, marais à joncs et scirpes et rizières). L'évolution des sites de pontes est détaillée dans le Tableau IV.7.1. Fig. IV.7.12.c : Comparaison du modèle spatio-temporel agrégé dans l'espace et de la dynamique des adultes nullipares en recherche d'hôtes (A_{1h}) dans des sites de pontes qui évoluent dans le temps (roselières, marais à joncs et scirpes et rizières).

6. Discussion

Pour la première fois, nous avons développé un modèle spatio-temporel de DPM qui a pour entrée un paysage réel évolutif dans le temps. Ce modèle, pour représenter le paysage et son hétérogénéité, utilise des cartes de distance-coût. Le paysage est aussi représenté par la disponibilité et l'attractivité des sites de ponte, qui sont connues comme étant des facteurs de l'environnement affectant la DPM (cf. Chapitre 1).

Les premiers résultats du modèle spatio-temporel de DPM indiquent que l'hétérogénéité spatiale mais aussi temporelle du paysage influence la DPM. Il nous faut cependant rester prudents car nous ne disposons que des premiers résultats qui doivent encore être confronté aux données de terrain.

L'utilisation d'un modèle en réseaux d'itérations couplées nous a permis de différencier la phase démographique de la phase de dispersion, avec une formulation simple et donc un modèle flexible. En effet, ce modèle permet de rajouter ou d'enlever des hypothèses (déplacement de différentes catégories d'individus, définition du processus de dispersion…). En outre, sa représentation de l'espace nous a permis d'intégrer aisément des informations géographiques issues de SIG (occupation du sol, cartes de distance-coût). Il faut noter que le temps de simulation de notre modèle à une échelle locale et sur une petite zone, reste raisonnable (50 minutes pour 20 x 20 cellules). A plus grande échelle, il faudrait soit changer la résolution de la représentation du paysage (ici la taille des cellules/pixels est 100m x 100m), soit changer de langage de programmation, soit changer de catégorie de modèle.

Habituellement, dans les modèles représentant la composante spatiale de la DPM (Chapitre 2), ce sont principalement les emplacements ou la présence/absence des sites de ponte qui sont représentés. La plupart du temps, les modèles développés considèrent que les moustiques se déplacent aléatoirement sans être influencés par l'occupation du sol (Depinay *et al.*, 2004 ; Takahashi *et al.*, 2005 ; Pio Ferreira *et al.*, 2006 ; Shaman, 2007 ; Yakob et Yan, 2010), alors que ce sont des êtres vivants qui sont au moins guidés par un tropisme inné vers des conditions environnementales qui leur sont favorables. Par ailleurs, ils montrent des préférences pour le choix des sites de ponte (Rioux, 1958 ; Tran *et al.*, 2008, Cailly *et al.*, 2011), ce qui n'est jamais considéré dans les autres modèles. De plus, la dispersion des individus en recherche d'hôtes est rarement représentée. Le modèle développé ici prend en compte ces différents aspects et constitue donc une démarche originale et novatrice.

La connectivité du paysage et les interactions entre l'occupation du sol et le comportement de dispersion des individus sont importantes pour la structuration des populations dans l'espace (Baguette et Van Dyck, 2007). Mais les paysages réels - et donc leur structure - sont peu pris en compte dans les modèles dynamiques avec composante spatiale, notamment pour les moustiques, et encore moins leur évolution au cours du temps. Notre modèle considère un paysage réel qui évolue dans le temps, via la prise en compte de l'occupation du sol et de la disponibilité et de l'attractivité des sites de ponte. Utiliser les cartes de distance-coût pour représenter l'occupation du sol comme entrées du modèle est une approche originale. A notre connaissance, ce type d'information n'a jamais été utilisé comme entrée dans des modèles dynamiques. Cette approche permet d'intégrer les coûts des déplacements pour les organismes, *i.e.* elle intègre la distance et la résistance (ou friction) de l'occupation du sol aux déplacements des individus. Elle rend alors possible la prise en compte des capacités de déplacement des individus qui varient en fonction de l'habitat traversé. Pour la construction des cartes de distance-coût, l'occupation du sol est considérée comme plus ou moins perméable au déplacement, selon l'espèce considérée (CRENAM *et al.*, 2011). Cette approche plutôt fonctionnelle (*i.e.* qui tient compte du comportement de l'espèce) permet de représenter des paysages réalistes et complexes, qu'il est difficile de représenter dans les modèles dynamiques intégrant la composante spatiale. Cette distance, que l'on peut qualifier d'effective (en opposition à la distance euclidienne), a l'avantage d'avoir les mêmes unités que la distance euclidienne (m). Elle peut être un moyen simple d'inclure le paysage (fragmentation et hétérogénéité) et les aspects comportementaux dans des modèles dynamiques. Dans cette méthode des distances-coûts, la qualité des cartes d'entrées, le choix des éléments du paysage influents et la valeur de leur résistance est important pour correctement représenter le paysage (Baguette et Van Dyck, 2007). Pour choisir les éléments à prendre en compte, nous nous somme basés sur les connaissances issues de la littérature, mais certains aspects comme la valeur des coefficients de résistance doivent être davantage explorées, par exemple par une analyse de sensibilité. L'inconvénient de l'utilisation de cette méthode de distance-coût est la nécessité de produire un grand nombre de cartes de distance-

coût (autant que de pixels dans le paysage), ce qui requiert un temps de pré-traitement important, mais se fait en amont des simulations du modèle de DPM.

Des études expérimentales récentes ont montré que le choix de se déplacer dans l'une ou l'autre composante du paysage n'est pas trivial, car il ne peut pas être déduit par sa seule résistance. Certes, les déplacements dans la matrice paysagère sont limités par la sélection par l'individu de l'habitat lors de la dispersion et par la résistance (Baguette et Van Dyck, 2007). Mais les déplacements dépendent aussi des ressources nécessaires aux individus (Baguette et Van Dyck, 2007), comme les sites de ponte pour les moustiques. Notre choix de faire dépendre la dispersion des moustiques en recherche de sites de ponte à la fois de l'occupation du sol, de sa résistance, de la disponibilité et de l'attractivité des sites de ponte est donc tout à fait pertinent.

Par ailleurs, la distance à laquelle un individu est capable de détecter une ressource convenable en utilisant ses organes sensoriels définit sa gamme de perception. Il semblerait que la fragmentation du paysage affecte cette gamme de perception: la capacité de perception diminue avec l'augmentation de la fragmentation de l'habitat (Baguette et Van Dyck, 2007). La fonction qui détermine la proportion d'individus allant vers un site de ponte, si elle dépend de la distance-coût et de l'attraction des sites de ponte, permet de représenter implicitement cette variation de la gamme de perception de l'habitat en fonction de sa fragmentation.

De plus, d'une part l'augmentation du temps de dispersion pour la recherche des ressources appropriées dues à la fragmentation du paysage augmente les risques de mortalité des individus, et d'autre part, la variation de la vitesse de déplacement des individus dans le paysage est due aux différents niveaux de résistance de ce paysage (Baguette et Van Dyck, 2007). Ces deux aspects de l'influence du paysage sur la dispersion des individus sont aussi considérés dans notre modèle. Un inconvénient de la fonction utilisée pour représenter la dispersion des femelles gravides est l'inexorabilité du déplacement des individus vers le lieu de destination initialement fixé, même s'il apparaît une évolution importante des sites de ponte (apparition, disparition) durant la durée du déplacement. Néanmoins, comme la durée de déplacement est de l'ordre de quelques jours, alors que le paysage évolue à l'échelle du mois, cet effet reste relativement restreint.

Pour la dispersion des individus en recherche d'hôtes, nous avons fait le choix d'une marche aléatoire biaisée par l'occupation du sol. En effet, en nous basant sur les informations issues de la littérature, il semble que les moustiques se déplacent de façon aléatoire et qu'ils ne sont attirés par les hôtes que lorsqu'ils sont proches à moins d'une journée de vol, ce qui est donc inférieur à notre pas de temps. En revanche, la dispersion des individus de manière aléatoire entre les différentes cellules de son voisinage (tel que considéré par Moore : les cellules autour de la cellule et la cellule elle-même) pourrait être à l'origine d'effets de bord. Cet aspect du modèle devra être exploré pour en connaître les conséquences sur les prédictions.

Dans les modèles avec une composante spatiale, la taille du voisinage est importante (Gros, 2001). Cette dernière, comme l'ensemble des autres paramètres du modèle, a été renseignée par les connaissances disponibles sur la biologie des moustiques. Mais tous ces paramètres, même s'ils sont renseignés, ne sont pas très bien connus et il est donc important d'évaluer leur influence sur les sorties du modèle via une analyse de sensibilité.

Par ailleurs, nous avons supposé que la maturation ovarienne des œufs n'entraînait pas de dispersion au-delà de la cellule dans laquelle se trouvent les moustiques, des sites de repos étant disponibles dans chaque cellule à cette échelle (1ha). Nous avons également fait

l'hypothèse que le comportement des moustiques ne varie pas au cours de l'année et de la vie du moustique, mais certains auteurs mentionnent que ce comportement peut varier au cours des saisons (*e.g.* variation du comportement en fonction des conditions météorologiques, existence de déplacement sur de longues distances avant la diapause) et au cours de la vie (*e.g.* dispersion différente juste après l'émergence) (Jetten et Taken, 1994 ; Clements 1999 ; Becker *et al.*, 2010). Si le modèle, lors de la confrontation aux données de terrain, n'est pas validé, on peut envisager que ces différentes dispersions soient une des hypothèses à tester.

Le modèle devra ensuite être confronté aux données de terrain. Les piégeages sont géo-localisés, ce qui permettra de comparer les prédictions du modèle avec les données de piégeage. Cette étape permettra de confirmer ou non les hypothèses faites lors de l'élaboration du modèle. Si le modèle ne représente pas correctement la DPM, il faudra modifier et/ou compléter les hypothèses sous lesquelles il a été construit. Comme pour le modèle temporel, le modèle spatio-temporel pourra être utilisé pour tester des stratégies de contrôle, ce qui permettra de simuler les stratégies dans des conditions plus proches de celles du terrain, ciblant certaines périodes et certaines zones.

7. Conclusion

Le modèle de dynamique spatio-temporelle de la DPM développé prend en compte de façon originale l'évolution dans le temps d'un paysage réel, mais a besoin d'être finalisé et étudié. Après validation, ce modèle devrait permettre d'améliorer les connaissances sur les facteurs environnementaux incertains qui, localement, structurent et influencent la population de moustiques. La prise en compte de la variabilité du paysage et de sa structure (variabilité de la disponibilité et de l'attractivité des sites de ponte, de l'occupation du sol) permet de représenter l'hétérogénéité du paysage. Ce modèle pourra par la suite être utilisé pour diverses applications, aussi bien pour tester des hypothèses biologiques et mieux comprendre le fonctionnement de populations de moustiques en zones rurales que dans une perspective de gestion de ces populations.

Conclusion de la quatrième partie

Dans cette quatrième et dernière partie, nous avons présenté la diversité des modèles qui peuvent être utilisés en dynamique de population pour représenter la composante spatiale. Ils peuvent être différenciés de plusieurs manières selon leurs caractéristiques. Nous avons choisi de les décrire en fonction de leur représentation de l'espace (implicite/explicite, continue/discrète). Il en ressort qu'au vu de nos objectifs pour le modèle de dynamique de population de moustiques, le type de modèle en réseaux d'itérations couplées est le mieux adapté.

Après avoir choisi le type de modèle à utiliser pour intégrer la composante spatiale, nous avons développé un modèle spatio-temporel de dynamique de population de moustiques qui est piloté par la représentation d'un paysage réel. Notre modèle a été construit par étapes pour s'assurer de sa cohérence. Il a encore besoin d'être finalisé, confronté à des données de terrain, puis évalué par une analyse de sensibilité. Mais cette approche originale permet tout de même d'étudier le fonctionnement de la dynamique de population de moustiques en interaction avec le paysage dans lequel elle évolue au niveau local et ainsi de mieux comprendre les processus influant sur la structuration de la population dans l'espace. Les diverses utilisations et applications du modèle développé sont discutées dans la discussion générale de la thèse.

Discussion générale

Cette thèse avait pour objectif i) de construire un modèle de dynamique de population de moustiques qui couple les composantes temporelle et spatiale afin d'identifier les facteurs liés au cycle de vie ou au paysage influant la dynamique de population et ii) d'utiliser ce modèle pour tester différentes stratégies de contrôle. Dans cette partie, nous rappelons les principaux résultats de la thèse et les discutons d'un point de vue biologique (§1) et méthodologique (§2) et (§3). Enfin, nous discutons des applications possibles du modèle spatio-temporel pour les gestionnaires (§4) ainsi que des perspectives de recherche à ce modèle et à ce travail (§5).

1. Résultats majeurs de la thèse

Nous avons construit le premier modèle de dynamique de population de moustiques (DPM) couplant composantes temporelle et spatiale qui représente l'ensemble du cycle de vie des moustiques et qui est à la fois piloté par le climat et par un paysage réel susceptible d'évoluer dans le temps. Ce modèle permet de prédire les variations d'abondances sur plusieurs années, intégrant la diapause hivernale.

De manière originale par rapport aux modèles existants (cf. Chapitre 2), la partie temporelle de la dynamique est générique (sa structure), par la base d'un cycle de vie commun à différents genres de moustiques, et a été validée, pour différentes espèces en Camargue. Parmi les paramètres auxquels le modèle est sensible, certains pourraient être pilotables sur le terrain (sex-ratio, taux de développement) formant ainsi de potentiels points de contrôle des populations. Enfin, le modèle développé permet de comparer différentes stratégies de contrôle. Par exemple, nous l'avons utilisé pour comparer des stratégies ciblant les larves, et nous avons regardé l'influence que cela avait sur les adultes en recherche d'hôtes (ceux qui sont observables sur le terrain et nuisants/vecteurs). Pour contrôler la population de moustiques il est préférable d'agir en prévention en traitant régulièrement que de traiter seulement lorsque les moustiques adultes sont nombreux.

La variabilité intersites observable dans les données entomologiques ne ressortait pas dans le modèle temporel puisqu'il représente le comportement moyen d'une zone, soulignant la nécessité d'intégrer aussi une composante spatiale. Cette composante est pour le moment spécifique de certains *Anopheles* dans une zone humide de delta en climat tempéré, en zone rurale. Ceci est original par rapport aux autres modèles spatio-temporel de la DPM développés pour les zones urbaines (Depinay *et al.*, 2004 ; Takahashi *et al.*, 2005 ; Pio Ferreira *et al.*, 2006 ; Tachiiri *et al.*, 2006 ; Tran et Raffy, 2006 ; Shaman, 2007 ; Yakob et Yan, 2010 ; Linard *et al.*, 2009 ; Almeida *et al.*, 2010), alors que pour des espèces de genre *Anopheles* (historiquement vecteur de *Plasmodium*) en Europe les zones rurales, notamment humides, constituent des milieux très favorables avec les ressources requises (Rioux, 1958) et sont de plus en plus proche des zones urbaines. Une extension à d'autre zones ou espèces est délicate car le comportement de dispersion est relativement spécifique et « local » (Clements, 1999). De plus, contrairement à la composante temporelle la composante spatiale de la DPM est encore mal connue. Par une analyse de données entomologiques et environnementales, nous avons montré qu'il existe des liens entre l'occupation du sol, les sites de ponte, la présence de larves et la répartition des adultes pour plusieurs espèces de moustiques du genre *Anopheles* et *Culex* qui présentent une préférence pour des habitats larvaires spécifiques. Cela nous a permis en particulier de quantifier les préférences des sites de ponte et le rayon moyen

de dispersion pour les espèces *Cx. modestus* (700 m) et *An. melanoon* (1000 m), informations requises pour l'intégration de la composante spatiale dans notre modèle de DPM.

Notre modèle spatio-temporel de DPM considère en entrées des cartes construites avec un SIG qui permettent une représentation saisonnière de l'occupation du sol qui influence les déplacements des individus en recherche d'hôtes et de sites de ponte. Le modèle est donc facilement adaptable/généralisable à d'autres zones et d'autres espèces spécifiques avec des caractéristiques semblables, en modifiant les cartes en entrée. Les premiers résultats des simulations montrent que le modèle est cohérent. Ils montrent aussi que le comportement moyen du modèle est semblable à celui du modèle temporel, mais que la représentation de l'espace permet de représenter l'influence de l'hétérogénéité du paysage sur la DPM. A terme, un tel modèle permettra d'évaluer des stratégies de contrôle ciblées non seulement dans le temps, sur un stade donné, mais aussi dans l'espace.

2. Approches de modélisation utilisée

Choix de la modélisation pour l'étude de la dynamique de population de moustiques

Une approche par modélisation dynamique nous a permis d'étudier un système biologique complexe, la dynamique d'une population qui évolue dans un environnement hétérogène dans le temps et l'espace, en prenant en compte les composantes temporelle et spatiale. En effet, la modélisation est un outil puissant en dynamique de population pour étudier les facteurs influents, comprendre comment et pourquoi les populations oscillent (Turchin, 2003) ; de ce fait, elle est devenue un élément incontournable dans le domaine de l'écologie (Auger *et al.*, 2010). C'est une approche qui a besoin des autres approches utilisées en dynamique de population, à la fois pour l'élaboration du modèle et son exploration. La modélisation permet d'aller plus loin que les autres approches, dans le sens où elle permet une quantification des phénomènes et l'intégration de nombreux facteurs influents et potentiellement en interaction.

Dans le cas des moustiques pour certaines espèces, de nombreuses études de terrain, expérimentales et statistiques ont été menées pour étudier leur biologie, leur distribution et leur dynamique (Clements, 1999, 2000). De ce fait, nous disposions de nombreuses connaissances que nous avons intégrées dans notre approche par modélisation, cela nous a permis de construire un modèle mécaniste qui représente l'ensemble du cycle de vie. Cette approche nous a aussi permis d'étudier le système dans son ensemble, alors que les autres études se focalisent sur un seul aspect de la dynamique de population (Turchin, 2003). Les modèles mathématiques, les études statistiques et les données d'observations sont complémentaires. De plus, pour faire des progrès significatifs dans la compréhension des mécanismes qui agissent sur une population et résoudre le « puzzle du cycle de la population », il est nécessaire de combiner ces trois approches de façon synthétique (Turchin, 2003). Ici, c'est bien ce principe que nous avons suivi en utilisant les connaissances mises à disposition par les autres types d'études pour renseigner et construire le modèle de dynamique de population.

Modèle simple ou modèle complexe ?

Tout modèle est une simplification de la réalité : dans le modèle ne sont conservés que les états, les facteurs, les mécanismes, *etc*., qui sont importants pour étudier et comprendre le système considéré (Thieme, 2003 ; Choisy *et al.*, 2007). Un modèle est dit simple lorsque sa formulation, analytique ou non, comporte peu de variables et de paramètres et un temps de

simulation court. (Choisy *et al.*, 2007 ; Mahévas, 2009) De plus, on peut connaître leurs résultats à l'avance. A l'opposé les modèles complexes ont un grand nombre d'états ou d'évènements afin de représenter l'ensemble des processus du système en interaction locale et simultanée. Ce sont des modèle pour les quels malgré une parfaite connaissances des composants du système, il est impossible de prévoir son comportement, autrement que par la simulation. Néanmoins, la séparation entre les modèles simples et complexes est floue (Mahévas, 2009). Thieme (2003) met en garde contre l'élaboration de modèles trop complexes qui risquent de masquer, par trop de détails, les mécanismes que l'on veut étudier. Cependant, même si les modèles simples ont leur utilité et qu'ils sont généralement préférables aux modèles complexes, une trop grande simplification peut les rendre trop artificiels, irréalistes, ou peu transférables au système réel correspondant (pour la confrontation/validation). Il est donc parfois nécessaire d'utiliser des modèles plus complexes pour représenter correctement un système (Mahévas, 2009). Dans ce travail, notre modèle peut être qualifié de complexe, parce qu'il considère l'ensemble du cycle de vie des moustiques et qu'il intègre une représentation explicite de l'espace. En effet, la considération de la densité-dépendance, de la diapause, du double mouvement des individus en recherche d'hôte et ceux en recherche de sites de ponte et avec des règles différentes, et du lien avec la température (en particulier les degrés-jours) en font un modèle complexe.

Modélisation de l'ensemble du cycle de vie des moustiques

Pour l'élaboration du modèle de dynamique de population temporelle, nous avons fait l'hypothèse qu'il est important de représenter tous les événements et états du cycle de vie des moustiques pour correctement représenter leur dynamique. Cette hypothèse s'est avérée exacte, puisque l'analyse de sensibilité du modèle temporel a montré que ce dernier ne pouvait pas être simplifié. Or, parmi les modèles de DPM déjà existants, beaucoup ont été construits de façon plus simple en supprimant certaines phases du cycle (notamment pour les stades aquatiques et le cycle trophogonique). Ces modèles négligent certains phénomènes influençant la dynamique de population telle que la densité dépendance des stades aquatiques, l'influence de facteurs climatiques sur la mortalité ou le développement des individus, la diapause, l'effet du paysage… Ainsi les modèles simples, en négligeant certains aspects finalement importants du système, se focalisent sur une seule des nombreuses causes possibles d'un phénomène (Van Nes et Marten Scheffer, 2005).

Par ailleurs, l'objectif de l'étude mais aussi l'utilisation envisagée d'un modèle conditionne son élaboration (Turchin, 2003). Dans notre cas, nous avions pour objectif de développer un modèle permettant de déterminer les facteurs influents l'ensemble de la dynamique de population, mais aussi qui puisse être utilisé comme outil pour tester et comparer différentes stratégies de contrôle. Or, ces stratégies sont multiples, pouvant agir sur chacun des stades et événements du cycle de vie des moustiques (Becker *et al.*, 2010). De plus, une compréhension fine de la dynamique et des facteurs influents contribue à l'implémentation de mesures de contrôle efficaces (Juliano, 2007 ; Lord, 2007).

En définitif, l'élaboration d'un modèle complexe de la DPM temporelle nous as permis à la fois de considérer tous les aspects importants du cycle de vie et d'obtenir un modèle « outil » pour tester et comparer différentes stratégies de contrôle.

Intégration d'une représentation explicite de l'espace

Nous avons fait le choix d'utiliser une représentation explicite de l'espace pour introduire une composante spatiale au modèle de dynamique de population. Nous avons utilisé une carte du paysage qui évolue dans le temps et qui renseigne le modèle sur les éléments du paysage,

puisque nous voulions vérifier les hypothèses concernant les facteurs de l'espace structurants pour les populations de moustiques. La représentation explicite de l'espace permet de modéliser avec précision des paysages complexes pour améliorer les connaissances sur les phénomènes écologiques liés au paysage et permettre des applications pour la gestion des populations (Dunning *et al.* 1995). De plus, ce mode de représentation de l'espace permettra, à plus long terme, le couplage avec un SIG pour en faire un outil utilisable par les gestionnaires. Il permettra également d'étudier les processus écologiques à l'échelle locale.

Pour l'intégration de la composante spatiale, nous avons choisi un modèle en réseaux d'itérations couplés (recommandé pour une représentation explicite de l'espace et pour un grand nombre d'individus) (McGlade, 1999). De par la construction de ce type de modèle, les interactions entre populations et environnement peuvent être prise en compte relativement facilement.

Au final, même si le modèle est complexe, il reste relativement simple par la représentation des moustiques au niveau populationnel et par son déterminisme. Un modèle déterministe est très adapté pour de grandes populations, comme c'est le cas pour les moustiques (Thieme, 2003). De plus, il n'y a pas de phénomènes d'extinction de population en environnement rural humide, même si les effectifs diminuent en hivers ou lors de traitement. L'intérêt de la modélisation ici est bien de quantifier la diminution des effectifs s'il y a traitement, et non l'éradication. De plus, alors que le code n'a pas été optimisé par un informaticien, le temps de simulation du modèle temporel est de quelques secondes, celui du modèle spatio-temporel de quelques heures (avec un processeur Intel Core 2 Duo à une fréquence de 2.00 GHz et une RAM de 2 Go) pour un paysage de quelques hectares. Ces temps de simulations permettent d'étudier et d'explorer ces modèles.

Vers de la modélisation prédictive

Un problème majeur en modélisation à visée prédictive est de déterminer les valeurs des paramètres utilisés (Thieme, 2003), dans notre cas relatif au cycle de vie, aux déplacements des individus et à la représentation du paysage. Cette étape n'a pas soulevé de problème particulier pour la dynamique temporelle (Partie II), grâce aux nombreuses publications sur le cycle de vie des moustiques. En effet, du fait de leur implication en tant que vecteurs, la biologie des moustiques est relativement bien décrite pour certaines espèces comme en témoignent les ouvrages de Cléments (1999 et 2000) et les nombreuses études sur leur dynamique de population (Juliano, 2007). En revanche, nous disposions de moins d'informations pour renseigner la composante spatiale, malgré les études réalisées plus récemment grâce notamment au développement d'outils tel que les SIG. Les principales inconnues restent les déterminants des déplacements des moustiques et de la structuration spatiale des populations. Nous avons donc travaillé à partir d'hypothèses comme celle sur l'effet structurant pour la population dans l'espace de la recherche de sites de ponte. Par ailleurs, on ne sait pas quelle est l'importance des autres événements du cycle trophogonique (recherche d'hôtes, de site de repos) ou même si d'autres facteurs jouent un rôle dans la structuration spatiale. Dans ce contexte, le modèle que nous avons développé permet de rajouter de la complexité progressivement. L'inconvénient de ce type de modèle est l'allongement du temps de calcul à mesure que l'échelle spatiale devient grande. Pour effectuer un changement d'échelle du local au global, nous pourrons envisager d'autres approches moins coûteuses en temps de simulation, comme les modèles de réaction-diffusion et leurs extensions. Pour cela, les mécanismes biologiques responsables de la dispersion (y compris la dispersion passive) devront être bien compris, de manière à pouvoir en résumer les effets par des coefficients de diffusion (Gros, 2001).

Validation du modèle

Les sorties des modèles produisent des connaissances sur les systèmes étudiés et peuvent être utilisées dans les processus de prises de décision concernant le pilotage de ces systèmes. Tous les utilisateurs de ces modèles (recherche ou application) sont concernés par la fiabilité de leurs résultats. Bien que l'accent soit mis sur la validation, les concepts de vérification, d'étalonnage, de qualification et de crédibilité doivent également être considérés comme faisant partie de l'étape de validation dans le processus de construction et d'évaluation du modèle (Rykiel, 1996). La fiabilité du modèle est fixée par le résultat de sa vérification et de sa validation (Mahévas, 2009).

La vérification s'assure que le modèle fait ce pour quoi il a été conçu (phase de « débogage »), et la validation s'assure que le modèle est une représentation satisfaisante du système étudié dans son domaine d'application (Kleijnen, 1995 ; Rykiel, 1996). La vérification est une question technique qui se rapporte à la façon dont les idées sont traduites fidèlement et exactement en code informatique ou en formalismes mathématiques, ce qui peut être difficile pour les modèles complexes (Rykiel, 1996). Différentes méthodes existent en fonction des sorties possibles du modèle (Kleijnen, 1995). Pour le modèle spatio-temporel, nous avons réalisé une vérification dite de « *traçage* », c'est-à-dire une vérification étape par étape, tout au long de sa construction aboutissant à une bonne confiance pour un modèle assez complexe.

La validation ne permet pas de tester une théorie scientifique ou d'attester d'une «vérité» des connaissances scientifiques actuelles, et elle n'est pas une activité obligatoire de chaque projet de modélisation. Un modèle validé est considéré comme acceptable dans le cadre de l'utilisation initialement prévue, car la validation répond à des exigences spécifiques de performance (Rykiel, 1996). De nombreuses méthodes qualitatives (observation visuelle) et quantitatives (tests) existent ; toutes sont complémentaires les unes des autres (Rykiel, 1996 ; Sargent, 2007). Il est nécessaire de disposer d'observations (de l'ensemble ou d'une partie du système étudié) qui n'ont pas servi à la construction du modèle ou à l'estimation de ses paramètres. Classiquement, la validation compare les variables simulées aux variables observées (Rykiel, 1996 ; Sargent, 2007). Pour le modèle temporel, nous avons réalisé une validation quantitative (test de corrélation). En revanche, le modèle spatio-temporel nécessiterait d'être confronté aux données de terrain. L'analyse de sensibilité est une autre manière de valider un modèle (Rykiel, 1996 ; Sargent, 2007) car elle permet d'identifier les paramètres influençant le comportement du modèle – et par hypothèse celui du système – et donc les paramètres qu'il convient d'estimer avec le plus de précision possible. Fréquemment, il existe une disparité entre les paramètres auxquels le système est sensible et ceux auxquels le modèle est sensible, mais cette question est rarement traitée (Rykiel, 1996). Il est donc important de vérifier les résultats issus du modèle par d'autres approches (observation, statistiques…).

La calibration estime et ajuste des paramètres du modèle pour que ses sorties correspondent au jeu de données (Rykiel, 1996). Pour le modèle temporel, nous n'avons pas utilisé de calibration, la littérature scientifique renseignant suffisamment les paramètres. Pour la spatialisation du modèle, nous avons aussi utilisé des connaissances issues de la littérature et des études effectuées au cours de la thèse pour renseigner la composante spatiale. Pour le moment, nous n'avons pas utilisé de calibration, mais si le modèle n'est pas validé lors de la confrontation avec des données entomologiques, la calibration du modèle pourrait aider à ajuster les paramètres du modèle qui sont mal connus et à tester d'autres hypothèses

biologiques (tel que les déplacements pour chercher des sites de repos pour la maturation ovarienne des œufs …).

La crédibilité du modèle est une notion subjective de jugement qualitatif, elle traduit la confiance d'un utilisateur dans son modèle (Rykiel, 1996). Le modèle temporel, même s'il a encore besoin de validation, apparaît comme crédible. En revanche, même si le modèle spatio-temporel a été construit avec précaution, il nécessite encore d'être exploré et validé.

Enfin, la dernière étape de la validation, la qualification, vise à délimiter le domaine dans lequel un modèle peut être correctement utilisé, à savoir, si le modèle est acceptable dans un contexte plus général grâce à une nouvelle validation (Rykiel, 1996). A chaque revalidation, le domaine d'application augmente. La généricité d'un modèle peut être déduite seulement par induction à partir des essais de qualifications répétées (Rykiel, 1996). Nous avons voulu avoir une approche générique pour que le modèle puisse être adaptable à d'autres espèces et zones géographiques. La généricité du modèle fait l'objet d'une étude spécifique (stage de fin d'étude de Mélaine Aubry-Kientz que je co-encadre ; Aubry-Kientz, 2011). Dans cette démarche, il a été vérifié que le modèle était adaptable à d'autres genres de moustiques (*Aedes*, *Culex*) dans la même zone géographique, puis dans une autre zone géographique avec un climat différent (Sénégal, Ferlo). A plus long terme, il sera intéressant de regarder si le modèle est adaptable à d'autres vecteurs ailés avec une biologie comparable, par exemple les simulies.

3. Complémentarité avec les autres approches

Pour progresser dans la compréhension des systèmes biologiques, il est nécessaire de combiner des approches complémentaires : les études expérimentales et observations de terrain, les analyses statistiques de séries de données et les modèles (Turchin, 2003). D'autre part, nous avons vu que les SIG, grâce aux nouveaux outils et méthodes récemment développés, étaient de plus en plus utilisés et complémentaires aux autres approches (Rytkonen, 2004).

Cette thèse est basée principalement sur la modélisation mais n'a été possible que grâce à l'apport des autres approches (Fig. D.1). En effet, les précédentes observations, études expérimentales, statistiques, d'analyse spatiale et de modélisation ont permis de renseigner les paramètres, les fonctions et la structure du modèle temporel ainsi qu'une partie du modèle spatio-temporel. Pour ce dernier, le SIG s'est avéré un outil précieux pour synthétiser, réarranger, analyser et extraire des informations issues d'images satellites et d'observations de terrain (pour définir l'occupation du sol et son évolution au cours de l'année), afin que l'on puisse représenter le paysage de façon explicite. Pour nous aider à prendre une décision sur la façon d'aborder la construction du modèle spatio-temporel et également estimer des valeurs de paramètres, nous avons eu recours à l'utilisation d'un SIG, de méthodes statistiques, et de données de terrain. D'autre part, la validation du modèle temporel a été faite par la confrontation à des données d'observation, à des méthodes statistiques (test de corrélation, analyse de sensibilité). Il en sera de même pour le modèle spatio-temporel. De plus, les résultats obtenus tout au long de ce processus nous donnent des pistes de recherche à aborder par les différentes approches. Finalement, les travaux de cette thèse sont une illustration de la complémentarité et de l'interdisciplinarité des approches utilisées en dynamique de population. Comme le dit Turchin (2003), c'est la synthèse de ces différentes approches qui a permis de progresser sur la compréhension du système étudié : la dynamique de population de moustiques.

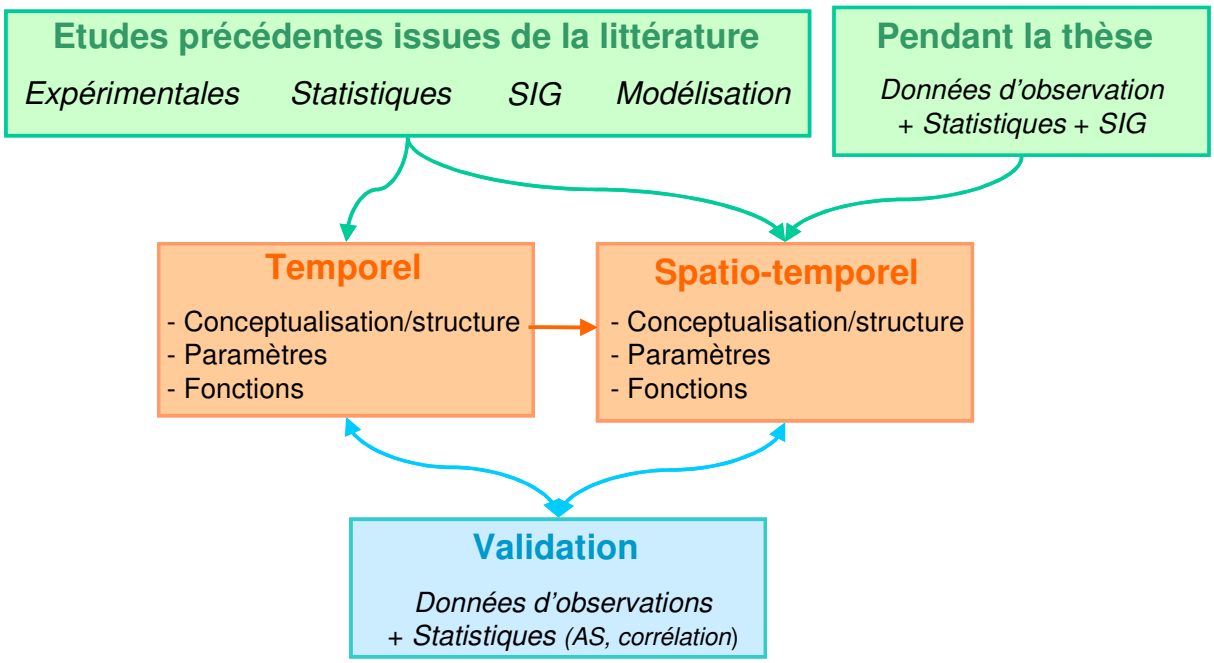

Figure D.1 : Synthèse des approches de dynamique de population utilisées au cours de la thèse : en orange, les modèles de dynamique de population de moustiques ; en vert, les études ayant servi à renseigner les modèles, certaines étant antérieures à la thèse ; en bleu, les études de validation du modèle.

4. Applications possibles et perspectives pour les gestionnaires

Une des applications courantes des modèles de dynamique de population consiste à tester des stratégies de contrôle. Cependant, d'après la revue bibliographique (Partie I), jusqu'ici peu de travaux de modélisation de populations de moustiques ont porté sur ce type d'application ; l'évaluation des stratégies de contrôle restant généralement évoquée comme perspective (Lord, 2007).

Notre modèle spatio-temporel de dynamique de population a été conçu pour être utilisé notamment par des services techniques chargés de la gestion des populations de moustiques (en France, les ententes interdépartementales de démoustication, EID) pour tester une grande variété de stratégies de contrôle. En effet, la lutte contre les populations de moustiques reste une composante majeure du contrôle des maladies vectorielles et du contrôle des nuisances générées. Or, il reste difficile voire impossible de comparer en conditions réelles plusieurs stratégies de contrôle à l'échelle d'un paysage ou d'une région. Par ailleurs, les expérimentations se limitent la plupart du temps à milieu contrôlé (Becker *et al.*, 2010). Les modèles fournissent donc un moyen efficace d'intégrer l'information provenant de plusieurs études expérimentales et de proposer des stratégies de contrôle *a priori* efficaces (pas de conséquences environnementales, économe en temps, argent, moyens humains). D'autre part, la modélisation est la seule méthode qui permet d'extrapoler des phénomènes locaux à l'échelle régionale, ce qui est essentiel pour optimiser les mesures de lutte (Hawkins et Howard, 1999).

Notre modèle, parce qu'il détaille le cycle de vie et a une représentation explicite de l'espace à une échelle qui pourra devenir compatible avec celle de la mise en place des traitements, permet de tester toute une gamme de stratégies de contrôle, agissant sur un ou plusieurs stades à différentes dates et dans différentes zones. L'impact de la stratégie testée

sur l'évolution dans le temps et l'espace des populations est quantifié par le modèle. Par exemple, le modèle permet de tester l'effet de l'application de larvicides sur l'abondance des adultes et également de tester différentes applications du traitement. En outre, le modèle permet de comparer des méthodes de lutte, comme par exemple l'application de larvicides, celle d'un inhibiteur de croissance, l'emploi de prédateurs larvivores, vidange de certain habitats larvaires, *etc.* (Becker *et al.*, 2010). Notre modèle permet aussi de comparer des méthodes agissant sur les larves *versus* celles agissant sur les adultes. De plus, il est possible de définir les conditions pour lesquelles la méthode de lutte sera la plus efficace (surface et zone à traiter, date, fréquences…). Par ailleurs, le modèle a été construit pour pouvoir être adapté à différentes espèces et zones géographiques, ce qui fait qu'il est possible de tester et comparer des stratégies de contrôle pour une espèce sur des localisations géographiques différentes, ou pour des espèces différentes avec la même localisation géographique. Les méthodes de contrôle peuvent être comparées dans un environnement réel, c'est-à-dire hétérogène, contrairement aux comparaisons théoriques classiquement réalisées (Lord, 2007). D'autre part, la représentation de l'espace permet aussi d'évaluer l'impact de l'aménagement du territoire sur les populations de moustiques. Donc, le modèle étant pluriannuel et prenant en compte l'alternance des saisons, il permet d'étudier les effets à long terme des stratégies de contrôle. Ceci a son importance puisqu'à l'heure actuelle les gestionnaires n'ont pas pour objectif l'éradication des moustiques, mais un contrôle de leur population sur le long terme (Lord, 2007).

Notre modèle spatio-temporel, après une évaluation de son comportement un peu plus poussée, sera directement utilisable par les gestionnaires pour évaluer des stratégies de contrôle des espèces d'*Anopheles* présentes en climat tempéré en zone rurale humide. Ils devront, d'une part, renseigner les entrées du modèle en fonction de l'espèce étudiée et du contexte géographique. D'autre part, ils auront besoin de savoir pour chaque stratégie, quelles sont les conséquences sur le (les) stade(s) ciblé(s) (mort, ralentissement de développement …) pour pouvoir l'appliquer à la dynamique de population. Cependant, il reste à vérifier la généricité du modèle pour l'appliquer à d'autres espèces et zones géographiques. D'autre part, dans des zones moins favorables que la Camargue, d'autres facteurs de structuration spatiale seront peut-être à considérer comme la disponibilité en hôtes.

Pour les gestionnaires, le modèle peut être aussi employé comme un outil de prévention, de surveillance et de contrôle en le couplant avec un SIG qui permettrait de suivre l'évolution du paysage, notamment la disponibilité en sites de ponte, et le type d'occupation du sol. Ceci permettrait de cartographier le risque de présence de moustiques et son évolution dans le temps, mais aussi d'évaluer l'évolution de la dynamique de population en fonction de celle du paysage (Eisen et Lozano-Fuentes, 2009 ; Becker *et al.*, 2010). L'utilisation des SIG dans les systèmes de surveillance permettent aux acteurs de mettre en commun une base de données géoréférencée, d'intégrer différentes données (plus précisément les informations entomologiques recueillies sur le terrain, les données environnementales telles que des cartes d'occupation du sol, les données climatiques tel que la température ou l'humidité), d'assurer l'assimilation de ces informations comme entrées dans le modèle de DPM et de faciliter la mise à disposition des résultats. A partir du couplage du SIG et du modèle, on pourra par exemple établir des cartes de risque de présence de moustiques nuisants ou vecteurs, à différentes périodes de l'année et produire ainsi des cartes évolutives remplaçant les cartes statiques (cf. Chapitre 5). Ces cartes dans le cadre d'un système de surveillance permettent de cibler l'action de maîtrise de la population et d'agir de façon préventive. Cependant le modèle spatio-temporel n'est pas, pour l'instant, directement utilisable par des gestionnaires. En effet, les travaux de la thèse ne sont que les prémisses à la mise en place d'un tel système de surveillance, nécessitant de faire appel à des développeurs informaticiens pour rendre l'outil

utilisable par les gestionnaires : entrer les informations pour renseigner le modèle et extraire des cartes de risques directement utilisables.

5. Perspectives de recherche

Nous avons construit un modèle spatio-temporel de la DPM, et commencé à l'explorer et à le valider. Ce travail doit être poursuivi pour augmenter notre confiance dans le modèle et dans son utilisation future. Comme pour le modèle temporel, il faudrait effectuer une analyse de sensibilité du modèle spatio-temporel, qui permettrait de savoir quels sont les paramètres influents du modèle et donc de la dynamique de population, et parmi ces paramètres, ceux qui nécessitent une meilleure estimation par des études de terrain car constituant une source d'incertitude pour les prédictions (Mahévas, 2009).

Nous ne pourrons pas utiliser pour l'analyse de sensibilité du modèle spatio-temporel la méthode utilisée pour le modèle temporel, parce que certaines entrées du modèle ne sont pas continues (ex. : les cartes de distance-coût et des coefficients de rugosité). Dans un premier temps, on pourra utiliser (cf. Annexe 1), une méthode de criblage « one-at-a-time » qui consiste à faire varier un paramètre d'entrée à la fois, les autres restant à une valeur fixe (Saltelli *et al.*, 2000). Cette méthode est indiquée pour des modèles comportant beaucoup de variables d'entrée et donc difficiles à explorer. Cette méthode, simple et rapide à mettre en œuvre, permet d'identifier rapidement les entrées influentes, généralement peu nombreuses, et de réduire le nombre de variables à prendre en compte dans les analyse ultérieures (Iooss, 2009 ; Iooss, 2011). Cependant, elles ne donnent aucune indication quant aux éventuelles interactions entre paramètres. De plus, l'expérimentateur doit connaître la gamme de valeurs possibles des paramètres, car une valeur en dehors de cette gamme peut engendrer des sorties incohérentes (Saltelli *et al.*, 2000). Il existe différents designs disponibles, chacun proposant sa manière de parcourir l'espace des valeurs de paramètres (échantillonnage) et impliquant un coût de simulation propre. On s'attend néanmoins à un temps de simulation relativement long pour créer les cartes de distance-coût et faire tourner le modèle. Même si elle ne met pas en évidence les interactions entre paramètres, cette méthode permettra de savoir quels sont les paramètres influents et si le modèle peut être simplifié. Dans un second temps, on pourra utiliser une analyse de sensibilité globale, notamment un Plan Factoriel Fractionnaire, bien adapté pour des variables discrètes et des modèles assez lourds (Saltelli *et al.*, 2000). Cette méthode permet d'étudier l'effet d'une entrée sur les sorties, ainsi que l'effet de ses interactions avec d'autres entrées.

Par la suite, on pourra aussi réaliser une analyse d'incertitude du modèle, qui évalue la qualité d'un résultat. Pour un modèle de forme simple, il s'agit d'évaluer les conséquences de la propagation d'erreurs sur les paramètres d'entrée sur les variables de sortie (Soudani, 2010). Mais comme pour l'analyse de sensibilité, une exploration directe du code est difficile à cause de sa complexité, d'un grand nombre de variables d'entrée et du grand nombre de simulations nécessaires pour les études de sensibilité et de propagation d'incertitudes.

Pour l'analyse des modèles complexes, de nouvelles méthodes ont été développées, comme par exemple la réalisation d'un métamodèle pour approximer le code et par la suite faire les analyses avec ce code moins lourd (Marrel, 2008 ; Iooss, 2009 ; Mahévas, 2009). Le métamodèle est une fonction statistique représentative du code de calcul, il est construit à partir de n simulations. Il a un temps d'évaluation très faible par rapport à celui du code et c'est un outil multifonctionnel : analyse de sensibilité, propagation d'incertitudes, calibration… (Marrel, 2008 pour la méthodologie de construction du métamodèle ; Iooss,

2011). Les analyses de sensibilité et d'incertitude du modèle identifieront les paramètres importants du système : ceux, notamment liés au spatial (déplacements des moustiques, comportements), qu'il sera nécessaire de préciser par de nouvelles expérimentations directes (capture-marquage-recapture) ou indirectes (génétique des populations).

Notre modèle pourra être utilisé pour étudier la relation entre la dynamique de population et le paysage. Une étude théorique du rôle de la structure du paysage sur la population sera alors envisageable. On sait que l'hétérogénéité du paysage a un effet structurant sur les populations qui y évoluent (Kareiva *et al.*, 1990) et que l'évolution des populations de moustiques est très dépendante des caractéristiques du paysage (Clements 1999, 2000 ; Becker *et al.*, 2010), mais on ne sait pas exactement dans quelle mesure. Or, parmi les modèles de DPM qui intègrent la dimension spatiale, aucun n'a été utilisé pour étudier l'influence de la structure du paysage sur la structuration des populations. Le modèle, de par sa construction relativement flexible – la représentation du paysage étant une entrée du modèle – permet de tester différents types de paysages théoriques. Cela permettrait d'aller plus loin dans le rôle du paysage, notamment de sa structure, sur la DPM. De plus, le paysage dans notre modèle évolue au cours de l'année ce qui permet de tester en plus l'effet d'un paysage saisonnier sur la DPM. Par exemple (Fig. D.2), on pourrait étudier les effets de la fragmentation du paysage en quantifiant le morcellement du paysage en faisant varier la taille des patches et la distance entre les patches.

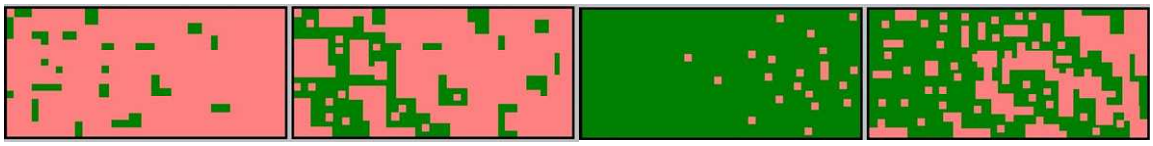

Figure D.2 : Illustration de paysages théoriques qui peuvent être utilisés pour étudier les effets de la fragmentation du paysage sur la DPM. En vert les zones favorables et en roses les zones défavorables ; les zones vertes pouvant être plus ou moins petites ou connectées entre elles.

Le modèle spatial a été construit pour un paysage théorique, mais adapté à la Camargue, paysage favorable aux moustiques. Pour pouvoir adapter le modèle spatio-temporel à d'autres espèces et zones géographiques (conditions climatiques), afin de comparer les études et les résultats entre eux, il faut envisager d'autres situations théoriques pour les déplacements des individus. En effet, sous d'autres conditions (paysage ou climat), les paramètres spatiaux du modèle doivent être adaptés/vérifiés et d'autres caractéristiques du paysage (cet aspect peut être facilement intégré par les cartes générées sous ArcGIS) et du climat (pluie, sécheresse, mousson…) seront à considérer. De plus, le comportement des individus et la capacité de dispersion varieront en fonction des ressources disponibles (sites de ponte, sites de repos, distribution d'hôtes) impliquant sans doute d'autres hypothèses sur les déplacements des moustiques. Enfin, en fonction de la situation géographique et climatique, le modèle de dynamique de population pourra être couplé avec un autre modèle décrivant l'évolution du paysage comme la disponibilité des sites de ponte – ces sites pouvant être temporaires dans des zones moins favorables (notamment au Ferlo) (Shaman *et al.*, 2002 ; Porphyre *et al.*, 2005).

A termes, le modèle pourra aussi être utilisé pour s'intéresser à l'influence de la DPM sur la transmission de maladies vectorielles – la taille, l'âge, le comportement de piqûre, la durée du cycle trophogonique des populations de vecteurs reste souvent une caractéristique dominante dans les modèles de transmission (Lord, 2007 ; Takken et Knols, 2007 ; Tolle, 2009). On pourra alors coupler le modèle de dynamique de population à un modèle épidémiologique. Ce couplage est possible puisque le modèle de DPM, considère l'ensemble

du cycle trophogonique et fait la distinction entre les individus nullipares et pares (potentiellement infectants). De plus, la structure de notre modèle permet dans un tel contexte de calculer des indices importants tels que la capacité vectorielle, le taux de reproduction de base (R_0), le taux d'inoculation entomologique... Ces indices sont des indicateurs du risque de transmission de pathogènes, qui pour être calculés nécessitent de connaitre par exemple l'espérance de vie et la densité en vecteurs. Actuellement, les modèles de transmission de maladies vectorielles simplifient la dynamique de population de moustiques, parfois à l'extrême (Killeen, G. F. *et al.* 2000 ; Cruz-Pacheco *et al.*, 2005) (cf. Chapitre 2). Dans cette thèse nous avons fait l'hypothèse que pour correctement représenter la dynamique de population d'une espèce de moustiques il fallait représenter l'ensemble du cycle de vie. Cette hypothèse au vu de nos résultats (analyse de sensibilité, confrontation aux données) est validée. Il serait donc intéressant de coupler notre modèle et un modèle plus simple (comme ceux utilisés actuellement dans les modèles épidémiologiques) avec un modèle épidémiologique pour répondre à la question suivante : en quoi le mode de représentation de la dynamique de population de moustiques influence-t-il les prédictions de modèles épidémiologiques de transmission ? Cela nous permettrait de savoir si dans le cadre du développement de modèle épidémiologique il est important de représenter toute la dynamique de population de vecteurs, et si c'est oui, quelles sont les conséquences de sa simplification sur les résultats de l'étude épidémiologique. Dans le modèle de transmission, il faudra prendre en compte les mouvements voir la localisation des hôtes. En effet, la propagation d'une épidémie est fortement dépendante du contact hôtes/vecteurs et donc des facteurs qui l'influencent (paysage, disponibilité en hôtes, en vecteurs) (Linard *et al.*, 2009). La relation et les interactions entre le paysage, les vecteurs et les hôtes sont complexes (Smith *et al.*, 2004 ; Junglen *et al.*, 2009 ; Linard *et al.*, 2009). Ce couplage avec le paysage est d'autant plus intéressant que jusqu'ici peu d'études ont combiné les aspects spatiaux et temporels de la propagation de maladies vectorielles. De plus, ce couplage permettrait d'étudier l'influence du paysage sur la propagation et l'émergence de maladies vectorielles (Smith *et al.*, 2004 ; Linard *et al.*, 2009). Ces études permettraient de construire des cartes de risques liés aux différents acteurs du cycle de transmission, notamment les vecteurs (Ostfeld *et al*., 2005).

Les effets des changements globaux sur les maladies vectorielles font actuellement partie des préoccupations majeures de la communauté scientifique et des gouvernements (Martens *et al.*, 1995 ; Githeko *et al.*, 2000 ; Reiter, 2001 ; Takken et Knols, 2007 ; Jones *et al.*, 2008). Des modèles de changements globaux (température, activité humaine influençant les paysages…) peuvent être utilisés comme entrées du modèle, puisqu'il est piloté par le climat et le paysage, pour évaluer l'influence de ces changements majeurs sur les populations de moustiques, puis sur la transmission des maladies vectorielles.

Finalement, la méthode utilisée ici pourrait être utilisée en dynamique de population pour étudier la dispersion locale d'autres espèces animales. L'utilisation de données issues de SIG comme entrée dans un modèle dynamique est souvent envisagée, mais rarement fait en dynamique de population (Rushton *et al.*, 1997 ; Ming et Albrecht, 2004 ; Aurambout *et a*l., 2005 ; Lookingbill *et al*., 2010), alors que c'est plus couramment fait dans les modèles épidémiologiques (Perez et Dragicevic, 2009), et pour des systèmes dynamiques représentant un environnement physicochimique abiotique (modèles hydrologiques, écoulement de pesticides…) (Luo et Zhang, 2010 ; Wilson et Weng, 2010 ; Wu *et al.*, 2010). Cela est sûrement lié au fait qu'en dehors de l'utilisation des SIG il est difficile d'intégrer un paysage réel dans les modèles spatiaux et que le développement des SIG est relativement récent. Les modèles dynamiques qui ont pour entrée des SIG sont principalement des modèles individus centrés, alors que le couplage des deux peut aussi bien être utilisé dans les modèles de masse-interaction. Les modèles en réseaux d'itérations couplées sont utilisés pour représenter les processus régissant la dynamique locale : ils sont le plus couramment utilisés pour étudier des

systèmes hôtes-parasitoïdes et proies-prédateurs (Sherratt *et al.*, 2003 ; Tobin et Bjørnstad, 2005 ; Mistro *et al.*, 2009 ; Auger *et al.*, 2010 ; Mercader *et al.*, 2011 ; Rodrigues *et al.*, 2011), et plus rarement pour étudier une seule population. Dans la grande majorité des cas même si le paysage est explicite ce sont des paysages théoriques qui sont utilisés. Les réseaux d'itérations couplées sont principalement utilisés pour des études théoriques, alors qu'ils permettent aussi d'étudier la dynamique de population sur paysage réel.

6. Conclusion

Nous avons développé au cours de cette thèse un modèle mécaniste de dynamique de population de moustiques qui couple composantes spatiale et temporelle en paysage réel. Ce modèle pluriannuel est piloté par le climat et le paysage qui évoluent tous deux dans le temps. Ce modèle a été construit en faisant l'hypothèse, vérifiée depuis, de l'importance de prendre en compte l'ensemble du cycle de vie pour correctement représenter la dynamique de population de moustiques.

Ce modèle, du moins pour sa partie temporelle, a été évalué et validé par confrontation avec des données d'observations. Le modèle spatio-temporel, avant d'aller plus loin dans son utilisation, devra être évalué plus en détail et validé.

Pour la première fois, le modèle développé au cours de cette thèse est de structure générique ; l'étude des conditions de sa généricité est en cours. Cette généricité permettra de mieux comprendre quels sont les points communs et les différences entre espèces et entre régions et de proposer des actions efficaces pour lutter contre les nuisances et les maladies dont l'agent pathogène est transmis par les moustiques. Par ailleurs, cela évitera de reconstruire un modèle à chaque fois que l'on veut étudier la dynamique de population de moustiques par une approche de modélisation.

Cette thèse est une illustration de la complémentarité des différentes approches utilisées en dynamique de population. En effet, même si l'approche majoritairement utilisée a été la modélisation dynamique, pour nos travaux nous avons eu recours aux autres approches/outils, *i.e.* données d'observations, analyses statistiques et SIG, pour d'une part construire et renseigner le modèle et d'autre part le valider.

Le modèle développé ici, de part la prise en compte de l'ensemble du cycle de vie et d'un paysage réel, pourrait être utilisé comme outil pour tester et comparer des stratégies de contrôle, mais aussi d'être utilisé par les gestionnaires comme outil de surveillance. Par la suite, ce modèle pourrait aussi être utilisé dans le cadre d'études épidémiologiques.

Références bibliographiques

A

Ahumada, J. A., Lapointe, D., and Samuel, M. D. 2004 Modeling the Population Dynamics of *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae), along an Elevational Gradient in Hawaii. *J. Med. Entomol.* **41**: 1157-1170

AFSSAPS. Vigilances Report No. 52, 2010

Almeida, S. J. d. *et al.* 2010 Multi-agent modeling and simulation of an *Aedes aegypti* mosquito population. *Environmental Modelling & Software* **25**: 1490-1507

Aubry-Kientz, M., Etude de la généricité d'un modèle de dynamique de population de moustiques, Master 2 ENS de Lyon, 2011

Auger, P., Lett, C., and Poggiale, J.-C., 2010 *Modelisation mathématique en écologie*, Dunod ed.

Aurambout, J., Endress, A., and Deal, B. 2005 A Spatial Model to Estimate Habitat Fragmentation and Its Consequences on Long-Term Persistence of Animal Populations. *Environmental Monitoring and Assessment* **109**: 199-225

B

Baguette, M. and Van Dyck, H. 2007 Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology* **22**: 1117-1129

Balenghien, T., De l'identification des vecteurs du virus West Nile à la modélisation du risque d'infection dans le sud de la France. Thèse de l'Université Joseph-Fourier - Grenoble I 2006

Balenghien, T. *et al.* 2007 Evidence of laboratory vector competence of *Culex modestus* for West Nile Virus. *Journal of the American Mosquito Control Association* **23**: 233-236

Balenghien, T. *et al.* 2008 Vector competence of some French *Culex* and *Aedes* mosquitoes for West Nile virus. *Vector Borne Zoonotic Dis.* **8**: 589-595

Balenghien, T., Fouque, F., Sabatier, P., and Bicout, D. J. 2009 Horse-, Bird-, and Human-Seeking Behavior and Seasonal Abundance of Mosquitoes in a West Nile Virus Focus of Southern France. *Journal of Medical Entomology* **43**: 936-946

Balenghien, T., Carron, A., Sinegre, G., and Bicout, D. J. 2010 Mosquito density forecast from flooding: population dynamics model for *Aedes caspius* (Pallas). *Bulletin of Entomological Research* **100**: 247-254

Barbault, R., 1981 *Ecologie des populations et des peuplements*, Masson ed. (Paris)

Becker, N. *et al.*, 2010 *Mosquitoes and Their Control, Second edition* (Springer; 2nd ed. edition)

Begon, M., Harper, J. L., and Towsend, C. R., 1990 *Ecology: Individuals, Populations and Comunities*. (Blackwell Scientific Publications, Oxford)

Berec, L. 2002 Techniques of spatially explicit individual-based models: construction, simulation, and mean-field analysis. *Ecological Modelling* **150**: 55-81

Bergman, C. M., Schaefer, J. A., and Luttich, S. N. 2000 Caribou movement as a correlated random walk. *Oecologia* **123**: 364-374

Bouyer J. 1991 Logistic regression in epidemiology, Part I. *Rev Epidém et Santé Publ* **39**: 79-87

Briët, O. J. T. 2002 A simple method for calculating mosquito mortality rates, correcting for seasonal variations in recruitment. *Medical and Veterinary Entomology* **16**: 22-27

Brown, H. E. and Rothery, P., 1993 *Models in Biology: Mathematics, Statistics and Computing*, John Wiley and Sons ed. (Chichester)

C

Cailly, P. *et al.* Role of the repartition of wetland breeding sites on the spatial distribution of *Anopheles* and *Culex,* human disease vectors in Southern France. *Parasites & Vectors* **4**: 65

Camargue PNRd. Occupation du sol en Camargue : cartographie du territoire du Parc naturel régional de Camargue en 2001 et évolution depuis 1991. 2001

Campbell, G. L., Marfin, A. A., Lanciotti, R. S., and Gubler, D. J. 2002 West Nile virus. *Lancet Infec. Dis.* **2**: 519-529

Chardon, J., Adriaensen, F., and Matthysen, E. 2003 Incorporating landscape elements into a connectivity measure: a case study for the Speckled wood butterfly (*Pararge aegeria* L.). *Landscape Ecology* **18**: 561-573

Choisy, M., Guégan, J.-F., and Rohani, P., in *Encyclopedia of Infectious Diseases: Modern Methodologies*, edited by M. Tibayrenc (Hoboken, 2007), pp. 800

Clements, A. N., 1999 *The Biology of Mosquitoes: Sensory, Reception, and Behaviour*. (CABI Publishing, Eastbourne)

Clements, A. N., 2000 *The biology of mosquitoes: development, nutrition and reproduction*. (CABI Publishing, Eastbourne)

Codling, E. A., Plank, M. J., and Benhamou, S. 2008 Random walk models in biology. *Journal of The Royal Society Interface* **5**: 813-834

Coutinho, F. A. B., Burattini, M. N., Lopez, L. F., and Massad, E. 2005 An approximate threshold condition for non-autonomous system: An application to a vector-borne infection. *Mathematics and Computers in Simulation* **70**: 149-158

Christophe, C., Lardon, S., and Monestiez, P. eds., *Etude des phénomènes spatiaux en agriculture*, Inra ed. (1996)

Craig, M. H., Snow, R. W., and le Sueur, D. 1999 A Climate-based Distribution Model of Malaria Transmission in Sub-Saharan Africa. *Parasitology today (Personal ed.)* **15**: 105-111

CRENAM, IPAMAC et Parcs naturels associés au projet. Note méthodologique, Analyse de la connectivité écologique. Projet "Trame ecologique du massif central". 2011

Cruz-Pacheco, G., Esteva, L., Montaõ-Hirose, J., and Vargas, C. 2005 Modelling the dynamics of West Nile Virus. *Bulletin of Mathematical Biology* **67**: 1157-1172

Cuellar, C. B. 1969 A theoretical model of the dynamics of an *Anopheles gambiae* population under challenge with eggs giving rise to sterile males. *Bull World Health Organ* **40** 205–212

Curriero, F. C., Shone, S. M., and Glass., G. E. 2005 Cross Correlation Maps: A Tool for Visualizing and Modeling Time Lagged Associations. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* **5**: 267-275

Czaran, T., 1998 *Spatiotemporal Models of Population and Community Dynamics*. (London)

D

Dale, P. E. R. and Knight, J. M. 2008 Wetlands and mosquitoes: a review *Wetlands Ecology and Management* **16**: 255-276

Danchin, E., Giraldeau, L. A., and Cézilly , F., 2005 *Écologie comportementale*, Dunod ed. (Paris)

DeGroote J., Mercier, D. R., Fisher, J., and Sugumaran, R. 2007 Spatiotemporal Investigation of Adult Mosquito (Diptera: Culicidae) Populations in an Eastern Iowa County, USA. *J. Med. Entomol.* **44**: 1139-1150

Depinay, J.-M. *et al.* 2004 A simulation model of African *Anopheles* ecology and population dynamics for the analysis of malaria transmission. *Malaria Journal* **3**: 29

Diuk-Wasser, M. A., Brown, H. E., Andreadis, T. G., and Fish, D. 2006 Modeling the Spatial Distribution of Mosquito Vectors for West Nile Virus in Connecticut, USA. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* **6**: 283-295

Diuk-Wasser, M. A. *et al.* 2007 Effect of rice cultivation patterns on malaria vector abundance in rice-growing villages in Mali. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **76**: 869-874

Duque L, J. E. and Navarro-Silva, M. A. n. 2006 Dynamics of the control of *Aedes (Stegomyia) aegypti* Linnaeus (Diptera, Culicidae) by *Bacillus thuringiensis var israelensis*, related with temperature, density and concentration of insecticide. *Revista Brasileira de Entomologia* **50**: 528-533

Dunning, J. B. *et al.* 1995 Spatially Explicit Population Models: Current Forms and Future Uses. *Ecological Applications* **5**: 3-11

Durrett, R. and Levin, S. 1994a The Importance of Being Discrete (and Spatial). *Theoretical Population Biology* **46**: 363-394

Durrett, R. and Levin, S. A. 1994b Stochastic Spatial Models: A User's Guide to Ecological Applications. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **343**: 329-350

E

Eisen, L. and Lozano-Fuentes, S. 2009 Use of Mapping and Spatial and Space-Time Modeling Approaches in Operational Control of *Aedes aegypti* and Dengue. *PLoS Negl Trop Dis* **3**: e411

Esteva, L., Rivas, G., and Yang, H. 2006 Modelling parasitism and predation of mosquitoes by water mites. *Journal of Mathematical Biology* **53**: 540-555

F

FAO : http://www.fao.org/docrep/009/a0789f/a0789f03.htm

Ferreras, P. 2001 Landscape structure and asymmetrical inter-patch connectivity in a metapopulation of the endangered Iberian lynx. *Biological Conservation* **100**: 125-136

Fillinger, U., Knols, B. G. J., and Becker, N. 2003 Efficacy and efficiency of new *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* and *Bacillus sphaericus* formulations against Afrotropical anophelines in Western Kenya. *Trop. Med. Int. Health* **8**: 37-47

Focks, D. A., Haile, D. G., Daniels, E., and Mount, G. A. 1993a Dynamic Life Table Model for *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae): Analysis of the Literature and Model Development. *J. Med. Entomol.* **30**: 1003-1017

Focks, D. A., Haile, D. G., Daniels, E., and Mount, G. A. 1993b Dynamic Life Table Model for *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae): Simulation Results and Validation. *J. Med. Entomol.* **30**: 1018-1028

Foltête, J.-C., Berthier, K., and Cosson, J.-F. 2007 Use of topological functions of landscape for cost-distance computation. *Cybergeo : Revue européenne de géographie* **394**

Forman, R., T., T. 1995 Some general principles of landscape and regional ecology *Landscape Ecology* **10**

Frontier, S. and Pichod-Viale, D., 1993 *Ecosystèmes, structures et fonctionnement.*, Masson ed.

G

Githeko, A. K., Lindsay, S. W., Confalonieri, U. E., and Patz, J. A. 2000 Climate change and vector-borne diseases: a regional analysis. *Bull World Health Organ [online]* **78**: 1136-1147

Gong, H., DeGaetano, A., and Harrington, L. 2010 Climate-based models for West Nile *Culex* mosquito vectors in the Northeastern US. *International Journal of Biometeorology*: 1-12

Gould, E. A. and Solomon, T. Pathogenic flaviviruses. Lancet 371, 500-509 (2008).

Gros, P., 2001 *La représentation de l'espace dans les modèles de dynamique des populations*, Ifremer ed. (Plouzané)

Gu, W. and Novak, R. J. 2005 Habitat-based modeling of impacts of mosquito larval interventions on entomological inoculation rates, incidence, and prevalence of malaria. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **73**: 546-552

Gubler, D. J. 2002 The Global Emergence/Resurgence of Arboviral Diseases As Public Health Problems. *Archives of Medical Research* **33**: 330-342

H

Halstead SB: Dengue. *Lancet* 2007, **370**:1644-1652

Hancock, P. and Godfray, H. C. 2007 Application of the lumped age-class technique to studying the dynamics of malaria-mosquito-human interactions. *Malaria Journal* **6**: 98

Hancock, P. A. 2009 Combining Fungal Biopesticides and Insecticide-Treated Bednets to Enhance Malaria Control. *PLoS Comput. Biol.* **5**: e1000525

Hanski, I., 1999 *Metapopulation Ecology* Oxford University Press ed. (Oxford)

Hassell, M. P., 2000 *The Spatial and Temporal Dynamics of Host-Parasitoid Interactions* OUP Oxford ed. (Oxford)

Hassell, M. P. and May, R. M. 1974 Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability. *Journal of Animal Ecology* **43**: 567-594

Hawkins, B. A. and Howard, H. V., 1999 *Theoretical Approaches to Biological Control*. (Cambridge)

Hopp, M. and Foley, J. 2001 Global-Scale Relationships between Climate and the Dengue Fever Vector, *Aedes Aegypti*. *Climatic Change* **48**: 441-463

Hoshen, M. and Morse, A. 2004 A weather-driven model of malaria transmission. *Malaria Journal* **3**: 32

Hu, W., Tong, S., Mengersen, K., and Oldenburg, B. 2006 Rainfall, mosquito density and the transmission of Ross River virus: A time-series forecasting model. *Ecological Modelling* **196**: 505-514

I

Institut Pasteur (maladies infectieuses) : http://www.pasteur.fr/actu/presse/com/dossiers/malinfectieuses/situation.htm

Institut de Veille Sanitaire : Définition des priorités dans le domaine des zoonoses non alimentaires 2008-2009. pp. 33; 2008-2009

Iooss, B., Analyses d'incertitudes et de sensibilité de modèles complexes - Applications dans des problèmes d'ingénierie in *Rencontres « Maths-Météo »* (Toulouse, 2009)

Iooss, B. 2011 Revue sur l'analyse de sensibilité globale de modèles numériques. *Journal de la Société Française de Statistique* **152**: 1-23

IRD : La lutte antivectorielle en France. Marseille: IRD Editions, 533 p. (collection Expertise collégiale); 2009.

J

Jetten, T. H. and Takken, W., 1994 *Anophelism without malaria in Europe: a review of the ecology and distribution of the genus Anopheles in Europe*. (Wageningen agricultural university press, Wageningen)

Jones, K. E., Patel N.G., Levy M.A., Storeygard A., Balk D., Gittleman J.L., Daszak P. 2008 Global trends in emerging infectious diseases. *Nature* **451**: 990-993

Juliano, A. J. 2007 Population dynamics. *J. Am. Mosq. Control Assoc.* **23**: 265-275

Junglen, S. *et al.* 2009 Examining Landscape Factors Influencing Relative Distribution of Mosquito Genera and Frequency of Virus Infection *EcoHealth* **6**(2): 239-249

K

Kareiva, P., Mullen, A., and Southwood, R. 1990 Population Dynamics in Spatially Complex Environments: Theory and Data [and Discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **330**: 175-190

Killeen, G. F. *et al.* 2000 A simplified model for predicting malaria entomologic inoculation rates based on entomologic and parasitologic parameters relevant to control. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **62**: 535-544

Killeen, G. F. and Smith, T. A. 2007 Exploring the contributions of bed nets, cattle, insecticides and excitorepellency to malaria control: a deterministic model of mosquito host-seeking behaviour and mortality. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* **101**: 867-880

Kitron, U. 2000 Risk Maps: Transmission and Burden of Vector-borne Diseases. *Parasitology Today* **16**: 324-325

Kleijnen, J. P. C. 1995 Verification and validation of simulation models. *European Journal of Operational Research* **82**: 145-162

Kroeger, A. *et al.* 1995 The potential for malaria control with the biological larvicide *Bacillus thuringiensis israelensis* (Bti) in Peru and Ecuador. *Acta Tropica* **60**: 47-57

L

Langewiesche, K. Evaluation des risques d'émergence, d'installation et de diffusion du paludisme en France dans un contexte de changement global (environnement et climat) : projet EDEN, volet sciences sociales, 2006

Levins, R. 1969 Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* **15**: 237–240

Li, J. 2011 Malaria model with stage-structured mosquitoes. *Math Biosci Eng* **8**: 753-768

Linard, C., Ponçon, N., Fontenille, D., and Lambin, E. F. 2009 A multi-agent simulation to assess the risk of malaria re-emergence in southern France. *Ecological Modelling* **220**: 160-174

Lookingbill, T. R., Gardner, R. H., Ferrari, J. R., and Keller, C. E. 2010 Combining a dispersal model with network theory to assess habitat connectivity. *Ecological Applications* **20**: 427-441

Lord, C. C. 2007 Modelling and biological control of mosquitoes. *Journal of the American Mosquito Control Association* **23**: 252-264

Luo, Y. and Zhang, M. 2010 Spatially distributed pesticide exposure assessment in the Central Valley, California, USA. *Environmental Pollution* **158**: 1629-1637

M

MacArthur, R. H. and Wilson, E. O., 1967 *The Theory of Island Biogeography*, N.J.: Princeton University Press ed. (Princeton)

McKenzie, F. E. 2000 Why Model Malaria? *Parasitology Today* **16**: 511-516

Mahévas, S., Simulation de la dynamique de pêcherie : modélisation, complexité et incertitude. HDR, Université de Rennes 1, 2009

Marrel, A., Utilisation du métamodèle processus gaussien pour l'analyse de sensibilité d'une sortie spatiale d'un code de calcul : Application à un code de transport hydrogéologique. Doctorat, AgroParisTech, 2008

Marrel, A., Iooss, B., Van Dorpe, F., and Volkova, E. 2008 An efficient methodology for modeling complex computer codes with Gaussian processes. *Computational Statistics & Data Analysis* **52**: 4731-4744

Martens, W. J. M., Jetten, T. H., Rotmans, J., and Niessen, L. W. 1995 Climate change and vector-borne diseases : A global modelling perspective. *Global Environmental Change* **5**: 195-209

McGlade, J., 1999 *Advanced Ecological Theory: Principales ans Applications*, Wiley-Blackwell ed.

Mercader, R., Siegert, N., Liebhold, A., and McCullough, D. 2011 Influence of foraging behavior and host spatial distribution on the localized spread of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis*. *Population Ecology* **53**: 271-285

Minakawa, N., Seda, P., and Yan, G. 2002 Influence of host and larval habitat distribution on the abundance of African malaria vectors in western Kenya. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **67**: 32-38

Ming, P. and Albrecht, J. 2004 Integrated Framework for the Simulation of Biological Invasions in a Heterogeneous Landscape. *Transactions in GIS* **8**: 309-334

Mistro, D., Rodrigues, L., and Varriale, M. 2009 The Role of Spatial Refuges in Coupled Map Lattice Model for Host-Parasitoid Systems. *Bulletin of Mathematical Biology* **71**: 1934-1953

Morens, D. M., Folkers, G. K., and Fauci, A. S. The challenge of emerging and re-emerging infectious diseases. *Nature* **430**: 242-249 (2004)

Morin, C. and Comrie, A. 2010 Modeled response of the West Nile virus vector *Culex quinquefasciatus* to changing climate using the dynamic mosquito simulation model. *International Journal of Biometeorology* **54**: 517-529

Mouchet, J. *et al.* 1970 Epidémiologie du virus West Nile : étude d'un foyer en Camargue V. Le vecteur : *Culex modestus* Ficalbi Diptera ; Culicidae. *Ann Inst Pasteur (Paris)* **118**: 839-855

Mushinzimana, E. *et al.* 2006 Landscape determinants and remote sensing of anopheline mosquito larval habitats in the western Kenya highlands. *Malaria Journal* **5**: 13

Mutuku, F. M. *et al.* 2009 A supervised land cover classification of a western Kenya lowland endemic for human malaria: associations of land cover with larval *Anopheles* habitats. *International Journal of Health Geographics* **8**: 19

N

Nee, S. and May, R. M. 1992 Dynamics of metapopulations - habitat destruction and competitive coexistence. *Journal of Animal Ecology* **61**: 37-40

Ndiaye, P. I., Bicout, D. J., Mondet, B., and Sabatier, P. 2006 Rainfall triggered dynamics of *Aedes* mosquito aggressiveness. *Journal of Theoretical Biology* **243**: 222-229

Ngwa, G. 2006 On the Population Dynamics of the Malaria Vector. *Bulletin of Mathematical Biology* **68**: 2161-2189

Noss, R. F., 1991 *Landscape connectivity: different functions at different scales.*, Landscapes linkages and biodiversity, Hudson W.E. ed. (Defenders of wildlife, Washington)

O

OMS : http://www.who.int/topics/infectious_diseases/fr/

OMS. Rapport sur les maladies infectieuses - Faire tomber les obstacles au Développement dans la santé. 1999 http://www.who.int/infectious-disease-report/idr99 french/pages/textonly.html

Overgaard, H. J., Ekbom, B., Suwonkerd, W., and Takagi, M. 2003 Effect of landscape structure on anopheline mosquito density and diversity in northern Thailand: Implications for malaria transmission and control. *Landscape Ecology* **16**: 605-619

Ostfeld, R. S., Glass, G. E., and Keesing, F. 2005 Spatial epidemiology: an emerging (or re-emerging) discipline. *Trends in Ecology & Evolution* **20**: 328-336

Otero, M., Solari, H. G., and Schweigmann, N. 2006 A Stochastic Population Dynamics Model for *Aedes aegypti*: Formulation and Application to a City with Temperate Climate *Bull. Math. Biol.* **68**: 1945-1974

Otero, M., Schweigmann, N., and Solari, H. 2008 A Stochastic Spatial Dynamical Model for *Aedes aegypti*. *Bulletin of Mathematical Biology* **70**: 1297-1325

P, Q

Park, S. H., Goo, J. M., and Jo, C. H. 2004 Receiver operating characteristic (ROC) curve: Practical review for radiologists. *Korean Journal of Radiology* **5**: 11-18

Patz, J. A., Martens, W. J., Focks, D. A., and Jetten, T. H. 1998 Dengue fever epidemic potential as projected by general circulation models of global climate change. *Environ Health Perspect* **106**: 147–153

Peppal J., 2003. ÉTUDE DE CAS — Mexique (Paludisme) : Lutter contre le paludisme sans DDT.http://publicwebsite.idrc.ca/FR/Resources/Publications/Pages/ArticleDetails.aspx?PublicationID=550

Perez, L. and Dragicevic, S. 2009 An agent-based approach for modeling dynamics of contagious disease spread. *International Journal of Health Geographics* **8**: 50

Pialoux, G., Gauzere B., Jaureguiberry S., Strobel M. 2007 Chikungunya, an epidemic arbovirus. *Lancet Infec. Dis.* **2**: 319-327

Picard, N., Bar-Hen, A., Mortier, F., and Chadoeuf, J. 2009 Understanding the dynamics of an undisturbed tropical rain forest from the spatial pattern of trees. *Journal of Ecology* **97**: 97–108

Pio Ferreira , C. P., Pulino, P., Yang , H. M., and Takahashi, L. T. 2006 Controlling Dispersal Dynamics of *Aedes aegypti*. *Mathematical Population Studies: An International Journal of Mathematical Demography* **13**: 215 – 236

Ponçon, N., Etude des risques de ré-émergence du paludisme en Camargue, thèse de l'Université Montpellier II, 2008

Ponçon, N. *et al.* 2007a Effects of local anthropogenic changes on potential malaria vector *Anopheles hyrcanus* and West Nile virus vector *Culex modestus*, Camargue, France. *Emerg. Infect. Dis.* **13**: 1810-1815

Ponçon, N. *et al.* 2007b Biology and dynamics of potential malaria vectors in Southern France. *Malar. J.* **6**: 18

Ponçon, N. *et al.* 2008 A quantitative risk assessment approach for mosquito-borne diseases: malaria re-emergence in southern France. *Malar. J.* **7**: 147

Porphyre, T., Bicout, D. J., and Sabatier, P. 2005 Modelling the abundance of mosquito vectors versus flooding dynamics. *Ecological Modelling* **183**: 173-181

Power, M. 1993 The predictive validation of ecological and environmental models. *Ecological Modelling* **68**: 33-50

Proft, J., Maier, W. A., and Kampen, H. 1999 Identification of six sibling species of the *Anopheles maculipennis* complex (Diptera: Culicidae) by a polymerase chain reaction assay. *Parasitology Research* **85**: 837-843

R

Raffy, M. and Tran, A. 2005 On the dynamics of flying insects populations controlled by large scale information. *Theoretical Population Biology* **68**: 91-104

Raghib, M., Hill, N. A., and Dieckmann, U. 2011 A multiscale maximum entropy moment closure for locally regulated space-time point process models of population dynamics. *J Math Biol.* **62**: 605-653

Reiter, P. 2001 Climate change and mosquito-borne disease. *Environ Health Perspect.* **109**: 141–161

Regis, L., Silva-Filha, M. H., Nielsen-LeRoux, C., and Charles, J.-F. 2001 Bacteriological larvicides of dipteran disease vectors. *Trends in Parasitology* **17**: 377-380

Reiskind, M. H. and Wilson, M. L. 2004 *Culex restuans* (Diptera: Culicidae) Oviposition Behavior Determined by Larval Habitat Quality and Quantity in Southeastern Michigan. *Journal of Medical Entomology* **41**: 179-186

Rejmankova E., D.R. Roberts, A. Pawley , S. Manguin, J. Polanco , 1995. Predictions of adult *Anopheles albimanus* densities in villages based on distances to remotely sensed larval habitats. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* **53** (5): 482-488.

Ricklefs, R., E., and Miller, G., L., *Ecologie*, 4 ed. (Bruxelles, 2003)

Rioux, J. A., 1958 *Les Culicides du "Midi" méditerranéen*. (Paris)

Ritchie, S. A. and Montague, C. L. 1995 Simulated populations of the black salt march mosquito (*Aedes taeniorhynchus*) in a Florida mangrove forest. *Ecol. Mod.* **77**: 123-141

Roche, S., 2009. GMT-23049 : 1er cycle – 1ème année - Dessin, plans et SIG pour ingénieurs, Module n°4 SIG et analyse spatiale. Université Laval.

Rodrigues, L., Mistro, D., and Petrovskii, S. 2011 Pattern Formation, Long-Term Transients, and the Turing–Hopf Bifurcation in a Space- and Time-Discrete Predator–Prey System. *Bulletin of Mathematical Biology* **73**: 1812-1840

Rogers, D. J. and Randolph, S. E. 2000 The global spread of malaria in a future, warmer world. *Science* **289**: 1763-1766

Rueda, L. M., Patel, K. J., Axtell, R. C., and Stinner, R. E. 1990 Temperature-Dependent Development and Survival Rates of *Culex quinquefasciatus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *Journal of Medical Entomology* **27**: 892-898

Rushton, S. P., Lurz, P. W. W., Fuller, R., and Garson, P. J. 1997 Modelling the Distribution of the Red and Grey Squirrel at the Landscape Scale: A Combined GIS and Population Dynamics Approach. *Journal of Applied Ecology* **34**: 1137-1154

Ryan, P. *et al.* 2004 Spatial statistical analysis of adult mosquito (Diptera: Culicidae) counts: an example using light trap data, in Redland Shire, southeastern Queensland, Australia. *Journal of Medical Entomology* **41**: 1143-1156

Rykiel, E. J. 1996 Testing ecological models: the meaning of validation. *Ecological Modelling* **90**: 229-244

Rytkonen, M. J. 2004 Not all maps are equal: GIS and spatial analysis in epidemiology. *International Journal of Circumpolar Health* **63**: 9-24

S

Saltelli, A., Chan, K., and Scott, M., 2000 *Sensitivity Analysis*. (John Wiley and Sons, New York)

Sargent, R. G., Verification and validation of simulation models, in *Proceedings of the 39th conference on Winter simulation: 40 years! The best is yet to come* (IEEE Press, Washington D.C., 2007)

Schaeffer, B., Mondet, B., and Touzeau, S. 2008 Using a climate-dependent model to predict mosquito abundance: Application to *Aedes* (Stegomyia) *africanus* and *Aedes* (Diceromyia) *furcifer* (*Diptera: Culicidae*). *Infection, Genetics and Evolution* **8**: 422-432

Schaffner, F. *et al.* eds., *The mosquitoes of Europe*, IRD éditions and EID Méditerranée ed. (Paris, 2001)

Schowalter, T. D., 2006 *Insect Ecology: An Ecosystem Approach*, 2nd Revised edition (13 juillet 2006) ed. (Academic Press Inc, LONDON)

Service, M. W. 1997 Mosquito (Diptera: Culicidae) Dispersal — The long and short of it. *J Med Entomol* **34**: 579-588

Shaman, J., Stieglitz, M., Stark, C., and Cane, M. 2002 Using a Dynamic Hydrology Model To Predict Mosquito Abundances in Flood and Swamp Water. *Emerg Infect Dis* **8** 8-13

Shaman, J., Spiegelman, M., Cane, M., and Stieglitz, M. 2006 A hydrologically driven model of swamp water mosquito population dynamics. *Ecol. Mod.* **194**: 395-404

Shaman, J. and Day, J. 2007 Reproductive Phase Locking of Mosquito Populations in Response to Rainfall Frequency. *PLoS ONE* **2**: e331

Shaman, J. 2007 Amplification due to spatial clustering in an individual-based model of mosquito-avian arbovirus transmission. *Trans. R.Soc. of Trop. Med. Hyg.* **101**: 469-483

Sherratt, J. A., Lambin, X., and Sherratt, T. N. 2003 The Effects of the Size and Shape of Landscape Features on the Formation of Traveling Waves in Cyclic Populations. *The American Naturalist* **162**: 503-513

Silver, J. B., 2008 *Mosquito ecology: field sampling methods*.

Sithiprasasna, R., Ja Lee, W., Ugsang, D., and Linthicum, K. 2005 Identification and characterization of larval and adult anopheline mosquito habitats in the Republic of Korea: potential use of remotely sensed data to estimate mosquito distributions. *International Journal of Health Geographics* **4**: 17

Smith, D. L., Dushoff, J., and McKenzie, F. E. 2004 The Risk of a Mosquito-Borne Infection in a Heterogeneous Environment. *PLoS Biol* **2**: e368

Soudani, K., 2010. Introduction à la modélisation en Biologie des Populations et des Ecosystèmes. Module de Modélisation (Université Paris-SudXI-M1-Master EBE et ENVIRONNEMENT - Ecologie et Environnement)

Spencer, M., Blaustein, L., and Cohen, J. E. 2002 Oviposition habitat selection by mosquitoes (*Culiseta longiareolata*) and consequences for population size. *Ecology* **83**: 669-679

Stoops, C. A. *et al.* 2008 Remotely-sensed land use patterns and the presence of *Anopheles* larvae (Diptera: Culicidae) in Sukabumi, West Java, Indonesia. *Journal of Vector Ecology* **33**: 30-39

Suaya, J. A. *et al.* 2009 Cost of Dengue Cases in Eight Countries in the Americas and Asia: A Prospective Study. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **80**: 846-855

T

Tachiiri, K., Klinkenberg, B., Mak, S., and Kazmi, J. 2006 Predicting outbreaks: a spatial risk assessment of West Nile virus in British Columbia. *International Journal of Health Geographics* **5**: 21

Takahashi, L. T. *et al.* 2005 Mathematical models for the *Aedes aegypti* dispersal dynamics: Travelling waves by wing and wind. *Bulletin of Mathematical Biology* **67**: 509-528

Takken W., Knols B.G.J.: *Emerging pests and vector-borne diseases in Europe*. Wageningen Academic Publishers edn. Wageningenthe, the Netherlands; 2007

Takken, W. and Knols, B. G. J. 2009 Malaria vector control: current and future strategies. *Trends in Parasitology* **25**: 101-104

Tarantola, A. *et al.* 2011 Le paludisme en France : métropole et outre-mer. *Médecine et Maladies Infectieuses* In Press, Corrected Proof

Tauber, C. A. and Tauber, M. J. 1981 Insect seasonal cycles: genetics and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* **12**: 281-308

Team, R. R. C., R:A language and environment for statistical computing. (Austria: R Foundation for Statistical Computing, Vienne, 2006)

Thieme, H. R., 2003 *Mathematics in Population Biology*, Princeton University Press ed. (Princeton)

Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., and Nowak, M. A. 1994 Habitat destruction and the extinction *Nature* **371**: 65–66

Tilman, D. and Kareiva, P., 1997 *Spatial Ecology*. (Princeton University Press, Princeton)

Tobin, P. and Bjørnstad, O. 2005 Roles of dispersal, stochasticity, and nonlinear dynamics in the spatial structuring of seasonal natural enemy–victim populations. *Population Ecology* **47**: 221-227

Tischendorf, L. 1997 Modelling individual movements in heterogeneous landscapes: potentials of a new approach. *Ecological Modelling* **103**: 33-42

Tolle, M. 2009 Mosquito-borne diseases. *Curr Probl Pediatr Adolesc Health Care* **39**: 97-140

Tran, A. and Raffy, M. 2006 On the dynamics of dengue epidemics from large-scale information. *Theoretical Population Biology* **69**: 3-12

Tran, A. *et al.* 2008 Using remote sensing to map larval and adult populations of *Anopheles hyrcanus* (Diptera: Culicidae) a potential malaria vector in Southern France. *International Journal of Health Geographics* **7**: 9

Travis, J. M. J. and Dytham, C. 1999 Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **266**: 723-728

Turchin, P., 2003 *Complex population dynamics: A theoretical synthesis*. (Princeton University Press, Princeton)

V, W

Van Nes, E. H. and Scheffer, M. 2005 A strategy to improve the contribution of complex simulation models to ecological theory. *Ecological Modelling* **185**: 153-164

Vanwambeke, S. O. *et al.* 2007 Impact of Land-use Change on Dengue and Malaria in Northern Thailand. *EcoHealth* **4**: 37-51

Walker, K., edited by Virginia Arlington, Camp Dresser and McKee International, Environmental Health Project, 2002 Apr. [54] p. (Activity Report 108|USAID Contract No. HRN-I-00-99-00011-00)

WHO: World Malaria Report 2009. Geneva; 2009

Williams, C. R. *et al.* 2008 Rapid Estimation of *Aedes aegypti* Population Size Using Simulation Modeling, with a Novel Approach to Calibration and Field Validation. *Journal of Medical Entomology* **45**: 1173-1179

Wilson, C. and Weng, Q. 2010 Assessing Surface Water Quality and Its Relation with Urban Land Cover Changes in the Lake Calumet Area, Greater Chicago. *Environmental Management* **45**: 1096-1111

Wu, L., Long, T. Y., and Li, C., M. 2010 The simulation research of dissolved nitrogen and phosphorus non-point source pollution in Xiao-Jiang watershed of Three Gorges Reservoir area. *Water Sci Technol.* **61**: 1601-1616

X, Y, Z

Yakob, L. and Yan, G. 2010 A network population model of the dynamics and control of African malaria vectors. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* **104**: 669-675

Yuttham, K., Jaroensutasinee, M., and Jaroensutasinee, K. 2003 Metapopulation and its applications in conservation biology. *Songklanakarin J. Sci. Technol.* **25**: 395-409

Zeilhofer, P. *et al.* 2007 Habitat suitability mapping of *Anopheles darlingi* in the surroundings of the Manso hydropower plant reservoir, Mato Grosso, Central Brazil. *International Journal of Health Geographics* **6**

Zhou, G. *et al.* 2007 Spatial Relationship between Adult Malaria Vector Abundance and Environmental Factors in Western Kenya Highlands. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **77**: 29-35

Zulueta, J. d., Mujtaba, S. M., and Shah, I. H. 1980 Malaria control and long-term periodicity of the disease in Pakistan. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg* **74**: 624-632

Liste des publications et des communications issues de la thèse

Publications scientifiques dans revues avec comité de lecture

Cailly P., Balenghien T., Ezanno P., Fontenille D., Toty C., Tran A., 2011. Role of the repartition of wetland breeding sites on the spatial distribution of *Anopheles* and *Culex*, human disease vectors in Southern France. *Parasites & Vectors* **4**: 65

Publications scientifiques dans revues avec comité de lecture en préparation

Cailly P., Tran A., Balenghien T., G. L'Ambert, Toty C. Ezanno P. An abundance climate-driven model to assess mosquito control strategies. *Ecological modelling* (en révision). *[Cet article décrit le modèle de dynamique de population pour une zone favorable, sa validation, son analyse, et son utilisation pour évaluer des stratégies de contrôle]*

Cailly P., Tran A., Balenghien T., Ezanno P. Population dynamics of mosquitoes: a review of mathematical models. (en cours d'écriture). *[Cet article de revue analyse la bibliographie sur les modèles de dynamique spatiale et/ou temporelle de population de moustiques]*

Communication orale

Cailly P., Tran A., Balenghien T., Toty C. Ezanno P., 2010. Factors affecting the size of a mosquito population in a favourable environment. *EDEN (conférence internationale),* Montpellier, France, 10-12 mai.

Cailly P., Tran A., Balenghien T., Ezanno P., 2009. Décrire l'abondance d'une population de moustiques afin d'identifier les facteurs influents. *Forum des doctorants, Ecole Doctorale Biologie - Santé, Université de Nantes,* 23 nov.

Poster

Agoulon A., Bastian S., **Cailly P.**, Ezanno P., Hoch T. et Plantard O.Tiques et Moustiques : des vecteurs majeurs d'agents pathogènes. Anniversaire de l'ENVN. Nantes, 2009.

Cailly P., Tran A., Balenghien T., Ezanno P. 2008. Modelling the inter-annual mosquito population dynamics: emergence date and biting risk. *Epidemics*, Asilomar CA, USA, 01-03 déc.

Glossaire

Arbovirus : habituellement la classification des virus est taxonomique, les arbovirus font exception avec une classification épidémiologique. Les **arbovirus** (pour **ar**thropod-**bo**rne **virus**) sont des virus très évolutifs transmis par des vecteur arthropodes suceurs de sang : moustiques, tiques, phlébotomes, ils dépendent étroitement de la transmission vectorielle.

Autogènes : femelles de moustiques qui n'ont pas besoin pour leur première ponte de repas de sang.

Anautogènes : femelles qui ont besoin pour leur première ponte d'un repas de sang.

Connectivité fonctionnelle : elle se réfère à la façon dont le comportement de dispersion d'un organisme est affecté par la structure et les éléments du paysage.

Connectivité structurelle : elle dépend de la configuration spatiale des patches d'habitat dans le paysage tel que le voisinage ou la présence d'obstacles.

Exuvie : c'est l'ancienne enveloppe corporelle (cuticule ou peau), que quitte le corps de l'animal au cours de la mue.

Gorgé : état physiologique d'une femelle lorsqu'elle a pris suffisamment de sang pour la maturation des œufs.

Gravide : état physiologique d'une femelle après repas sanguin, puis repos pour la maturation des œufs, les œufs peuvent être pondus.

Habitat larvaire : lieu de vie des larves.

Immature : pour les moustiques tous les stades non adultes, les stades aquatiques, *i.e.* les œufs, les larves et les nymphes.

Inférence statistique : à partir d'observations faites sur un échantillon, déduire des informations, des connaissances, sur l'ensemble de la population d'où l'échantillon est issu.

Maladies émergentes : ce sont des maladies infectieuses classiques mais demeurées rares, voire des maladies véritablement nouvelles dont le microorganisme causal était préalablement inconnu, qui explosent du fait de conditions socio-économiques, écologiques ou pathologiques nouvelles (Ebola, Legionella, VIH, Virus de l'hépatite C, SRAS, chikungunya, *etc.)*.

Maladies ré-émergentes : ce sont des maladies infectieuses classiques réapparaissant à l'occasion de conditions socio-économiques, pathologiques ou technologiques nouvelles. Elles reviennent souvent sous une forme différente, plus sévère, avec des micro-organismes multirésistants aux anti-infectieux (tuberculose).

Occupation du sol : elle peut être succinctement définie comme la couverture bio/physique de la surface des terres émergées.

Site de ponte : lieu où les femelles déposent leurs œufs.

Statistique : le but de la statistique est d'extraire des informations pertinentes d'une liste de nombres difficile à interpréter par une simple lecture. Deux grandes familles de méthodes sont utilisées selon les circonstances. Rien n'interdit de les utiliser en parallèle dans un problème concret mais il ne faut pas oublier qu'elles résolvent des problèmes de natures totalement distinctes. Selon une terminologie classique, ce sont la statistique descriptive et la statistique mathématique. Aujourd'hui, il semble que des expressions comme analyse des données et statistique infférentielles soient préférées, ce qui est justifié par le progrès des méthodes utilisées dans le premier cas.

Traitement des données = statistique descriptive : le résultat de l'enquête statistique est une série de chiffres (tailles) ou de données qualitatives (sites de ponte préférées). Pour pouvoir les exploiter, il va être nécessaire d'en faire un classement et un résumé visuel ou numérique. Il sera parfois nécessaire d'opérer une compression de données. C'est le travail de la statistique descriptive. Il sera différent selon que l'étude porte sur une seule variable ou sur plusieurs variables.

Tropismes ou Taxie : ce sont des réactions souvent innées d'attraction ou de répulsion vis à vis d'éléments de l'habitat. Il est positif lorsque les individus sont attirés et négatif lorsque au contraire les individus sont repoussés. Par exemple, des espèces vivant en plaine (milieu typiquement ouvert) qui montrent une répulsion pour les habitats fermés, en particulier les forêts. Lors de leurs déplacements, ces espèces évitent systématiquement de pénétrer dans ces habitats, même si leur traversée leur épargnerait du temps et de l'énergie.

Vecteur : un arthropode hématophage qui assure la transmission biologique (ou mécanique) active d'un agent infectieux d'un vertébré à un autre vertébré.

Zoonose : maladie infectieuse commune à l'Homme et aux vertébrés. Qu'elles soient transmises directement d'animal à animal, ou indirectement via des arthropodes vecteurs aussi bien que par des denrées alimentaires.

Annexes

Annexe 1 : Méthodes d'analyse de sensibilité

L'analyse de sensibilité (AS) est utilisée pour augmenter la confiance dans le modèle et ses prédictions, en fournissant une compréhension de la manière dont les sorties du modèle sont influencées par les variations des entrées du modèle (Saltelli *et al.*, 2000). L'AS d'un modèle quantifie l'impact de la variation de chaque entrée sur la variation de ses sorties. Généralement, la gamme de variation des paramètres d'entrée entoure une valeur connue déterminée au laboratoire ou sur le terrain (Saltelli *et al.*, 2000). Le but de ce processus est d'arriver à identifier les paramètres d'entrée du modèle pour lesquels il est le plus sensible (paramètres clés), c'est-à-dire ceux dont la variation peut entraîner des changements considérables dans les sorties du modèle (Saltelli *et al.*, 2000). Une telle étude permet d'étudier la robustesse du modèle proposé (*i.e.* s'il est peu sensible à de petites variations des paramètres), de savoir sur quels paramètres il est important de concentrer les efforts d'estimation pour améliorer la précision du modèle, ou encore d'identifier les potentiels points de contrôle du système biologique modélisé.

Pour identifier les facteurs clés du modèle, on peut utiliser différentes méthodes d'AS. Des méthodes exploratoires de criblage « one-at-a-time », OAT nominal, OAT Morris (Morris, 1991), font varier un paramètre à la fois et permettent d'appréhender l'effet sur la sortie de chaque paramètre individuellement. Ces premières conclusions qualitatives sont souvent utiles pour réduire la dimension du modèle, elles permettent de passer à l'étape suivante quantitative par une AS globale, où les différents paramètres varient simultanément. Les étapes sont : 1) déterminer la gamme des valeurs possibles des paramètres. 2) définir le plan d'expérience avec le nombre de répétitions nécessaires, *i.e.* la tailles échantillons ; 3) échantillonner ; 4) simuler, 5) la classer les effets des paramètres : avec ou sans interactions. Plusieurs méthodes peuvent être envisagées, notamment celle basées sur la décomposition de la variance, tel que Fourier Amplitude Sensitivity Test (FAST) (Saltelli *et al.*, 1999) ou les Plan Factoriel Fractionnaire.

Les procédures Morris et FAST peuvent être effectuées avec le package R « sensitivity » (version 1.4-0 de 2008-07-15 par Gilles Pujol).

- **Etape 1 : méthodes de criblage**

OAT standard ou normalisée. Pour chaque paramètre d'entrée X est définie une valeur nominale x_{ref} faisant partie d'un sous-ensemble de valeurs possibles D_x. La valeur de la sortie du modèle S_x est évaluée pour tout éléments de D_x, donnant ainsi un sous-ensemble de sorties $D_y = \{y_1,\ldots,y_{ref},\ldots,y_n\}$. Pour chaque paramètre, un indice de sensibilité est exprimé en pourcentage de la sortie par rapport à la sortie de référence ($Sx_i = y_i / y_{ref}$) (Saltelli *et al.*, 2000).

OAT Morris design. Cette méthode, par rapport à l'OAT standard, a l'avantage d'identifier les paramètres qui sont impliqués dans des relations non linéaires ou dans des interactions avec d'autres paramètres, mais sans faire la distinction. En effet, elle permet de classifier les paramétres en trois groupes selon leurs effets sur la variance des sorties : i) effets négligeables, ii) effets linéaires sans aucune interaction, iii) effets non linéaires et/ou avec interaction. Morris design permet une discrétisation de l'espace. p est le nombre de

paramètres. Elle requiert *p+1* expériences (évaluations du modèle) et permet de calculer un effet élémentaire par paramètre. Le design est répété r fois donnant *r*(p+1)* expériences (simulations). L'effet élémentaire de chaque paramètre *i* pour chaque échantillon *k* est donnée par :

$$dx_i^k, k \in [1...r], i \in [1...p];$$

La sensibilité est mesurée par $\mu_i^* = E(|dx_i|)$, les interactions et effets non linéaires par $\sigma_i = \sigma(dx_i)$.

- **Etape 2 : Analyse de sensibilité globale**

L'analyse de sensibilité globale permet une estimation de la contribution de chaque paramètre et de l'interaction entre paramètres à la variance de chaque sortie du modèle (Saltelli *et al.*, 2000). Tous les paramètres varient simultanément dans le design d'expérience. Ces analyses sont souvent limité aux interactions de premier ordre (interactions entre deux paramètres). Au-delà, il devient difficile d'interpréter les résultats. Les méthodes « basées sur la variance » sont utilisées pour estimer la part de la variance de la sortie due à un seul paramètre (*i.e.* l'effet principal du paramètre ou l'indice de sensibilité de premier ordre) ou due à une interaction entre plusieurs paramètres (Saltelli *et al.*, 2000). L'ensemble de la variance d'une sortie (*V*) peut être séparée en la variance attribuable à chaque paramètre *i* (*Vi* ; effet principal) et la variance due aux interactions entre paramètres (*Vij* pour les interactions de premier ordre entre les paramètres *i* et *j*) :

$V = \Sigma Vi + \Sigma Vij$ (lorsque sont négligées les interactions de 3 paramètres ou plus)

Les indices de sensibilité correspondants sont écrits $S_i = V_i/V$ et $S_{ij} = V_{ij}/V$, avec $1 = \Sigma Si + \Sigma Sij$, où *Si* est l'indice de premier ordre et *Sij* les indices d'ordre deux, expliquant la part de variance due aux interactions de premier ordre. Cette méthode donne aussi l'indice de sensibilité globale relatif au paramètre *i* (*STi*) qui estime la contribution globale de ce paramètre à la variance de la sortie :

$STi = Si + \Sigma Sij$ (for $i \neq j$)

Fourier amplitude sensitivity test (FAST) (Saltelli *et al.*, 1999)**.** La particularité de cette méthode est d'échantillonner l'espace de définition des paramètres par tirage des n valeurs suivant une trajectoire remplissant l'espace (ex : en dent de scie). Cette trajectoire dépend d'un jeu de fréquences, défini pour chaque fréquence de paramètre.

Plan Factoriel. Le plan factoriel complet a besoin de toutes les combinaisons des *N* valeurs prises par les *M* paramètres. S'il y a *M* paramètres et pour chacun *N* valeurs, alors le nombre total de simulations requise est N^M, cela devient vite infaisable lorsque *M* augmente. Le plan factoriel fractionnaire sélectionne de manière optimale un nombre limité de scénarios du plan factoriel complet en fonction du niveau d'interaction à explorer. En retenant uniquement les interactions d'ordre 1, le nombre requis de simulation est généralement

raisonnable, même pour un modèle avec de nombreux paramètres. Cette méthode est particulièrement adaptée pour des modèles dont certain paramètres sont discrets ou qualitatifs.

Références

Saltelli, A., Tarantola, S., and Chan, K. A quantitative model-independent method for global sensitivity analysis of model output. *Technometrics* **41**, 39-56 (1999)

Saltelli, A., Chan, K., and Scott, M., *Sensitivity Analysis*. (John Wiley and Sons, New York, 2000)

Résumé

Modélisation de la dynamique spatio-temporelle d'une population de moustiques, sources de nuisances et vecteurs d'agents pathogènes

Les moustiques sont sources de nuisances et vecteurs d'agents pathogènes majeurs pour l'homme et les animaux. Malgré l'existence de moyens de lutte, la maîtrise de leurs populations reste un enjeu contraint par une connaissance fine de leur dynamique dans l'espace et le temps. Cette thèse vise à identifier les facteurs biotiques et abiotiques qui affectent la dynamique spatio-temporelle de population de moustiques. Une approche intégrative de modélisation dynamique, couplée à l'utilisation d'un système d'information géographique (SIG), d'analyses statistiques et de données d'observation, m'a permis de représenter la dynamique de population de moustiques pour mieux la comprendre et identifier des moyens de lutte efficaces. Un modèle déterministe générique, piloté par le climat, représente le cycle de vie des moustiques sur plusieurs années. Ce modèle appliqué à des espèces d'*Anopheles* en zone rurale humide (Camargue, France) est cohérent avec les données entomologiques. Il est sensible aux variations de mortalité, développement, sex-ratio et nombre d'œufs pondus. Il permet d'évaluer des stratégies de lutte ciblant un stade du cycle de vie et une période de l'année. Ayant démontré que la distribution des sites de ponte expliquait pour partie la structuration spatiale des populations, ce facteur et la recherche d'hôtes ont été retenus pour piloter le déplacement des adultes. Une composante spatiale a été intégrée au modèle via la représentation d'un paysage réel et les déplacements sur ce paysage. Les premiers résultats montrent que l'hétérogénéité du paysage et son évolution dans le temps influencent la répartition et l'abondance en moustiques.

Mots-clés : modèle mécaniste, dynamique de population, spatio-temporel, moustique, climat, paysage, SIG, simulation, analyse de sensibilité, stratégies de contrôle

Summary

Modelling spatio-temporal population dynamics of mosquitoes, sources of nuisances and pathogen vectors

Mosquitoes are sources of nuisances and vectors of major pathogens for humans and animals. Despite fighting facilities, controlling their populations remains a stake constained by a precise knowledge of their dynamics in space and time. This PhD aims at identifying biotic and abiotic factors affecting the spatio-temporal population dynamics of mosquitoes. An integrative modelling approach, linked to the use of a geographical informative system (GIS), statistical analysis and observational data, enabled to represent mosquito population dynamics to better understand it and to identify efficient control strategies. A generic deterministic climate-driven model represents the mosquito life cycle over several years. This model applied to *Anopheles* species in a rural humid areas (Camargue, France) is consistent with the entomological data. It is sensitive to variations in mortality, development, sex ratio and number of eggs laid. It enables to evaluate control strategies targeting a stage of the life cycle and a period of the year. Having demonstrated that breeding sites distribution partially explained the spatial population structure, this factor and the host-seeking behaviour has been retained to drive adult movements. A spatial component was incorporated to the model via the representation of a real landscape and movements on this landscape. First results show that the landscape heterogeneity and its evolution over time influence the distribution and abundance in mosquitoes.

Key-words: mechanistic model, population dynamics, spatio-temporal, mosquito, climate, landscape, GIS, simulation, sensitivity analysis, control strategies