



ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE –
CIRAD (Campus Baillarguet), MONTPELLIER –
UNIVERSITE PAUL SABATIER

MASTER 2 GESTION INTEGREE DES ZONOSSES ET
MALADIES ANIMALES TROPICALES

ANNEE 2024 – 2025

Rapport de stage : **Modélisation du risque d'introduction et de diffusion d'*Anopheles stephensi* à La Réunion**

Présenté par : Casimir Boucher

Réalisé sous la direction de : Thierry Baldet, Jérémy Bouyer, Mathieu Castets, Romain Bouvier (CIRAD) ; Renaud Marti (INRAE) ; Guillaume Dupuy, Cyrille Czeher, Gérald Ledoux (ARS Réunion)

Responsable de master : Timothée Vergne

Organismes d'accueil : CIRAD (Cyroi, Saint Denis, La Réunion),
Maison de la Télédétection (Montpellier, Hérault)

Stage réalisé du 01 février 2025 au 31 juillet 2025

Présenté le 24 juin 2025

Remerciements

Ce stage de recherche a été financé par le projet PRERISK_OI « Prévenir les Risques Infectieux dans l’océan Indien » financé par le programme Interreg VI Océan Indien de la Région Réunion et de l’Union Européenne.

Tout d’abord, je veux remercier mon équipe encadrante.

MM. Thierry Baldet, Jérémy Bouyer, Guillaume Dupuy, Renaud Marti, Mathieu Castets, Cyrille Czeher, Romain Bouvier, Gérald Ledoux, un grand merci pour avoir rendu ce travail très intéressant et très enrichissant. Ce fut ma réelle première aventure dans le monde de la recherche et si elle m’a plu, c’est sans aucun doute grâce à vous.

Merci à l’équipe ASTRE de la Réunion, qui m’a accueilli avec joie et sympathie. J’ai passé de très bons moments avec vous et votre bonne humeur permanente était vraiment agréable.

Merci à l’équipe pédagogique du master GIZMAT pour les enseignements dispensés.

Merci à mes copromos du master GIZMAT pour cette première partie d’année riche en rires et en plaisanteries.

Merci à Aristide, Maman, Papa, pour leur soutien et leur amour continus.

Merci à Aya, cette perle si rare qu’on ne rencontre qu’une fois dans une vie.

Merci à mes amis, qui à chaque retrouvaille réveillent l’enfant qui est en moi.

Table des matières

Table des matières	3
Table des figures	5
Acronymes	6
Résumé	7
Abstract.....	7
Introduction générale	8
Contexte	8
Objectifs du stage.....	10
Structure du stage	10
Etat de l'art de nos connaissances.....	12
Généralités sur les moustiques et <i>Anopheles stephensi</i>	12
Modélisation spatio-temporelle	14
Matériels et méthodes	16
Zone d'étude et réseau routier	16
L'outil Ocelet.....	17
L'outil ArboCarto	18
Module de dispersion	21
Simulation.....	22
Résultats.....	24
Visualisations graphiques des matériels et méthodes utilisés	24
Résultats issus de simulations	28
Analyses, discussions et perspectives	35
Analyses	35
Discussions	36
Perspectives.....	39
Conclusion	40
Bibliographie	41
Annexes.....	45
Annexe 1 – Equations du cycle de vie d' <i>Anopheles stephensi</i>	45
Annexe 2 – Tableau des valeurs des paramètres constants dans la représentation modélisée du cycle de vie d' <i>Anopheles stephensi</i>	45
Annexe 3 – Tableau des valeurs des coefficients « environnementaux » associés à la représentation modélisée du cycle de vie d' <i>Anopheles stephensi</i>	46
Annexe 4 – Tableau des différents types de gîte sélectionnés avec l'estimation de leur surface et du nombre moyen de larves qu'ils peuvent héberger	47
Annexe 5 – Code Ocelet du cycle de vie d' <i>Anopheles stephensi</i>	48
Annexe 6 – Relation fondatrice du module de dispersion active	51

Annexe 7 – Relations fondatrices du module de dispersion passive..... 53

Table des figures

Figure 1: Carte représentant l'expansion d' <i>Anopheles stephensi</i>	8
Figure 2 : Répertoire de différents gîtes occupés par <i>Anopheles stephensi</i>	9
Figure 3 : Cycle de vie du moustique	12
Figure 4 : Les îles du sud-ouest de l'océan Indien.....	16
Figure 5 : T max, T min, Temps d'ensoleillement et Hauteurs de précipitations au Port en 2024	17
Figure 6 : Image satellite du Grand Port Maritime de La Réunion	17
Figure 7 : Représentation schématique du cycle de vie d' <i>Anopheles stephensi</i>	18
Figure 8 : Carte des zones ALIZES	20
Figure 9 : Illustrations des sorties de terrain	20
Figure 10: Zones ALIZES superposées à la carte du port	23
Figure 11 : Histogramme de la distribution des capacités de charge larvaires	24
Figure 12 : Représentation cartographique des zones ALIZES	25
Figure 13 : Fonction de répartition de la loi logNormale	25
Figure 14 : Représentation de la relation Ocelet.....	26
Figure 15 : Rattachement des zones ALIZES à la ville la plus proche.....	27
Figure 16 : Flux entre les principales villes du Nord-Ouest de l'île de La Réunion.....	27
Figure 17 : Evolution du seuil d'introduction de moustiques	28
Figure 18 : Evolution du seuil d'introduction de moustiques	29
Figure 19 : Série temporelle d'un phénomène de dispersion active	30
Figure 20 : Evolution du nombre total d'œufs d' <i>Anopheles stephensi</i>	31
Figure 21 : Série temporelle d'un phénomène dispersif actif et passif.....	32
Figure 22 : Evolution du nombre total d'œufs d' <i>Anopheles stephensi</i>	33
Figure 23 : Représentation de l'importance des flux partant de la ville du Port.....	33
Figure 24 : Récupérateur d'eau de pluie de la CINOR	37

Acronymes

ALIZES : Action de Lutte Intégrée sur Zone et d'Education Sanitaire

ARS : Agence Régionale de Santé

GPMDLR : Grand Port Maritime de La Réunion

INSEE : Institut National de la Statistique et des Etudes Economiques

KLvar : capacité de charge environnementale dépendante des précipitations

KLfix : capacité de charge environnementale indépendante des précipitations

TIS : Technique de l'Insecte Stérile

Résumé

L'Afrique, continent toujours affecté par le paludisme, voit arriver une nouvelle menace. *Anopheles stephensi*, vecteur principal du paludisme dans la région indienne, est arrivé en 2012 à Djibouti. Ce moustique est associé à plusieurs problématiques comme une résistance forte aux insecticides, une préférence pour les gîtes larvaires urbains (menaçant directement 126 millions de personnes supplémentaires sur le continent) et une compétence vectorielle pour *Plasmodium* élevée. Depuis 2012, *An. stephensi* a colonisé la Corne de l'Afrique, et semble continuer son expansion vers le reste du continent. Les territoires insulaires de l'océan Indien seraient ainsi associés à un risque d'invasion élevé. Ce stage visait à développer un modèle permettant de simuler l'installation d'*An. stephensi* sur l'île de La Réunion dans le cas d'un événement d'introduction unique au Grand Port Maritime. L'étape de modélisation s'est appuyée sur ArboCarto, un outil développé en langage Ocelet et utilisé en routine par l'ARS Réunion pour prédire et cartographier les densités des moustiques *Aedes*. Une revue de littérature a été réalisée pour déterminer les paramètres du modèle propres à l'espèce *An. stephensi* afin d'intégrer celle-ci dans l'outil. Un module de dispersion active et passive a également été développé pour simuler le processus de colonisation du moustique. Les simulations montrent qu'*An. stephensi* pourrait s'installer durablement à l'île de La Réunion à partir d'un seuil d'introduction de 1 000 œufs durant l'été austral. En 5 ans, la majeure partie de l'île serait colonisée. Ces résultats soulignent la nécessité de renforcer la surveillance entomologique aux points d'entrée de l'île.

Mots-clés : paludisme, modélisation spatiale, risque d'introduction et de diffusion, prévention, La Réunion

Abstract

Africa, a continent still affected by malaria, is now facing a new threat. *Anopheles stephensi*, the main malaria vector in the Indian region, arrived in Djibouti in 2012. This mosquito is associated with several issues, such as strong resistance to insecticides, a preference for urban larval habitats (directly threatening an additional 126 million people on the continent), and a high vector competence for *Plasmodium*. Since 2012, *An. stephensi* has colonized the Horn of Africa and appears to be continuing its expansion across the continent. The island territories of the Indian Ocean are thus considered at high risk of invasion. This internship aimed to develop a model to simulate the establishment of *An. stephensi* on La Réunion in the event of a single introduction at the Grand Port Maritime. The modeling stage was based on ArboCarto, a tool developed in the Ocelet language and routinely used by La Réunion Regional Health Agency (ARS) to predict and map mosquito densities of the *Aedes* genus. A literature review was conducted to determine model parameters specific to *An. stephensi* in order to integrate this species into the tool. An active and passive dispersal module was also developed to simulate the mosquito's colonization process. Simulations show that *An. stephensi* could become permanently established on La Réunion from a threshold introduction of 1,000 eggs during the austral summer. Within five years, most of the island would be colonized. These results highlight the need to strengthen entomological surveillance at the island's points of entry.

Keywords: malaria, spatial modeling, risk of introduction and spread, prevention, La Réunion

Introduction générale

Contexte

Dans les pays à faibles revenus, les maladies infectieuses, notamment le paludisme, représentent la 2^{ème} cause de décès (OMS, 2024a). En 2024, l'Organisation Mondiale de la Santé estime ainsi à 263 millions le nombre de cas de paludisme et à 597 000 le nombre de décès associés (OMS, 2024b). L'Afrique paie, de loin, le plus lourd tribut avec 95% des décès (OMS, 2024b). Ces chiffres impressionnants ont poussé les autorités sanitaires à mettre en place des politiques de lutte basées notamment sur la lutte antivectorielle (moustiquaires imprégnées d'insecticides, pulvérisations d'insecticides à l'intérieur des habitations), la détection précoce et le traitement adapté des cas. Elles se sont d'ailleurs avérées efficaces avec une réduction de plus de moitié des décès depuis 1990 ("Épidémiologie du paludisme," 2025). Cependant malgré ces avancées, de nouvelles menaces émergent, à l'image de l'introduction d'un nouveau vecteur.

Majoritairement transmis par les moustiques *Anopheles gambiae*, *An. arabiensis*, et *An. funestus* en Afrique subsaharienne les parasites du paludisme, du genre *Plasmodium*, ont vu arriver en 2012 un nouveau vecteur sur le continent africain. C'est ainsi que l'on a identifié pour la première fois *An. stephensi* à Djibouti (Taylor et al., 2024). Endémique du sous-continent indien et de la péninsule arabique, *An. stephensi* est le vecteur principal du paludisme dans ces régions du monde (Dash et al., 2007).

Depuis 2012 et son introduction à Djibouti, *An. stephensi* s'est vite propagé dans d'autres pays d'Afrique (figure 1). On l'a ainsi retrouvé, en 2016, en Ethiopie et au Soudan, des pays proches géographiquement de Djibouti. En 2019, il est identifié en Somalie, un autre pays de la Corne de l'Afrique. Plus surprenant, il est retrouvé en Afrique de l'Ouest, au Nigeria en 2020 et au Ghana en 2022. Des dispersions passives via les vents en altitude sont évoquées (Lehmann et al., 2023) mais l'hypothèse du transport par des moyens humains (transports routiers et maritimes) reste la plus crédible (Ahn et al., 2023). Dernièrement, *An. stephensi* a été capturé au Kenya (Taylor et al., 2024), confirmant son expansion le long de la côte de l'Océan Indien.

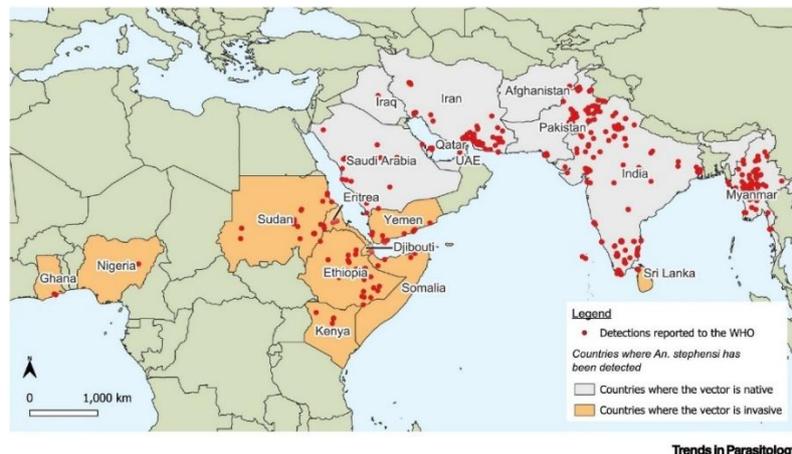


Figure 1: Carte représentant l'expansion d'*Anopheles stephensi*, les pays grisés sont les zones d'endémie d'*Anopheles stephensi* et les zones orangées sont les zones envahies (Taylor et al., 2024)

L'arrivée de ce nouveau moustique, avec une nouvelle écologie, des nouveaux comportements, sur le continent africain fait peser plusieurs menaces sur les pays d'Afrique. D'abord, les études ont montré que ce moustique se développait préférentiellement dans des gîtes larvaires urbains artificiels, de grands réservoirs d'eau par exemple (Zhou et al., 2024). Ces gîtes se retrouvent en nombre dans les zones urbaines et les zones de construction (Ahmed et al., 2022) (figure 2). Avec l'urbanisation intense que connaît l'Afrique ces dernières années (OCDE, 2020) et les difficultés liées à

l'approvisionnement en eau courante qui provoquent un nombre accru de réservoirs d'eau, ce continent offre des conditions idéales au développement d'*An. stephensi*. Cela contraste avec les gîtes naturels et ruraux occupés par les vecteurs endémiques d'Afrique. Le fait qu'*An. stephensi* soit un vecteur urbain pose aussi le problème de l'immunité des populations. En effet, le paludisme est en Afrique, avant tout une maladie rurale. Avec une forte exposition, une immunité se met en place chez les adultes dans ces zones. En ville, les habitants sont, pour beaucoup, épidémiologiquement naïfs face à cette maladie (Sinka et al., 2020). *Anopheles stephensi* constituerait donc une menace pour 126 millions de personnes supplémentaires en Afrique (Sinka et al., 2020).



Figure 2 : Répertoire de différents gîtes occupés par *Anopheles stephensi* (Balkew et al., 2020)

Ensuite, les populations invasives d'*An. stephensi* sont déjà résistantes aux insecticides utilisés en routine dans le cadre de la lutte antivectorielle contre le paludisme (Teshome et al., 2023). La diffusion d'*An. stephensi* en Afrique pourrait mettre à mal tous les efforts de lutte engagés depuis plusieurs années, remettant en cause l'efficacité des pulvérisations d'insecticides et des moustiquaires imprégnées d'insecticides. Enfin, la capacité d'*An. stephensi* à générer de nouvelles épidémies est une crainte majeure des gestionnaires de santé. Avant l'introduction de ce moustique invasif, Djibouti était en bonne voie (27 cas en 2012) pour éliminer le paludisme de son territoire (Faulde et al., 2014). En 2020, huit ans après l'introduction, ce petit pays signalait 73 535 cas de paludisme (OMS, 2022). La recrudescence des épidémies de paludisme dans ce pays serait donc liée à la présence de ce nouveau vecteur (de Santi et al., 2021).

Dans ce contexte menaçant pour les pays et territoires africains, cette étude contribue à anticiper le risque d'introduction et de diffusion de ce moustique invasif sur l'île de La Réunion.

L'île de La Réunion, petite île du sud-ouest de l'Océan Indien n'est actuellement pas directement concernée par le paludisme puisque cette maladie a été éliminée de ce territoire en 1979 (Organisation mondiale de la Santé, 2014). Cependant, l'île abrite encore deux vecteurs potentiels du paludisme et on relève chaque année des cas importés en provenance de zones impaludées, 31 en 2023 (SPF, 2024). *Anopheles arabiensis* se développe dans les collections d'eau temporaires à La Réunion, on retrouve cette espèce dans les ornières des chemins agricoles des champs de canne à sucre, dans les trous de roche proches des ravines et parfois dans des gîtes artificiels périurbains. Cette espèce est présente dans les régions sud-est, nord-est et nord-ouest de l'île (Boussès et al., 2021). C'est avec *An.*

gambiae et *An. funestus* l'un des vecteurs majeurs des parasites du paludisme dans la région afrotropicale. *Anopheles coustani*, la deuxième espèce d'anophèle de l'île présente une répartition assez large, sa présence est établie jusqu'à 1200 mètres d'altitude. Ses gîtes préférentiels sont variés, on le retrouve donc autant dans les eaux courantes que stagnantes (Boussès et al., 2021). Si la capacité de *An. arabiensis* à transmettre *Plasmodium falciparum* ne fait aucun doute, celle de *An. coustani* est plus incertaine. Dans certains villages côtiers de Madagascar, il joue un rôle dans la transmission du parasite (Goupeyou-Youmsi et al., 2020). On le considère habituellement comme un vecteur secondaire du paludisme (Boussès et al., 2021).

Du fait de la présence de ces 2 vecteurs potentiels dans l'île, l'Agence Régionale de Santé (ARS) de La Réunion surveille attentivement les cas importés de paludisme et réalise au besoin des opérations de lutte autour de ces cas importés pour éviter la survenue de cas autochtones dits secondaires. L'installation d'un nouveau vecteur très compétent pour la transmission des plasmodiums et capable de se développer dans des gîtes larvaires artificiels au contact de l'homme n'est donc pas souhaitable.

La volonté de mener une étude dédiée à *An. stephensi* à l'île de La Réunion réside, en plus du statut sanitaire « libéré du paludisme » à préserver, dans le fait que le risque d'introduction de ce moustique dans l'île n'est pas négligeable. De l'Asie à l'Afrique, de l'Afrique de l'Est à l'Afrique de l'Ouest, *An. stephensi* a montré sa capacité à conquérir de nouveaux territoires. Aujourd'hui la piste privilégiée pour ces déplacements entre continents et régions distantes serait le transport maritime. En plus de sa découverte à Djibouti dans une zone de quarantaine pour bétail du port national (Faulde et al., 2014), il a été retrouvé à proximité de ports en Somalie et au Soudan (Ahn et al., 2023). C'est pourquoi, dans le cadre de cette étude, la modélisation débutera à partir d'une introduction au Port de La Réunion.

En s'appuyant sur le volume des flux commerciaux maritimes, les chercheurs pensent que Maurice est le troisième pays d'Afrique avec la plus grande probabilité d'introduction d'*An. stephensi* (Ahn et al., 2023). Territoire européen, l'île de La Réunion ne fut pas incluse dans cette étude mais d'une part, La Réunion comme Maurice est connectée aux grandes voies de transport maritime et donc tout autant exposé à ce risque et d'autre part, quand nous savons les liens, tant commerciaux que touristiques, qu'il y a entre ces deux îles, nous sommes amenés à penser qu'une introduction du vecteur sur l'une des deux entraînera aussi une introduction sur l'autre. Dans ce contexte, il demeure essentiel de prévoir les zones possibles d'installation de ce moustique après son introduction. C'est le travail que qui a été mené, à l'échelle de l'île de La Réunion.

Objectifs du stage

Le but de ce stage était de modéliser spatio-temporellement la dispersion du moustique invasif *An. stephensi* à l'île de La Réunion suite à une introduction théorique au niveau du Grand Port Maritime de l'île. La description de l'espèce, son écologie et son cycle de vie en milieu tropical fut le premier temps de ce stage. La création du modèle permettant de simuler l'introduction et la diffusion d'*An. stephensi* a ensuite été développée à partir de modèles préalablement réalisés sur d'autres espèces de moustiques.

Structure du stage

Ce stage s'est articulé autour de deux grands volets. Un premier volet bibliographique, repris dans le chapitre « Etat de l'art de nos connaissances » du présent rapport, était indispensable pour déterminer le cycle de vie et l'écologie d'*An. stephensi* en milieu tropical. La bibliographie s'est construite par la lecture de nombreux articles et par des entretiens avec des experts ayant travaillé sur ce moustique.

La deuxième partie, correspondant au travail de recherche réalisé dans le cadre de ce stage, était axée sur le développement d'un modèle de dispersion du moustique après son introduction

théorique sur l'île. Elle s'est déroulée en plusieurs étapes. La première étape de développement du modèle a consisté à étudier spatialement la distribution des principaux gîtes larvaires potentiels à *An. stephensi* à l'île de La Réunion. Cela a permis d'estimer les capacités de charge environnementale des différentes zones de l'île. La deuxième était consacrée à l'adaptation du code ArboCarto, un modèle de cartographie prédictive des densités de populations des moustiques *Aedes* vecteurs d'arbovirus, à *An. stephensi*. Enfin, la troisième s'intéressait à la création d'un module de dispersion modélisant les déplacements que peut faire *An. stephensi* pour se répandre dans l'île.

Etat de l'art de nos connaissances

Généralités sur les moustiques et *Anopheles stephensi*

Cycle de vie d'*Anopheles stephensi*

Le cycle de vie d'*Anopheles stephensi* (figure 3), semblable à celui des autres moustiques, débute au stade œuf, qui dure 2 à 3 jours. Après éclosion, la larve passe par quatre stades larvaires séparés par trois mues. Suivant cette phase aquatique, le moustique entre au stade nymphe (1 à 2 jours), avant d'émerger sous forme adulte. Après solidification de la cuticule et maturation des organes, l'accouplement a lieu en vol. La femelle, après un repas sanguin, pond une centaine d'œufs (Suleman, 1990).

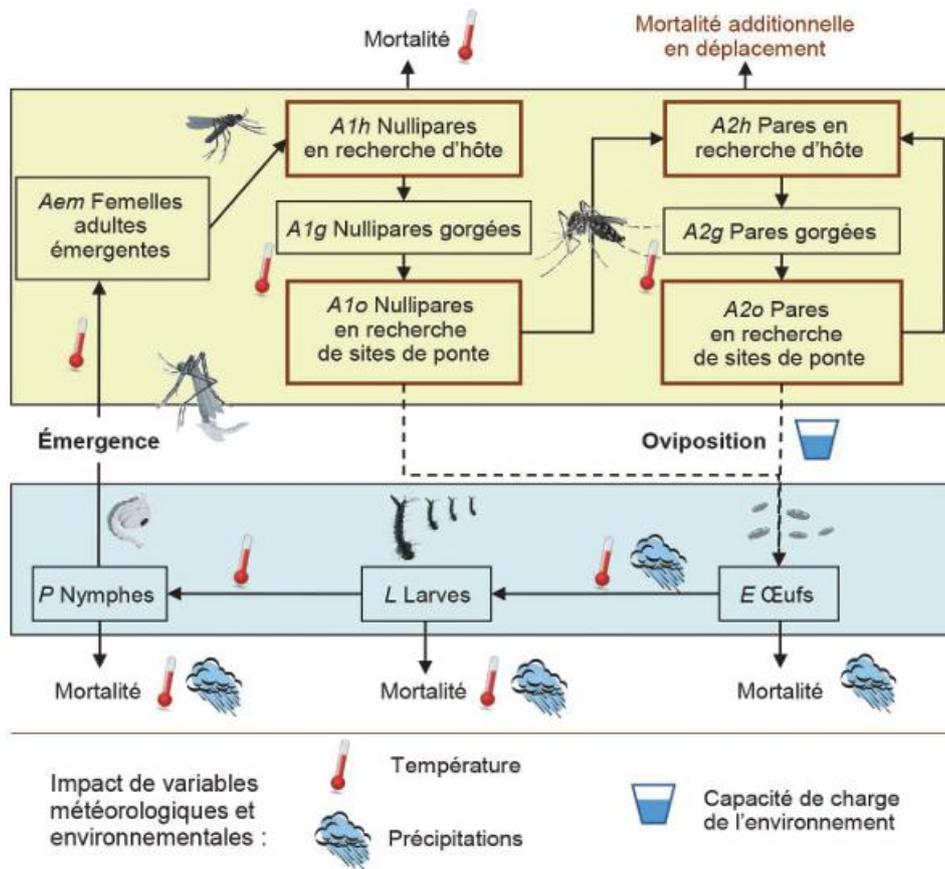


Figure 3 : Cycle de vie du moustique (Tran et al., 2022)

Oviposition et stades aquatiques

Trois jours après son repas de sang, la femelle pond une centaine d'œufs à la surface de l'eau, où ils peuvent résister à la dessiccation jusqu'à 11 jours sur support humide (Robert et al., 2017a). Le développement embryonnaire dépend de la température et dure environ 2 jours. Les larves, voraces, assurent leur croissance par trois mues avant d'atteindre le stade nymphal. Ne se nourrissant plus, la nymphe reste en surface et se déplace par contractions abdominales. En 1 à 2 jours, elle donne naissance à l'adulte, qui émerge de l'exuvie nymphale (Robert et al., 2017a).

Développement des adultes et cycle gonotrophique

L'émergence, d'une durée de 15 minutes, a lieu la nuit, et l'adulte s'abrite rapidement pour sécher ses ailes (Robert et al., 2017a). Seules les femelles sont hématophages, tandis que les mâles se nourrissent de jus sucré (Carnevale & Robert, 2009). L'accouplement a lieu avant ou après le premier

repas sanguin, en général 2 à 3 jours après l'émergence. Une seule insémination suffit pour assurer plusieurs pontes, la femelle disposant à vie d'un stock de spermatozoïdes dans un organe spécialisé : la spermathèque. Le cycle gonotrophique comprend trois phases : recherche d'un hôte, digestion et maturation ovarienne, puis ponte. Chez les anophèles vecteurs majeurs du paludisme en Afrique subsaharienne, ce cycle dure 2 à 3 jours et peut se répéter 5 à 8 fois au cours de la vie de la femelle qui est en général de l'ordre de 4 semaines.

Ecologie d'*Anopheles stephensi* en Afrique

Ecologie des larves

L'écologie larvaire d'*An. stephensi* diffère nettement de celle des vecteurs endémiques africains. Alors que ces derniers se reproduisent principalement dans des collections d'eau naturelles non polluées (Zhou et al., 2024), *An. stephensi* colonise majoritairement des réservoirs artificiels urbains au contact de l'homme, en particulier les citernes et autres récipients de stockage d'eau (Yared et al., 2025, Balkew et al., 2020). Les larves supportent également des eaux légèrement polluées ou saumâtres (Surendran et al., 2019). Sur le plan thermique, leur développement complet requiert une plage de températures aquatiques comprise entre 13,5 °C et 38 °C (Abbasi et al., 2023). Des études ont déjà rapporté le fait qu'*An. stephensi* et *Ae. albopictus* sont deux espèces susceptibles d'occuper les mêmes gîtes larvaires (Hemming-Schroeder and Ahmed, 2023). Cela donne ainsi un sens à ce travail qui par moment s'inspirera de travaux effectués sur *Ae. albopictus*.

Ecologie des adultes

Une des caractéristiques d'*An. stephensi*, est qu'il existe, dans sa zone d'origine, sous trois formes (Zhou et al., 2024). La forme *type* est un vecteur efficace du paludisme urbain quand la forme *mysorensis* est plutôt dans les zones rurales (Zhou et al., 2024). Enfin la forme *intermédiaire*, est présente dans les zones périurbaines à rurales, son potentiel vectoriel n'est pas encore documenté. On ne sait pas encore avec certitude quelle forme est présente en Afrique. D'aucuns affirment que c'est plutôt la forme *type* (Sinka et al., 2020), d'autres pensent qu'il s'agit d'une nouvelle forme, qui s'est adaptée à l'environnement africain (Zhou et al., 2024). Dans tous les cas, il est possible d'affirmer qu'*An. stephensi*, se retrouve surtout dans les zones urbaines en Afrique (Zhou et al., 2024).

Traditionnellement, les *Anopheles* vecteurs du paludisme en Afrique sont plutôt ruraux et endophiles, se reposant et se nourrissant à l'intérieur des habitations ou des abris pour animaux (Zhou et al., 2024). En revanche, *An. stephensi* s'adapte mieux aux environnements urbains et périurbains, avec un comportement mixte endophile et exophile (Zhou et al., 2024). Contrairement aux *Anopheles* d'Afrique, qui présentent une forte saisonnalité, leurs gîtes larvaires dépendant des précipitations (cf. paragraphe précédent) ; *An. stephensi* peut se maintenir plus facilement tout au long de l'année en zone urbaine avec des larves se développant dans des réservoirs d'eau de stockage d'eau créés et entretenus par l'homme (Zhou et al., 2024).

Les caractéristiques de déplacement et de vol

On distingue deux types de mouvements lors du déplacement des moustiques adultes, comme *An. stephensi*, les mouvements volontaires actifs et ceux involontaires passifs.

Les déplacements volontaires sont régis par des phénomènes d'attraction et de répulsion. A courte distance, la femelle est par exemple attirée par le CO₂ expulsé par des hôtes (McMeniman et al., 2014). C'est durant les étapes de recherche de l'hôte, recherche du site de repos et recherche du site de ponte que le moustique femelle effectue un déplacement actif.

Le sujet de la distance parcourue par un moustique fut excellemment traité par Service (1997). Les méthodes de capture – recapture montrent que les distances maximales effectuées lors d'un vol de moustique se situent entre 1 et 5 km. Une attention particulière est nécessaire pour ne pas confondre distance maximale et distance moyenne, qui serait plutôt de l'ordre de 200 mètres en milieu urbain et 500 mètres en milieu rural (Marini et al., 2019).

Concernant les mouvements de type involontaires, plusieurs types de mouvements sont référencés dans la littérature (Service, 1997). Le déplacement par bateau est ainsi l'hypothèse privilégiée pour justifier l'arrivée d'*An. stephensi* à Djibouti sur le continent africain (Ahn et al., 2023). Le déplacement par les vents en altitude a aussi été évoqué (Lehmann et al., 2023). Au-delà de cette dispersion à longue distance entre continents ou régions lointaines par moyens maritimes, d'autres activités humaines favorisent par la suite la diffusion sur un territoire d'un moustique invasif par transport routier. Des chercheurs ont enfin montré, à Barcelone, que 3 à 16 voitures sur 1000 transportaient des moustiques *Ae. albopictus* (Eritja et al., 2017). Nous pensons qu'*An. stephensi* une fois installé dans un territoire pourrait aussi être transporté sur des longues distances par transport routier. Un travail génétique récent suggère ainsi le rôle des routes et des transports humains dans la dispersion d'*An. stephensi* d'une ville à l'autre en Ethiopie (Samake et al., 2023).

Des observations répétées par des entomologistes chevronnés confirment la présence de moustiques du genre *Anopheles*, dans les bus, camions ou voitures. L'introduction des moustiques à l'intérieur de ceux-ci se déroulant généralement la nuit (pendant le repos du conducteur par exemple). Ce moyen de déplacement serait donc à considérer pour *An. stephensi*.

Modélisation spatio-temporelle

Introduction générale

Dans un contexte de propagation croissante des maladies vectorielles, la modélisation spatio-temporelle est devenue un outil clé pour comprendre et prédire les dynamiques de population des moustiques. Elle est utilisée pour anticiper les épidémies, orienter les stratégies de lutte, assurer une surveillance en temps réel. Les modélisateurs fournissent ainsi des modèles validés, adaptables et intégrant diverses sources de données aux agences de santé.

Représentation du cycle de vie des moustiques dans les modèles

Les modèles mécanistes décrivent le cycle de vie des moustiques à travers une approche compartimentale (œuf, larve, nymphe, adulte), les transitions entre les différents stades sont influencées par la température et les précipitations. Ces dynamiques sont simulées à l'aide de systèmes d'équations différentielles ordinaires. Généralement, les modèles récents, comme celui de Cailly et al. (2012) utilisent des paramètres constants et des fonctions variables selon les conditions météorologiques pour modéliser les flux entre stades.

Représentation spatiale dans les modèles de dynamique des moustiques

La modélisation spatiale permet de prédire la distribution des moustiques et des maladies vectorielles à partir de données climatiques, environnementales et démographiques. Elle utilise les SIG (système d'information géographique), la télédétection et des observations de terrain (gîtes larvaires, occupation du sol) (Tran et al., 2022). Les modèles statistiques (Maxent par exemple) identifient des corrélations entre présence de moustiques et leur environnement, tandis que les modèles mécanistes (ex. ArboCarto) simulent les processus biologiques dans un espace donné. Ces modèles produisent donc des cartes de risque de distribution utiles pour la surveillance et le ciblage des interventions.

Représentation de la dispersion des moustiques dans les modèles de dynamique spatiale

Cette représentation considère généralement deux mécanismes complémentaires, dispersion active et dispersion passive. Dans les études, la dispersion active basée sur la capacité de vol du moustique suit généralement une loi log-normale (Da Re et al., 2021). Plus la distance est importante, moins le moustique a de chance de la parcourir. Cette voie de dispersion n'est appliquée qu'aux moustiques en recherche d'hôte ou de site de ponte (Da Re et al., 2021). L'autre dispersion, la dispersion passive, n'est actuellement représentée que par le transport via le trafic routier étant donné que l'on considère l'espèce installée dans un territoire donné. Selon une étude, il s'agit d'un paramètre

important à prendre en compte (Eritja et al., 2017). Dans le principe, chaque femelle en recherche d'hôte, avec une probabilité p , est susceptible d'entrer dans une voiture. Ensuite, la distance de déplacement est estimée en fonction des habitudes de déplacements routiers dans la zone d'étude.

La représentation de cette paire de dispersion permet à la fois de modéliser la dispersion à l'échelle ponctuelle (habitations, quartiers) via le vol du moustique et à l'échelle territoriale (île, région, pays) avec des déplacements plus importants.

Matériels et méthodes

Zone d'étude et réseau routier

Ile de La Réunion

La Réunion, département français d'outre-mer, est situé en plein Océan Indien, à 900 km de Madagascar et 230 km de l'île Maurice ("La Réunion," 2025) (figure 4). D'une superficie de 2 512 km², l'île abrite un peu moins de 900 000 habitants ("La Réunion," 2025).

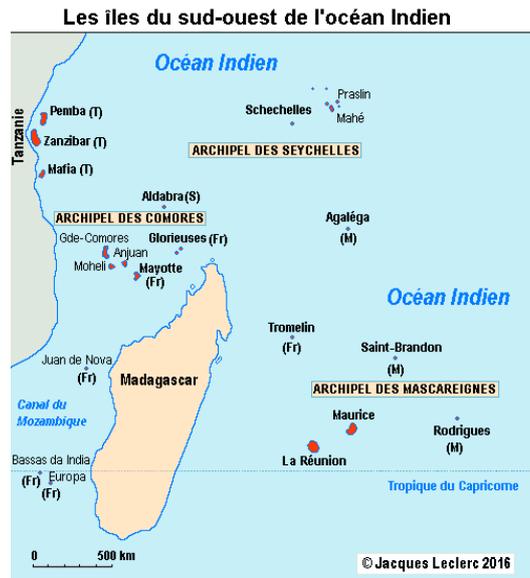


Figure 4 : Les îles du sud-ouest de l'océan Indien ("Océan Indien du Sud-Ouest," n.d.)

Le climat tropical de l'île alterne un été chaud et pluvieux (novembre – mars) et un hiver plus froid et sec (avril – octobre) (figure 5). Les variations locales sont fortes, jusqu'à 11 000 mm/an de précipitations à l'est de l'île contre 436 mm/an à l'ouest ("Climat de La Réunion," 2025). La température varie fortement selon l'altitude. La moyenne annuelle de 25 °C le long des côtes diminue donc significativement quand l'altitude s'élève ("Climat de La Réunion," 2025).

L'association de conditions météorologiques tropicales avec un environnement fortement urbanisé et anthropisé favorise grandement la prolifération des gîtes larvaires favorables aux moustiques. Le littoral réunionnais, caractérisé par ce type de milieu, se révèle donc particulièrement propice à l'implantation d'*An. stephensi*.

En plus de conditions climatiques et environnementales a priori favorables à l'installation d'*An. stephensi*, La Réunion présente également un trafic routier dense qui peut permettre la dispersion du moustique à grande échelle. En effet, l'île totalisait 422 580 voitures en 2023 soit 485 véhicules pour 1000 habitants avec jusqu'à 26 600 véhicules entrant quotidiennement dans le centre de Saint Denis (INSEE, 2024). Une étude menée à Barcelone (Eritja et al., 2017) a déjà montré que le transport routier pouvait efficacement disperser les moustiques. Ce projet s'est donc intéressé à ce mode de dispersion.

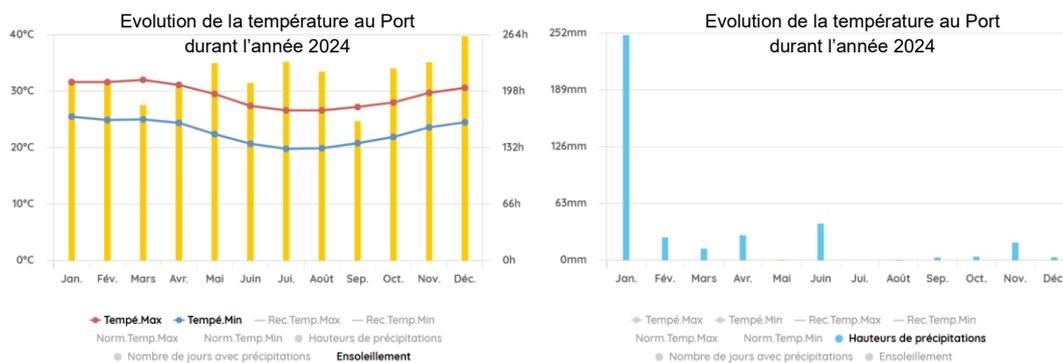


Figure 5 : T max, T min et temps d'ensoleillement en 2024 au Port (côte sous le vent) (Météo France, 2025) (à gauche), Hauteurs de précipitations en 2024 au Port (côte sous le vent) (Météo France, 2025) (à droite)

Le travail qui a été réalisé consistait à modéliser l'installation et la diffusion du moustique *An. stephensi* sur l'île de La Réunion. Parce qu'il semble probable qu'*An. stephensi* soit arrivé en Afrique via le transport maritime (Ahn et al., 2023), une arrivée théorique d'*An. stephensi* au niveau du Grand Port Maritime de La Réunion (figure 6) a été considérée pour cette étude. De plus, une discussion entre experts a eu lieu autour de la ponctualité ou de la récurrence de l'événement introductif. Puisque les pays et territoires insulaires proches de La Réunion n'hébergent actuellement pas *An. stephensi*, il a été décidé d'imaginer un unique phénomène introductif.

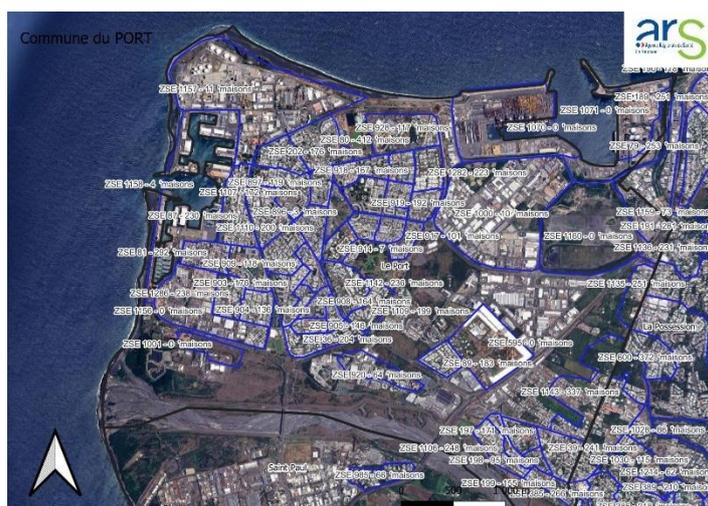


Figure 6 : Image satellite du Grand Port Maritime de La Réunion (ARS)

L'outil Ocelet

Deux grands axes de travail ont été définis au cours de cette étude. Un premier, consacré à l'ajout de l'espèce *An. stephensi* à l'outil déjà existant ArboCarto. Un second tourné autour de la conception d'un module de dispersion, absent de la version actuelle d'ArboCarto. Le dénominateur commun à ces deux axes d'étude était l'utilisation du langage Ocelet.

Ocelet est un langage métier basé sur JAVA et développé par des chercheurs de l'UMR TETIS du CIRAD au début des années 2010 (Degenne et al., 2009). Il s'agit d'un langage spécifique au domaine de la modélisation spatiale (DSL – *Domain Specific Language*). Il a été conçu dans le but d'offrir un cadre adapté à la représentation des entités spatiales, de leurs relations et de leurs évolutions au cours du temps. Cela permet de décrire directement les processus spatialisés pour répondre aux besoins des modélisateurs en sciences territoriales et environnementales. Le langage repose sur le concept de graphe d'interaction. Les nœuds du graphe représentent des entités géographiques et sont reliés entre eux par des arêtes, celles-ci portent les fonctions permettant de faire évoluer l'état de l'entité. De plus, l'approche Ocelet intègre de manière cohérente deux formes de représentation spatiale. D'une

part le format vectoriel décrivant ainsi des objets géométriques (parcelles, routes, bâtiments). D'autre part le format raster, qui permet de représenter des surfaces continues (occupation du sol, altitude, température). Ce langage offre donc une manière unifiée de concevoir des modèles spatialisés, en facilitant la description des processus à la fois ponctuels et diffus, et en permettant une simulation temporelle de leurs interactions.

L'outil ArboCarto

ArboCarto est un outil de modélisation et de cartographie conçu pour analyser, prédire la dynamique des populations de moustiques vecteurs d'arbovirus du genre *Aedes* (Cailly et al., 2012). Cet outil prédictif permet ainsi d'optimiser les stratégies de surveillance entomologique et de lutte antivectorielle. Le fonctionnement d'ArboCarto repose sur une approche essentiellement mécaniste intégrant :

- des données entomologiques (variables du cycle de vie) ;
- climatiques (précipitations et températures) ;
- environnementales (localisations des principaux gîtes potentiels).

Données entomologiques

Description du modèle

Le modèle qui a été utilisé pour représenter la dynamique des populations d'*An. stephensi* s'appuie sur le modèle conçu par Cailly et al. (2012). Ce modèle est un modèle déterministe et mécaniste, une description mathématique basée sur les processus en somme. Il représente donc l'ensemble des étapes du cycle de vie des moustiques, décrites dans l'ouvrage (Robert et al., 2017b) (figure 7).

Dix stades différents sont représentés :

- 3 stades aquatiques (*E*, œufs ; *L*, larves ; *P*, nymphes) ;
- 1 stade adulte émergent (A_{Em}) ;
- 3 stades nullipares (A_{1h} , A_{1g} , A_{1o}) ;
- 3 stades multipares (A_{2h} , A_{2g} , A_{2o}).

Les femelles nullipares sont les femelles n'ayant jamais pondu, les femelles multipares sont les femelles ayant pondu au moins une fois. Les adultes sont subdivisés en trois états distincts (*h*, recherche d'hôte ; *g*, transition de gorgée à gravide ; *o*, recherche de site de ponte).

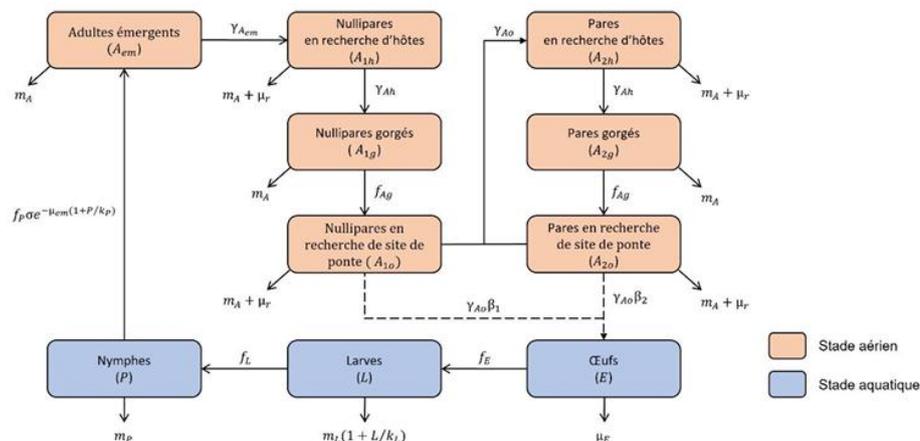


Figure 7 : Représentation schématique du cycle de vie d'*Anopheles stephensi* (inspiré de Rakotoarison, 2022)

Cette représentation figurée ci-dessus a permis d'établir un système d'équations différentielles ordinaires (EDO) (voir annexe 1). Le code Ocelet associé aux équations d'*An. stephensi* se trouve en annexe 5.

Paramètres et fonctions du modèle

Paramètres constants du modèle

Les paramètres du modèle sont en lettres grecques et sont constants au cours du temps. Soit l'étape X , on note γ_X le taux de transition vers l'étape suivante, β_X le taux de ponte, μ_X le taux de mortalité, et κ_X la capacité de charge de l'environnement (limitant la croissance démographique en raison de la mortalité dépendante de la densité).

σ représente le sex-ratio à l'émergence.

Est noté μ_r le taux de mortalité lié au comportement de recherche (recherche d'hôte ou de site de ponte).

Fonctions du modèle

Les fonctions du modèle sont en lettres latines et dépendent de paramètres et de fonctions climatiques.

Soit le stade X , on note f_X la fonction de transition vers l'étape suivante, et m_X la fonction de mortalité.

Il a été considéré, que, contrairement aux autres causes de mortalité, la mortalité des œufs et la mortalité additionnelle des adultes due à leur comportement de recherche ne varient pas avec le climat (Jetten and Takken, 1994). En revanche, toutes les phases de développement aquatique (œufs, larves, nymphes) sont directement influencées par les conditions météorologiques, tandis que chez les adultes seule la durée de maturation des œufs, c'est-à-dire la transition entre la phase gorgée et la recherche d'un site de ponte dépend du climat (Jetten and Takken, 1994).

Valeurs des paramètres et fonctions du modèle

Les tableaux en annexe 2 et 3 montrent les valeurs des paramètres et des fonctions qui ont été utilisées pour les modélisations. Elles ont été déterminées par la littérature et par des dires d'experts.

Données environnementales

Zones ALIZES

Dans ArboCarto, l'unité géographique utilisée est la zone ALIZES (Action de Lutte Intégrée sur Zone et d'Education Sanitaire) (1203 zones sur l'île – figure 8). Ces secteurs, définis par l'Agence Régionale de Santé (ARS) de La Réunion, correspondent à des îlots d'habitations où l'on peut organiser la surveillance entomologique opérationnelle et la lutte antivectorielle. Ils sont particulièrement situés sur la frange littorale, en lien avec la densité des zones urbaines (et la densité de population humaine) et les conditions climatiques plus favorables à la présence d'*Ae. albopictus*. La géographie de ces zones ALIZES a été considérée pour l'étude dédiée à *An. stephensi*.

Carte des Zones Alizé et des stations météorologiques sur l'île de La Réunion

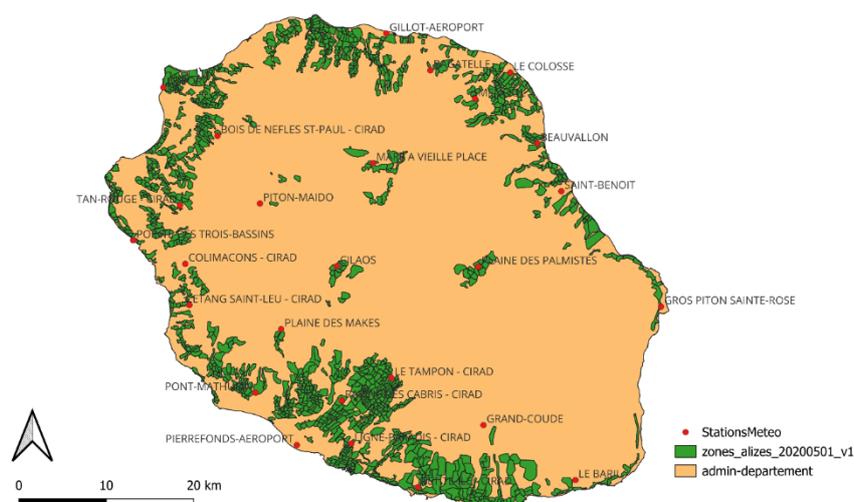


Figure 8 : Carte des zones ALIZES utilisées par l'ARS sur l'île de La Réunion

Inspections de gîtes sur le terrain

Plusieurs sorties avec l'ARS de La Réunion se sont déroulées durant ce stage. Les objectifs étaient multiples :

- Découverte de la technique du coup de louche pour échantillonner les gîtes larvaires (figure 9) ;
- Participation au protocole de surveillance entomologique dans la zone du Grand Port Maritime (figure 9) ;
- Observations de gîtes larvaires potentiels à *An. stephensi* (figure 9).



Figure 9 : Illustrations des sorties de terrain. De gauche à droite : matériels de prélèvements (louche et bassine) à côté d'un trou de roche, protocole de surveillance entomologique de la zone du Grand Port Maritime, photographie de pneus abandonnés au bord de champs de canne sucrière

Estimation des capacités de charge

Pour prédire les densités d'*An. stephensi* par zone, il était nécessaire de calculer la capacité de charge environnementale de chaque zone. Les capacités de charges influent les équations du cycle de vie des moustiques. On considère que c'est un proxy de la productivité larvaire et donc des densités de moustiques adultes dans une zone donnée.

Pour évaluer la capacité de charge de chaque zone, des campagnes de recensement de gîtes larvaires ont été organisées par l'ARS Réunion (entre 2009 – 2024) dans le cadre de la lutte contre *Ae.*

albopictus. En sélectionnant dans cette base de données seulement les gîtes larvaires potentiellement compatibles avec l'écologie d'*An. stephensi*, les capacités de charge ont pu être adaptées au vecteur invasif du paludisme. Cette sélection a été appuyée par la littérature (Balkew et al., 2020) et des dires d'experts. Les gîtes qui ont été sélectionnés sont présentés en annexe 4.

Tous les gîtes ne pouvant être recensés, on a évalué, pour une zone z à une date t , le nombre total de gîtes larvaires potentiels $n_i(z, t)$ par l'équation :

$$n_i(z, t) = N_i^{obs}(z, t) * \frac{H_{visit}(z, t)}{H_{tot}(z)}$$

Où $H_{visit}(z, t)$ est le nombre de maisons visitées dans la zone z à la date t , et $H_{tot}(z)$ le nombre total de maisons dans la même zone.

La productivité larvaire de chaque type de gîte larvaire a été estimée en multipliant la surface aquatique disponible dans le gîte larvaire en question par la densité larvaire récoltée par coup de louche (un coup de louche récoltant approximativement 100 cm² d'eau). Pour les réservoirs d'eau anthropiques, la médiane était de 0,875 larve par coup de louche (Mwema et al., 2024), cela pouvait monter jusqu'à 4,913 larves par coup de louche pour les gîtes dits superproductifs (Yared et al., 2025).

Enfin, deux capacités de charges ont été calculées pour chaque zone z . La capacité de charge fixe, indépendante des précipitations et la capacité de charge variable, dépendante des précipitations. Un gîte larvaire se remplissant en fonction des précipitations ayant à la fois une composante variable et une composante fixe, les capacités de charge ont été calculées par les équations suivantes :

$$eq.1 \quad \kappa_{Lvar} = \sum_{i=1}^n n_i(z) \cdot l_i \quad ; \quad eq.2 \quad \kappa_{Lfix} = \sum_{i=1}^n n_i(z) \cdot l_i + 0,2 * \kappa_{Lvar}(z)$$

Où :

- i représente un type de gîte
- l_i est le nombre moyen estimé de larves L3/L4 que l'on peut retrouver par site de reproduction de type i

Données météorologiques

Certaines fonctions du modèle (section précédente) dépendent des conditions météorologiques. Le modèle développé nécessite en données d'entrée les températures minimales, maximales et les quantités de précipitations journalières (Tmin, Tmax, P). Dans le cadre de cette étude, les données ont été recueillies par 26 stations Météo France réparties de manière homogène sur l'île de La Réunion (figure 8). Chaque zone ALIZES était associée aux données de la station la plus proche. Les données météorologiques ont été récupérées de manière quotidienne.

Module de dispersion

Lors de certaines phases du cycle gonotrophique, les femelles adultes peuvent se déplacer : recherche d'un hôte (prise du repas de sang) ou d'un gîte de ponte. Elles peuvent se disperser activement par leur propre vol, ou passivement (par le vent, ou par un moyen de transport humain). Dans ce dernier cas, la distance parcourue est généralement bien plus grande. Durant ce stage, ces deux mécanismes de dispersion ont été intégrés au code général d'ArboCarto, selon la méthodologie décrite dans les deux sections suivantes.

Dispersion active

Pour modéliser la dispersion active d'*An. stephensi*, cette étude s'est inspirée des travaux de Marcantonio et al. (2019) et de Da Re et al. (2021). Dans l'étude de Da Re et al. (2021), les moustiques *Ae. aegypti* en recherche d'hôte changent de zone dès lors qu'ils se déplacent sur une distance supérieure à 250 mètres. Cette distance de déplacement était définie par un tirage aléatoire binomial

de probabilité $p_{A_{add}}$ avec $p_{A_{add}}$ suivant une loi log normale. Une loi log normale a également été utilisée dans cette étude. Les paramètres de celle-ci ont néanmoins été adaptés pour représenter au mieux le comportement d'*An. stephensi*.

La loi log-normale de paramètres 5,52 et 0,66 permet d'obtenir une loi centrée sur une distance de déplacement médiane de 250 mètres. On obtient donc :

$$p_{A_{add}} \sim \text{Log} - N(5,52 ; 0,66)$$

Seuls les moustiques en recherche d'hôtes (nullipares ou multipares) effectuant un déplacement supérieur à 250 mètres pouvaient changer de zone ALIZES. Ils ont ensuite été répartis (selon la distance volée) de manière équitable dans les zones situées à la distance volée de la zone d'origine.

Dispersion passive

En plus de la dispersion active, le modèle réalisé prend également en compte la dispersion passive, par la circulation automobile, qui peut d'ailleurs être l'un des principaux moteurs de l'expansion géographique à moyenne portée des moustiques (Eritja et al., 2017).

Initialement, il était évoqué de relier sur Ocelet, les routes aux zones ALIZES, et ensuite de créer des interactions qui permettaient de déplacer les moustiques d'une zone à une autre en suivant les axes routiers. Ce projet a été abandonné car trop coûteux en ressources. En concertation avec l'équipe de modélisateurs, il a été décidé une autre approche, décrite ci-après.

La première idée était de rattacher chaque zone ALIZES à la ville la plus proche (parmi les 19 principales villes de La Réunion). D'après l'INSEE (INSEE, 2024b), environ 30 % des réunionnais utilisent la voiture pour aller travailler, parmi eux 58 % travaillent dans leur commune de résidence, cela représente 17,4 % de la population totale. Dans l'étude d'Eritja et al.(2017), une moyenne de 5 femelles est observée pour 1000 voitures inspectées. En multipliant 17,4 % par la population d'une zone ALIZES et par 5 ‰, nous avons obtenu une estimation du nombre de moustiques susceptible de quitter une zone ALIZES pour rejoindre la ville la plus proche.

Pour rendre compte du fait que 58 % des trajets se font de manière intra-communale (INSEE, 2024b), 58 % des moustiques susceptibles d'atteindre une ville étaient redistribués aux zones ALIZES de la même commune (« brassage local »). Les 42 % restants étaient redistribués aux autres villes de La Réunion selon l'importance des flux de trafic entre villes. Pour estimer l'intensité des flux, un modèle « gravitaire » a été utilisé. Dans ce type d'approche, le nombre de déplacements est supposé être lié à la population du lieu d'origine et de destination et à la distance séparant ces deux lieux (Lenormand et al., 2016). L'expression mathématique formalisant cette loi est similaire à celle de la loi de la gravité de Newton. Les flux ont ensuite été intégrés dans une matrice de type (Ville d'origine, Ville de destination) et ont été normalisés pour être ajoutés à Ocelet. En dernière étape, les quantités de moustiques qui étaient reçues par une ville donnée étaient ensuite redistribuées aux zones ALIZES qui lui étaient associées, au prorata de leur capacité de charge.

Simulation

Le jeu de données météorologiques disponibles couvrait la période de 2011 à 2023. Afin d'évaluer la dynamique de population sur le long terme tout en limitant l'impact des variations interannuelles, une "année climatique moyenne" a été construite. Pour cela, chaque jour de l'année a été associé à la moyenne des valeurs observées à cette date sur l'ensemble des 12 années disponibles. Cette année moyenne, représentative des conditions climatiques moyennes, a ensuite été utilisée de façon répétée dans les simulations annuelles, permettant ainsi d'éviter les fluctuations liées aux spécificités de chaque année réelle et de mieux anticiper les tendances à partir de 2026.

Résultats

Visualisations graphiques des matériels et méthodes utilisés

Capacité de charge environnementale des zones ALIZES

Les capacités de charge environnementale d'*An. stephensi* ont été estimées dans les 1203 zones ALIZES de La Réunion. Une distinction a été faite entre les capacités de charge dépendantes des précipitations (KLvar) ou non (KLfix).

La capacité de charge variable, dépendante des précipitations, affiche une moyenne de 10 576,9 larves/zone et une médiane de 8 685 larves/zone (figure 11). Les super-gîtes, bassins et piscines, dont l'estimation faisait état d'une moyenne de 15 722 larves par gîte contribue grandement à l'obtention de ces valeurs.

La capacité de charge fixe, indépendante des précipitations, suit une tendance très comparable à KLvar, mais à plus petite échelle. Son ordre de grandeur atteint en moyenne le cinquième de la charge variable. Cette corrélation élevée s'explique par la similarité des méthodes de calcul.

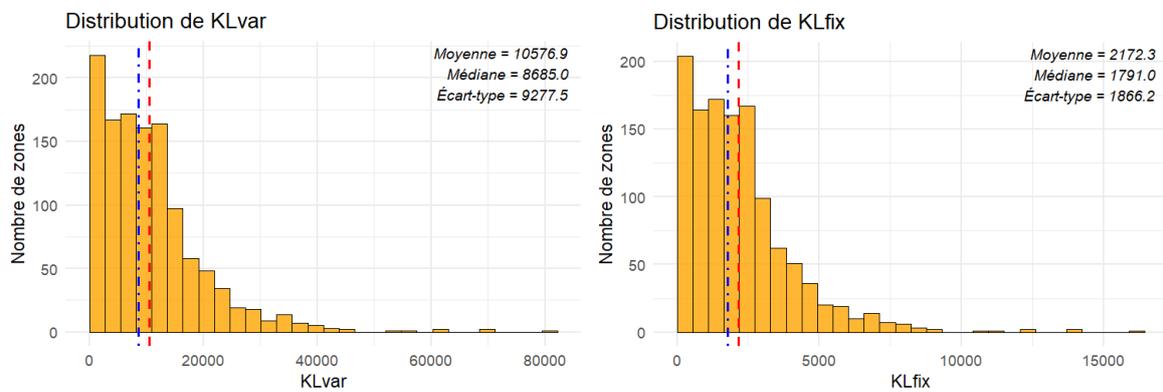


Figure 11 : Histogramme de la distribution des capacités de charge larvaires pluie-dépendant par zone (à gauche), histogramme de la distribution des capacités de charge larvaire pluie-indépendant par zone (à droite)

Les zones ALIZES ont ensuite été représentées sur une carte (figure 12). Sur cette carte, les zones ALIZES de La Réunion sont classées selon leur capacité de charge larvaire environnementale (KL), de la plus faible (2 à 2 499, en violet foncé) à la plus élevée (22 636 à 98 580, en jaune). On note la présence de zones jaunes dispersées le long du littoral, sans concentration évidente dans une seule région côtière. En revanche, l'intérieur de l'île apparaît globalement plus concentré en zones violettes suggérant une moindre présence en gîtes larvaires au centre de l'île. Cette répartition semble logique, les gîtes larvaires utilisés par *An. stephensi* étant majoritairement urbains, ils se rassemblent sur le littoral urbanisé et anthropisé. Les cirques de La Réunion, plus ruraux et en zone d'altitude, abritent moins de gîtes larvaires.

Zones Alizé de La Réunion en fonction de leur capacité de charge environnementale

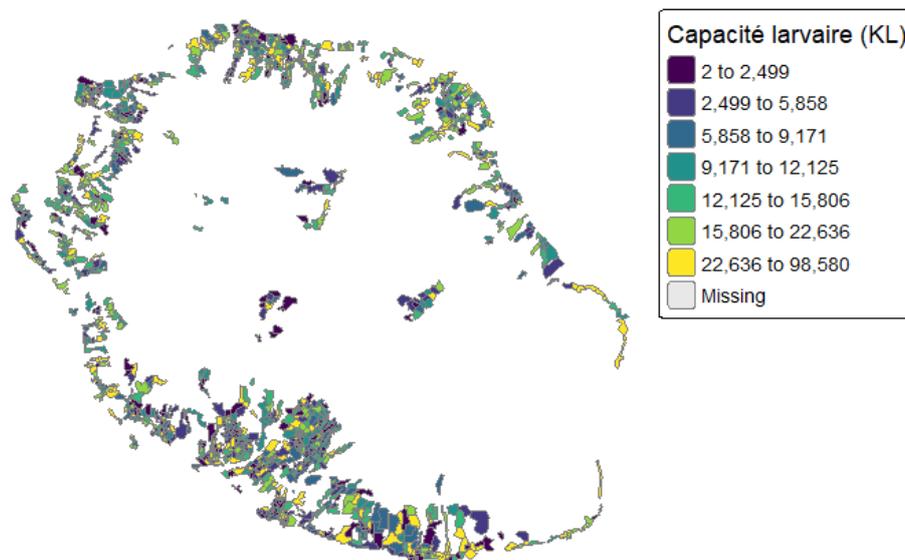


Figure 12 : Représentation cartographique des zones ALIZES en fonction de leur capacité de charge environnementale (nombre maximal de larves théorique par zones)

Code du module de dispersion active

Tableau de distances de vol

Sur R, a été généré un tableau récapitulant, pour une taille de population donnée, le nombre moyen de moustiques se déplaçant dans chacun des intervalles de distance étudiés. Un extrait du tableau obtenu est présenté ci-contre (figure 13).

Population	0-250 mètres	250-500 mètres	500-750 mètres
0	0	0	0
100	50	35	10
200	100	71	20
300	150	106	30
400	201	141	39
500	251	177	49

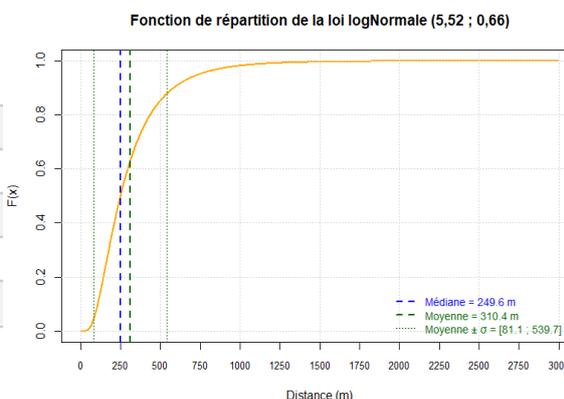


Figure 13 : Extrait du tableau des distances parcourues par les moustiques (à gauche), la fonction de répartition de la loi logNormale (5,52 ; 0,66) utilisée pour estimer les distances de dispersion actives d'*Anopheles stephensi* (à droite)

D'après la fonction de répartition de la loi utilisée (figure 13), la moitié des moustiques susceptibles de se déplacer ne voleront pas à plus de 250 mètres, et donc ne changeront pas de zone ALIZES. De la même manière, la très grande majorité des anophèles (94 %) ne se déplacera pas à plus de 700 mètres et environ 1 % se déplacera sur 1 kilomètre ou plus. La diffusion active est donc très localisée.

Interactions inter-zones

Le code du module de dispersion active a été construit autour d'une relation (annexe 6), objet caractéristique d'Ocelet, qui a permis de modéliser des interactions entre les zones ALIZES. Cette relation identifie toutes les parcelles situées à moins de 2000 mètres (figure 14) d'une parcelle d'origine, puis regroupe ces parcelles voisines selon des intervalles de distance (par exemple : 0–250 m, 250–500 m, etc.). Ensuite, lors de la dispersion, elle répartit la population de moustiques de la zone d'origine de façon équitable entre les parcelles voisines, en tenant compte de la distance parcourue par les moustiques. Plus la parcelle est proche, plus elle reçoit de moustiques, selon la probabilité associée à chaque intervalle de distance.

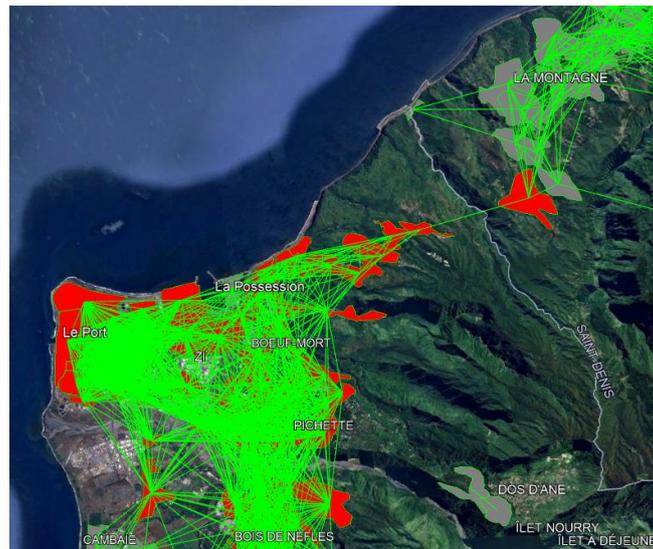


Figure 14 : Représentation de la relation sous GoogleEarth, les zones rouges représentent des zones infectées, les zones grises sont des zones saines. Un lien vert montre que les deux zones liées sont à une distance inférieure à 2000 mètres

Code du module de dispersion passive

Interactions zones - villes

Le code qui a été développé (annexe 7) a suivi les étapes présentées ci-dessus, dans la partie matériels et méthodes. Comme expliqué, la première étape dans le cadre de la modélisation de la dispersion passive était de simuler la récupération de moustiques par les villes depuis les zones ALIZES voisines. Cela s'est modélisé par l'usage de graphes d'interactions. Un exemple (figure 15) est donné au niveau de la ville du Port, chaque lien orange correspond à une interaction entre une zone ALIZES et la ville du Port. Cette interaction est nécessaire tant pour apporter les moustiques des zones ALIZES vers la ville que pour redistribuer les moustiques de la ville vers les zones ALIZES.

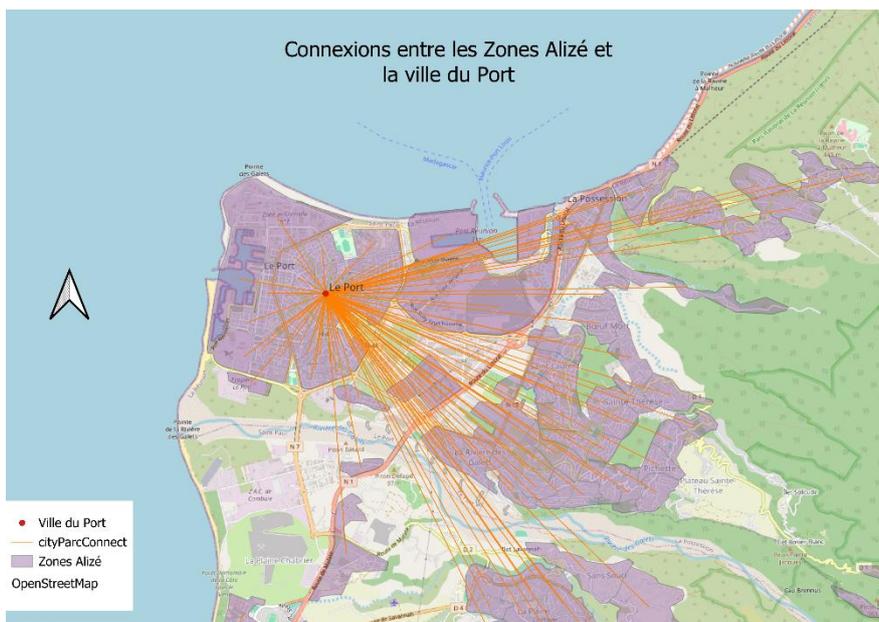


Figure 15 : Rattachement des zones ALIZES à la ville la plus proche (exemple donné avec la ville du Port)

Interactions villes – villes

La deuxième étape était de faire voyager les moustiques de ville en ville selon l'importance de flux calculé. Là aussi l'usage d'un graphe d'interaction a été requis (voir figure 16). Dans un soucis de clarté, seuls les flux concernant les villes du Nord-Ouest de l'île ont été représentés (Saint-Denis, Le Port, Saint-Paul, Saint-Gilles). La matrice gravitaire ayant été construite proportionnellement à la population des villes et inversement proportionnellement à la distance séparant deux villes. Plus la ville sera peuplée, plus les flux seront importants et plus la distance entre deux villes sera courte, plus le flux sera intense.

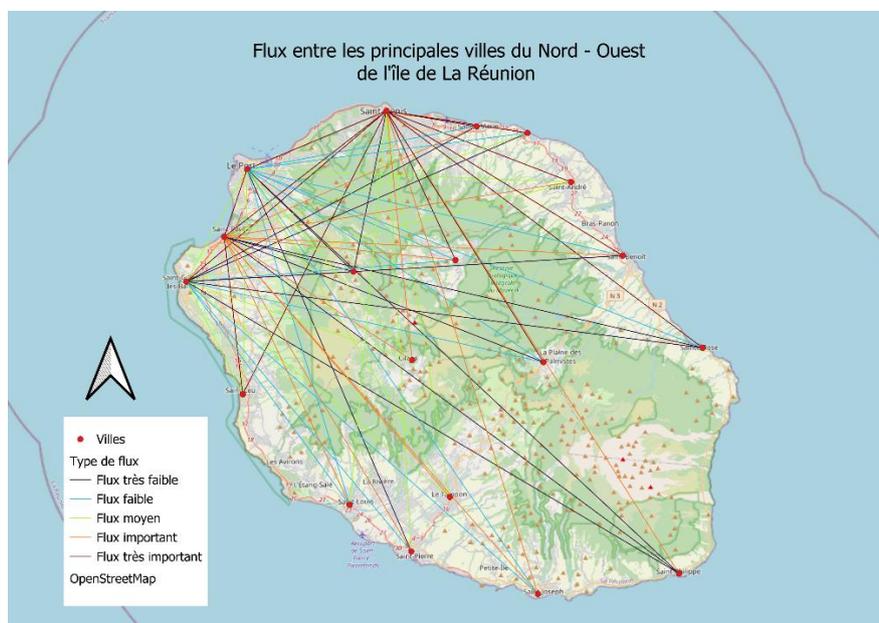


Figure 16 : Flux entre les principales villes du Nord-Ouest de l'île de La Réunion

Résultats issus de simulations

Phase d'introduction au Grand Port Maritime de La Réunion

Détermination du seuil d'introduction en fonction du mois de l'année

Plusieurs simulations ont été lancées en boucle sur R, pour déterminer, pour chaque mois de « l'année moyenne », la quantité minimale d'œufs à introduire nécessaire à l'établissement d'une population viable un an après. Ce seuil a été identifié au demi-millier près. Les résultats sont reportés dans les deux graphiques suivants (figures 17 et 18).

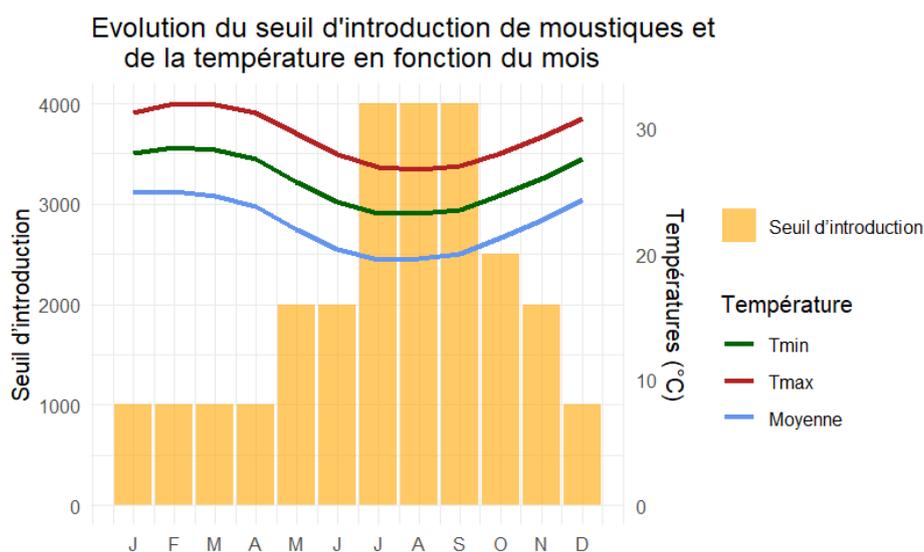


Figure 17 : Evolution du seuil d'introduction de moustiques en fonction du mois de l'année moyenne. L'évolution de la température au cours de cette année est aussi représentée

Cette représentation est riche en enseignements. D'abord, la quantité minimale d'œufs à introduire n'est pas constante dans le temps mais suit nettement deux phases saisonnières correspondant à l'été austral (novembre – avril) et à l'hiver austral (mai – octobre).

Durant l'été austral, les conditions climatiques sont favorables à l'établissement d'*An. stephensi*, en moyenne 1 000 œufs suffisent pour obtenir une population viable un an plus tard.

Durant l'hiver austral, le seuil requis pour obtenir une population viable augmente considérablement et culmine à 4 000 œufs de juillet à septembre, soit 4 fois le seuil minimal estival.

La superposition de ces seuils aux températures (figure 17) et aux précipitations (figure 18) de « l'année moyenne » offre un éclairage supplémentaire. L'évolution des seuils coïncide exactement avec l'évolution des conditions météorologiques. Les seuils d'introduction s'abaissent quand la température et les précipitations sont élevées, et a contrario les seuils augmentent dès lors que températures et précipitations baissent.

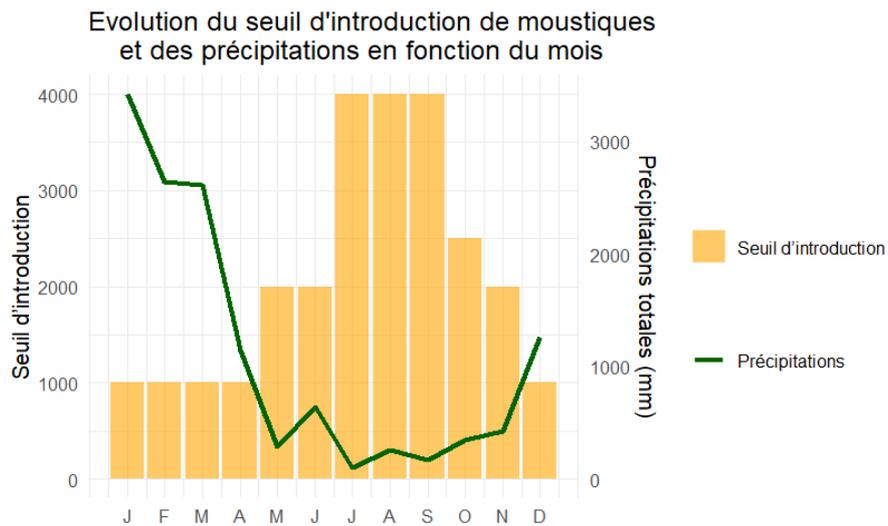


Figure 18 : Evolution du seuil d'introduction de moustiques en fonction du mois de l'année moyenne. L'évolution des précipitations totales au cours de cette année est aussi représentée

Phase de propagation et de dispersion

Propagation locale

La dynamique d'implantation locale d'*An. stephensi* dans la zone du Grand Port Maritime a été étudiée à partir d'une introduction de 1 000 œufs en janvier 2026. Pour représenter la capacité des moustiques *An. stephensi* à coloniser un espace géographique seulement via leur capacité de vol, seule la dispersion active a été prise en compte dans cette simulation. Ce scénario permettra dans le même temps d'identifier les limites de ce type de dispersion. L'état de la population a été relevé tous les ans durant les 9 années post-introduction (figure 19).

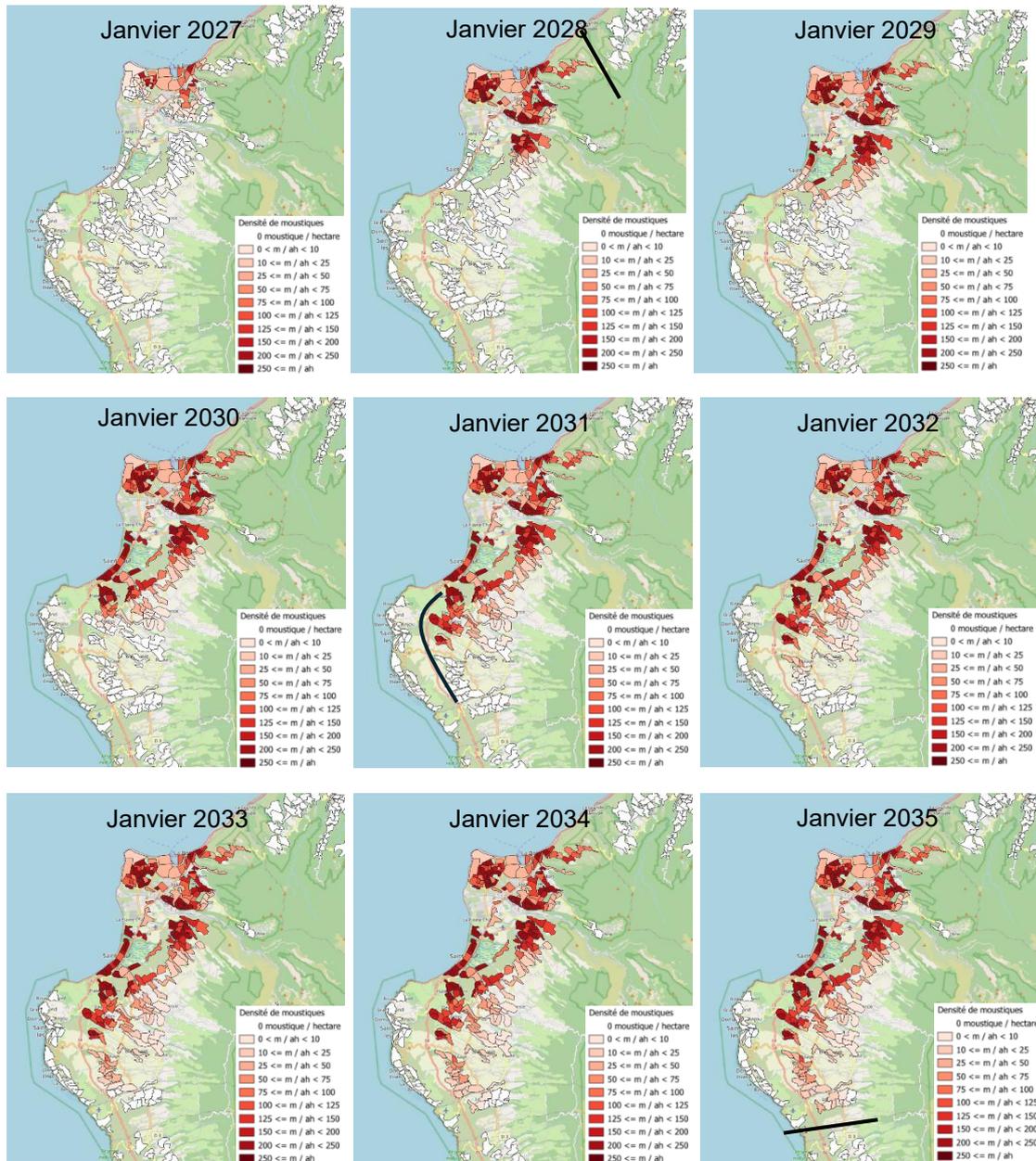


Figure 19 : Série temporelle d'un phénomène de dispersion active du moustique *Anopheles stephensi* initialisé par une introduction de 1000 œufs (janvier 2026). La figure se lit de bas en haut, de gauche à droite, la première carte correspond à la situation 1 an après l'introduction (le 01/01/2027), toutes les cartes sont ensuite espacées de 1 an chacune. La symbologie des zones ALIZES suit une échelle de couleur où les zones de couleur rouge sombre présentent une densité de moustiques adultes supérieure à 250 moustiques / hectare et les zones blanches correspondent à une densité nulle

Cette simulation sur 9 ans met en lumière plusieurs points clés concernant la dynamique de colonisation d'*An. stephensi*.

En 2026, l'introduction de la population s'effectue sur une zone ALIZES de 70 hectares. Douze mois plus tard (janvier 2027), la surface colonisée dépasse 1 900 hectares, soit une multiplication par près de 27 de l'aire d'occupation initiale. Sur cette même période, une distance de plus de 3 300 mètres sépare la zone d'introduction de la zone la plus éloignée colonisée. Cette expansion rapide se traduit également par une explosion de la population, au terme de la première année, l'abondance totale d'œufs a été multipliée par près de 3 000 (figure 20).

Les années suivantes, la population continue de croître tant que de nouvelles zones ALIZES restent à coloniser, illustrant une diffusion « en tache d'huile ». La progression s'effectue ainsi de proche en proche, à raison de quelques centaines de mètres supplémentaires chaque année. En deux ans, la ville du Port est entièrement colonisée par *An. stephensi*. Une fois cette implantation acquise, une population conséquente survit aux périodes défavorables, ce qui accélère la vitesse de colonisation d'année en année. À partir de janvier 2028, la ville de Saint Paul (au sud du Port) commence à présenter les premières zones d'implantation, et la colonisation s'y poursuit de manière similaire à celle observée au Port.

Cependant, la progression n'est pas homogène sur tout le territoire. À partir de janvier 2028, on observe un arrêt net de la dispersion vers le nord, en direction de Saint Denis, la distance entre deux zones ALIZES y est trop importante pour être franchie par le simple vol actif des moustiques, on parle d'effet frontière (voir trait noir sur l'illustration de janvier 2028). Ce même phénomène est observé à deux autres endroits, matérialisé par des courbes ou traits noirs en janvier 2031 et 2035. Ainsi, aucune progression des moustiques vers Saint Denis n'est détectée dans les simulations, et la situation tend à se stabiliser à l'horizon 2035. Lors de simulations prolongées, la progression au sud de Saint Paul s'interrompt également face à un nouvel écart entre deux zones ALIZES, trop important pour permettre une dispersion active.

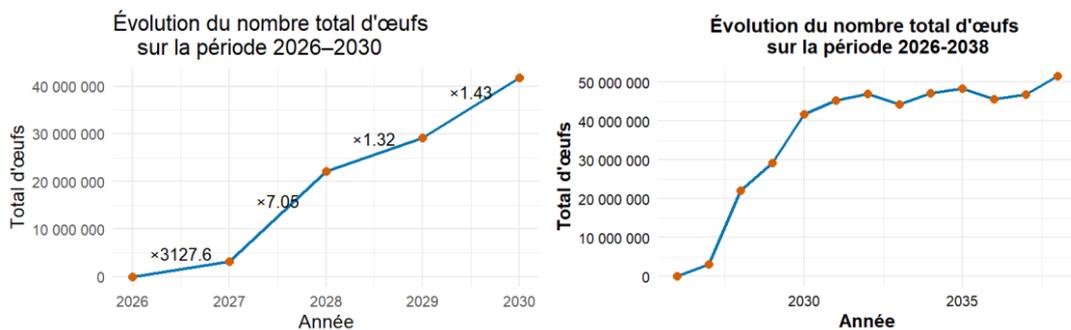


Figure 20 : Évolution du nombre total d'œufs d'*Anopheles stephensi* sur la période 2026-2030 à gauche puis sur la période 2026-2038 à droite

Finalement, l'arrêt de la colonisation à partir de 2030, correspond également à l'arrêt de la croissance de la population de moustiques, les zones ALIZES sont saturées et ne peuvent accueillir de nouveaux individus.

Propagation régionale

Dans le but de pouvoir rendre ce travail plus réaliste, et d'éviter les effets frontières, un module de dispersion passive a été créé et ajouté au code Arbocarto. Une simulation prenant en compte ce moyen de dispersion a été effectuée. La simulation a débuté par l'introduction de 1000 œufs le 1^{er} janvier 2026 dans la zone ALIZES utilisée lors de la précédente simulation (figure 20). Cette simulation a été effectuée sur un temps long de 12 ans, un état d'équilibre apparaissant au bout de la sixième

année, seuls les résultats des années 2027 à 2032 sont représentés. Pour cette simulation, la part des moustiques qui allaient vers d'autres villes a été fixée à 42 % comme le signalait l'INSEE.

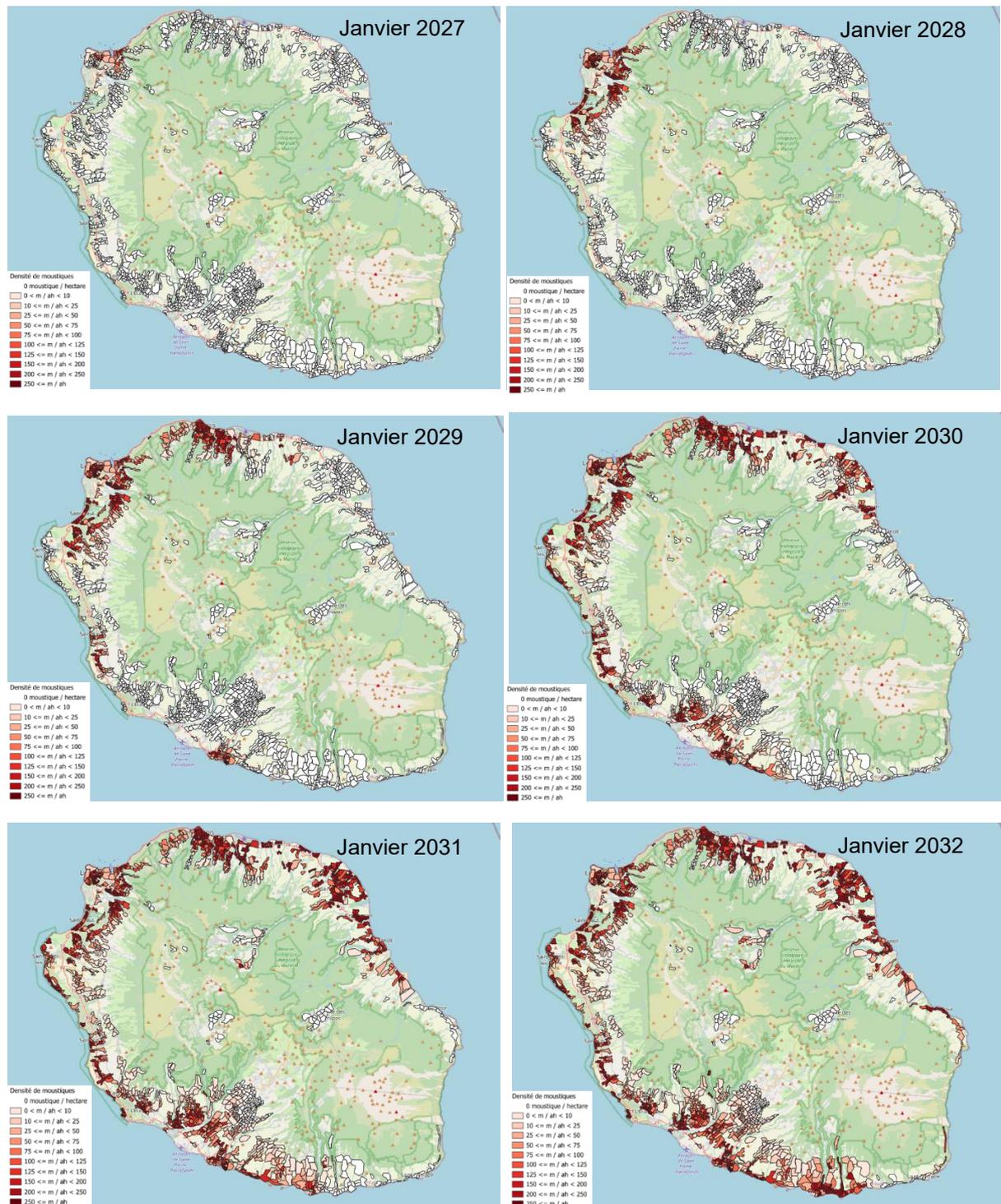


Figure 21 : Série temporelle d'un phénomène dispersif actif et passif initialisé par une introduction de 1 000 œufs d'*Anopheles stephensi*. La figure se lit de bas en haut, de gauche à droite, la première carte correspond à la situation 1 an après l'introduction (le 01/01/2027). Les dates sont indiquées sur les représentations. La symbologie des zones ALIZES suit une échelle de couleur où les zones de couleur rouge sombre présentent une densité de moustiques adultes supérieure à 250 moustiques / hectare et les zones blanches correspondent à une densité nulle.

Au début de la simulation, la distribution spatiale des moustiques adultes reflète une dispersion strictement active. Les cartes issues du 1er janvier 2027 (figures 19 et 21) sont identiques, confirmant qu'aucun déplacement passif par véhicule n'est observé au cours de la première année. Cette

observation est corroborée par l'évolution de l'abondance totale en œufs (figure 22), qui montre une valeur équivalente à celle obtenue avec la seule dispersion active, seule la zone du Grand Port Maritime de La Réunion est colonisée un an après l'introduction.

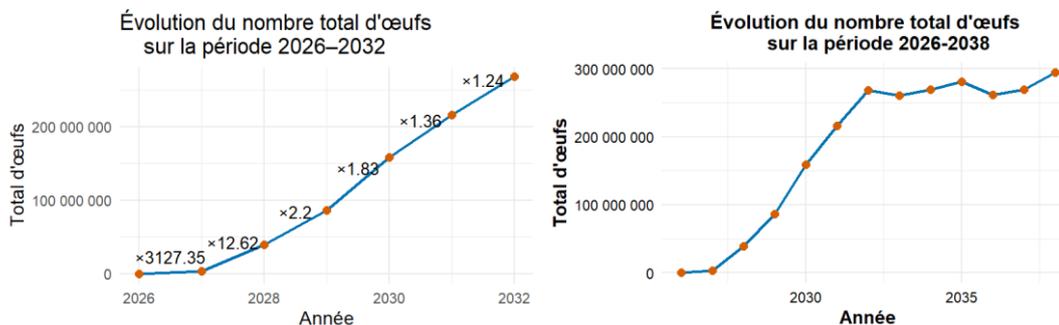


Figure 22 : Evolution du nombre total d'œufs d'Anopheles stephensi sur la période 2026-2030 à gauche puis sur la période 2026-2038 à droite

À partir de la deuxième année (janvier 2028), la dynamique change nettement. La ville de Saint Paul est entièrement colonisée, ce qui montre que la combinaison de la dispersion active et passive double la vitesse de colonisation locale : alors qu'avec la seule dispersion active, la colonisation complète de Saint Paul n'aurait eu lieu qu'en 2030, ici, elle est atteinte deux ans plus tôt. Parallèlement, deux foyers de moustiques émergent à Saint Denis, franchissant ainsi une première barrière géographique qui aurait été infranchissable par la dispersion active seule. Ce schéma s'explique par la répartition des flux de véhicules : près des deux tiers des déplacements partent du Port vers Saint Paul et 23 % vers Saint Denis (figure 23), justifiant que ces deux villes soient les premières touchées par la dispersion passive. Les autres villes reçoivent des flux nettement plus faibles, ce qui explique leur colonisation plus tardive.

Importance des flux partant du Port

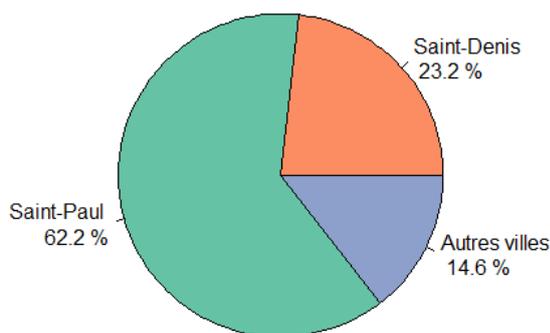


Figure 23 : Représentation de l'importance des flux partant de la ville du Port

En 2029, l'expansion s'accélère, des foyers importants apparaissent à Saint Pierre et à Saint Leu, deux grandes villes du littoral ouest et sud. Cette propagation illustre parfaitement le rôle complémentaire des deux modes de dispersion : la dispersion passive permet de franchir des barrières spatiales, favorisant l'émergence de nouveaux foyers distants, tandis que la dispersion active prend le relais localement autour de ces points d'introduction secondaires, accélérant l'expansion sur le littoral ouest. On remarque d'ailleurs que la colonisation du littoral ouest est plus précoce que celle du littoral est, probablement en raison de la proximité de la zone d'introduction et d'une densité de population plus importante à l'ouest.

Dès 2031, le littoral est totalement colonisé, et dès 2032, la dynamique s'équilibre, la population cesse de croître de manière significative, atteignant une sorte de plateau démographique. Au terme de la simulation, la population totale d'*An. stephensi* sur l'île est six fois plus élevée dans le scénario avec dispersion passive qu'avec la seule dispersion active (50 000 000 contre 3 000 000 d'œufs). Quelques zones restent toutefois peu ou pas colonisées, notamment la Plaine des Palmistes, les trois zones ALIZES de Mafate, le cirque de Cilaos et le nord de la commune du Tampon. Ce sont des zones enclavées, peu desservies par les flux routiers (Mafate), et en altitude.

Analyses, discussions et perspectives

Analyses

Introduction des œufs

Le modèle qui a été conçu et testé dans cette étude montre le potentiel de l'île de La Réunion à pouvoir faire émerger des populations installées de moustiques *An. stephensi*, à partir d'une introduction unique d'œufs au niveau du Grand Port Maritime. La quantité minimale d'œufs à introduire pour provoquer cette installation est de l'ordre de 1 000 œufs dans les cas les plus favorables (été austral). Par rapport à d'autres études similaires, ce seuil est comparable aux 1 000 œufs estimés nécessaires en introduction pour établir une population d'*Ae. aegypti* à Algésiras (Andalousie), mais est assez supérieur aux 250 œufs estimés pour Barcelone (Da Re et al., 2021).

Selon le modèle d'Ismail et al. (2024), la survie d'*An. stephensi*, est optimale pour des températures comprises entre 26 et 30 ° C, cela correspond aux valeurs moyennes observées pendant l'été austral à La Réunion et explique donc que le seuil minimal d'introduction soit à cette période. Une analyse sur l'activité d'*An. stephensi* durant les 5 ans qui ont suivi son introduction à Djibouti révèle également que ce sont à ces températures que l'on enregistre la plus grande activité de vol (Seyfarth et al., 2019). Néanmoins, la différence importante des seuils d'introduction entre saisons est surprenante puisqu'*An. stephensi* est connu pour être un vecteur particulièrement tolérant aux températures extrêmes (Zhou et al., 2024). Ce résultat suggère donc que les précipitations, en diminuant, réduisent la capacité d'accueil des gîtes dans le modèle et donc le nombre de moustiques que chaque zone peut héberger. Pourtant, Ismail et al. (2024) ont montré que les précipitations sont un facteur négligeable dans la prédiction de l'implantation d'*An. stephensi*, et ne sauraient justifier à elles seules la saisonnalité observée. Il est donc probable que le modèle développé surestime l'effet des précipitations sur la dynamique de population, ceci résultant de l'utilisation d'équations initialement développées pour d'autres espèces d'anophèles plus tropicales, dont la productivité larvaire, l'abondance et l'activité des adultes sont plus dépendantes des précipitations et généralement moins adaptées aux environnements arides (Zhou et al., 2024).

Les simulations ont été effectuées avec une unique introduction, ce type d'introduction a été choisi car les pays autour de La Réunion n'hébergent actuellement pas sur leur territoire *An. stephensi*. La situation pourrait cependant rapidement changer, une arrivée du moustique à Maurice faisant partie des hypothèses les plus probables (Ahn et al., 2023). Dans ce contexte, des introductions répétées seraient à envisager, cela augmenterait la pression d'introduction. Il est en effet bien démontré que plusieurs introductions de moindre ampleur peuvent, au final, être plus efficaces pour établir une population invasive qu'une seule introduction massive (Hedge et al., 2012).

Dispersion des moustiques

La phase d'installation d'*An. stephensi* sur l'île de La Réunion dure environ 1 an, c'est le temps nécessaire avant que la colonisation passive ne débute. Durant cette première année, *An. stephensi* voit sa population être multipliée par près de 3 000, cela est cohérent avec les chiffres avancés par la littérature. Avec une proportion de 80 % des œufs qui deviennent adultes et une quantité d'œufs pondus avoisinant les 100 par femelle (Jude et al., 2023), un cycle peut multiplier la quantité de départ par 40. Ce même cycle durant 2 à 3 jours, les quantités peuvent devenir très vite très importantes.

Au cours de cette année initiale, *An. stephensi* commence à se disperser activement et étend progressivement son territoire de présence. D'une zone colonisée de 70 hectares, il passe à une zone de 1 900 hectares. Ce schéma rappelle l'invasion à Djibouti en septembre 2012, *An. stephensi* est observé à la frontière somalienne, puis cinq mois plus tard à Djibouti-ville, à 14 km de distance (Seyfarth et al., 2019). De façon générale, les invasions de moustiques débutent par une phase de dispersion active à partir de la zone d'introduction, comme le montre le cas de l'invasion récente d'*Ae. aegypti* à

Chypre, où cette espèce est restée cantonnée à proximité de l'aéroport de ce territoire insulaire européen plusieurs mois après son arrivée en 2022 (Caminade et al., 2024).

Cependant la seule dispersion active ne permettrait pas à *An. stephensi* de coloniser l'entièreté de l'île de La Réunion. Dans le cadre de modélisation défini, un moustique ne peut voler au-delà d'une distance de 2 000 mètres. En réalité, compte tenu des densités de moustiques calculées et des probabilités de déplacement sur une distance longue, une dispersion sur plus de 1 000 mètres est très rare et quasiment jamais observée. Cela est d'ailleurs en accord avec les distances parcourues par *An. stephensi* relevées dans la littérature (Quraishi et al., 1965). C'est ainsi que l'on voit la colonisation s'arrêter au niveau de frontières entre zones ALIZES trop éloignées. C'est le cas entre Le Port et Saint Denis ou entre Saint Paul et Saint Leu. Ces zones ALIZES éloignées représentent souvent la réalité du terrain, c'est ainsi qu'entre le Port et Saint Denis, une importante falaise littorale pourrait tout à fait réduire la dispersion active entre ces deux lieux. Ce phénomène d'effet frontière peut aussi être accentué par certaines infrastructures humaines (routes, zones industrielles), qui limitent ou empêchent le passage des moustiques d'une zone à l'autre (Regilme et al., 2021).

C'est dans ce contexte que la dispersion passive prend tout son sens. Elle permet de franchir ces barrières et d'accélérer la colonisation, particulièrement le long des axes routiers majeurs. La ville de Saint Denis est par exemple atteinte dès la deuxième année grâce à l'importance des flux de véhicules entrants dans le chef-lieu de l'île. Cette modélisation montre avec une certaine justesse que Saint Denis et Saint Pierre sont les deux pôles attracteurs de l'île (INSEE, 2024b), Saint Denis étant colonisé rapidement et Saint Pierre étant la première ville du sud de l'île colonisée, 3 ans après l'introduction.

En plus de permettre le franchissement de barrières géographiques, la diffusion passive permet un important brassage à l'intérieur même des villes, 58 % des travailleurs utilisant leur voiture restant au sein de leur commune de résidence ("Davantage de trajets entre communes, plus souvent en voiture - Insee Analyses Réunion - 91," n.d.). Cela explique pourquoi la ville de Saint Paul est colonisée deux fois plus vite quand la diffusion passive est prise en compte.

Le type de progression modélisé, où un transfert passif crée un foyer d'invasion dans un centre urbain puis une diffusion passive permet la colonisation des zones alentours, a déjà été observé. A Djibouti, où la colonisation des différents quartiers de la capitale s'est effectuée très rapidement après sa détection dans la ville (Seyfarth et al., 2019) et à Chypre où *Ae. albopictus*, détecté en 2022, est désormais dans les principaux quartiers urbains et s'y répand assez vite (Caminade et al., 2024).

À la fin des simulations, *An. stephensi* occupe tout le littoral réunionnais. Seules subsistent quelques zones encore vierges plus à l'intérieur des terres, ce sont principalement des secteurs isolés (Mafate, Cilaos, Plaine des Palmistes) et situés en altitude, comme au nord du Tampon, où la température tombe régulièrement sous le seuil critique de 13,5 °C, empêchant le cycle de développement complet du moustique (Jude et al., 2023).

Cette modélisation met en évidence que la présence d'un continuum urbain et anthropisé tout autour du littoral de La Réunion facilite considérablement l'installation et la diffusion d'*An. stephensi*. Ce facteur structurel contribue ainsi à accroître fortement le risque d'une introduction réussie sur l'île (Surendran et al., 2019).

Discussions

Le code qui a été créé durant ce travail s'est voulu être le plus possible fidèle à la réalité et a essayé de représenter au mieux la bio-écologie et le comportement d'*An. stephensi*.

Cependant des approximations ont été nécessaires et le modèle n'est pas exempt de limites.

Capacités de charge

Les capacités de charges de chaque zone ALIZES ont été réévaluées pour rendre compte au maximum de l'importance qu'ont les grands réservoirs d'eau sur la reproduction des femelles anophèles. Cependant, les gîtes larvaires pris en compte proviennent exclusivement des campagnes de recensement menées par l'ARS de La Réunion dans le cadre de la lutte contre *Ae. albopictus*. Or, plusieurs types de gîtes particulièrement favorables à *An. stephensi*, mais moins attractifs pour *Ae. albopictus*, n'ont pas été systématiquement recensés. C'est notamment le cas des récupérateurs d'eau de pluie de la CINOR (Communauté Intercommunale Nord Réunion) (figure 24) qui sont des structures de grande taille susceptibles de constituer des gîtes majeurs pour *An. stephensi* en milieu urbain. Une mise à jour du recensement des gîtes larvaires, tenant compte de l'écologie spécifique d'*An. stephensi*, devrait être réalisée.



Figure 24 : Récupérateur d'eau de pluie de la CINOR (ARS)

Cycle de vie

Faute de données sur *An. stephensi*, les équations qui ont été utilisées pour le codage des équations du cycle de vie sont issues d'un travail sur différentes espèces d'anophèles vectrices du paludisme à Madagascar (Rakotoarison, 2022). Or, celles-ci calculent que seulement 10 % des œufs atteignent le stade adulte. Cette proportion serait de l'ordre de 80 % en conditions optimales (Jude et al., 2023) et pourrait descendre jusqu'à 50 % en milieu naturel (Jude et al., 2022) chez *An. stephensi*. Il est donc fort probable que les simulations réalisées dans le cadre de ce travail sous-estiment le potentiel d'une invasion par *An. stephensi*. En appliquant un ratio de 50 % dans le modèle développé, la quantité d'œufs à introduire pourrait descendre aux alentours de 200 œufs en période favorable. Une introduction de l'ordre de quelques centaines d'œufs paraît d'ailleurs plus vraisemblable dans le cas d'un transport maritime. En effet, la salinité et le dessèchement à bord rendent peu réaliste l'acheminement d'un contingent de 1 000 œufs viables prêts à éclore sur place jusqu'à La Réunion.

Module de dispersion

La dispersion active a été modélisée à l'aide d'un noyau log-normal centré sur une distance de 250 mètres, ce qui traduit essentiellement une diffusion locale, les déplacements sur de très longues distances sont exclus du modèle. Pourtant, il a déjà été démontré qu'*An. stephensi* est capable, bien que rarement, de parcourir des distances allant jusqu'à 4,5 km (Quraishi et al., 1965). Par ailleurs, la modélisation retenue suppose une dispersion active isotrope, sans intégrer explicitement des facteurs

attracteurs potentiels comme l'abondance des gîtes larvaires ou des hôtes, qui pourraient influencer les mouvements des moustiques.

En revanche, ces paramètres environnementaux sont bien pris en compte dans le module de dispersion passive. Les flux interurbains sont pondérés par la population des villes, puis les moustiques sont redistribués dans les zones ALIZES selon leur capacité de charge environnementale respective.

Le code ArboCarto ne prédit les densités de moustiques que pour les zones ALIZES, le reste de l'île de La Réunion étant considéré comme une « zone vierge », dépourvue de capacité de charge et donc sans présence de moustiques. Cette modélisation engendre des effets de frontière lorsque les zones ALIZES ne sont pas contiguës, ce qui constitue un biais notable dans l'étude de la dispersion active. L'intégration de la dispersion passive dans le modèle permet toutefois d'atténuer significativement cet effet.

Aucune donnée spécifique n'a été trouvée concernant la propension d'*An. stephensi* à pénétrer dans les véhicules. Par conséquent, la proportion utilisée dans le modèle a été estimée à partir de l'étude d'Eritja et al. (2017), qui rapporte la probabilité d'entrée pour *Ae. albopictus*. Par ailleurs, le calcul des flux de voitures a été approximé en se basant sur le nombre de résidents dans chaque parcelle ALIZES. Étant donné que les périodes de vol d'*An. stephensi* s'étendent du crépuscule à l'aube (Rund et al., n.d.), il a été considéré que les moustiques ont le plus de chances d'entrer dans les véhicules lorsque ceux-ci sont stationnés chez les particuliers, ce qui justifie l'utilisation de la population locale comme base de calcul.

La méthode du modèle gravitaire utilisée dans cette étude estime les flux entre villes comme étant inversement proportionnels au carré de la distance qui les sépare. Si ce choix méthodologique simplifie la réalité des déplacements, il n'empêche pas d'obtenir des résultats cohérents avec la situation observée sur le terrain. En effet, dans les simulations réalisées, Saint-Pierre, principal pôle attracteur du Sud de l'île est colonisé dès la troisième année, malgré son éloignement du Port. Ce résultat est en accord avec les données de l'INSEE (INSEE, 2024) qui montrent que Saint-Pierre, tout comme Saint-Denis, accueille quotidiennement près de 25 000 véhicules. Cela souligne que, même avec une simplification des flux par un modèle gravitaire, les grandes tendances de colonisation sont correctement anticipées.

L'utilisation de graphes d'interactions basés exclusivement sur la distance par la route présente des limites. Certains appariements entre zones ALIZES et communes ne sont pas toujours cohérents avec la réalité. En effet, il peut arriver qu'une zone ALIZES, bien qu'administrativement rattachée à une commune, soit en fait plus proche du centre d'une autre, ce qui peut fausser la représentation des interactions et des dynamiques de dispersion.

Déterminisme du modèle

Le modèle développé dans cette étude est de nature déterministe, ce qui constitue une limite importante. En effet, un modèle déterministe produit systématiquement le même scénario à partir d'un même jeu de données, ce qui ne permet pas de refléter la complexité réelle des dynamiques écologiques, ni d'intégrer des aléas tels que les variations microclimatiques ou les mortalités accidentelles. Cette limite est particulièrement critique dans les situations d'introduction où les effectifs de population de moustiques sont faibles. En petite population, la nature aléatoire de certains phénomènes peut jouer un rôle majeur dans la réussite ou l'échec de l'établissement de la population (probabilité de rencontre entre mâle et femelle pour la reproduction, surmortalité locale, etc.). Un modèle stochastique, en intégrant cette part de hasard, permettrait d'estimer des intervalles de confiance et de générer une gamme plus réaliste et nuancée de scénarios possibles. C'est d'ailleurs un cadre stochastique qui a été utilisé pour estimer la probabilité d'introductions réussies d'*Ae. aegypti* dans différentes villes d'Europe (Da Re et al., 2021).

Perspectives

Ce travail établit les fondations d'un concept et d'un outil qui pourrait, à terme, être intégré à la routine des agences de santé pour la gestion du risque d'introduction de moustiques invasifs, notamment dans des territoires insulaires. Bien que certains paramètres nécessitent encore d'être ajustés pour une utilisation pleinement opérationnelle, les résultats obtenus au cours de ce stage sont prometteurs.

Le modèle développé permet de prédire la dispersion d'*An. stephensi* à la suite d'une introduction hypothétique au Grand Port Maritime de La Réunion. Dans une optique de prévention, l'exploration de différents scénarios aiderait l'ARS à cibler les zones d'introduction les plus à risque et à adapter en conséquence les stratégies de surveillance. En situation de lutte antivectorielle, avec un moustique déjà implanté, ce modèle permettrait d'anticiper les zones susceptibles d'être prochainement touchées et d'estimer l'ampleur potentielle de l'invasion. Par ailleurs, la flexibilité de l'outil ouvre la voie à d'autres applications, il pourrait être facilement adapté à d'autres espèces ou à d'autres contextes, au-delà de la seule modélisation d'une invasion à partir d'une introduction.

Actuellement, dans le cadre de la lutte contre *Ae. albopictus*, l'ARS réalise chaque semaine une simulation ArboCarto en intégrant les données météorologiques actualisées. À l'avenir, si la situation le demande, on pourrait envisager d'y ajouter systématiquement une simulation dédiée à *An. stephensi*, afin d'améliorer encore les capacités d'anticipation et d'intervention.

Plusieurs leviers peuvent être mobilisés pour prévenir cette menace. Tout d'abord, l'ARS de La Réunion a déjà instauré un protocole de surveillance ciblant les points d'entrée de l'île. Des campagnes de surveillance entomologique sont menées dans un rayon de 400 mètres autour des principaux points d'accès, l'aéroport Roland Garros, l'aéroport de Pierrefonds, le Grand Port Maritime de La Réunion et le Port Ouest, afin de détecter précocement l'introduction de nouvelles espèces invasives comme le vecteur majeur du paludisme *An. stephensi*.

En complément de cette surveillance entomologique, un autre moyen de prévention peut être la technique de l'insecte stérile (TIS), et plus spécifiquement la TIS boostée (utilisant des mâles stériles porteurs d'un biocide) qui a montré une efficacité remarquable, avec une réduction de 91 % d'une population d'*Ae. aegypti* à La Réunion (Bouyer et al., 2025). Un impact sur la population d'*Ae. albopictus* présente dans la même zone a aussi été observé (Bouyer et al., 2025). Basé sur ces résultats prometteurs, ces auteurs proposent donc d'utiliser la TIS boostée contre une espèce locale présentant un intérêt majeur pour la santé publique, e.g. *Ae. albopictus* vecteur de la dengue et du chikungunya à La Réunion, afin de contaminer les habitats larvaires des espèces partageant ces habitats et menaçant d'envahir un territoire donné, avec un biocide à faible concentration. Cette méthode, appliquée aux points d'entrée, peut empêcher l'introduction d'espèces envahissantes, comme *An. stephensi*. Elle permettra également de supprimer les populations homospécifiques aux points d'entrée, empêchant ainsi la transmission d'agents pathogènes par cette espèce, ainsi que l'introduction d'autres populations de la même espèce, qui pourraient être plus compétentes ou plus résistantes aux insecticides que les populations déjà établies (Bouyer et al., in press).

L'intégration des différentes méthodes de lutte et de leurs effets potentiels sur une population d'*An. stephensi* pourrait d'ailleurs constituer une évolution intéressante du code Arbocarto. Cela permettrait de comparer l'efficacité des diverses stratégies de contrôle, afin d'identifier celle à privilégier en cas d'introduction du moustique, que ce soit pour limiter sa propagation ou pour envisager son élimination. Par ailleurs, la technique de l'insecte stérile (TIS) ayant déjà été modélisée pour *Ae. albopictus*, il serait tout à fait envisageable d'adapter ce type de modélisation à *An. stephensi*.

Enfin, la problématique de l'introduction d'*An. stephensi* dépasse les seules frontières réunionnaises, les conditions écologiques et météorologiques favorables à son établissement se retrouvant également dans les îles voisines du sud-ouest de l'océan Indien. Pour rappel, Maurice, très proche géographiquement de La Réunion, est identifiée par des études récentes parmi les cinq pays

africains les plus exposés au risque d'invasion par ce vecteur du paludisme (Ahn et al., 2023). Dans ce contexte, et dans le cadre du projet PRERISK OI (<https://www.onehealth-oi.org/projets/en-cours/prerisk-oi>), le modèle développé durant ce stage pourrait être partagé et mis en œuvre dans les territoires insulaires voisins. Les moustiques, comme les agents infectieux, ne connaissant pas les frontières, une surveillance et une prévention à l'échelle régionale serait un atout face à cette menace sanitaire.

Conclusion

Le travail réalisé durant ce stage révèle que l'introduction d'*An. stephensi* à La Réunion, à partir d'une certaine quantité d'œufs (minimum de 1 000 œufs au mois de janvier), peut conduire à une installation rapide et à une diffusion de l'espèce sur l'ensemble du littoral en quelques années. La modélisation réalisée met en avant le rôle clé de la dispersion passive pour franchir les barrières géographiques et accélérer la colonisation urbaine. Ces résultats confirment la nécessité d'une surveillance entomologique renforcée, en particulier autour des points d'entrée de l'île. Et au vu de sa diffusion très rapide, l'élaboration d'un système de réponse rapide avec une lutte précoce est aussi à envisager. À terme, l'outil développé pourrait servir d'aide à la décision pour anticiper les risques, optimiser les actions de prévention et orienter la lutte antivectorielle, à La Réunion comme dans d'autres territoires exposés à ce nouveau vecteur du paludisme.

Bibliographie

- Abbasi, M., Oshaghi, M.A., Sedaghat, M.M., Hazratian, T., Foroushani, A.R., Jafari-Koshki, T., Yaghoobi-Ershadi, M.R., Abai, M.R., Vatandoost, H., Jaski, S.F., Omid, F.B., Hanafi-Bojd, A.A., 2023. Development of a degree-day model to predict the growth of *Anopheles stephensi* (Diptera: Culicidae): implication for vector control management. *Environ. Entomol.* 52, 1126–1138.
<https://doi.org/10.1093/ee/nvad092>
- Ahn, J., Sinka, M., Irish, S., Zohdy, S., 2023. Modeling marine cargo traffic to identify countries in Africa with greatest risk of invasion by *Anopheles stephensi*. *Sci. Rep.* 13, 876. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-27439-0>
- Balkew, M., Mumba, P., Dengela, D., Yohannes, G., Getachew, D., Yared, S., Chibsa, S., Murphy, M., George, K., Lopez, K., Janies, D., Choi, S.H., Spear, J., Irish, S.R., Carter, T.E., 2020. Geographical distribution of *Anopheles stephensi* in eastern Ethiopia. *Parasit. Vectors* 13, 35. <https://doi.org/10.1186/s13071-020-3904-y>
- Bouyer, J., Gil, D.A., Mora, I.P., Sorlí, V.D., Maiga, H., Mamai, W., Claudel, I., Brouazin, R., Yamada, H., Gouagna, L.-C., Rossignol, M., Chandre, F., Dupraz, M., Simard, F., Baldet, T., Lancelot, R., 2025. Suppression of *Aedes* mosquito populations with the boosted sterile insect technique in tropical and Mediterranean urban areas. *Sci. Rep.* 15, 17648. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-02795-1>
- Bouyer, J., Iyaloo, D., Baldet, T., n.d. Preventing the establishment of invasive exotic mosquitoes. *Trends Parasitol.* Press.
- Cailly, P., Tran, A., Balenghien, T., L'Ambert, G., Toty, C., Ezanno, P., 2012. A climate-driven abundance model to assess mosquito control strategies. *Ecol. Model.* 227, 7–17. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.10.027>
- Caminade, C., Vasquez, M.I., Herodotou, H., Notarides, G., Pavlou, C., Fayad, F., Papakonstantinou, A., Violaris, M., Petric, D., Mamai, W., Tompkins, A.M., Bouyer, J., 2024. The invasions of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in Cyprus: current situation, risk modelling and public health implications for the wider Eastern Mediterranean region. <https://doi.org/10.1101/2024.12.17.628941>
- Climat de La Réunion, 2025. . Wikipédia.
- Da Re, D., Montecino-Latorre, D., Vanwambeke, S.O., Marcantonio, M., 2021. Will the yellow fever mosquito colonise Europe? Assessing the re-introduction of *Aedes aegypti* using a process-based population dynamical model. *Ecol. Inform.* 61, 101180. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2020.101180>
- Dash, A.P., Adak, T., Raghavendra, K., Singh, O.P., 2007. The biology and control of malaria vectors in India. *Curr. Sci.* 1571–1578.
- Davantage de trajets entre communes, plus souvent en voiture - Insee Analyses Réunion - 91 [WWW Document], n.d. URL <https://www.insee.fr/fr/statistiques/8266153> (accessed 6.11.25).
- de Santi, V.P., Khaireh, B.A., Chiniard, T., Pradines, B., Taudon, N., Larréché, S., Mohamed, A.B., de Laval, F., Berger, F., Gala, F., Mokrane, M., Benoit, N., Malan, L., Abdi, A.A., Briolant, S., 2021. Role of *Anopheles stephensi* Mosquitoes in Malaria Outbreak, Djibouti, 2019. *Emerg. Infect. Dis.* 27, 1697–1700.
<https://doi.org/10.3201/eid2706.204557>
- Degenne, P., Lo Seen, D., Parigot, D., Forax, R., Tran, A., Ait Lahcen, A., Curé, O., Jeansoulin, R., 2009. Design of a Domain Specific Language for modelling

- processes in landscapes. *Ecol. Model.*, Selected Papers on Spatially Explicit Landscape Modelling: Current practices and challenges 220, 3527–3535. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.06.018>
- Eritja, R., Palmer, J.R.B., Roiz, D., Sanpera-Calbet, I., Bartumeus, F., 2017. Direct Evidence of Adult *Aedes albopictus* Dispersal by Car. *Sci. Rep.* 7, 14399. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12652-5>
- Hedge, L.H., O'Connor, W.A., Johnston, E.L., 2012. Manipulating the intrinsic parameters of propagule pressure: implications for bio-invasion. *Ecosphere* 3, art48. <https://doi.org/10.1890/ES11-000375.1>
- Hemming-Schroeder, E., Ahmed, A., 2023. *Anopheles stephensi* in Africa: vector control opportunities for cobreeding *An. stephensi* and *Aedes arbovirus* vectors. *Trends Parasitol.* 39, 86–90. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2022.11.011>
- INSEE, 2024a. Davantage de trajets entre communes, plus souvent en voiture - Insee Analyses Réunion - 91 [WWW Document]. URL <https://www.insee.fr/fr/statistiques/8266153> (accessed 3.24.25).
- INSEE, 2024b. Davantage de trajets entre communes, plus souvent en voiture - Insee Analyses Réunion - 91 [WWW Document]. URL <https://www.insee.fr/fr/statistiques/8266153> (accessed 3.24.25).
- Ismail, R.B.Y., Bozorg-Omid, F., Osei, J.H.N., Pi-Bansa, S., Frempong, K.K., Ofei, M.K., Boakye, H.A., Ansah-Owusu, J., Akorful, S.-C.A., Tawiah-Mensah, C.N.L., Abudu, M., Asafu-Adjaye, A., Appawu, M.A., Boakye, D.A., Vatandoost, H., Sedaghat, M.M., Youssefi, F., Hanafi-Bojd, A.A., Dadzie, S.K., 2024. Predicting the environmental suitability for *Anopheles stephensi* under the current conditions in Ghana. *Sci. Rep.* 14, 1116. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-51780-7>
- Jetten, T.H., Takken, W., 1994. Anophelism without malaria in europe: a review of the ecology and distribution of the genus *Anopheles* in Europe, Wageningen Agricultural University papers. Wageningen Agricultural University, Wageningen, The Netherlands.
- Jude, J., Gunathilaka, N., Udayanaga, L., Fernando, D., Premarathne, P., Wickremasinghe, R., Abeyewickreme, W., 2023. Biology, bionomics and life-table studies of *Anopheles stephensi* (Diptera: Culicidae) in Sri Lanka and estimating the vectorial potential using mathematical approximations. *Parasitol. Int.* 93, 102715. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2022.102715>
- Jude, J., Gunathilaka, N., Udayanaga, L., Fernando, D., Premarathne, P., Wickremasinghe, R., Abeyewickreme, W., 2022. Developmental responses and survival of *Anopheles stephensi* larval stages at different salinity levels. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* 116, 935–943. <https://doi.org/10.1093/trstmh/trac017>
- La Réunion, 2025. . Wikipédia.
- Lehmann, T., Bamou, R., Chapman, J.W., Reynolds, D.R., Armbruster, P.A., Dao, A., Yaro, A.S., Burkot, T.R., Linton, Y.-M., 2023. Urban malaria may be spreading via the wind—here’s why that’s important. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 120, e2301666120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2301666120>
- Lenormand, M., Bassolas, A., Ramasco, J.J., 2016. Systematic comparison of trip distribution laws and models. *J. Transp. Geogr.* 51, 158–169. <https://doi.org/10.1016/j.jtrangeo.2015.12.008>

- Marcantonio, M., Reyes, T., Barker, C.M., 2019. Quantifying *Aedes aegypti* dispersal in space and time: a modeling approach. *Ecosphere* 10, e02977. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2977>
- Marini, F., Caputo, B., Pombi, M., Travaglio, M., Montarsi, F., Drago, A., Rosà, R., Manica, M., della Torre, A., 2019. Estimating Spatio-Temporal Dynamics of *Aedes Albopictus* Dispersal to Guide Control Interventions in Case of Exotic Arboviruses in Temperate Regions. *Sci. Rep.* 9, 10281. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46466-4>
- McMeniman, C.J., Corfas, R.A., Matthews, B.J., Ritchie, S.A., Vosshall, L.B., 2014. Multimodal Integration of Carbon Dioxide and Other Sensory Cues Drives Mosquito Attraction to Humans. *Cell* 156, 1060–1071. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2013.12.044>
- Météo France, 2025. STATION CLIMAT LE PORT - RELEVES par Météo-France La Réunion [WWW Document]. URL <https://meteofrance.re/fr/climat/releves/reunion/le-port> (accessed 6.16.25).
- Mwema, T., Zohdy, S., Sundaram, M., Lepczyk, C.A., Narine, L., Willoughby, J.R., 2024. A quantitative and systematic analysis of *Anopheles stephensi* bionomics and control approaches. *Acta Trop.* 260, 107431. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2024.107431>
- OCDE, 2020. Urbanisation et développement [WWW Document]. URL <https://www.oecd.org/fr/themes/urbanisation-et-developpement.html> (accessed 6.16.25).
- Océan Indien du Sud-Ouest [WWW Document], n.d. URL <https://www.axl.cefan.ulaval.ca/afrique/ocean-Indien-iles-SO.htm> (accessed 6.11.25).
- OMS, 2024a. The top 10 causes of death [WWW Document]. URL <https://www.who.int/news-room/fact-sheets/detail/the-top-10-causes-of-death> (accessed 3.20.25).
- OMS, 2024b. World malaria report 2024 [WWW Document]. URL <https://www.who.int/fr/teams/global-malaria-programme/reports/world-malaria-report-2024> (accessed 2.19.25).
- OMS, 2022. Mosquito on the move [WWW Document]. URL <https://www.who.int/news-room/feature-stories/detail/mosquito-on-the-move> (accessed 2.24.25).
- Quraishi, M.S., Mofidi, M.H., Motabar, M., Ergul, C., Ghadirian, E., Rizvi, S.A., Saebi, E., Organization, W.H., 1965. Determination of flight range and length of gonotrophic cycles in nature in *Anopheles stephensi* with the aid of P32.
- Rakotoarison, H.A., 2022. Télédétection et modélisation spatiale : application à la surveillance et au contrôle du paludisme à Madagascar (These de doctorat). Université de Montpellier (2022-....).
- Regilme, M.A.F., Carvajal, T.M., Honnen, A., Amalin, D.M., Watanabe, K., 2021. The influence of roads on the fine-scale population genetic structure of the dengue vector *Aedes aegypti* (Linnaeus). *PLoS Negl. Trop. Dis.* 15, e0009139. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0009139>
- Robert, V., Ayala, D., Simard, F., 2017a. Les anophèles (Diptera : Culicidae : Anophelinae).
- Robert, V., Ayala, D., Simard, F., 2017b. Les anophèles (Diptera : Culicidae : Anophelinae).

- Rund, S.S.C., O'Donnell, A.J., Prior, K.F., van der Veen, D.R., n.d. Seasonal plasticity in daily timing of flight activity in *Anopheles stephensi* is driven by temperature modulation of dawn entrainment. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 380, 20230343. <https://doi.org/10.1098/rstb.2023.0343>
- Samake, J.N., Lavretsky, P., Gunarathna, I., Follis, M., Brown, J.I., Ali, S., Yared, S., Carter, T.E., 2023. Population genomic analyses reveal population structure and major hubs of invasive *Anopheles stephensi* in the Horn of Africa. *Mol. Ecol.* 32, 5695–5708. <https://doi.org/10.1111/mec.17136>
- Service, M.W., 1997. Mosquito (Diptera: Culicidae) Dispersal—The Long and Short of it. *J. Med. Entomol.* 34, 579–588. <https://doi.org/10.1093/jmedent/34.6.579>
- Seyfarth, M., Khaireh, B.A., Abdi, A.A., Bouh, S.M., Faulde, M.K., 2019. Five years following first detection of *Anopheles stephensi* (Diptera: Culicidae) in Djibouti, Horn of Africa: populations established—malaria emerging. *Parasitol. Res.* 118, 725–732. <https://doi.org/10.1007/s00436-019-06213-0>
- Sinka, M.E., Pironon, S., Massey, N.C., Longbottom, J., Hemingway, J., Moyes, C.L., Willis, K.J., 2020. A new malaria vector in Africa: Predicting the expansion range of *Anopheles stephensi* and identifying the urban populations at risk. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 117, 24900–24908. <https://doi.org/10.1073/pnas.2003976117>
- SPF, 2024. Paludisme d'importation à La Réunion. Bilan 2023. [WWW Document]. URL <https://www.santepubliquefrance.fr/regions/ocean-indien/documents/bulletin-regional/2024/paludisme-d-importation-a-la-reunion.-bilan-2023> (accessed 6.16.25).
- Suleman, M., 1990. Intraspecific variation in the reproductive capacity of *Anopheles stephensi* (Diptera: Culicidae). *J. Med. Entomol.* 27, 819–828. <https://doi.org/10.1093/jmedent/27.5.819>
- Surendran, S.N., Sivabalakrishnan, K., Sivasingham, A., Jayadas, T.T.P., Karvannan, K., Santhirasegaram, S., Gajapathy, K., Senthilnathanan, M., Karunaratne, S.P., Ramasamy, R., 2019. Anthropogenic Factors Driving Recent Range Expansion of the Malaria Vector *Anopheles stephensi*. *Front. Public Health* 7, 53. <https://doi.org/10.3389/fpubh.2019.00053>
- Taylor, R., Messenger, L.A., Abeku, T.A., Clarke, S.E., Yadav, R.S., Lines, J., 2024. Invasive *Anopheles stephensi* in Africa: insights from Asia. *Trends Parasitol.* 40, 731–743. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2024.06.008>
- Tran, A., Daudé, E., Catry, T., 2022. Télédétection et modélisation spatiale, 1ère édition. ed, Update Sciences & technologies. Quae.
- Yared, S., Dengela, D., Mumba, P., Chibsa, S., Zohdy, S., Irish, S.R., Yoshimizu, M., Balkew, M., Akuno, A., Perkins, T.A., Vazquez-Prokopec, G.M., 2025. *Anopheles stephensi* larval habitat superproductivity and its relevance for larval source management in Africa. <https://doi.org/10.1101/2025.01.23.633752>
- Zhou, G., Zhong, D., Yewhalaw, D., Yan, G., 2024. *Anopheles stephensi* ecology and control in Africa. *Trends Parasitol.* 40, 102–105. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2023.11.011>

Annexes

Annexe 1 – Equations du cycle de vie d'*Anopheles stephensi*

$$\begin{aligned} \dot{E} &= \gamma_{Ao}(\beta_1 A_{1o} + \beta_2 A_{2o}) - (\mu_E + f_E)E \\ \dot{L} &= f_E E - (m_L(1 + L/k_L) + f_L)L \\ \dot{P} &= f_L L - (m_P + f_P \sigma e^{(-\mu_{em}(1+P/k_P))})P \\ \dot{A}_{em} &= f_P P \sigma e^{(-\mu_{em}(1+P/k_P))} - (m_A + \gamma_{Aem})A_{em} \\ \dot{A}_{1h} &= \gamma_{Aem}A_{em} - (m_A + \mu_r + \gamma_{Ah})A_{1h} \\ \dot{A}_{1g} &= \gamma_{Ah}A_{1h} - (m_A + f_{Ag})A_{1g} \\ \dot{A}_{1o} &= f_{Ag} A_{1g} - (m_A + \mu_r + \gamma_{Ao})A_{1o} \\ \dot{A}_{2h} &= \gamma_{Ao}(A_{1o} + A_{2o}) - (m_A + \mu_r + \gamma_{Ah})A_{2h} \\ \dot{A}_{2g} &= \gamma_{Ah}A_{2h} - (m_A + f_{Ag})A_{2g} \\ \dot{A}_{2o} &= f_{Ag} A_{2g} - (m_A + \mu_r + \gamma_{Ao})A_{2o} \end{aligned}$$

Annexe 2 – Tableau des valeurs des paramètres constants dans la représentation modélisée du cycle de vie d'*Anopheles stephensi*

Paramètre	Définition	Valeur	Source
β_1	Nombre d'œufs pondus par les femelles nullipares (par femelle)	96,8	(Suleman, 1990)
β_2	Nombre d'œufs pondus par les femelles multipares (par femelle)	99,73	(Suleman, 1990)
σ	Sexe ratio à l'émergence	0,5	(Suleman, 1990)
γ_{Aem}	Taux de développement des adultes émergents (en jour ⁻¹)	0,8	(Jetten and Takken, 1994)
γ_{Ah}	Taux de transition de la recherche d'un hôte à un adulte gorgé (en jour ⁻¹)	2	(Jetten and Takken, 1994)
γ_{Ao}	Taux de transition d'adulte à la recherche d'un site de ponte à un adulte à la recherche d'un hôte (en jour ⁻¹)	2	(Jetten and Takken, 1994)
μ_E	Taux de mortalité des œufs (en jour ⁻¹)	0,123	(Jude et al., 2023)
μ_L	Taux minimum de mortalité larvaire (en jour ⁻¹)	0,08	(Jetten and Takken, 1994)
μ_P	Taux minimal de mortalité des nymphes (en jour ⁻¹)	0,01	(Jetten and Takken, 1994)
μ_{Em}	Taux de mortalité lors de l'émergence des adultes (en jour ⁻¹)	0,1	(Cailly et al., 2012)
μ_r	Taux de mortalité adulte lié au comportement de recherche (en jour ⁻¹)	0,08	(Cailly et al., 2012)
T_E	Température minimale nécessaire au développement des œufs (en °C)	13,5	(Abbasi et al., 2023)
TDD_E	Nombre total de degrés-jours nécessaires au développement des œufs (en °C)	59,6	(Abbasi et al., 2023)
T_{Ag}	Température minimale nécessaire à la maturation des ovules (en °C)	9,9	(Jetten and Takken, 1994)
TDD_{Ag}	Nombre total de degrés-jours nécessaires à la maturation des ovules (en °C)	36,5	(Jetten and Takken, 1994)

Annexe 3 – Tableau des valeurs des coefficients « environnementaux » associés à la représentation modélisée du cycle de vie d'*Anopheles stephensi*

Fonction	Définition	Valeur	Source
f_E	Fonction de transition de l'état œuf à l'état larve	$\frac{T(t) - T_E}{TDD_E}$	(Cailly et al., 2012)
f_L	Fonction de transition de l'état larve à l'état nymphe	$\frac{f_P}{4}$	(Cailly et al., 2012)
f_P	Fonction de transition de l'état nymphe à l'état adulte émergent	$0,021 \frac{e^{0,162(T(t)-10)} - e^{0,0162*25-35+T(t)}}{5,007}$	(Cailly et al., 2012)
f_{Ag}	Fonction de transition de l'état gorgée à l'état en recherche d'un lieu de ponte	$\frac{T(t) - T_{Ag}}{TDD_{Ag}}$	(Cailly et al., 2012)
m_L	Mortalité de l'état larve	$e^{-\frac{T(t)}{2}} + \mu_L$	(Cailly et al., 2012)
m_P	Mortalité de l'état nymphe	$e^{-\frac{T(t)}{2}} + \mu_P$	(Cailly et al., 2012)
m_A	Mortalité de l'état adulte	$0,1 - 0,00667T(t) + 0,000148T^2(t)$	(Cailly et al., 2012)
k_L	Capacité de charge environnementale pour les larves	Equation 1.1	A notre meilleure connaissance
k_P	Capacité de charge environnementale pour les pupes	= k_L	A notre meilleure connaissance

Annexe 4 – Tableau des différents types de gîte sélectionnés avec l'estimation de leur surface et du nombre moyen de larves qu'ils peuvent héberger

Dépendance vis-à-vis de la pluie	Type de gîte	Estimation de la surface d'eau libre du gîte	Estimation du nombre de larves L3/L4 par coup de louche (350 mL ou 100 cm ²)	Estimation du nombre de larves L3/L4 moyen par type de gîte
Pluie - dépendant	Petit réservoir ([2L ;10L])	0,06 m ² (seau d'un diamètre de 28 cm)	4,913	~ 30
	Grand réservoir (>10 L)	0,2 m ² (bassine de 50 L avec 0,5m de diamètre)	4,913	~ 98
	Piscine abandonnée / Bassin abandonné	32 m ² (piscine de 8 x 4 m)	4,913	~ 15 722
	Gouttière	0,2 m ² (gouttière de 2 m)	1,361	~ 27
	Pneu mis au rebut	0,2 m ² (surface annulaire exploitable de 15 cm de large)	1,361	~ 27
	Toiture plane	2 m ² (flaque persistante sur un toit de 2 x 1 m)	0,875	~ 175
	Réseau de canalisation privé	0,09 m ² (regard eaux pluviales)	1,361	~ 12
	Réseau de canalisation public	0,25 m ² (avaloir de rue 50 x 50 cm)	1,361	~ 34
	Déchets électroniques	0,03 m ² (valeur représentative d'une multitude d'objets)	1,361	~ 4
	Véhicule hors d'usage	0,3 m ² (coffre d'une voiture 50 x 60 cm)	1,361	~ 41
	Boitier Réseau EDF	0,15 m ² (regard technique électrique 40 x 40 cm)	1,361	~ 20
Pluie – indépendant	Citerne	4,55 m ² (1,40 m x 3,25 m)	4,913	~ 2235
	Fût	0,25 m ² (58 cm de diamètre)	4,913	~ 123
	Puits	0,8 m ² (puits de 1 m de diamètre)	4,913	~ 393
	Système d'assainissement	0,2 m ² (0,5 m de diamètre)	1,361	~ 27
	Station d'épuration	5 m ² (nappe d'eau de 5 x 1 m)	1,361	~ 680

Annexe 5 – Code Ocelet du cycle de vie d'*Anopheles stephensi*

```
structure Equations_Anophele extends fr.ocelet.model.arbocarto.Equations{

    function void initialize(Double dt, String zone){

        eqs.add(new EggDev_Anophele)
        eqs.add(new LarvDev_Anophele)
        eqs.add(new PupaeDev_Anophele)
        eqs.add(new Fag_Anophele)
        eqs.add(new Fao)

        eqs.add(new EggMortality)
        eqs.add(new LarvaeMortality_Anophele)
        eqs.add(new NymphMortality_Anophele)

        //eqs.add(new Flush)

        eqs.add(new AdultMortality_Anophele)
        eqs.add(new HostSearchMortality)

        eqs.add(new LarvaeCapacity)
        eqs.add(new NymphCapacity)

        eqs.add(new DynPop)

        let param = getParam(dt, zone)
        for (eq : eqs){
            eq.initialize(param)
        }
    }
}

function Parameter getParam(Double dt, String zone){

    let param = new Parameter

    param.dt = dt
    param.sexr = 0.5 // sex ratio
    param.muPem = 0.1 // taux de mortalite à l'emergence (des P)

    param.devAem = 0.8 // taux de developement des adultes émergents
    param.muM = 0.0
    param.muMs = 0.0
    param.zone = zone

    param.z = 1

    param.fao = 2.0
    param.fme = 0.123

    param.fmeRain = 0.0
    param.fmlRain = 0.0
    param.fmpRain = 0.0
    param.z1b = 0.0
    param.plb = 0.0
    param.surfControl = 0.0

    if (zone.equals("tempere")) {

        param.b1 = 97
    }
}
```

```

        param.b2 = 100
        param.devAh = 2.0
    }
    if(zone.equals("tropical")){

        param.b1 = 97
        param.b2 = 100
        param.devAh = 2.0
    }
    return param
}
}

structure EggDev_Anophele extends fr.ocelet.model.arbocarto.Equation{

    function void solve(Variables v, SpecySpec ss){
        let TE = 13.5
        let TDDE = 59.6
        let fegg2 = v.fegg

        if (v.temperature > TE){
            let fegg1 = (v.temperature - TE)
            fegg2 = fegg1/TDDE
        }
        if (fegg2 < 0){
            fegg2 = 0.0
        }
        v.fegg = fegg2
    }
}

structure LarvDev_Anophele extends fr.ocelet.model.arbocarto.Equation{

    function void solve(Variables v, SpecySpec ss){
        v.flarvae = v.fpupae/4
    }
}

structure PupaeDev_Anophele extends fr.ocelet.model.arbocarto.Equation{

    function void solve(Variables v, SpecySpec ss){
        let fpupae1 = exp(0.162*(v.temperature-10))
        let fpupae2 = exp(0.162*25-35+v.temperature)
        v.fpupae = 0.021*(fpupae1 - fpupae2)/5.007
        if (v.fpupae<0) {v.fpupae=0.0}
    }
}

structure Fag_Anophele extends fr.ocelet.model.arbocarto.Equation{

    function void solve(Variables v, SpecySpec ss){
        let TAg = 9.9
        let TDDAg = 36.5
        let fag2 = v.fag
        if (v.temperature > TAg){
            let fag1 = (v.temperature - TAg)
            fag2 = fag1 / TDDAg
        }
        v.fag = fag2
    }
}

```

```

    }
}

structure LarvaeMortality_Anophele extends
fr.ocelet.model.arbocarto.Equation{

    function void solve(Variables v, SpecySpec ss){
        let fml1 = exp(-v.temperature/2)
        v.fml = fml1 + 0.08
    }
}

structure NymphMortality_Anophele extends
fr.ocelet.model.arbocarto.Equation{

    function void solve(Variables v, SpecySpec ss){
        let fmp1 = exp(-v.temperature/2)
        v.fmp = fmp1 + 0.01
    }
}

structure AdultMortality_Anophele extends
fr.ocelet.model.arbocarto.Equation{

    function void solve(Variables v, SpecySpec ss){
        let fma1 = 0.000148 * v.temperature * v.temperature
        v.fma = 0.1 - 0.00667 * v.temperature + fma1
        if (v.fma < 0.033){
            v.fma = 0.033
        }
    }
}

```

Annexe 6 – Relation fondatrice du module de dispersion active

```
relation Rel<Parcelle p1, Parcelle p2>{

  property Double spreadCoeff

  //Spread function by applying a coefficient > 0.0 <= 1.0 on a1h and
  a2h value
  interaction spread(Double spreadPopCoeff){

    //spread on a1h and a2h from p1 to p2
    let popValue = (p1.a1h * spreadPopCoeff /
p1.neighbourCount).intValue
    if (popValue >0){
      let spreadPop = popValue * spreadCoeff
      if(spreadPop > 0){
        p1.a1h = -spreadPop
        p2.a1h = spreadPop
      }
    }

    popValue = (p1.a2h * spreadPopCoeff /
p1.neighbourCount).intValue
    if (popValue >0){
      let spreadPop = popValue * spreadCoeff
      if(spreadPop > 0){
        p1.a2h = -spreadPop
        p2.a2h = spreadPop
      }
    }

    //spread on a1h and a2h from p2 to p1
    popValue = (p2.a1h * spreadPopCoeff /
p2.neighbourCount).intValue
    if (popValue >0){
      let spreadPop = popValue * spreadCoeff
      if(spreadPop > 0){
        p2.a1h = -spreadPop
        p1.a1h = spreadPop
      }
    }

    popValue = (p2.a2h * spreadPopCoeff /
p2.neighbourCount).intValue
    if (popValue >0){
      let spreadPop = popValue * spreadCoeff
      if(spreadPop > 0){
        p2.a2h = -spreadPop
        p1.a2h = spreadPop
      }
    }

  } agg{
    p1.a1h +<<< Sum
    p1.a2h +<<< Sum
    p2.a1h +<<< Sum
    p2.a2h +<<< Sum
  }
  filter connectByDistance(Double distance){

    return p1.geom.distance (p2.geom) <distance
  }
}
```

```

}

interaction neighbourCount(){

    p1.neighbourCount = 1
    p2.neighbourCount = 1
} agg {
    p1.neighbourCount << Sum
    p2.neighbourCount << Sum
}

interaction computeDistance(DistanceLaw dl){

    let dist = p1.geom.distance(p2.geom)

    (if (dist < 250) spreadCoeff = dl.classe0
else if (dist < 500) spreadCoeff = dl.classe1
else if (dist < 750) spreadCoeff = dl.classe2
else if (dist < 1000) spreadCoeff = dl.classe3
else if (dist < 1250) spreadCoeff = dl.classe4
else if (dist < 1500) spreadCoeff = dl.classe5
else if (dist < 1750) spreadCoeff = dl.classe6
else if (dist < 2000) spreadCoeff = dl.classe7
else spreadCoeff = dl.classe8)
}

interaction remplissageKeyMap(){
    let dist = p1.geom.distance(p2.geom)
    let label =
    (if (dist <=0) "0 metres "
else if (dist < 250) "0-250 metres"
else if (dist < 500) "250-500 metres"
else if (dist < 750) "500-750 metres"
else if (dist < 1000) "750-1000 metres"
else if (dist < 1250) "1000-1250 metres"
else if (dist < 1500) "1250-1500 metres"
else if (dist < 1750) "1500-1750 metres"
else if (dist < 2000) "1750-2000 metres"
else ">2000 metres")

    let list1 = p1.kmListDist.get(label)
    if (list1 == null){
        list1 = List|of()
        p1.kmListDist.put(label, list1)
    }
    list1.add(p2)

    let list2 = p2.kmListDist.get(label)
    if (list2 == null){
        list2 = List|of()
        p2.kmListDist.put(label, list2)
    }
    list2.add(p1)
}}

```

Annexe 7 – Relations fondatrices du module de dispersion passive

```
relation VilleParcelle<Ville v, Parcelle p>{

    property Double klPercent
    property Integer pConnected
    /*
     * Distribution des a1h et a2h des villes vers leurs parcelles en
     appliquant le coeff representant
     * le pourcentage de (klvar+klmin / 2) / kl total des parcelles
     connectées à la ville
     */
    interaction spreadToParc(){
        let v1 = (v.a1h * klPercent)
        if(v1 > 0){
            p.a1h = v1
            v.a1h = -v1
        }
        let v2 = (v.a2h * klPercent)
        if(v2 > 0){
            p.a2h = v2
            v.a2h = -v2
        }

        v1 = (v.selfa1h * klPercent)
        if(v1 > 0){
            p.a1h = v1
            v.selfa1h = -v1
        }
        v2 = (v.selfa2h * klPercent)
        if(v2 > 0){
            p.a2h = v2
            v.selfa2h = -v2
        }

    }

} agg{
    p.a1h <<< Sum
    p.a2h <<< Sum
    v.a1h <<< Sum
    v.a2h <<< Sum
    v.selfa1h <<< Sum
    v.selfa2h <<< Sum
}

interaction computeKLSum(){
    v.klSum = (p.klmin + p.klvar) / 2
} agg{
    v.klSum << Sum
}

interaction setKLPercent(){

    klPercent = (p.klmin.doubleValue + p.klvar.doubleValue / 2) /
v.klSum
    }
    /*
     * On calcule le nombre de moustique nbrPerCar (5/1000) qui rendre
     dans un coeff de bagnoles percentcarpop (0.3)
     */
}
```

```

interaction quantityToSpread(Double nbrPerCar, Double percentCarPop){

    let v1 = (nbrPerCar *percentCarPop * p.alh)
    if(v1 >= 1){
        v.alhtot = v1
        p.alh = -v1
    }

    let v2 = (nbrPerCar *percentCarPop * p.a2h)
    if(v2 >= 1){
        v.a2htot = v2
        p.a2h = -v2
    }
    /*if(p.alh > 0){
        println("parc supp "+p.alh)
    }*/

} agg {
    v.alhtot <<< Sum
    v.a2htot <<< Sum

    p.alh <<< Sum
    p.a2h <<< Sum
}

interaction exportEdges(List<Edge> edges){

    let le = new Edge
    le.line = Line|points(v.point, p.geom.centroid)
    le.value = klPercent
    edges.add(le)

}

}

relation VilleConnexion<Ville v1, Ville v2>{

    interaction spread(KeyMap2d<String, String, Double> km2d){

        let coeffV1ToV2 = km2d.get(v2.name, v1.name)
        let coeffV2ToV1 = km2d.get(v1.name, v2.name)

        let ville1a1htot = (v1.alhtot * coeffV1ToV2)
        let ville1a2htot = (v1.a2htot * coeffV1ToV2)

        let ville2a1htot = (v2.alhtot * coeffV2ToV1)
        let ville2a2htot = (v2.a2htot * coeffV2ToV1)

        if(ville1a1htot > 0){
            v1.alh = -ville1a1htot
            v2.alh = ville1a1htot
        }
        if(ville2a1htot > 0){

            v1.alh = ville2a1htot
            v2.alh = -ville2a1htot

        }

    }

}

```

```

    if(ville1a2htot > 0){
        v1.a2h = -ville1a2htot
        v2.a2h = ville1a2htot
    }

    if(ville2a2htot > 0){
        v2.a2h = -ville2a2htot
        v1.a2h = ville2a2htot
    }

} agg {
    v1.a1h <<< Sum
    v1.a2h <<< Sum
    v2.a1h <<< Sum
    v2.a2h <<< Sum
}

interaction exportEdges(List<Edge> edges, KeyMap2d<String, String,
Double> km2d){

    let le = new Edge
    le.line = Line|points(v1.point, v2.point)
    le.value = km2d.get(v1.name, v2.name)

    let le2 = new Edge
    le2.line = Line|points(v2.point, v1.point)
    le2.value = km2d.get(v2.name, v1.name)

    edges.add(le)
    edges.add(le2)
}
}

```