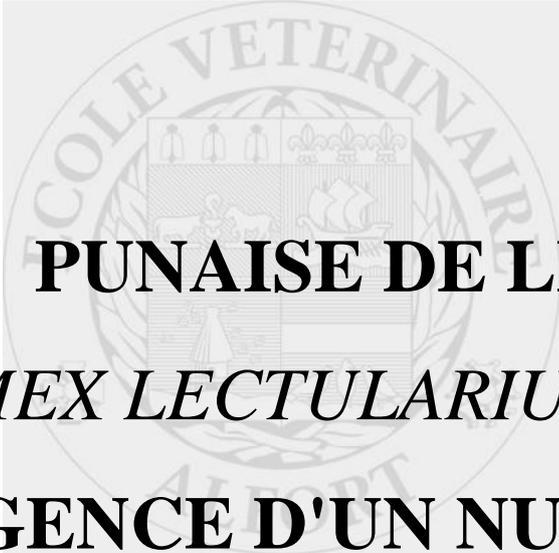


Année 2014



LA PUNAISE DE LIT
(*CIMEX LECTULARIUS*) :
RÉSURGENCE D'UN NUISIBLE

THÈSE

Pour le

DOCTORAT VÉTÉRINAIRE

Présentée et soutenue publiquement devant

LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE CRÉTEIL

le.....

par

Céline, Marie-Emilie, Henriette MORAND

Née le 13 Avril 1988 à Clamart (Hauts-de-Seine)

JURY

Président : Pr.

Professeur à la Faculté de Médecine de CRÉTEIL

Membres

Directeur : Pr Jacques GUILLOT

Professeur de Parasitologie et Mycologie à l'ENVA

Assesseur : Pr Renaud TISSIER

Professeur de Pharmacie-Toxicologie à l'ENVA

LISTE DES MEMBRES DU CORPS ENSEIGNANT

Directeur : M. le Professeur GOGNY Marc

Directeurs honoraires : MM. les Professeurs : COTARD Jean-Pierre, MIALOT Jean-Paul, MORAILLON Robert, PARODI André-Laurent, PILET Charles, TOMA Bernard.
Professeurs honoraires : Mme et MM. : BENET Jean-Jacques, BRUGERE Henri, BRUGERE-PICOUX Jeanne, BUSSIERAS Jean, CERF Olivier, CLERC Bernard, CRESPEAU François, DEPUTTE Bertrand, MOUTHON Gilbert, MILHAUD Guy, POUCHELON Jean-Louis, ROZIER Jacques.

DEPARTEMENT D'ELEVAGE ET DE PATHOLOGIE DES EQUIDES ET DES CARNIVORES (DEPEC)

Chef du département par intérim : M. GRANDJEAN Dominique, Professeur - Adjoint : M. BLOT Stéphane, Professeur

UNITE DE CARDIOLOGIE - Mme CHETBOUL Valérie, Professeur * - Mme GKOUNI Vassiliki, Praticien hospitalier - Mme SECHI-TREHIOU Emilie, Praticien hospitalier UNITE DE CLINIQUE EQUINE - M. AUDIGIE Fabrice, Professeur - Mme BERTONI Lélia, Maître de conférences contractuel - Mme BOURZAC Céline, Maître de conférences contractuel - M. DENOIX Jean-Marie, Professeur - Mme GIRAUDET Aude, Praticien hospitalier * - Mme MESPOULHES-RIVIERE Céline, Praticien hospitalier - Mme TRACHSEL Dagmar, Maître de conférences contractuel UNITE D'IMAGERIE MEDICALE - Mme PEY Pascaline, Maître de conférences contractuel - Mme STAMBOULI Fouzia, Praticien hospitalier UNITE DE MEDECINE - Mme BENICHEKROUN Ghita, Maître de conférences - M. BLOT Stéphane, Professeur* - M. CAMPOS Miguel, Maître de conférences associé - Mme FREICHE-LEGROS Valérie, Praticien hospitalier - Mme MAUREY-GUENEZ Christelle, Maître de conférences UNITE DE MEDECINE DE L'ELEVAGE ET DU SPORT - Mme CLERO Delphine, Maître de conférences contractuel - M. FONTBONNE Alain, Maître de conférences - M. GRANDJEAN Dominique, Professeur * - M. NUDELMANN Nicolas, Maître de conférences - Mme MAENHOUDT Cindy, Praticien hospitalier - Mme YAGUIYAN-COLLIARD Laurence, Maître de conférences contractuel	DISCIPLINE : NUTRITION-ALIMENTATION - M. PARAGON Bernard, Professeur DISCIPLINE : OPHTALMOLOGIE - Mme CHAHORY Sabine, Maître de conférences UNITE DE PARASITOLOGIE ET MALADIES PARASITAIRES - M. BLAGA Radu Gheorghe, Maître de conférences (rattaché au DPASP) - M. CHERMETTE René, Professeur (rattaché au DSBP) - Mme COCHET-FAIVRE Noëlle, Praticien hospitalier - M. GUILLOT Jacques, Professeur * - Mme MARIIGNAC Geneviève, Maître de conférences - M. POLACK Bruno, Maître de conférences - Mme RISCO CASTILLO Verónica, Maître de conférences (rattachée au DSBP) UNITE DE PATHOLOGIE CHIRURGICALE - M. FAYOLLE Pascal, Professeur - M. MAILHAC Jean-Marie, Maître de conférences - M. MANASSERO Mathieu, Maître de conférences - M. MOISSONNIER Pierre, Professeur* - Mme RAVARY-PLUMIOEN Bérangère, Maître de conférences (rattachée au DPASP) - Mme VIATTEAU-DUVAL Véronique, Professeur - M. ZILBERSTEIN Luca, Maître de conférences DISCIPLINE : URGENCE SOINS INTENSIFS - Mme STEBLAJ Barbara, Praticien Hospitalier DISCIPLINE : NOUVEAUX ANIMAUX DE COMPAGNIE - M. PIGNON Charly, Praticien hospitalier
--	---

DEPARTEMENT DES PRODUCTIONS ANIMALES ET DE LA SANTE PUBLIQUE (DPASP)

Chef du département : M. MILLEMANN Yves, Professeur - Adjoint : Mme DUFOUR Barbara, Professeur

UNITE D'HYGIENE QUALITE ET SECURITE DES ALIMENTS - M. AUGUSTIN Jean-Christophe, Professeur - M. BOLHOT François, Maître de conférences * - M. CARLIER Vincent, Professeur UNITE DES MALADIES CONTAGIEUSES - Mme DUFOUR Barbara, Professeur* - Mme HADDAD/HOANG-XUAN Nadia, Professeur - Mme PRAUD Anne, Maître de conférences - Mme RIVIERE Julie, Maître de conférences contractuel UNITE DE PATHOLOGIE DES ANIMAUX DE PRODUCTION - M. ADJOU Karim, Maître de conférences * - M. BELBIS Guillaume, Assistant d'enseignement et de recherche contractuel - M. MILLEMANN Yves, Professeur - Mme ROUANNE Sophie, Praticien hospitalier	UNITE DE REPRODUCTION ANIMALE - Mme CONSTANT Fabienne, Maître de conférences - M. DESBOIS Christophe, Maître de conférences (rattaché au DEPEC) - Mme MASSE-MOREL Gaëlle, Maître de conférences contractuel - M. MAUFFRE Vincent, Assistant d'enseignement et de recherche contractuel - Mme EL BAY Sarah, Praticien hospitalier UNITE DE ZOOTECNIE, ECONOMIE RURALE - M. ARNE Pascal, Maître de conférences - M. BOSSE Philippe, Professeur* - M. COURREAU Jean-François, Professeur - Mme DE PAULA-REIS Aline, Maître de conférences contractuel - Mme GRIMARD-BALLIF Bénédicte, Professeur - Mme LEROY-BARASSIN Isabelle, Maître de conférences - M. PONTER Andrew, Professeur
--	--

DEPARTEMENT DES SCIENCES BIOLOGIQUES ET PHARMACEUTIQUES (DSBP)

Chef du département : Mme COMBRISON Hélène, Professeur - Adjoint : Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences

UNITE D'ANATOMIE DES ANIMAUX DOMESTIQUES - M. CHATEAU Henry, Maître de conférences* - Mme CREVIER-DENOIX Nathalie, Professeur - M. DEGUEURCE Christophe, Professeur - Mme ROBERT Céline, Maître de conférences DISCIPLINE : ANGLAIS - Mme CONAN Muriel, Professeur certifié UNITE DE BIOCHIMIE - M. BELLIER Sylvain, Maître de conférences* - Mme LAGRANGE Isabelle, Praticien hospitalier - M. MICHAUX Jean-Michel, Maître de conférences DISCIPLINE : BIostatISTIQUES - M. DESQUILBET Loïc, Maître de conférences DISCIPLINE : EDUCATION PHYSIQUE ET SPORTIVE - M. PHILIPS Pascal, Professeur certifié DISCIPLINE : ETHOLOGIE - Mme GILBERT Caroline, Maître de conférences UNITE DE GENETIQUE MEDICALE ET MOLECULAIRE - Mme ABITBOL Marie, Maître de conférences - M. PANTHIER Jean-Jacques, Professeur*	UNITE D'HISTOLOGIE, ANATOMIE PATHOLOGIQUE - Mme CORDONNIER-LEFORT Nathalie, Maître de conférences* - M. FONTAINE Jean-Jacques, Professeur - Mme LALOY Eve, Maître de conférences contractuel - M. REYES GOMEZ Edouard, Maître de conférences UNITE DE PATHOLOGIE GENERALE MICROBIOLOGIE, IMMUNOLOGIE - M. BOULOUIS Henri-Jean, Professeur - Mme LE ROUX Delphine, Maître de conférences - Mme QUINTIN-COLONNA Françoise, Professeur* UNITE DE PHARMACIE ET TOXICOLOGIE - Mme ENRIQUEZ Brigitte, Professeur - M. PERROT Sébastien, Maître de conférences - M. TISSIER Renaud, Professeur* UNITE DE PHYSIOLOGIE ET THERAPEUTIQUE - Mme COMBRISON Hélène, Professeur - Mme PILOT-STORCK Fanny, Maître de conférences - M. TIRET Laurent, Professeur * DISCIPLINE : VIROLOGIE - Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences * DISCIPLINE : SCIENCES DE GESTION ET DE MANAGEMENT - Mme FOURNEL Christelle, Maître de conférences contractuel
---	--

* responsable d'unité

REMERCIEMENTS

Au Professeur de la faculté de Médecine de Créteil,

Qui nous a fait l'honneur d'accepter la présidence du jury de cette thèse.
Hommage respectueux.

**À Monsieur le Professeur Jacques Guillot, Professeur à l'École Nationale Vétérinaire
d'Alfort,**

Pour avoir accepté l'encadrement de ce projet atypique pour la communauté vétérinaire.
Pour ses remarques pertinentes et justes,
Sincères remerciements.

**À Monsieur le Professeur Renaud Tissier, Professeur à l'École Nationale Vétérinaire
d'Alfort,**

Pour sa relecture attentive et pour ses conseils avisés.
Pour son implication sans faille dans l'encadrement de l'association étudiante
S.A.P.A.H. (Soigner l'Animal pour Aider l'Homme)
Pour son grand soutien tout au long de mes années d'études à Maisons-Alfort.
Très profonde reconnaissance.

À Madame Dominique Pluot-Sigwalt, Attachée honoraire au Muséum National d'Histoire Naturelle d'Entomologie de Paris,

Pour m'avoir transmis la passion des punaises depuis la classe préparatoire grâce à ce très
cher *Pyrrhocoris apterus*.
Pour ses explications patientes des termes entomologiques et son gros travail de relecture.
Avec ma plus grande gratitude pour m'avoir permis de rencontrer les autres scientifiques
français des Cimicidés et l'accès privé aux travaux du Professeur Carayon.

À Monsieur le Professeur Jean-François Ponge, Professeur émérite au Muséum National d'Histoire Naturelle dans l'équipe ECOTROP d'écologie du sol de Brunoy,

Pour ses encouragements depuis la classe préparatoire lors des premiers travaux biologiques
encadrés.
Pour ses relectures attentives et précieux conseils.
Pour sa grande disponibilité et son ouverture au monde de la recherche.

À Monsieur le Professeur Thomas Donnelly, Enseignant chercheur à l'École Nationale Vétérinaire d'Alfort et à Tufts University Cummings School Veterinary Medicine,

Sans qui toute la section dédiée au choix d'hôte de cet insecte n'aurait pu aboutir.
Pour sa confiance dans les capacités des élèves à réaliser leurs rêves.
Une magnifique rencontre humaine et professionnelle.

À Madame Julie Gaultier, Maître-chien de Rocky, chien « renifleur de punaises de lit »,

Pour sa grande gentillesse lors de nos échanges.
Pour le partage de notre passion commune des chiens.

À Monsieur Vincent Launay, Professeur de Physique-Chimie et Madame Patricia Ladevie, Professeur en Biologie et Géologie au Lycée Marcelin Berthelot de Saint-Maur-des-Fossés,

Je n'oublie pas que sans leur soutien, je ne serais pas vétérinaire aujourd'hui.

À Papy, mon plus grand soutien parti trop tôt, sans avoir vu ce que j'ai obtenu, et à qui je dédie cette thèse.

À mes parents, qui m'ont toujours soutenue et encouragée sur le long chemin qui m'a conduit jusqu'à l'aboutissement d'un rêve d'enfant.

À mon frère, pour notre lien si particulier et parce qu'il est plus important d'écouter et regarder ce qui n'est pas dit.

À Rimsky, l'origine de la vocation.

À mes grands-parents, j'espère vous rendre fiers.

À Val et Codruta, « ma famille américaine », notre lien à l'autre bout du monde m'est très cher.

À mon ancien Arnaud Chatry, un immense merci de m'avoir guidée pas à pas dans le monde vétérinaire.

À mes amis.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	11
PREMIÈRE PARTIE : ORIGINE, MORPHOLOGIE ET CYCLE ÉVOLUTIF.....	13
<u>1/ ORIGINE DE LA PUNAISE DE LIT</u>	17
1.1 Premières traces de la punaise de lit dans les sociétés humaines.....	17
1.2 Etymologie	24
<u>2/ MORPHOLOGIE</u>	27
2.1 Morphologie des adultes.....	27
2.1.1 Tête.....	28
2.3 Thorax.....	31
2.4 Abdomen.....	33
<u>3/ ANATOMIE DES ADULTES</u>	35
3.1 Système circulatoire	35
3.2 Système respiratoire	35
3.3 Système digestif.....	36
3.4 Système nerveux	38
3.5 Glandes odorifères métathoraciques.....	39
3.6 Système reproducteur	40
3.7 Mycétomes.....	44
<u>4/ DIAGNOSE DIFFERENTIELLE AVEC D'AUTRES PUNAISES DE LIT</u>	45
4.1 L'autre punaise de lit : <i>Cimex hemipterus</i>	45
4.2 Punaises de chauve-souris	47
4.3 Punaises des oiseaux	48
<u>5/ MORPHOLOGIE DES JUVENILES</u>	55
<u>6/ ŒUFS</u>	57
<u>7/ CYCLE DE VIE</u>	59
<u>8/ INSÉMINATION TRAUMATIQUE</u>	61
8.1 Accouplement particulier des punaises de lit.....	61
8.2 Particularités morphologiques et physiologiques des femelles de <i>Cimex lectularius</i> liées à la pratique de l'insémination extragénitale traumatique.....	67
8.3 Migration des spermatozoïdes	69
<u>9/ ÉCLOSION.....</u>	71

DEUXIÈME PARTIE : COMPORTEMENT ET HÉMATOPHAGIE.....	73
<u>1/ COMMUNICATION INTRASPECIFIQUE.....</u>	75
1.1 Glandes odorifères.....	75
1.2 Pheromone d'alarme	78
1.3 Autres pheromones.....	79
1.4 Antennes.....	81
<u>2/ AUTRES CAPACITES SENSORIELLES.....</u>	87
2.1 Vision	87
2.2 Audition.....	87
2.3 Goût.....	87
<u>3/ LOCALISATION DE L'HÔTE</u>	89
<u>4/ CHOIX DE L'HÔTE.....</u>	93
4.1 Animaux de laboratoire.....	95
4.2 Animaux domestiques.....	95
4.3 Changement d'hôte.....	96
4.4 Différences biologiques	96
4.6 Repas sanguins.....	97
4.7 Valeur adaptative d'autres représentants des Cimicidés hématophages sur les hôtes.....	97
<u>5 /PIQÛRE ET HÉMATOPHAGIE.....</u>	99
5.1 Attitude de l'insecte sur la peau de l'hôte.....	99
5.2 Pénétration des stylets mandibulaires et maxillaires	99
5.3 Retrait.....	102
5.4 Paramètres biologiques du repas sanguin.....	103
5.5 Alimentation artificielle.....	105
TROISIÈME PARTIE : POUVOIR PATHOGÈNE.....	107
<u>1/ POUVOIR PATHOGÈNE DIRECT</u>	109
3.1. Lésions cutanées rencontrées chez l'homme	109
3.2 Lésions cutanées reproduites chez la souris de laboratoire.....	110
3.3 Anémie.....	112
<u>2/ POUVOIR PATHOGÈNE INDIRECT.....</u>	113
QUATRIÈME PARTIE : MOYENS DE DEFENSE	115
<u>1/ HISTORIQUE DE LA LUTTE.....</u>	117
<u>2/RECOMMANDATIONS ACTUELLES.....</u>	119
2.1 Interrogatoire épidémiologique et clinique des patients.....	119
2.3 Recherche active de l'insecte.....	120

<u>3/ MOYENS DE DÉFENSE NATURELS</u>	127
3.1 Réponses d'évitement de l'hôte chez certains Cimicidés hématophages	127
3.2 Duvet chez l'homme.....	127
3.3 Lutte biologique.....	128
<u>4/ MOYENS DE DÉFENSE PHYSIQUES ET CHIMIQUES</u>	131
4.1 Lutte mécanique	131
4.2 Lutte chimique	138
4.3 Résistances aux insecticides.....	139
4.5 Insecticides utilisables.....	142
<u>5 / UTILISATION DES PHÉROMONES</u>	147
<u>6/ IMPACT ÉCONOMIQUE SUR LES HÔTES HUMAINS</u>	149
CONCLUSION	151
BIBLIOGRAPHIE	167

LISTE DES FIGURES

- Figure 1** : Relations de parentés hypothétiques entre les différents membres des Cimicidés (Reinhardt *et al.*, 2005).
- Figure 2** : « Punaises de chauve-souris », (Hannan, 2010).
- Figure 3** : Représentation de *Cimex lectularius*, 1758, deux formes adultes (Usinger, 1966).
- Figure 4** : Comparaison de la morphologie de *Cimex lectularius* adulte femelle, d'une punaises de « chauve-souris » : *Cimex pipistrelli* adulte et de *Cimex lectularius* juvénile stade V (Usinger, 1966 et Péricart, 1972).
- Figure 5** : Comparaison morphologique de *C. colombarius* (gauche) et *C. lectularius* (droite) (Usinger, 1966).
- Figure 6** : Vue ventrale du vieux spécimen de *Cimex lectularius* (gauche) et dorsale (droite) (Panagiotakopulu et Buckland, 1996).
- Figure 7** : « Bed bugs & head lice », Wellcome library, enluminure d'Hortus Sanitatis, Strasbourg, 1499.
- Figure 8** : Ancienne gravure sur bois montrant une infestation de punaises de lit (Matthiolo, 1568).
- Figure 9** : *Cimex lectularius* (mâle), The National History Museum London.
- Figure 10** : Tête, rostre et antenne de *Cimex lectularius* (Usinger, 1966).
- Figure 11** : Tête de *Cimex lectularius* (Snodgrass, 1944).
- Figure 12** : Pièces buccales de *Cimex lectularius* (Cobben, 1978).
- Figure 13** : Observation en microscopie électronique à balayage des stylets maxillaires de *Cimex lectularius* (Cobben, 1978).
- Figure 14** : Rostre de *Cimex lectularius* en microscopie électronique à balayage recolorisée en coupe transversale et son plan de coupe (Berenger *d'après* Delaunay *et al.*, 2012).
- Figure 15** : Schéma du rostre de *Cimex lectularius* en coupe transversale (Armstrong, 2011).
- Figure 16** : Vues dorsales et ventrales de *Cimex lectularius* (Marlatt, 1916).
- Figure 17** : Pattes de *Cimex lectularius* (Usinger, 1966).
- Figure 18** : Vues abdominales d'une femelle *Cimex lectularius* (Usinger, 1966).
- Figure 19** : Anatomie d'une femelle *Cimex lectularius* mettant en évidence le système digestif et une partie de système trachéal (Catts, 1923).
- Figure 20** : Représentation schématique de l'anatomie interne de la tête de *Cimex lectularius* vue de profil (Snodgrass, 1944).
- Figure 21** : Région de la pompe cibariale au microscope électronique à balayage chez une femelle de *Cimex lectularius* et en section transversale après coloration à l'éosine-hémalun. (Goddard et De Shazo, 2012).
- Figure 22** : Coloration à l'éosine hémalun des structures internes d'une femelle de *Cimex lectularius* (Goddard et De Shazo, 2012).
- Figure 23** : Anatomie d'une femelle de *Cimex lectularius* mettant en évidence une partie du système nerveux et les organes génitaux femelles (Catts, 1923).
- Figure 24** : Pièces thoraciques et organes odorifères de *Cimex lectularius*.
- Figure 25** : Anatomie d'un mâle de *Cimex lectularius* mettant en évidence les organes génitaux mâles (Catts, 1923).
- Figure 26** : Anatomie du tractus reproducteur du mâle de *Cimex lectularius*. (Reinhardt *et al.*, 2011).
- Figure 27** : Organe copulateur mâle de *Cimex lectularius* (Usinger, 1966).

- Figure 28** : Paramère vu au microscope électronique à balayage (Siva-Jothy, 2006) et Paramère de *Cimex lectularius* mâle situé sur le segment abdominal terminal.
- Figure 29** : Ovipositeur (appareil de ponte) d'une femelle de *Cimex lectularius* adulte (schéma Usinger, 1966 et photographie Cagnet d'après Delaunay *et al.*, 2012).
- Figure 30** : Mycétomes de *Cimex lectularius* adultes (Moriyama *et al.*, 2012).
- Figure 31** : Détection par la technique de fluorescence par hybridation in situ de *Wolbachia* chez le mâle (D) et la femelle (E) de *Cimex lectularius* (Hosokawa *et al.*, 2010).
- Figure 32** : Morphologie de *Cimex hemipterus* (Usinger, 1966).
- Figure 33** : Aspect de l'ectospermalège vu par transparence. Préparation cuticulaire obtenue par traitement à la potasse suivi d'une coloration sélective de l'ectospermalège par le noir chlorazol (Carayon, 1975).
- Figure 34** : Punaises de chauves-souris du groupe de *Cimex pipistelli* sur *Myotis myotis* (à gauche) et *Pipistrellus sp.* (à droite) (Goddard, 2009).
- Figure 35** : Comparaison des soies des punaises de lit et des punaises de chauve-souris (Goddard, 2009).
- Figure 36** : Comparaison morphologique de *Cimex columbarius* et *Cimex lectularius* (Péricart, 1972).
- Figure 37** : *Oeciacus hirundinis* adulte femelle (a) et son jeune de stade V (c) (Péricart, 1972).
- Figure 38** : Morphologie de l'espèce *Oeciacus hirundinis* (Usinger, 1966).
- Figure 39** : Clé de diagnose abrégée pour la différenciation des punaises de lit (Pratt et Stojanovich, 1967 et Péricart, 1972).
- Figure 40** : Différents stades juvéniles de *Cimex lectularius* (Marlatt, 1916).
- Figure 41** : Exuvies de jeunes de stade V retrouvées près d'un refuge de punaises de lit (Kim, 2013). [<http://ncbedbugs.com>].
- Figure 42** : Œuf de *Cimex lectularius* (Usinger, 1966) en microscopie électronique à balayage.
- Figure 43** : Œuf contenant un embryon vu par transparence ; ses yeux pigmentés de rouge sont visibles, (Pelliterri, Dpt of entomology, University of Wisconsin, 2012).
- Figure 44** : Les cinq stades stades juvéniles de *Cimex lectularius*: de l'œuf à l'adulte (aucun des stades n'est gorgé) (Choé et Campbell, 2014).
- Figure 45** : Cycle de la punaise *Cimex lectularius* (Jones, 2012).
- Figure 46** : Accouplement de deux punaises de lit (Carayon, 1966).
- Figure 47** : Accouplement chez deux couples de *Cimex lectularius* pratiquant l'insémination traumatique (Naylor et Boase, 2010).
- Figure 48** : Deux vues postérieures de la « posture de refus » des femelles adultes de *Cimex lectularius* à jeun (a gauche) et photographies d'adultes de *Cimex lectularius* après engorgement (Siva-Jothy, 2006).
- Figure 49** : Organe copulateur mâle de *Cimex lectularius* vu au microscope électronique à balayage (Reinhardt et Siva-Jothy, 2007).
- Figure 50** : Schématisation des expériences d'accouplement lié à la distension abdominale des femelles après repas sanguin ou distension artificielle (Reinhardt et Siva et Jothy, 2007).
- Figure 51** : Représentation schématique des travaux de Pfiester permettant de comprendre la résolution des conflits au sein des groupes de punaises de lit grâce à la dispersion des femelles (Pfiester, 2007 et 2008).
- Figure 52** : L'ectospermalège, le site de copulation sur l'abdomen de la femelle *Cimex lectularius* en partie ventrale et son agrandissement (C) au microscope électronique à balayage (Stutt et Siva-Jothy, 2001).
- Figure 53** : Ectospermalège et mésospermalège (entourée de jaune) d'une femelle de *Cimex lectularius* gorgée (Pfiester, 2008) et schématisation de cette zone (Usinger, 1966),

- Figure 54** : Les voies génitales et les conceptacles (cs.) vus en transparence sur le vivant, sans coloration, chez une femelle récemment inséminée par peu de spermatozoïdes (Carayon, 1975).
- Figure 55** : Diagramme du processus d'insémination traumatique chez les *Cimex* (Carayon, 1966).
- Figure 56** : Eclosion des juvéniles de punaises de lit (Choé et Campbell, 2014)
- Figure 57** : Développement embryonnaire et éclosion de *Cimex lectularius* (Sikes et Wigglesworth, 1931).
- Figure 58** : Cliché au microscope optique (X 400) des trois glandes dorsales d'un juvénile de *Cimex lectularius* (Harraca, 2012)..
- Figure 59** : Agrandissement de la partie externe des glandes odorifères d'un adulte de *Cimex lectularius* visibles en microscopie électronique à balayage recolorisée (Harracca *et al.*, 2012).
- Figure 60** : Agrandissement des clichés précédents de glandes odorifères chez un adulte de *Cimex lectularius* (Harracca *et al.*, 2012).
- Figure 61** : Schéma général représentant une unité sécrétrice formée de deux cellules de glande odorifère métathoracique d'Hétéroptère (Staddon, 1979)
- Figure 62** : Formules chimiques topologiques de l'hex-2-énal et l'oct-2-énal
- Figure 63** : Schématisation des expériences de Marx sur papiers imbibés et déplacement des punaises (Weeks *et al.*, 2011).
- Figure 64** : Représentation générale du modèle d'un sensille détectant les phéromones chez les insectes lépidoptères (Pelosi et Maida, 1995).
- Figure 65** : Tête d'un mâle de *Cimex lectularius* avec vue dorsale de l'antenne droite. (Levinson *et al.*, 1974).
- Figure 66** : Différents types de sensilles en coupe transversale sur le segment terminal d'une femelle de *Cimex lectularius* adulte (Levinson *et al.*, 1974) à droite et ses schémas explicatifs (Steinbrecht et Müller, 1976) à gauche.
- Figure 67** : Position « campée » de *Cimex lectularius* (adulte femelle) au moment de la piqûre sur son hôte (humain) [<http://pestmall.com>].
- Figure 68** : Séquences de la piqûre de la punaise de lit (Hase, 1917).
- Figure 69** : Étapes successives (a, b, c) de la pénétration des stylets mandibulaires et maxillaires à travers la peau et dans un vaisseau sanguin (Dickerson et Lavoipierre, 1959).
- Figure 70** : Profil de l'activité électrique de la pompe cibariale au moment de la piqûre (Araujo *et al.*, 2009).
- Figure 71** : Profil de l'activité électrique de la pompe cibariale au moment de la pénétration des stylets et de la phase d'engorgement (C) et profil de l'activité électrique régulier de la phase d'engorgement (D) (Araujo *et al.*, 2009).
- Figure 72** : Profil électrique de la pompe cibariale au moment du retrait des stylets (Araujo *et al.*, 2009).
- Figure 73** : Principe de nourrissage par alimentation artificielle (Hosokawa *et al.*, 2010).
- Figure 74** : Lésion cutanée typique de la piqûre de la punaise de lit chez l'homme (Delaunay *et al.*, 2011).
- Figure 75** : Repas sanguin des *Cimex lectularius* sur des souris Swiss-Webster rasées (à gauche) et injections intradermiques d'extraits de composés salivaires de *Cimex lectularius* (à droite) (Goddard, 2014).
- Figure 76** : Absence de signe cutané retrouvé sur les souris soumises aux piqûres et extraits salivaires des *Cimex lectularius*. après la série de piqûres (Goddard, 2014).
- Figure 77** : Réalisation des biopsies-punch sur le site piqué et exemple d'une biopsie cutanée ne montrant pas de signes en faveur d'une réaction allergique et inflammatoire (coloration éosine et hémalum, grossissement microscopie optique X 100).

- Figure 78** : Principales localisations des punaises de lit dans une chambre [<http://www.sos-punaises-de-lit>].
- Figure 79** : Disposition des meubles et des emplacements à contrôler par le chien dans l'ordre numéroté par les chiffres dans l'étude de Pfiester *et al.*, 2008 dans une chambre d'hôtel reconstituée.
- Figure 80** : Feuilles de haricot vulgaire, *Phaseolus vulgaris* (Szyndler *et al.*, 2013)
- Figure 81** : Piégeage des punaises de lit avec les trichomes visibles en microscopie électronique à balayage recolorisée (Szyndler *et al.*, 2013).
- Figure 82** : Piège « artisanal » des punaises de lit à base de neige carbonique (Wang *et al.*, 2011).
- Figure 83** : Dispositifs de détection des punaises de lit à partir d'appâts dérivés des humains (chleur, CO₂ et composés chimiques) : le CDC 3000 © (à droite) et le NightWatch © (à gauche) (Wang *et al.*, 2011).
- Figure 84** : Le piège Interceptor™, vue de côté (à gauche) et de dessus (à droite) (McKnight et Wang, 2012).
- Figure 85** : Localisations des mutation *kdr* chez les insectes au niveau du canal sodium voltage dépendant (Zhu *et al.*, 2010).
- Figure 86** : Effets du (S)-méthoprène sur *Cimex lectularius* (Naylor et Boase, 2010)
- Figure 87** : Adultes et premiers stades juvéniles morts après l'exposition à la poudre diatomée (Doggett et Russell, 2008).
- Figure 88** : « *Une nuit terrible* », 1896, planche de 121 photogrammes. Tirage sur papier argentique.
- Figure 89** : Pochette et paroles de « *Mean Old Bed Bug Blues* », 1927 Bessie Smith.
- Figure 90** : Affiche de la comédie musicale « *BedBugs !!!* », New York City, 2012.

LISTE DES TABLEAUX

- Tableau I** : Recensement des principaux noms utilisés pour désigner la punaise de lit dans plusieurs langues (Usinger, 1966).
- Tableau II** : Données biologiques sur *Cimex lectularius* (Usinger, 1966 ; Johnson, 1941 et Delaunay *et al.*, 2011).
- Tableau III** : Évolution de la durée de développement en fonction de la température (Usinger, 1966).
- Tableau IV** : Travaux scientifiques rapportant l'utilisation d'un autre hôte animal que l'homme pour nourrir la punaise de lit.
- Tableau V** : Paramètres biologiques du repas sanguin obtenus par l'enregistrement de l'activité électrique d'adultes mâles et femelles de *Cimex lectularius* sur le ventre d'une souris de laboratoire (Araujo *et al.*, 2009).
- Tableau VI** : Taux de survie des punaises adultes à 43 °C selon la durée d'exposition à la chaleur (Schrader *et al.*, 2011).
- Tableau VII** : Taux de survie et d'éclosion des punaises adultes, des œufs et des juvéniles de stade 3 selon les conditions de température et leur durée d'exposition (Schrader *et al.*, 2011).
- Tableau VIII** : Liste des insecticides utilisables dans la lutte contre les punaises de lit (Pesticides and their application 6th edition, de l'Organisation Mondiale de la Santé, 2006).

INTRODUCTION

Fidèle compagne de l'homme, la punaise de lit l'a rejoint de façon certaine au moins depuis l'apparition des tablettes, « contribuant non seulement à sa misère mais également source de folklore, de sujet en pharmacopée et en littérature » (Usinger, 1966).

Parfaitement connu avant la Seconde Guerre Mondiale, cet insecte a disparu de nos vies quotidiennes vers les années 1950.

Depuis la fin des années 1990, les punaises de lit sont revenues en force dans de nombreux pays développés mais les raisons de cette recrudescence ne sont pas clairement connues.

Des facteurs, tels que l'accroissement des voyages internationaux, l'abandon du DDT (dichlorodiphényltrichloroéthane) ainsi que l'apparition de résistances à d'autres insecticides ont probablement contribué à la propagation des infestations.

Les piqûres de ces punaises créent des lésions dermatologiques et allergiques mais également des angoisses psychosociales parfois profondes.

Les lésions pathologiques qu'elle provoque chez les animaux sont beaucoup moins connues.

C'est essentiellement *Cimex lectularius* dont l'aire de répartition est subcosmopolite que nous allons étudier après un très bref rappel sur son origine probable.

Dans une première partie, nous rappellerons l'origine de la punaise de lit depuis l'âge des cavernes et les indices historiques et linguistiques de sa diffusion au cours des siècles.

Puis nous détaillerons ses particularités morphologiques et anatomiques avec un éclairage particulier sur son mode d'accouplement et d'insémination, à la fois rare et particulier, appelé « insémination extragénitale traumatique » (Carayon, 1966).

Dans une seconde partie, seront détaillées les particularités physiologiques permettant de comprendre comment cet insecte hématophage recherche et choisit un hôte animal mais aussi les nuisances de ses piqûres. Nous présenterons enfin la difficulté de la lutte que l'homme mène contre elle depuis fort longtemps et nous analyserons le rôle du chien détecteur comme nouvelle sentinelle disponible.

Pour finir nous évoquerons, l'impact sociétal, financier mais aussi artistique de ce nuisible.

**PREMIÈRE PARTIE : ORIGINE,
MORPHOLOGIE ET CYCLE
ÉVOLUTIF**

Préambule : Position systématique et espèces voisines

On répertorie 40 000 espèces de punaises dans le monde dont 2 000 en France. Elles se nourrissent pour la plupart de sucres végétaux ou sont carnivores.

D'un point de vue systématique, la « punaise de lit » commune, autrement dit l'espèce principale *Cimex lectularius* L, 1758 appartient à :

- **Domaine des Eucaryotes, métazoaires (animaux)** : avec un noyau « vrai », compartiment séparé du reste du contenu cellulaire qui contient le support de l'information génétique ;
- **Embranchement des Arthropodes** : possédant des appendices segmentés aux membres articulés pairs ;
- **Sous-embranchement des Mandibulés (Antennates)** : possédant des antennes et une mandibule **et plus précisément des Hexapodes** avec trois paires de pattes ;
- **Classe des Insectes** : corps en trois parties : tête, thorax, abdomen et pièces buccales externes ;
- **Sous-classe des Ptérygotes** : possédant des ailes, une articulation mandibulaire dicondylienne ainsi qu'une absence de mue postérieure à l'apparition de la maturité sexuelle ;
- **Infra-classe des Néoptères** : deux paires d'ailes qui se replient sur le corps et sont capables de se chevaucher, cycle holométabole ;
- **Ordre des Hémiptères** : appareil buccal transformé en rostre piqueur-suceur, alimentation liquide ;
- **Sous-ordre des Hétéroptères** : possédant des glandes odorifères et des ailes transformées en hémélytre et nettement en deux parties, une coriacée et une membraneuse, les deux paires d'ailes sont disposées sur le corps à plat au repos, rostre nettement détaché de la partie antérieure de la tête ;
- **Infra-ordre des Cimicomorphes** : déprimés dorso-ventralement ;
- **Super-famille des Cimicoïdés** : pratiquant l'insémination extragénitale traumatique avec absence de spermathèque ;
- **Famille des Cimicidés** : ectoparasites temporaires possédant une forme largement ovale, des couleurs peu vives fauve clair à brun sombre, rudiments hémélytraux, dimorphisme sexuel peu marqué ;
- **Genre *Cimex***.

Famille des Cimicidés

Les « punaises de lit » appartiennent à la famille des Cimicidés.

Les Cimicidés vivent en ectoparasites temporaires d'animaux à sang chaud : homme, chauves-souris et oiseaux, tant à l'état nymphal qu'imaginal.

Les représentants connus appartiennent à près de soixante-dix espèces regroupées en vingt-deux genres et six sous-familles : Primicimicinés, Cimicinés, Cacodminés, Afrocimicinés, Latrocimicinés, Haematosiphoninés (Usinger, 1966 ; Froeschner 1988; Coetzee et Segerman, 1992).

Une dizaine seulement d'espèces, appartenant aux Cimicinés et Cacodminés, existent dans la région ouest-paléarctique, et l'Europe n'en compte que six, appartenant aux genres *Cimex* et *Oeciacus*.

La moitié de ces espèces a été découverte dans les années 1950.

Les Cimicidés sont proches des Anthocoridés, famille de petites punaises prédatrices qui s'attaquent aux insectes et aussi des Polyctenidés qui sont des ectoparasites hématophages permanents des chauves-souris.

Les Cimicidés sont des ectoparasites hématophages temporaires, qui habituellement restent dans les nids, les anfractuosités des pièces ou les perchoirs de leurs hôtes entre deux repas de sang. Ils ne sont pas bien adaptés pour grimper sur la fourrure ou les plumes de leurs hôtes en vol mais peuvent le faire en de rares occasions sur de courtes distances. Douze de ces genres sont associés exclusivement aux chauves-souris et neuf aux oiseaux. Seul le genre *Cimex* possède des espèces inféodées aux chauves-souris et d'autres aux oiseaux

Les deux principaux ectoparasites temporaires hématophages ayant pour hôte principal l'humain sont :

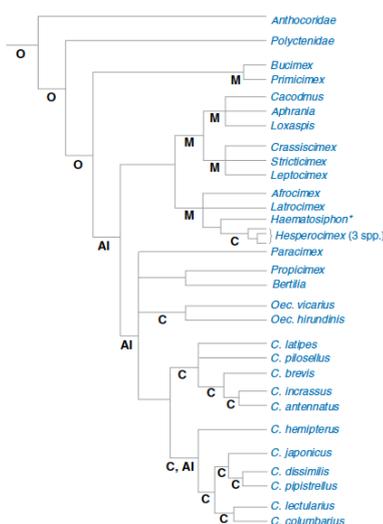
- *Cimex lectularius* Linnaeus, 1758 ;
- *Cimex hemipterus* Fabricius, 1803 en climat chaud.

Cimex columbarius, punaise des oiseaux et *Oeciacus hirundinis*, punaise des hirondelles et des passereaux, susceptibles de piquer l'homme, sont également citées dans cette catégorie.

La phylogénie des Cimicidés repose sur la possession de certains caractères comme un système génital particulier des femelles appelé sinus paragénital que nous détaillerons par la suite, leur relation à l'hôte et la forme de leurs soies (Usinger, 1966 : Jonhson, 1941; Reinhardt *et al.*, 2005)

Sur la figure 1, un arbre phylogénique est représenté basé sur des différences morphologiques (M), le nombre d'ovarioles (O), la possibilité de croisements entre espèces (C) et les résultats des travaux sur l'insémination artificielle (AI) de Carayon (d'après Usinger, 1966).

Figure 1 : Relations de parentés hypothétiques entre les différents membres des Cimicidés (Reinhardt *et al.*, 2005). Cet arbre est basé sur des différences morphologiques (M), le nombre d'ovarioles (O), la possibilité de croisements entre espèces (C) et les résultats des travaux sur l'insémination artificielle (AI) de Carayon (d'après Usinger, 1966).



1/ ORIGINE DE LA PUNAISE DE LIT

Tous les Cimicidés, parasitent exclusivement soit les chauves-souris, soit certains oiseaux (hirondelles, martinets). Plusieurs espèces de chauves-souris habitaient les grottes et leurs parasites aussi.

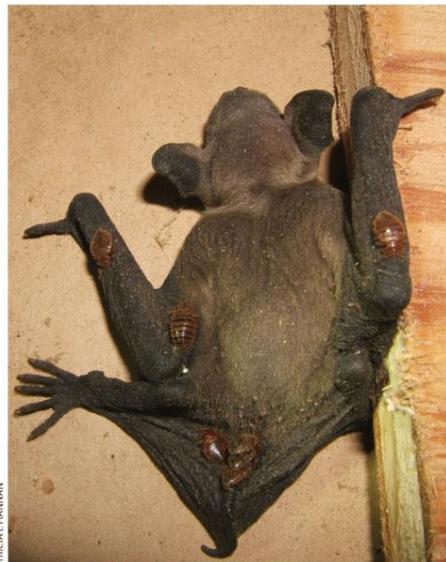
C'est là qu'une espèce (sans que l'on sache laquelle précisément) s'est adaptée à l'homme il y a environ 40 000 ans.

Avec le temps, il y a eu spéciation et apparition d'une nouvelle espèce : *Cimex lectularius*.

1.1 Premières traces de la punaise de lit dans les sociétés humaines

Sailer (1952) affirmait que *Cimex lectularius* avait choisi comme hôte l'homme et les chauves-souris (fig. 2) lorsqu'ils vivaient ensemble dans les grottes du Moyen-Orient pendant la préhistoire. Les punaises (fig. 3) ne se seraient adaptées que bien plus tard aux habitations créées par les hommes et leur répartition géographique se serait faite en parallèle de l'avancée de la civilisation.

Figure 2 : Punaises de chauve-souris (Hannan, 2010) *Cimex adjunctus*, espèce proche de *Cimex lectularius*, en train de se nourrir sur une chauve-souris *Eptesicus fuscus*.



Vlassov (1929) aurait même trouvé la localisation exacte de leur « biotope d'origine », une sorte d'immense grotte au Turkménistan où des chauves-souris et des punaises vivaient recluses, bien éloignées des populations humaines. Cependant, les punaises trouvées dans cette grotte n'étaient pas des *Cimex lectularius* (au vu de leur description morphologique) mais plutôt une nouvelle espèce de punaise inféodée aux chauves-souris (fig. 3) et non encore décrite à l'époque.

Figure 3 : Représentation de *Cimex lectularius* Linnaeus, 1758, deux formes adultes, à gauche la femelle et à droite le mâle (Usinger, 1966).
Grossissement x 18.



D'autres localisations géographiques originales ont été supposées, comme le Sud de l'Asie et l'Afrique, mais ceci sur la base de preuves morphologiques assez faibles.

La punaise de lit n'existait probablement pas en Amérique avant l'arrivée des espagnols puisqu'il n'y a pas de nom amérindien pour la désigner.

Selon Oakley (1956), l'homme n'a pas été en permanence un occupant des grottes ou des abris sous roche avant d'avoir domestiqué le feu il y a 250 000 ans en Europe.

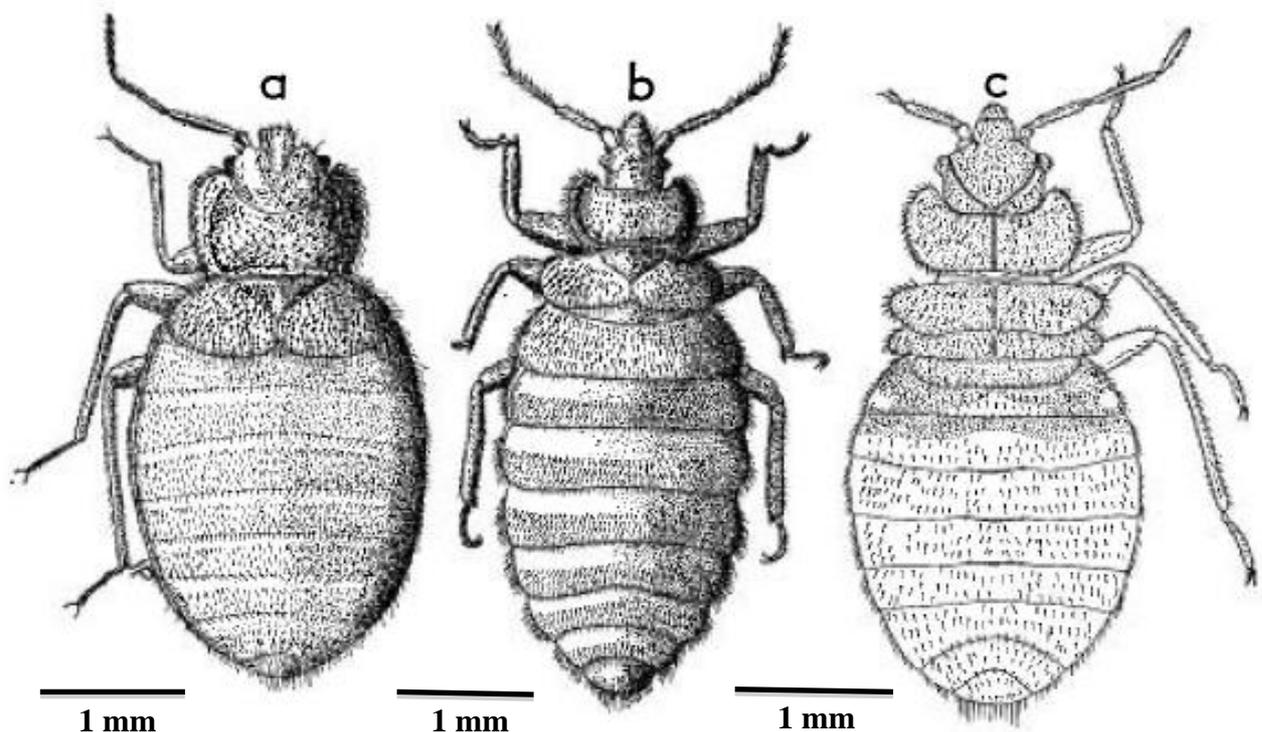
Il y a environ 100 000 ans, l'homme de Néanderthal vivait dans des grottes du Moyen-Orient avec des chauves-souris murines (genre *Myotis*) et rhinolophes (genre *Rhinolophus*) et peut-être d'autres espèces. L'homme de Cro-Magnon vivait probablement dans des conditions similaires lors de la dernière ère glaciaire (12 000 ans avant JC).

De 8000 à 5000 ans avant JC, ce furent les prémices de l'agriculture et de la domestication autour du croissant fertile en Asie du Sud-Ouest. Même si le « déménagement » des grottes vers des habitations concentrées en villages fut très progressif (témoin la vie dans des grottes de certaines populations en Europe ou au Moyen-Orient de nos jours), c'est probablement lors de ce « grand dérangement » que les punaises sont devenues des parasites permanents de l'homme.

Ce phénomène a été très certainement amplifié par la tendance au rassemblement des populations dans de grandes cités de dizaines de milliers d'habitants entre le Tigre et l'Euphrate en 4000 avant JC.

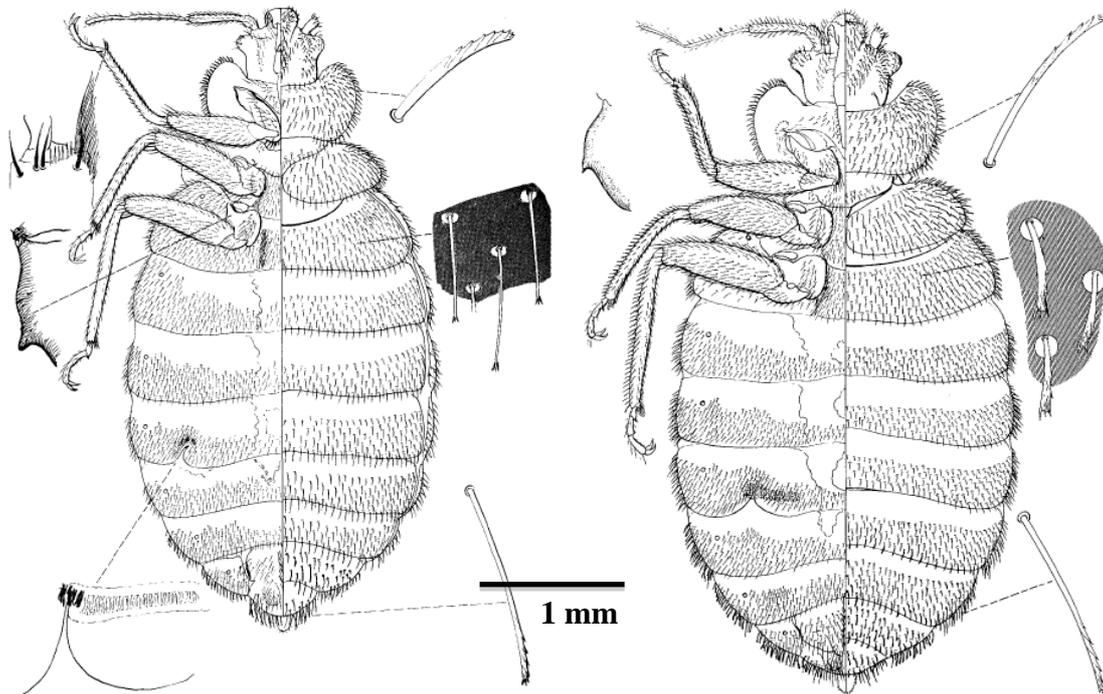
Une autre espèce, *Cimex columbarius*, parasite des pigeons en Europe occidentale, est morphologiquement très proche de *Cimex lectularius* (fig. 4 et 5).

Figure 4 : Comparaison de la morphologie de *Cimex lectularius* adulte femelle (a), d'une punaise de chauve-souris : *Cimex pipistrelli* adulte femelle (b) et de *Cimex lectularius*, juvénile stade V (c) (Usinger, 1966 et Péricart, 1972).



Une autre espèce, *Cimex columbarius*, parasite des pigeons en Europe occidentale, est morphologiquement très proche de *Cimex lectularius* (fig. 4 et 5).

Figure 5 : Comparaison morphologique de *Cimex columbarius* (gauche) et *Cimex lectularius* (droite) (Usinger, 1966).



L'origine de ces deux espèces serait l'espèce primitive parasitant les chauves-souris dans les grottes. Celle-ci se serait directement adaptée aux pigeons sauvages habitant dans les grottes, ou bien indirectement, après adaptation à l'homme et à ses habitations, elle serait passée alors sur le pigeon lors de sa domestication dans l'Antiquité.

En dépit de ces origines communes très vraisemblables, ces deux espèces ne s'observent pas actuellement en colonies mixtes. Leurs croisements éventuels ne sont pas féconds, bien que la copulation entre individus appartenant à l'une et à l'autre de ces espèces soit possible. Le sperme d'une espèce est même toxique pour l'autre, ce qui amène la mort des femelles fécondées par copulation croisée (Omori, 1939).

Leur adaptation à une espèce d'hôte, ou à un développement dans un milieu différent, s'est sans doute réalisée depuis suffisamment longtemps pour que cela se traduise désormais par une incompatibilité génétique. Ceci explique en partie la rareté de la coexistence en un même lieu de populations des deux espèces parasitant l'homme.

Depuis que l'homme, quittant les cavernes de la préhistoire, puis abandonnant la vie nomade qui a suivi, s'est mis à édifier des habitations pour y vivre en sédentaire, *Cimex lectularius*, la punaise des lits, actuellement cosmopolite, a commencé à partout proliférer. Parasite synanthrope, elle s'est peu à peu répandue, transportée dans les bagages, dans toutes les régions du monde que l'homme a colonisées au cours de ses migrations. Il est vraisemblable que les punaises, déjà abondantes dans l'Antiquité en Égypte, en Grèce et en Italie, suivirent les déplacements des légions romaines lors de leurs conquêtes dans une bonne partie de l'Europe.

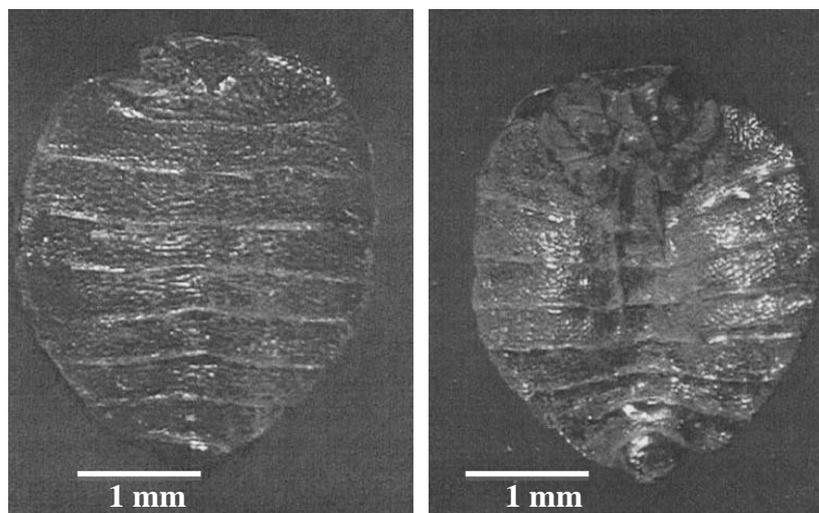
La diffusion de *Cimex lectularius* n'est pas facile à rechercher mais nous avons des preuves de sa présence en Grèce en 400 avant JC, en Italie en 77 après JC ainsi qu'en Chine en 600 après JC.

La comparaison des textes médicaux chinois et japonais amène Blanchard (1940) à penser que, au moins au XVIIIe siècle, les punaises, qui pullulaient autant en Chine qu'en Europe, étaient, sinon absentes au Japon, du moins extrêmement rares

En 1996, on a même retrouvé un vieux spécimen d'un *Cimex* dans une tombe égyptienne (fig. 6) : il s'agit du plus vieux témoin de l'association entre l'homme et cet ectoparasite, datant d'au moins 3 500 ans. Le désert égyptien et la dessiccation qu'il provoque fournissent des conditions propices à la conservation des matériaux biologiques. Dans cette cité d'Amarna à 270 km. au sud du Caire, créée par Akhenaton (1352-1336 avant J.C.) et appelée « Village des ouvriers », les archéologues ont retrouvé de très vieux spécimens de *Cimex lectularius* et de la puce humaine *Pulex irritans*. Sur ces vieux spécimens, il est assez difficile de distinguer *Cimex lectularius* de *Cimex columbarius*, la punaise du pigeon, même si cette dernière n'a jamais été observée en Afrique (Usinger, 1966).

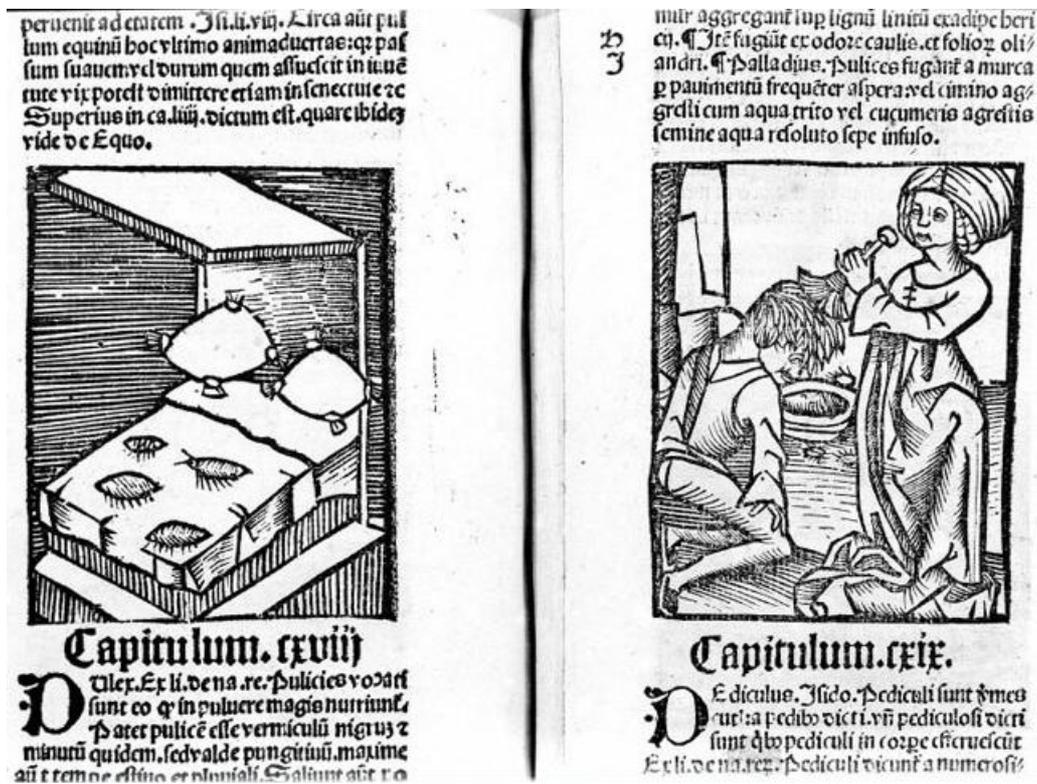
La faune cependant et le contexte archéologique sont plus en faveur de *Cimex lectularius* (Panagiotakopulu et Buckland, 1996).

Figure 6 : Vue ventrale du vieux spécimen de *Cimex lectularius* (gauche) et dorsale (droite) (Panagiotakopulu et Buckland, 1996).



Selon Kemper en 1936, les premières traces écrites de la présence de la punaise de lit datent du 11^{ème} siècle pour l'Allemagne à Strasbourg (fig. 7), au 13^{ème} siècle en France et en 1538 en Angleterre.

Figure 7 : « Beg bugs and head lice », Wellcome library, enluminure d'Hortus Sanitatis, Strasbourg, 1499.



Pour de nombreux auteurs, l'insularité de la Grande-Bretagne aurait, pendant un certain temps, protégé celle-ci contre l'invasion des punaises, qui y seraient apparues beaucoup plus tardivement que dans le reste de l'Europe.

Il a souvent été dit et répété que la « punaise de lit » n'existait pas en Angleterre avant le grand incendie de Londres de 1666 et que celle-ci fut transportée avec le bois d'Amérique acheminé pour la reconstruction (Latreille, 1829). Cependant, Moufet en 1634 relate déjà que l'on demandait conseil à Thomas Penny en 1538 au sujet de gênantes « *Cimex* » dans une propriété de Londres.

Une autre controverse existe sur la période de leur arrivée outre-Manche.

Pour la raison énoncée plus haut, à savoir une très vraisemblable diffusion des punaises dans les bagages des légions romaines, il nous semble raisonnable de penser que la colonisation de l'Angleterre par ces insectes a commencé au moins dès les premiers temps de l'ère chrétienne, puisqu'une bonne partie de ce pays a été occupée pendant plusieurs siècles par les Romains, et cela jusqu'aux invasions barbares.

Il nous est donc difficile d'admettre l'opinion, souvent émise, d'une arrivée des punaises en Angleterre vers 1670, dans les bagages des Huguenots chassés de France par les persécutions.

Pour certains, l'extension des punaises dans les pays nordiques se serait faite plus tardivement, seulement au XIXe siècle en Suède.

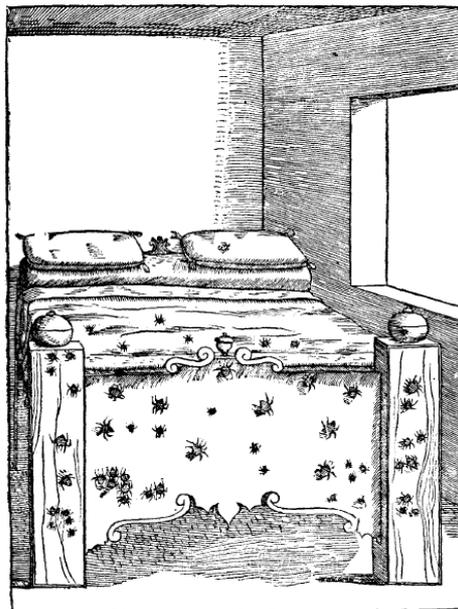
Dans le *Grand dictionnaire universel* du XIXe siècle de Larousse, paru en 1874, il est même dit : "Il paraît qu'elles [les punaises] sont inconnues dans les pays très septentrionaux, comme en Suède, au Danemark, en Russie". Cette opinion nous semble infirmée par le fait que Linné, dans l'édition de 1745 de *Systema Naturae*, au n°646 de son inventaire, parmi les noms donnés antérieurement à la punaise, cite celui alors utilisé en Suède : "*Suecis : Wagglus*", ce qui laisse supposer qu'elle y était déjà connue ...

De même, en Russie, les allusions aux punaises dans plusieurs textes littéraires du début de ce siècle font penser que celles-ci y avaient déjà été introduites depuis un certain temps.

Le développement des punaises en Europe septentrionale y a été sans doute moins rapide qu'ailleurs en raison des conditions climatiques plus dures, pendant une partie de l'année, défavorables à la biologie de l'insecte.

L'utilisation du feu pour le chauffage a fait de l'homme un hôte encore plus approprié pour la punaise de lit, surtout en hiver dans les régions tempérées (fig. 8). Johnson en 1941 a prouvé le lien entre l'utilisation massive du chauffage au bois dans les habitations et l'énorme augmentation des infestations en Europe du Nord au début du vingtième siècle.

Figure 8: Ancienne gravure sur bois montrant une infestation de punaises de lit (Matthioli, 1568).



Dans le Nouveau Monde, l'arrivée de la punaise des lits est difficilement datable.

À notre connaissance du moins, rien ne permet d'affirmer qu'elles existaient déjà sur le sol américain avant l'arrivée des Conquistadors. Il est possible qu'elles y soient arrivées, là aussi, dans les bagages des armées espagnoles, puis, plus tard, dans ceux des immigrants européens, dans leur grande majorité issus des classes les moins favorisées à l'époque.

L'un des arguments avancés en faveur de l'absence de punaises de lit dans le Nouveau Monde avant l'arrivée des Espagnols est l'absence totale de noms pour les désigner chez les populations autochtones d'alors.

Ce que l'on sait, c'est qu'elles étaient connues dans le Nouveau Monde dans la seconde moitié du XVII^e siècle, si l'on se réfère à Tryon, un Anglais qui écrit en 1682 que les punaises infestent *Nouvelle Angleterre, Barbade, Jamaïque. ..* "

1.2 Étymologie

Le langage et le folklore sont des preuves tangibles de la présence des punaises de lit dans les temps anciens. En annexe II, III et IV, on trouvera les témoins de leur utilisation en pharmacopée et leur impact dans certains domaines artistiques.

Les différents noms pour désigner la punaise de lit

Toutes les langues indo-européennes, africaines et orientales ont des noms pour désigner les « punaises de lit ». Il est illusoire de tenter de tous les répertorier. Beaucoup de variantes existent, en plus des noms familiers et de l'argot qui existent dans toutes les langues (Tableau I).

Rien qu'en français, les noms de la punaise des lits en argot sont : la roupie, la négresse (nom commun avec la puce), la lentille, le bouton de pieu. Au Québec, on la désigne comme punaise des murs, punaise de tapisserie, gendarme, pentatome,..

Pour les langues dérivées du latin, les noms de groupes reposent sur le mot « **cimex** », les langues germaniques sur « **Wandlaus** » (« *laus* »: pou, puceron ; « *wand* » : cloison, paroi, paravent, porte) et dans les langues slaves, sur « pluskwa » signifiant appartement.

En français, les dictionnaires en 1850 témoignent des différentes maladies qu'on lui impute alors.

Dictionnaire de médecine Flammarion :

(lat. putere = puer et nasus= nez) *Cimex lectularius* insecte hémiptère, hétéroptère hématophage de la famille des Cimicidés, au corps déprimé, à la tête pentagonale, dont le prothorax, échanuré en avant, possède des bords minces, très développés, relevés latéralement, et qui jouerait un rôle vicariant dans la transmission de la fièvre récurrente cosmopolite et d'un certain nombre de rickettsioses.

Dictionnaire Hachette :

Petit insecte, hétéroptère, au corps roux aplati, parasite de l'homme qu'il pique pour se nourrir de son sang ; la punaise transmet le typhus.

Dictionnaire Larousse :

Nom féminin du latin putere (puer) et nasus (nez).

Insecte à corps aplati qui dégage une odeur âcre et repoussante :

- *punaise des lits, à ailes réduites qui se nourrit de sang,*
- *punaise des bois, qui se nourrit de sève.*

Tableau I : Principaux noms utilisés pour désigner la punaise de lit dans plusieurs langues (Usinger, 1966)

NOM	LANGUE	SIGNIFICATION
Coris	Grec	Piquer, et d'où vient probablement le terme coriandre. La coriandre (persil arabe) est l'une des plus anciennes épices au monde et lorsque l'on broie ses feuilles et ses graines non mûres, une odeur âcre s'en dégage très proche de celle des punaises de lit. (<i>Encyclopedia of Spices</i> 2010). Semence car les punaises ont la forme de certaines semences La désignation de l'espèce <i>lectularius</i> fait référence au lit ou au canapé
Cimex	Latin	Punaise, tandis que la désignation de l'espèce <i>lectularius</i> fait référence au lit ou au canapé
Cimice	Italien	Dérivé de cimex
Chinche	Espagnol vers 1400	Castillan pour cimex, toujours utilisé de nos jours, « chinche de cama » pour punaise de lit
Chinga	Gaulois	Dérivé de Cimex
Wanze	Bavarois vers 1200	Abréviation pour pou des murs
Wandluis	Hollandais	Pou des murs
Wegluis	Allemand avant 1200 (Alt Deutsch)	Pou des murs
Wandlaus	Allemand	Pou des murs
Wall louse	Anglais	Pou des murs
Wägglus	Suédois	Pou des murs
Vaeggelus	Danois	Pou des murs
Wäntele	Suisse alémanique	Petite « Wanze » (punaise)
Nachtkrabber	Allemand (région d'Eifel)	Rampant de nuit
Venerschen	Allemand (île de Fehmarn)	Petite vénineuse
Tüchwanze	Allemand (Schleswig-Holstein)	Insecte des tissus
Tapetenflunder	Allemand (Ruhr)	Insecte du papier peint
Kammerflunder	Allemand (Dresde)	Insecte de chambre
Punaise	Français	Puer
Perceveja	Portugais	Poursuivre
Kotilude	Finois	Pou des maisons
Stenice	Tchèque	Mur
Plostice	Tchèque	Appartement
Pluskwa	Polonais	Appartement
Poloska	Hongrois	Appartement
Klop	Russe	
Bug	Anglais-celtique	Esprit, fantôme, lutin
Buk	Arabe commun	Dérivé probablement du « bug » anglais des voyageurs
Akalan	Egyptien utilisé dans les villages	Qui démange
Uddamsa	Sanskrit	Quelqu'un ou quelque chose qui mord
Piq-seq	Chinois (Shanghai)	Pou des murs
Tokozirami	Japonais	Pou du lit
Pishpesh	Hébreu	
Chuar	Shilluk (Sudan)	
Plosnita de pat	Roumain	

2/ MORPHOLOGIE

Comme la plupart des Hémiptères, les Cimicidés sont déprimés dorso-ventralement, ils présentent en outre la forme largement ovale caractéristique des « punaises de lit ».

Ils arborent en général des couleurs peu vives et peu variées, leur pigmentation étant entièrement fauve clair à brun sombre.

Les Cimicidés n'ont pas d'ailes mais seulement de petits rudiments hémélytraux, leur taille se situe entre 3 et 8 mm.

Le dimorphisme sexuel marque peu les Cimicidés : les mâles sont en général plus minces et plus petits que les femelles.

2.1 Morphologie des adultes.

Un adulte à jeun mesure environ 4 à 7 mm de long, après s'être nourri il grossit légèrement et prend une teinte foncée rouge sang.

Le corps des « punaises de lit » est ovale, court, et très déprimé.

De couleur brun clair ou rougeâtre à brun-noir, (fig. 9) leur tégument est brillant, à ponctuation piligère bien marquée à l'exception des yeux composés ; la pubescence concolore est par ailleurs formée de poils de diverses formes (fig. 9).

Figure 9 : *Cimex lectularius* (mâle), grossissement X 40, (The Natural History Museum of London, Naskrecki, 2014).



2.1.1 Tête

La tête prognathe est courte et trapue (1,3-1,4 fois aussi large que longue du bord postérieur des yeux jusqu'à l'apex), le front est large (5-7 fois aussi large que les yeux vus de dessus) et les yeux saillants (noirs et sessiles), à facettes grossières (les yeux sont toujours présents, les ommatidies sont assez grosses et assez peu nombreuses chez les Cimicidés et ils ne possèdent pas d'ocelles).

Le rostre est robuste et court (fig. 10), comporte quatre articles et est tri-articulé (l'article basilaire très court semble ne constituer que la partie postérieure du suivant), il atteint au plus le bord avant des hanches antérieures.

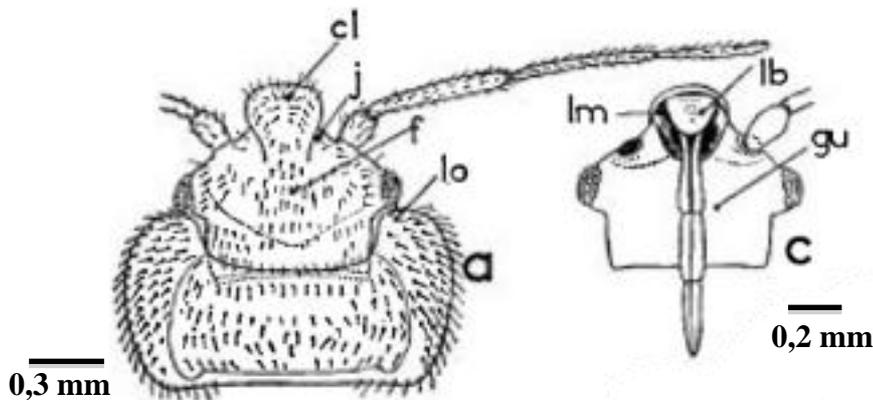
La souplesse de l'article basilaire, en grande partie membraneux, permet à tous ces insectes de rabattre leur rostre sous le corps ou au contraire de le projeter en avant.

L'appareil buccal de type piqueur-suceur est situé en partie ventrale et composé d'un labium articulé en gouttière atteignant le pro-thorax, et contenant une paire de stylets mandibulaires et une paire de stylets maxillaires jouant le rôle de lames.

Figure 10 : Tête, rostre et antenne de *Cimex lectularius* (Usinger, 1966).

a et c : Tête, rostre, antenne et pronotum, en face dorsale et ventrale de *Cimex lectularius* ;
(Snodgrass, 1944) ;

cl, clypeus ; f, front ; gu, gula ; j, joue ; lab, labium ; lb, labre ; lm, lobe maxillaire ; lo, lobe antérieur du pronotum ;

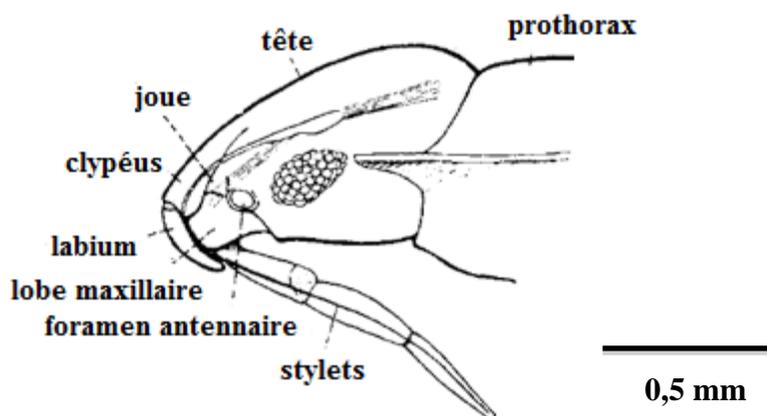


Les antennes ne comportent que 4 articles apparents (fig. 11) ; elles sont entièrement pubescentes (à l'exception de la base des antennes).

Les articles sont subégaux en longueur : le 1^{er} article antennaire, le plus court (1,5 fois aussi long que large), est épais, le 2^{ème} est allongé (0,8-0,9 fois aussi long que la distance interoculaire) et beaucoup plus mince, les deux derniers sont très minces (fig. 11).

De plus, les troisième et quatrième segments sont plus sveltes et transparents que les deux autres.

Figure 11 : Tête de *Cimex lectularius* (Snodgrass, 1944).



La construction de base des pièces buccales des Cimicidés est identique à celle de tous les Hétéroptères.

Les structures capables de percer la peau sont formées par les stylets mandibulaires et maxillaires (fig. 12 et 13). En position de repos, elles sont coaptées, situées dans une large rainure centrale du labium (fig. 14 et 15).

Figure 12 : Pièces buccales de *Cimex lectularius* (Cobben, 1978).

A : vue ventrale de l'extrémité du rostre, X 500 : ap : plaque apicale, s : sensilles ; **B :** vue latérale des stylets mandibulaires, X 200 ; **C :** vue 3/4 des stylets mandibulaires, X 250 ; **D :** stylet maxillaire droit ; **E :** stylet maxillaire gauche.

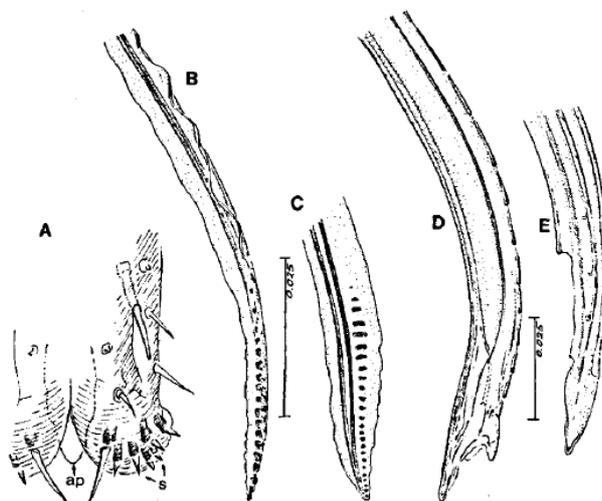
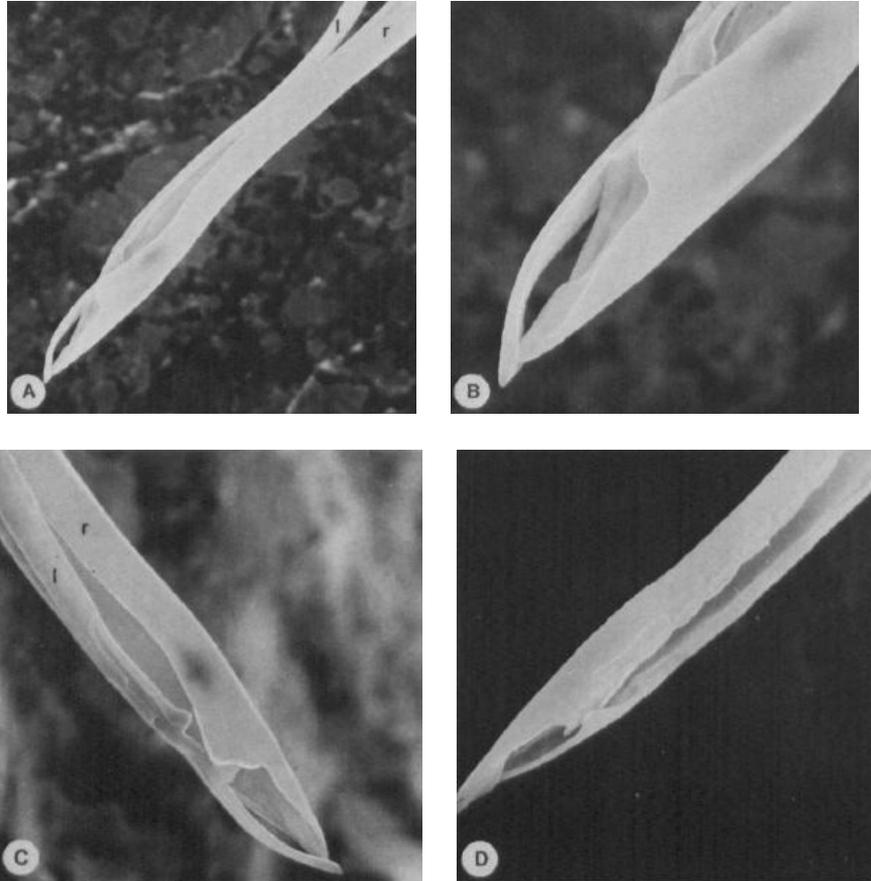


Figure 13 : Observation en microscopie électronique à balayage des stylets maxillaires de *Cimex lectularius* (Cobben, 1978).

A-C : apex des stylets maxillaires en vue ventrale (A : X 700 ; B : X 2 100 ; C : X 1 400)
l : stylet maxillaire gauche et r : stylet maxillaire droit ; D : vue interne du stylet maxillaire droit X 1 400.



Les études anatomiques du rostre des *Cimex* ont montré que les stylets mandibulaires étaient beaucoup plus fins que les stylets maxillaires et que la section du canal alimentaire était très large comparée à celle du canal salivaire (fig. 13, 14 et 15).

Figure 14 : Rostre de *Cimex lectularius* en microscopie électronique à balayage recolorisée en coupe transversale et son plan de coupe (Berenger, 2011 d'après Delaunay *et al.*, 2012).

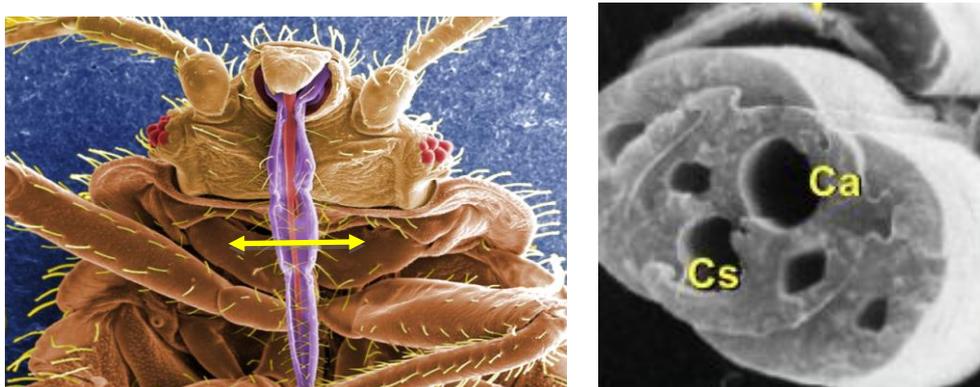
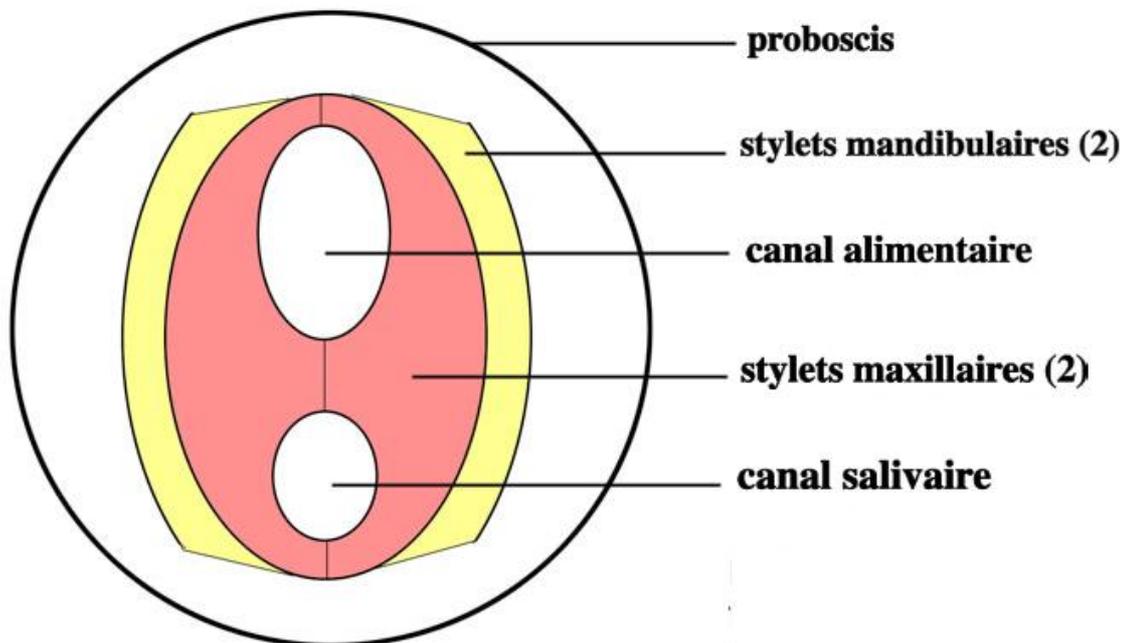


Figure 15 : Schéma du rostre de *Cimex lectularius* en coupe transversale (Armstrong, 2011).



N.B. : Les deux stylets sont coaptés afin de former le canal salivaire et alimentaire.

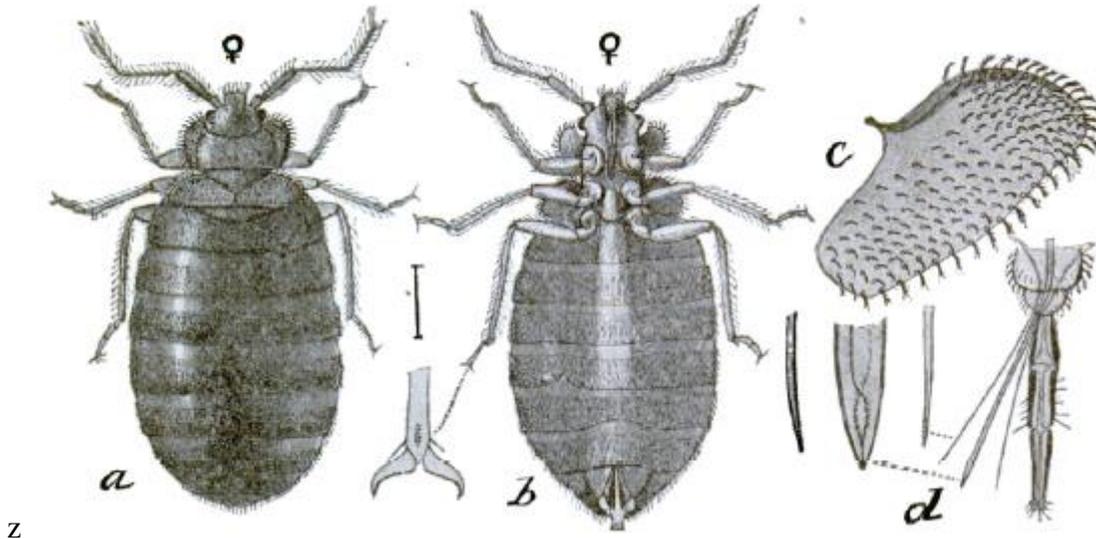
Dickerson et Lavoipierre (1959) ont conçu un mécanisme avec lequel ils ont pu observer et photographier à travers un microscope les mouvements des pièces buccales de *Cimex lectularius* en train de piquer les tissus et chairs transparents d'une oreille de souris. Ils ont également étudié des coupes histologiques des pièces buccales et du tissu de l'hôte en coupant le proboscis au moment de la pique.

2. 3 Thorax

Le thorax est composé de trois segments. Le prothorax est bien plus large que le mésothorax et le métathorax. Généralement, le prothorax est deux fois plus large que long, le mésothorax est formé d'un pli triangulaire et le métathorax ressemble à un croissant. Des ailes vestigiales sont attachées au thorax (fig. 16).

Figure 16 : Vues dorsale et ventrale de *Cimex lectularius* (Marlatt, 1916).

(a) femelle adulte gorgée de sang, vue dorsale ; (b) vue ventrale et détail des tarse ; (c) aile vestigiale agrandie X 200 ; (d) pièces buccales, agrandissement X 150. La taille réelle de l'insecte correspond à la lettre I entre (a) et (b).



Le prothorax ou pronotum des *Cimex*, plus ou moins déprimé latéralement, large, présente en avant deux expansions lamellaires sur les côtés, enchâssant la tête et s'avancant derrière les yeux, que l'on nomme lobes antérieurs.

Les soies des bords du pronotum sont denticulées sur les côtés et à l'apex, non ou peu effilées, et sont plus ou moins visiblement arquées vers l'arrière. Le disque de la tête est un peu bombé ; la pubescence sétiforme est assez également répartie, avec toujours une rangée de poils épais et denticulés sur les bords latéraux.

Ces poils arqués vers l'extérieur et en arrière (aussi longs que la largeur du 1^{er} article antennaire) forment une frange caractéristique de l'espèce *Cimex lectularius*.

Chaque segment thoracique comprend une paire de pattes articulées.

Les plaques hémélytrales subtrapézoïdales forment les ailes vestigiales. Elles sont arrondies, sans subdivision ; leurs soies sont du même type que celles du pronotum.

Le métasternum est tronqué postérieurement.

Le mésothorax et le métathorax possèdent chacun sur leur face ventrale une paire de stigmates très peu visibles.

Les épipleures méso-thoraciques ne sont pas différenciés chez les Cimicidés, ils portent des aires cuticulaires propres aux glandes mésothoraciques que tous les Hétéroptères possèdent.

Pattes

Une patte est constituée d'une série de segments linéaires, à savoir la hanche typique des insectes (la coxa), le trochanter, le fémur puis le tibia et le tarse.

Du fait de son point d'attache articulaire avec le thorax, la hanche est corpulente, aplatie et courte.

Le trochanter est une petite structure triangulaire fusionnée avec le fémur qui est bien plus large, tubulaire et constitue de ce fait le segment majeur de la patte (fig. 17).

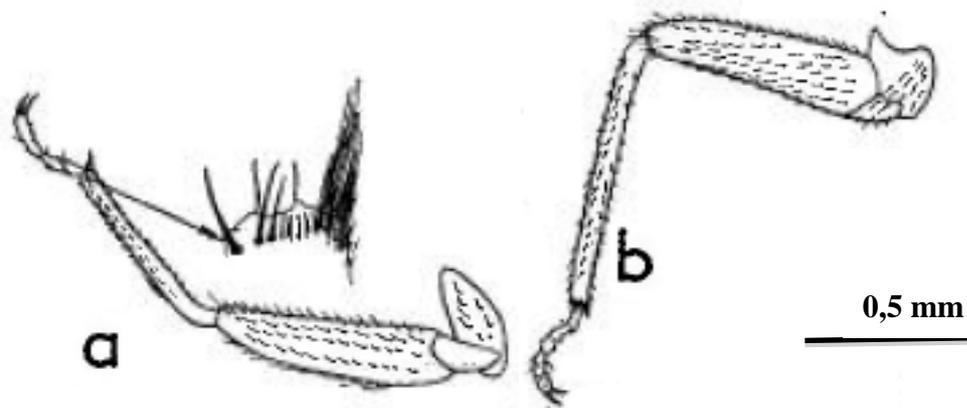
Le tibia simple est plus long et svelte que les autres segments et est garni de rangées d'épines (surtout les pattes postérieures), à son extrémité apicale il porte de petits coussinets de soies très serrées.

Le tarse est tri-articulé avec deux griffes à sa base.

Les pattes des « punaises de lits » ne sont de ce fait pas adaptées pour grimper mais pour se mouvoir rapidement sur le corps de l'hôte.

Figure 17 : Pattes de *Cimex lectularius* (Usinger, 1966).

a, b, *Cimex lectularius* ; a, avant droite ; b, arrière droite.



2.4 Abdomen

L'abdomen est grand, large et elliptique.

Comme chez la plupart des Hémiptères et tous les Cimicoïdés l'abdomen se compose de 11 segments plus ou moins reconnaissables, dont les deux derniers (X, XI), très petits, sont invaginés l'un dans l'autre pour constituer le tube anal (fig. 19). Les segments VIII et IX (chez la femelle) et le segment IX (chez le mâle) forment le complexe génital et sont considérablement modifiés en vue de cette fonction.

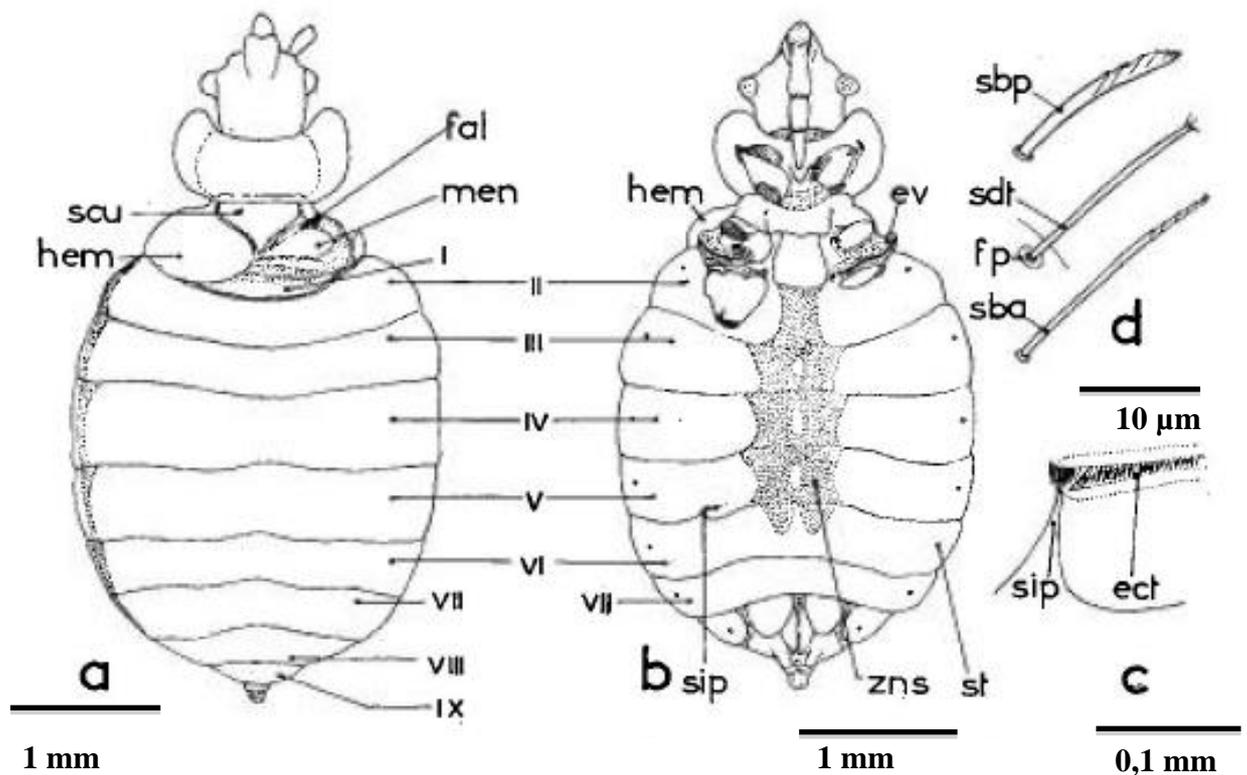
Le segment I est seulement représenté sur la face dorsale et le plus souvent faiblement sclérifié ; les segments II à VIII (chez le mâle) ou II à VII (chez la femelle) sont de structure normale, c'est-à-dire qu'on y distingue une face dorsale (tergite) et une face ventrale (sternite) ; une paire de stigmates est visible latéralement sur leur face ventrale (fig. 18).

L'abdomen des Cimicidés est peu variable ; les membranes intersegmentaires sont amples et les sternites II à V restent membraneux en leur milieu ; la région pleurale est par ailleurs incomplètement sclérifiée, ce qui autorise la distension et la réplétion complète de l'abdomen lors des repas de sang (aspect de grain de groseille) ; le segment VIII du mâle est dissymétrique et tourné vers la gauche.

La pubescence (assez fine) est plus longue sur la marge postérieure des sclérites que sur leur partie antérieure.

Figure 18 : Vues abdominales d'une femelle *Cimex lectularius* (Usinger, 1966).

a, face dorsale ; b, face ventrale ; c, détails du sinus paragénital ; d, types de soies. I à IX, urites abdominaux ; ect, ectospermalège ; ev, aire d'évaporation odorifère ; fal, foramen alaire ; fp, fossette piligère ; hem, rudiment hémélytral ; men, métanotum ; sba, soie de bordure apicale des segments génitaux ; sbp, soie de bordure latérale du pronotum ; scu, scutellum ; sdt, soie du disque du 2^{ème} tergite ; sip, sinus paragénital ; st, stigmate ; zns, zone non sclérifiée.



3/ ANATOMIE DES ADULTES

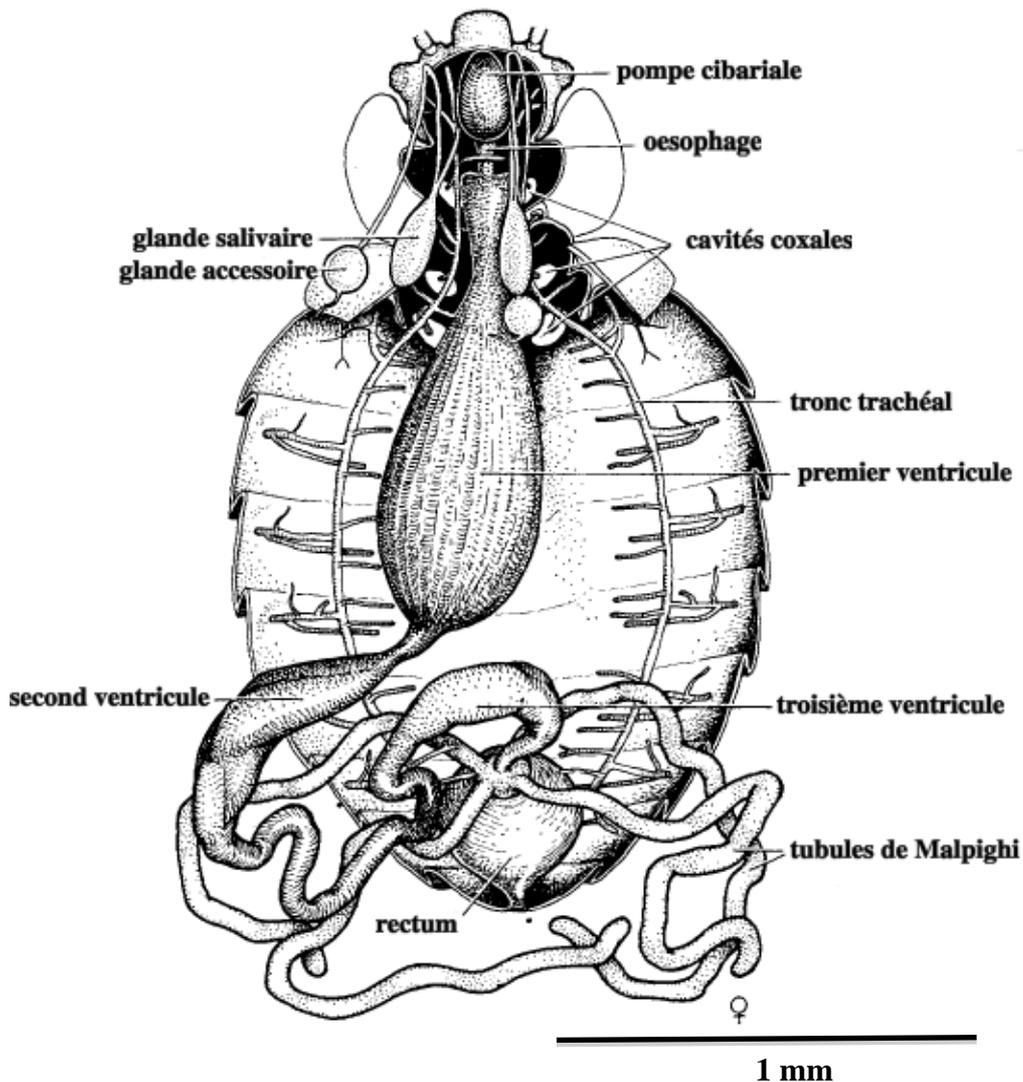
3.1 Système circulatoire

L'appareil circulatoire est composé d'un simple vaisseau dorsal contractile et épais assurant la propulsion d'arrière en avant d'une hémolymphe, un « sang » sans pigment respiratoire, mais riche en cellules phagocytaires. Ce vaisseau va, en se rétrécissant, du ganglion cérébral, qui correspond au cerveau de l'insecte, à l'extrémité postérieure de l'abdomen.

3.2 Système respiratoire

Il existe deux principaux réseaux trachéaux longitudinaux avec de nombreuses ramifications desservant tous les organes. À proximité de chaque stigmate, une ramification se dédouble pour atteindre le principal réseau trachéal le desservant. Il y a deux paires de stigmates thoraciques et sept abdominaux (fig. 19).

Figure 19 : Anatomie d'une femelle *Cimex lectularius* mettant en évidence le système digestif et une partie de système trachéal (Catts, 1923).



3.3 Système digestif

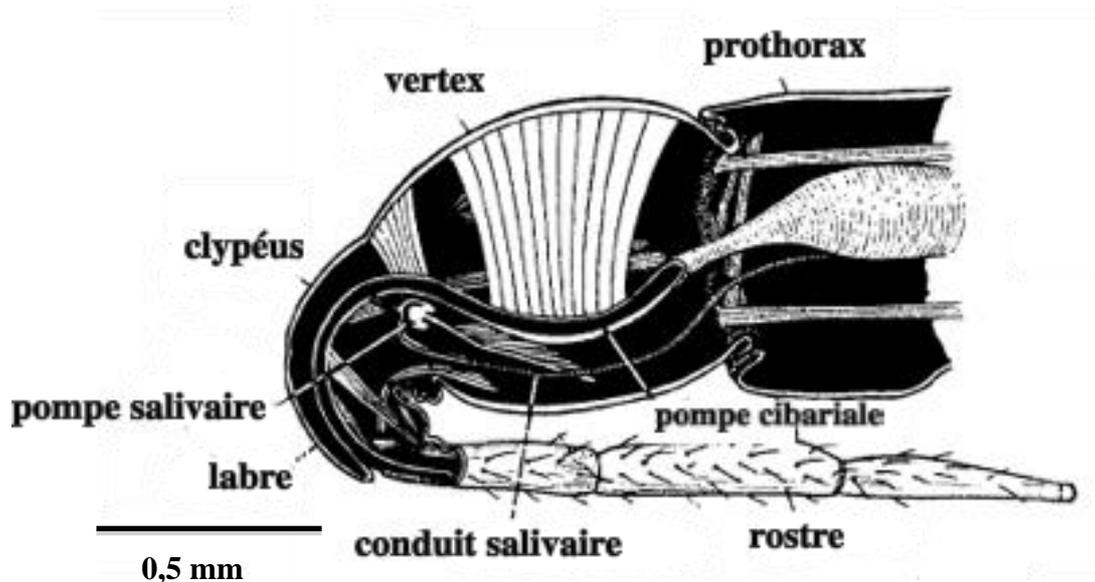
Le tube digestif est trois à quatre fois plus long que le corps.

Dans la tête, le canal alimentaire des stylets maxillaires est connecté à la pompe cibariale (fig. 20).

Les glandes salivaires, composées d'une glande principale (en forme de poire) et d'une glande accessoire tubulaire sont en réalité situées dans le thorax mais sont reliées par leurs longs canaux jusqu'au rostre.

La pompe salivaire pousse la salive vers le canal salivaire. La pompe cibariale possède des muscles dorsaux et latéraux afin de mieux pomper le sang de l'hôte (fig. 21 et 22). Elle est aussi reliée à un œsophage de paroi très fine, qui se prolonge par un premier ventricule (rôle d'estomac chimique) oblong, plus ou moins boursoufflé, le plus souvent rempli d'une pulpe alimentaire sanguine.

Figure 20 : Représentation schématique de l'anatomie interne de la tête de *Cimex lectularius* vue de profil (Snodgrass, 1944).



L'estomac se rétrécit brutalement en un sphincter qui le connecte au second ventricule puis, via une région tubulaire, au troisième ventricule, puis au rectum après le débouché des tubes de Malpighi (fig. 22 et 23).

Figure 21 : Région de la pompe cibariale au microscope électronique à balayage chez une femelle de *Cimex lectularius* et en section transversale après coloration à l'éosine-hémalum. (Goddard et De Shazo, 2012).

Les flèches sont positionnées sur la musculature.

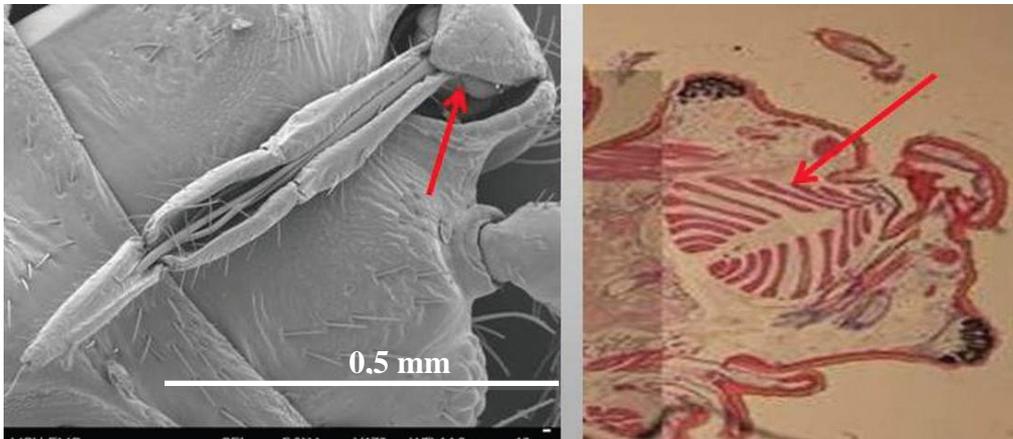


Figure 22 : Coloration à l'éosine hémalum des structures internes d'une femelle de *Cimex lectularius* (Goddard et De Shazo, 2012).

Les flèches de gauche à droite indiquent : sang partiellement digéré dans l'estomac, muscles des pattes et œil. Le plan de coupe s'étale sur 2 mm de long.



3.4 Système nerveux

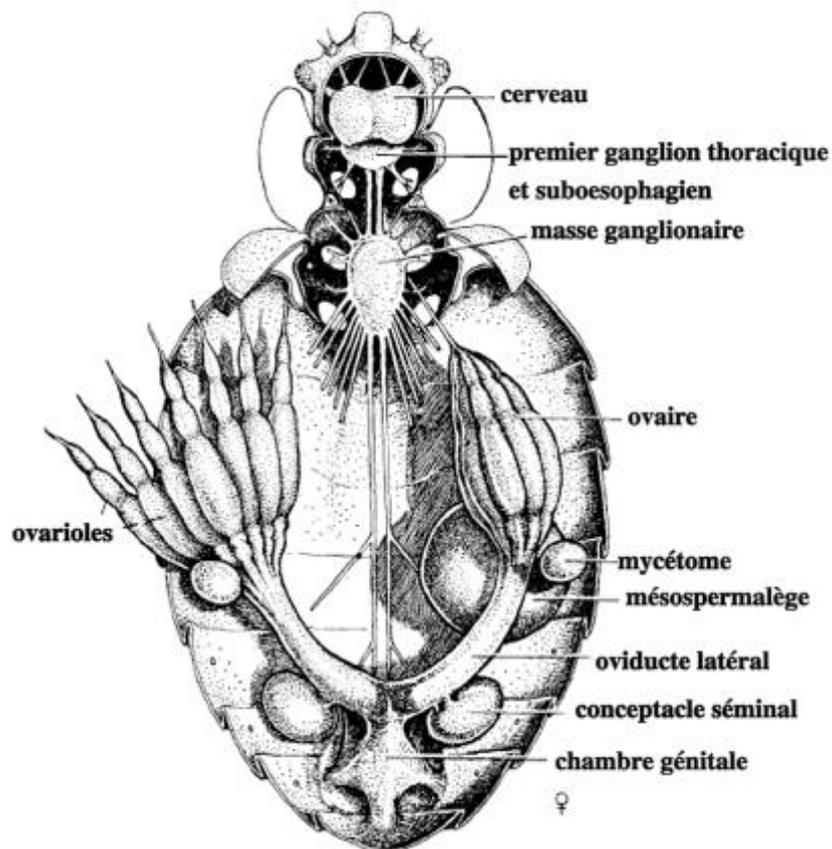
Le ganglion cérébral ou cerveau est une structure bilobée relativement large, comparée à la taille de l'animal, et située juste au-dessus et derrière la glande cibariale.

Le ganglion subœsophagien est situé sous et légèrement en arrière du cerveau tout en y étant connecté par des commissures qui forment l'anneau par lequel passent l'œsophage et la trachée.

Derrière cet anneau, la moelle épinière ventrale s'étend jusqu'à la région du mésothorax où est situé le ganglion thoracique (fig. 23).

De cette masse ganglionnaire, constituée de multiples ganglions thoraciques et abdominaux, partent la majorité des fibres nerveuses reliant les autres organes.

Figure 23 : Anatomie d'une femelle de *Cimex lectularius* mettant en évidence une partie du système nerveux et les organes génitaux femelles (Catts, 1923).



1 mm

3.5 Glandes odorifères métathoraciques

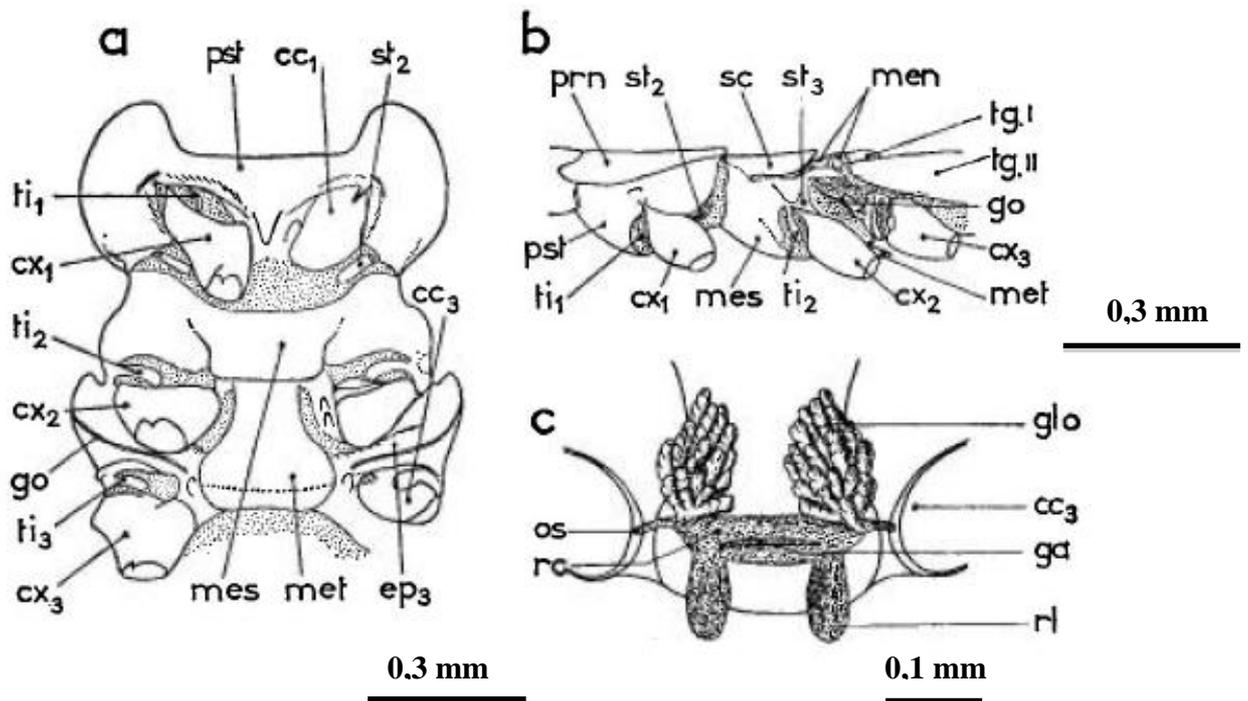
Les organes odorifères internes ont été bien étudiés chez les Cimicidés (Carayon, 1966) ; leur structure, dans le cas de *Cimex lectularius*, est représentée sur la figure 24 (c) ; les paires de glandes ramifiées sécrètent un pigment jaune orangé qui se déverse dans un réservoir transversal dont les extrémités sont reliées aux canaux efférents ; le réservoir transversal présente deux lobes latéraux s'étendant vers l'abdomen et porte postérieurement une glande accessoire sécrétrice.

Les gouttières odorifères sont fines mais bien développées, transverses puis recourbées vers l'avant le long du bord externe métapleurale (face ventrale du troisième segment thoracique). Leurs aires d'évaporation sont très finement chagrinées (fig. 24).

Figure 24 : Pièces thoraciques et organes odorifères de *Cimex lectularius*.

Barre d'échelle (a) : 0,3mm. ; barre d'échelle (b) : 0,3mm.; barre d'échelle (c) : 0,1mm.

a : face ventrale du thorax ; b, profil (Usinger, 1966) ; c, appareil odorifère interne (Kemper, 1929); cc₁ et cc₂, cavités cotyloïdes (acetabulae) ; cx₁, cx₂, cx₃ coxae ; ep₃, épipleure métathoracique (métapleure) ; ga, glande annexe ; glo, glande odorifère ; go, gouttière odorifère ; men, plaques métanotales ; mes, mésosternum ; met, métasternum ; os, ostium odorifère ; prn, pronotum ; pst, prosternum ; rc, réservoir central ; rl, réservoir latéral ; sc, scutellum ; stuc, sts, stigmates méso et métathoracique ; tg.I, tg.II, tergites abdominaux ; ti₁, ti₂, ti₃, trochantins



3.6 Système reproducteur

L'appareil reproducteur mâle comporte les testicules, conduits déférents, vésicules séminales, glandes annexes (mésadenia et ses réservoirs), canal éjaculateur et paramère (organe transformé dans cette famille correspondant à un organe vulnérant et d'intromission du mâle pendant le coït constitué de la phallobase et de l'endophallus).

Chaque testicule est formé de sept larges follicules blancs qui s'entrouvrent dans le conduit déférent. Le conduit déférent s'élargit pour former la vésicule séminale (fig. 25).

Les glandes annexes mésadenia plus sveltes les rejoignent postérieurement pour déverser leur contenu dans un réservoir servant de réserve au sperme avant l'éjaculation (fig. 26).

Figure 25 : Anatomie d'un mâle de *Cimex lectularius* mettant en évidence les organes génitaux mâles (Catts, 1923).

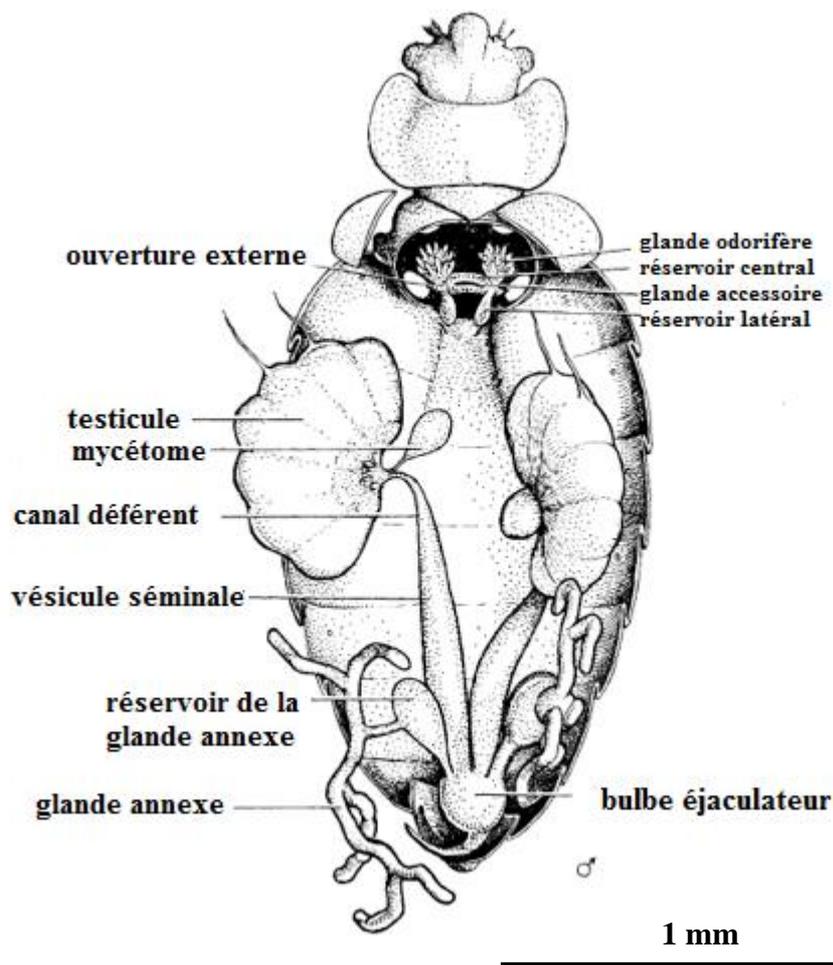
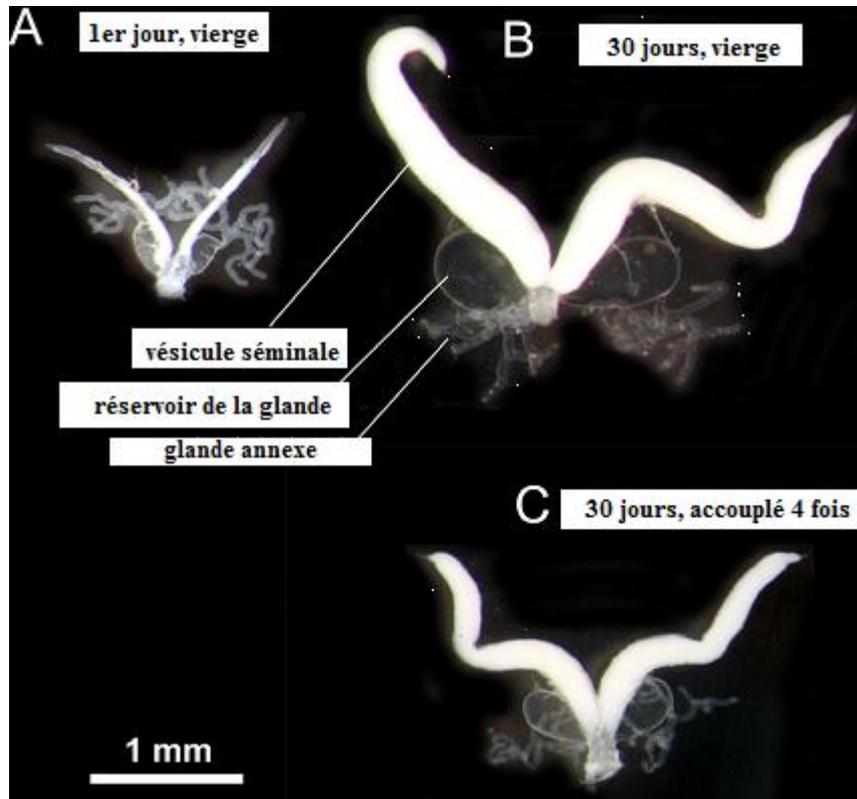


Figure 26 : Anatomie du tractus reproducteur du mâle de *Cimex lectularius*. (Reinhardt *et al.*, 2011).

Les insectes ont été sacrifiés (A) : 3 heures après l'éclosion, (B) : 1 mois après l'éclosion et (C) : après quatre tentatives fructueuses d'accouplement.



Anatomie des organes génitaux mâles et femelles de Cimex lectularius

ORGANES GENITAUX MALES

Les mâles ont un segment génital dissymétrique : le pygophore.

À son extrémité apicale se trouve la chambre génitale, isolée de cette cavité par un diaphragme ; cette chambre, relativement petite, renferme le phallus ou pénis qui s'articule antérieurement sur une plaque basale en étrier dissymétrique liée au diaphragme.

Cette plaque porte les apodèmes d'insertion des principaux muscles, eux-mêmes situés dans la cavité générale ; les apodèmes des muscles protracteurs sont particulièrement apparents.

La chambre génitale débouche vers l'extérieur par une petite ouverture génitale située au-dessous du tube anal, plus ou moins fusionnée avec la lumière de passage du paramère gauche.

Le phallus comprend un phallosome membraneux dans lequel se rétracte au repos la partie distale ou endosome ; il contient le ductus seminis qui se raccorde en avant, à un bulbe éjaculateur plus ou moins développé, situé dans la cavité générale.

Ce bulbe à cuticule épaisse, souvent visible par simple transparence sur préparation éclaircie, est muni de parois musculaires et reçoit les sécrétions des testicules et glandes annexes (fig. 27 et 28).

Les Cimicidés n'ont qu'un seul paramère situé à gauche constitué d'une lame, pourvue généralement d'une gouttière, et terminée par une pointe plus ou moins aiguë.

Le paramère s'articule sur la paroi du segment génital ; en position de repos la lame est rabattue vers la gauche le long du segment sur un sillon de coaptation.

Figure 27 : Organe copulateur mâle de *Cimex lectularius* (Usinger, 1966).
 Vue dorsale schématique du pygophore du mâle dont la paroi supérieure a été enlevée.
 Agrandissement X 55.

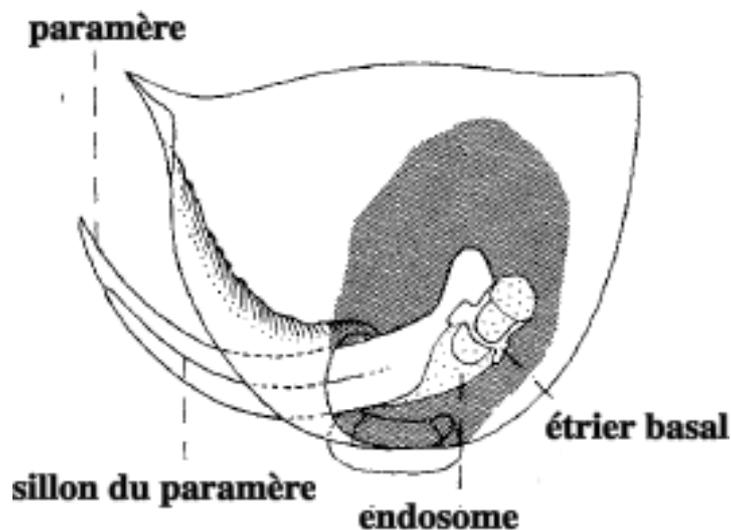
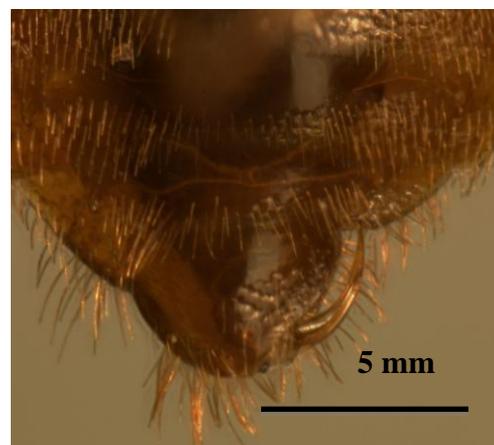
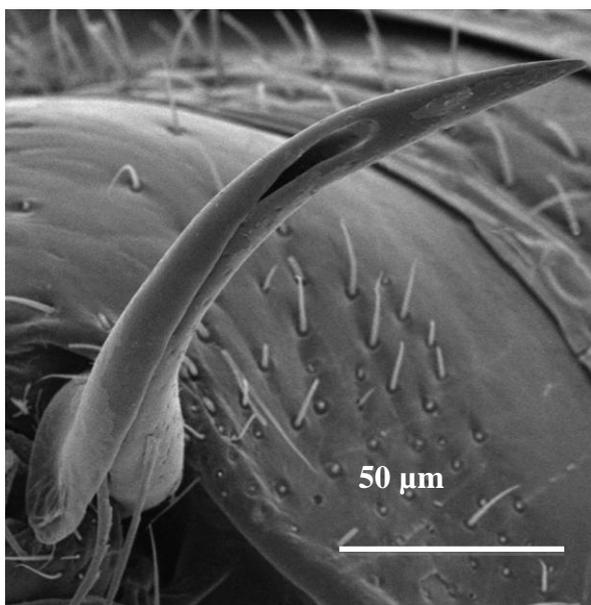


Figure 28 : Paramère vu au microscope électronique à balayage (Siva-Jothy, 2006) et Paramère de *Cimex lectularius* mâle situé sur le segment abdominal terminal (Haynes, 2010 d'après Romero *et al.*, 2007).



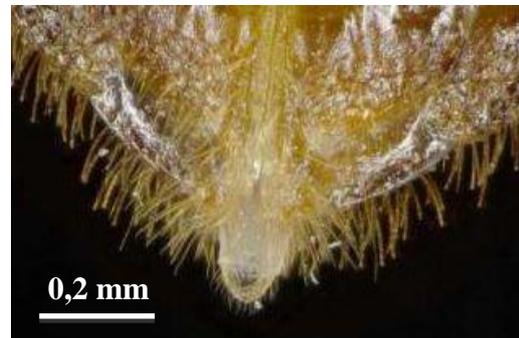
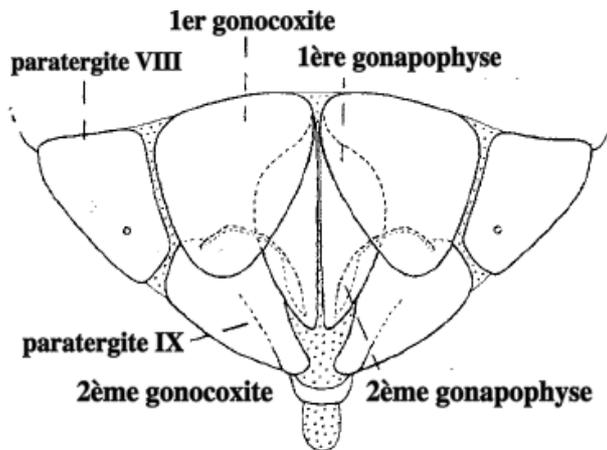
ORGANES GENITAUX FEMELLES

Les armures génitales externes des femelles, entièrement symétriques, sont constituées par les segments VIII et IX modifiés d'une manière similaire ; chacun des tergites est replié ventralement de chaque côté, formant des paratergites démarqués par des sutures visibles. Sur chaque paratergite s'articule un gonocoxite (fig. 29).

Figure 29 : Ovipositeur (appareil de ponte) d'une femelle de *Cimex lectularius* adulte (schéma Usinger, 1966 et photographie Cannet, 2012 d'après Delaunay *et al.*, 2012).

Segments génitaux de la femelle, face ventrale.

La gonapophyse IX, cachée, est figurée en pointillés. Agrandissement X 60.



Les gonocoxites portent chacun une gonapophyse dont la base se différencie en un mince filet chitineux ou fibula jouant le rôle de lien flexible.

Le type d'armure génitale est à plaques génitales, caractérisé par un ovipositeur atrophié, petit et d'étude difficile.

Les organes génitaux internes comprennent les ovaires, constitués chacun par 7 ovarioles (tubulures dans lesquelles se développent les ovocytes), eux-mêmes subdivisées en deux parties : le germarium et le vitellarium dans lequel les ovocytes mûrissent (fig. 23).

Chaque ovariole est relié à un oviducte latéral par un court pédicelle.

3.7 Mycétomes

Également entre le quatrième et le cinquième segment abdominal, on trouve à gauche et à droite des structures ovalaires, aplaties et blanchâtres, appelées mycétomes et contenant des microorganismes.

D'une taille environ 0,5 mm de long sur 0,3 mm de large, ils sont souvent recouverts d'adipocytes.

Chez le mâle, chaque mycétome possède une zone d'attache concave sur le conduit déférent à la base du testicule (fig. 30).

Chez la femelle, les mycétomes sont dans la même région anatomique mais ne sont pas attachés aux ovaires ou au conduit ovarien (fig. 30 et 31). Ils sont de plus petite taille que ceux du mâle sans raison connue (Moriyama *et al.*, 2012).

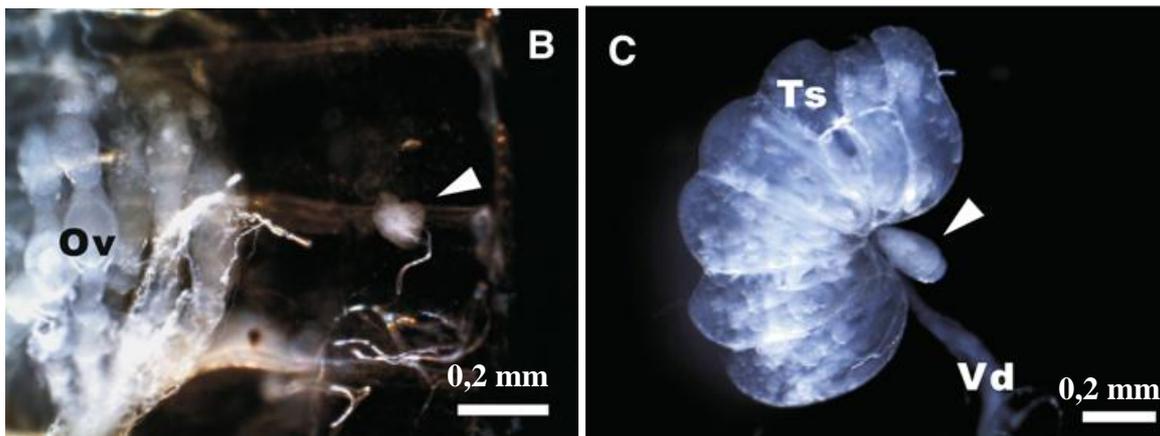
Les mycétomes ont été retrouvés chez de nombreuses espèces de Cimicidés (à l'exception de *Primicimex*) et contiennent principalement des micro-organismes symbiotiques qui sont transmis à la descendance au stade œuf par la femelle lors de la ponte.

Figure 30 : Mycétomes de *Cimex lectularius* adultes (Moriyama *et al.*, 2012).

Les mycétomes sont indiqués par les flèches blanches

(B) : femelle, à proximité des ovaires (Ov) ;

(C) : mâle, relié au canal déférent (Vd) et au testicule (Ts).



Les mycétomes contiennent des bactéries symbiotiques obligatoires découvertes par Büchner en 1921 qui sont transmises verticalement aux nouvelles générations via les ovocytes. Arkwright la même année considérait qu'il s'agissait de bactéries endocellulaires de type *Rickettsia* (Büchner, 1965 et Usinger, 1966).

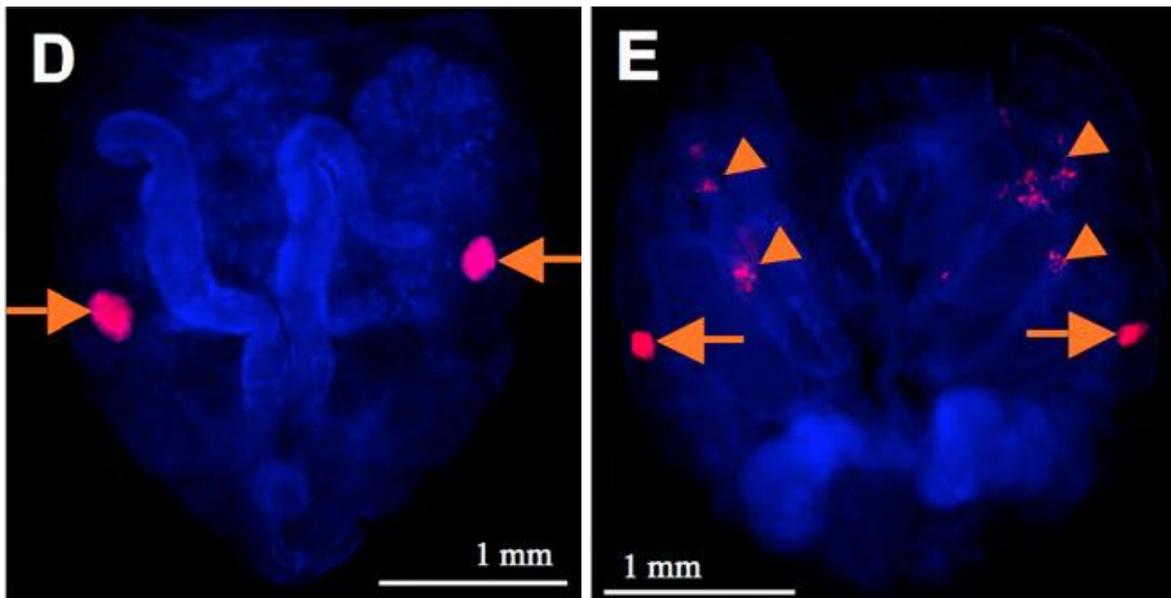
Depuis les travaux d'Hosokawa *et al.* (2010), il est prouvé que certaines de ces bactéries font partie du genre *Wolbachia*, où elles exercent un rôle mutualiste obligatoire permettant l'approvisionnement en vitamines B dont le sang de vertébré est dépourvu.

Des travaux ont montré une réduction de la fécondité des punaises suite à l'introduction d'un antibiotique dans leur repas sanguin ciblé contre *Wolbachia* (Hosokawa *et al.*, 2010). Dans cette expérience, le taux de fécondité pouvait de nouveau se normaliser chez ces punaises si de la vitamine B leur était apportée par leur repas sanguin.

On compte au moins deux autres bactéries symbiotiques dont le rôle exact sur la physiologie de la punaise n'est pas encore connu.

Figure 31 : Détection par la technique de fluorescence par hybridation in situ de *Wolbachia* chez le mâle (D) et la femelle (E) de *Cimex lectularius* (Hosokawa *et al.*, 2010).

La coloration orangée indique la présence de *Wolbachia* au niveau des mycétomes et des ovaires, la coloration bleue les noyaux des cellules de l'insecte.



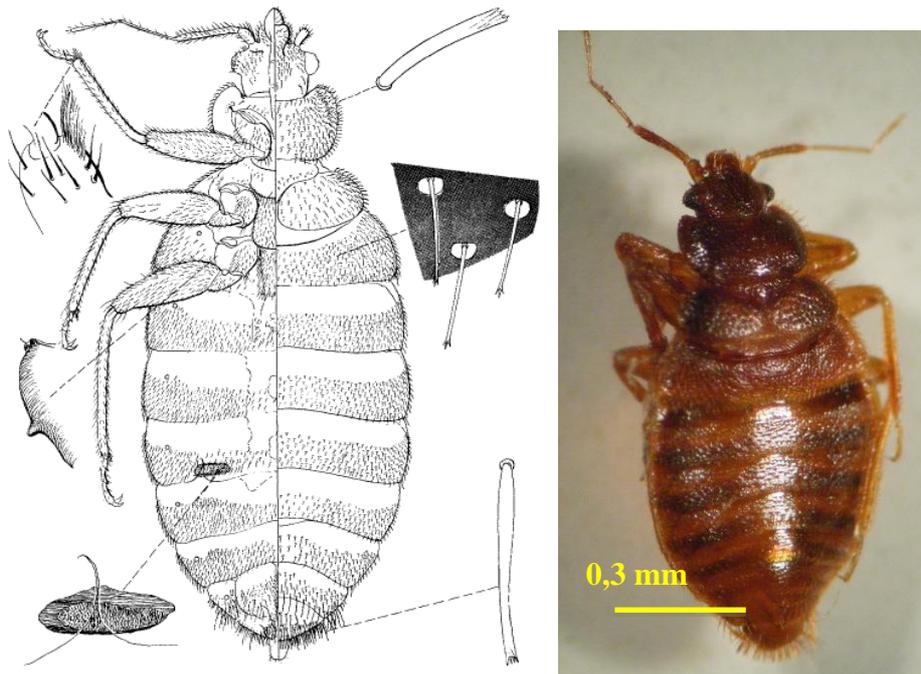
4/ DIAGNOSE DIFFERENTIELLE AVEC D'AUTRES PUNAISES DE LIT

Il y a quelques espèces de Cimicidés autres que *Cimex lectularius* qui peuvent piquer et importuner l'homme plus ou moins accidentellement (sauf *Cimex hemipterus* inféodée à l'homme dans les pays chauds).

4.1. L'autre punaise de lit : *Cimex hemipterus*

A la différence de *Cimex lectularius* qui ne connaît pas de frontière), la répartition de *Cimex hemipterus* est tropicale à subtropicale (fig. 32).

Figure 32: Morphologie de *Cimex hemipterus* (Usinger, 1966 et Goddard, 2008).

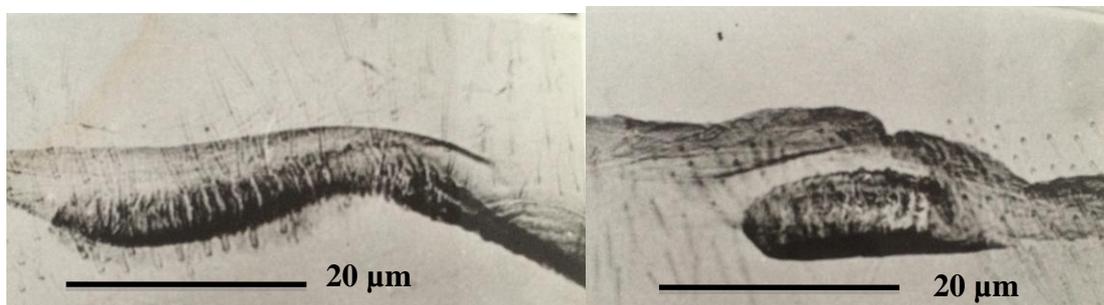


Caractères distinctifs de Cimex hemipterus

Les représentants de *Cimex hemipterus* possèdent un sinus paragénital moins profond formant une indentation (fig. 33).

Figure 33 : Aspect de l'ectospermalège vu par transparence. Préparation cuticulaire obtenue par traitement à la potasse suivi d'une coloration sélective de l'ectospermalège par le noir chlorazol (Carayon, 1975).

Droite : *Cimex lectularius* ; Gauche : *Cimex hemipterus*, où l'ectospermalège, mieux différencié, se trouve au bord antérieur du sternite VI.



4.2 Punaises de chauve-souris

Certaines punaises inféodées aux chauves souris (fig. 34) peuvent infester l'homme (Usinger, 1966).

Figure 34 : Punaises de chauves-souris : *Cimex pipistrelli* sur *Myotis myotis* (à gauche) et *Pipistrellus sp.* (à droite) (Goddard, 2009).

Les punaises des pipistrelles sont généralement plus petites et ont une pubescence plus marquée.



Les punaises de chauves-souris telles que *Cimex pipistrelli* (en Europe), *Cimex pilosellus* (Côte ouest des États-Unis) et *Cimex adjunctus* (côte Est des États-Unis) peuvent parfois piquer des visiteurs ou des résidents s'ils s'approchent de trop près des lieux où logent les chauves-souris (Krinsky, 2002).

Le traitement et l'éradication de ces punaises sont différents de ceux utilisés pour les punaises de lit car ils nécessitent d'abord de s'attaquer aux chauves-souris.

Bien que ces punaises soient aussi capables de piquer l'homme, elles ne sont pas bien adaptées à se nourrir correctement sur lui.

Macroscopiquement, les punaises de chauve-souris semblent identiques aux punaises de lit, un examen plus précis à l'aide d'une loupe munie d'une lentille est nécessaire pour les mettre en évidence afin de voir les différences discriminantes.

Distinctement, les punaises de chauve-souris ont de plus longues soies sur tout leur corps, en particulier sur les marges du pronotum (fig. 35).

Figure 35 : Comparaison des soies des punaises de lit et des punaises de chauve-souris (Goddard, 2009) en microscopie électronique à balayage, Grossissement X 45, les soies sont indiquées par les flèches rouges.



Les yeux des punaises de lit sont plus protubérants et dépassent généralement la longueur du premier segment antennaire.

Les fémurs des pattes postérieures des punaises de chauve-souris sont également bien plus larges que celles des punaises de lit.

4.3 Punaises des oiseaux

Cimex columbarius

C'est essentiellement un hôte des pigeons, probablement répandu dans une grande partie de l'Europe du nord-ouest .

La validité de *Cimex columbarius* a été discutée fort longtemps ; Kassianoff (1936) et Hase (1938) ne considéraient pas cette forme comme distincte de *Cimex lectularius* ; Johnson (1937) la regardait comme une sous-espèce, tandis que Titschack (1930) et Usinger (1966) l'ont finalement élevée au rang d'espèce.

Divers auteurs avaient suggéré que les différences morphologiques entre *columbarius* et *lectularius* avaient pu être provoquées seulement par les hôtes (écophénotypes).

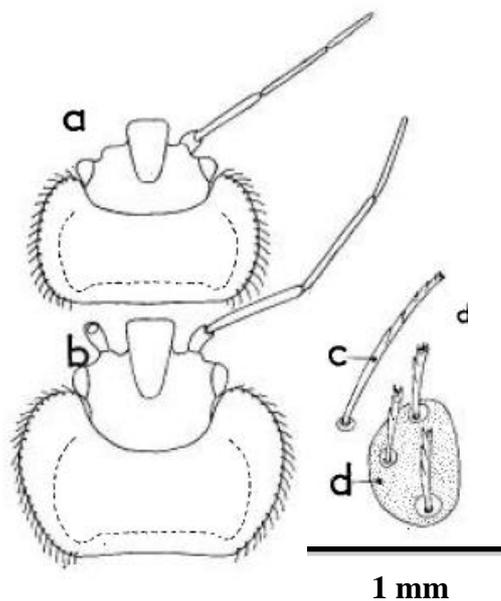
L'origine de *Cimex columbarius* a été discutée aussi par Usinger, et deux possibilités sont suggérées : ou bien l'adaptation de lignées de *Cimex lectularius* à des pigeons dans des temps assez anciens a permis, grâce au déplacement de ces oiseaux vers l'ouest, de les isoler du tronc principal vraisemblablement cantonné alors dans le bassin méditerranéen avec les premières civilisations humaines ; ou bien l'infestation des pigeons a été précédée de celle d'un autre oiseau sauvage qui pourrait être le groupe des gobe-mouches, dont l'aire de répartition, peu sensible aux déplacements de l'Homme et de ses commensaux, est sensiblement la même que celle de *Cimex columbarius* ; les deux formes seraient redevenues sympatriques ultérieurement, après l'extension de *Cimex lectularius*.

Caractères distinctifs de Cimex columbarius

Très semblable en apparence à la punaise commune des lits : les antennes sont plus courtes, on la distingue par le rapport largeur de la tête/longueur du troisième article des antennes, qui est inférieur à 1,6 chez la plupart des individus. Sa taille est plus petite, généralement dans l'intervalle 3,5-4,5 mm (fig. 36).

Figure 36 : Comparaison morphologique de *Cimex columbarius* et *Cimex lectularius* (Péricart, 1972).

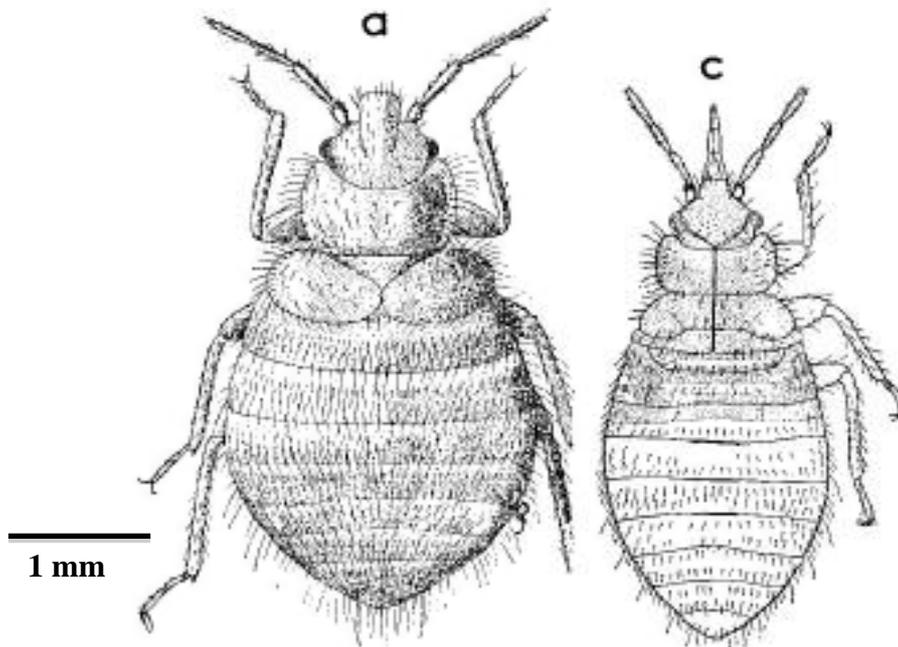
- a : tête, antenne et pronotum de *Cimex columbarius* ;
- b : tête, antenne et pronotum de *Cimex lectularius* ;
- c : soie du bord du pronotum de *Cimex columbarius* ; d : soies du tergite abdominal II de *Cimex columbarius* .



Oeciacus hirundinis

Les punaises du genre *Oeciacus* sont des ectoparasites d'oiseaux, essentiellement des hirondelles, et vivent dans les nids de ces animaux. Ils peuvent exceptionnellement quitter leur habitat, pénétrer dans les maisons et piquer l'Homme (fig. 37) (Pfeiffer, 1931).

Figure 37 : *Oeciacus hirundinis* adulte femelle (a) et son jeune de stade V (c)
(Péricart, 1972).



Oeciacus hirundinis a été trouvé dans les nids de très nombreux genres d'oiseaux (*Passer*, *Sturnus*, *Dendrocopus*, *Genicus*, *Alauda*, *Melanocorypha*, *Anthus*, *Calandrella*, *Motacilla*, etc.), mais avant tout dans ceux des hirondelles (*Delichon urbica* L., *Hirundo rustica* L., *H. riparia* L., *Apus apus* L., *Apus pacificus* Latham).

Elle pullule parfois dans les nids des hirondelles des fenêtres (*D. urbica*) pendant la saison de la reproduction ; les jeunes oiseaux sans plumes sont alors couverts de piqûres et peuvent mourir d'épuisement.

L'insecte hiverne dans les nids à l'état adulte ou nymphal, restant vraisemblablement sans nourriture pendant les longs mois d'absence de leurs hôtes ; son extrême résistance à la faim et au froid a été prouvée (Pfeiffer, 1931).

Dans certaines conditions, les *Oeciacus* peuvent quitter les nids adjacents aux maisons et entrer dans celles-ci ; ils sont alors capables de se comporter en parasites temporaires de l'Homme, et leur piqûre est réputée plus douloureuse que celle des punaises de lit (Usinger, 1966)

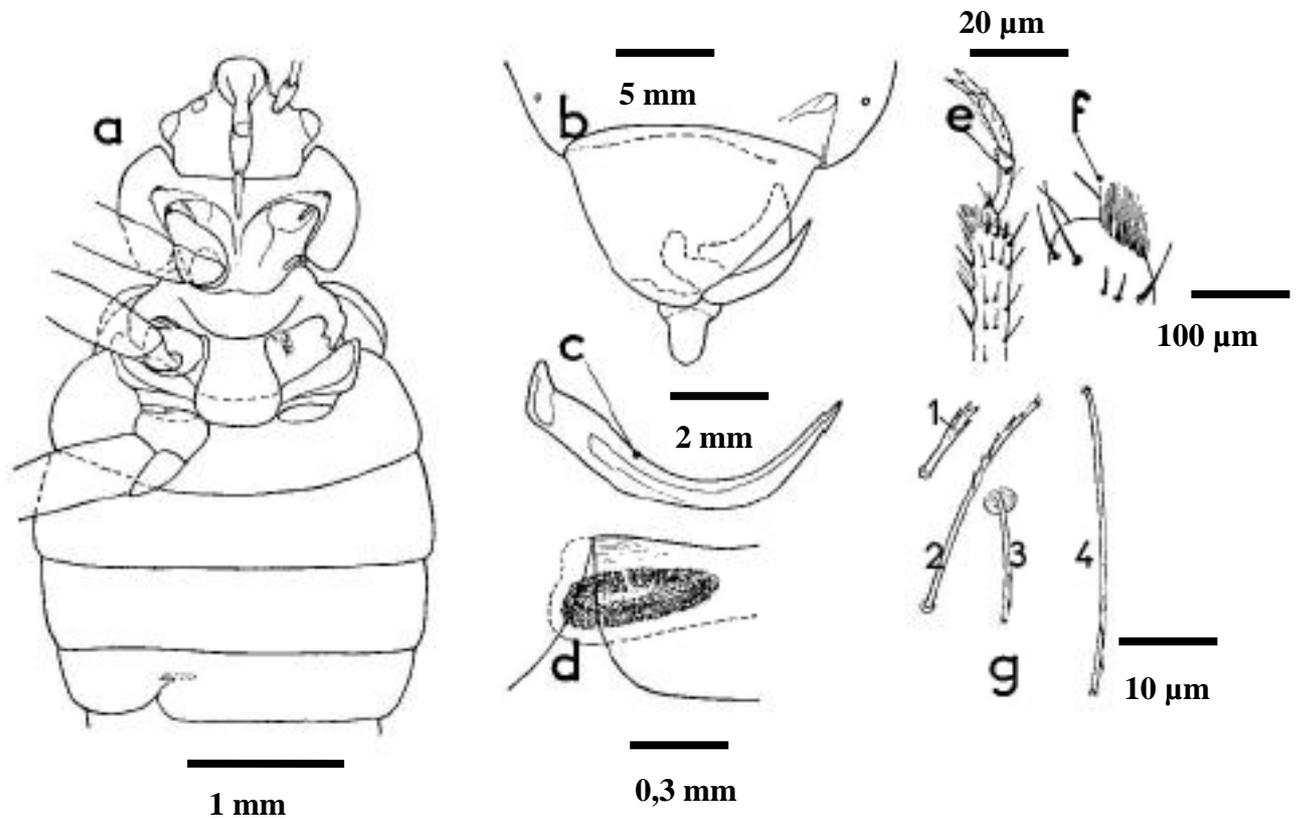
Caractères distinctifs de l'espèce Oeciacus hirundinis

Cette punaise reste semblable en apparence à la punaise commune des lits, mais est plus petite et pubescente.

En outre, elle se distingue par les caractéristiques suivantes ; vue de dessus, la lisière frontale et le prothorax sont beaucoup moins concaves que chez les autres espèces ; la largeur de la tête est également plus de deux fois la longueur du troisième article des antennes (fig. 38).

Figure 38 : Morphologie de l'espèce *Oeciacus hirundinis* (Usinger, 1966).

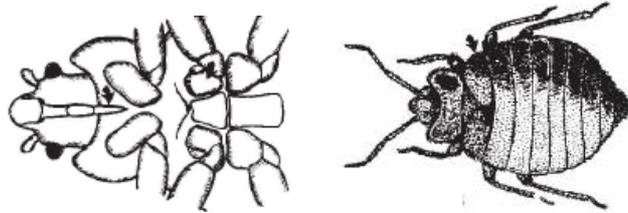
a, face ventrale ; b, extrémité abdominale du mâle, face dorsale ; c, paramère du mâle ; d, sinus paragénital et ectospermalège de la femelle ; e, extrémité du tibia et tarse postérieurs ; f, détails de l'extrémité du tibia antérieur ; g, soies : 1, du 1^{er} article antennaire ; 2, de l'hémélytre ; 3, du bord postérieur du tergite IV ; 4, de l'apex abdominal (b, d, e, f, g).



La figure 39 résume les principaux caractères de diagnose différentielle entre ces différentes espèces.

Figure 39 : Diagnose abrégée permettant de différencier les différentes espèces de Cimicidés pouvant piquer l'homme (Pratt et Stojanovich, 1967 et Péricart, 1972).

Antennes de quatre articles, Hanches postérieures triangulaires. Pas d'ocelles. Premier article antennaire pubescent ou muni au moins de quelques soies. Clypeus très large, plus ou moins dilaté distalement. Hémélytres réduits à des plaquettes recouvrant au plus le 1^{er} tergite abdominal. Tergites II et III sans scissures longitudinales. Sternites II à V non sclérifiés au milieu. Segments génitaux des femelles du type à plaques génitales. Forme souvent très déprimée ou en ovale court.



Famille des Cimicidés

Genre *Oeciacus* :

Parasite des oiseaux. Long de 2,5 à 3,7 mm.
Corps revêtu de soies fines.
2^{ème} article antennaire au plus 0,8 fois aussi long que la largeur de la tête.
Pronotum moins de 1,5 fois aussi large que la tête.
Soies des bords faiblement arquées vers l'arrière et ne formant pas une frange

Genre *Cimex* :

Parasite de l'homme, des oiseaux et des chauves-souris principalement
Long de 3,5 à 8 mm. Ses soies sont plus courtes et plus épaisses, elles sont plus arquées vers l'arrière avec une frange. 2^{ème} article antennaire au plus 0,75 fois aussi long que la largeur de la tête et pronotum plus de 1,5 fois plus large que la tête

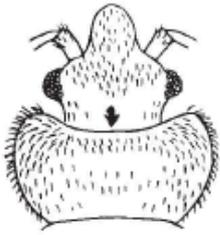
Cimex lectularius

Cimex columbarius

Cimex hemipterus

Cimex pipistrelli

Genre Cimex

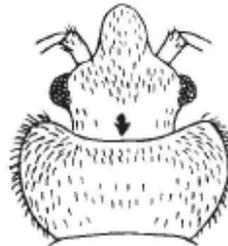


Cimex lectularius :

Répartition cosmopolite
Rapport largeur tête
Sur la longueur 3^{ème} article
antennaire proche de 1,45

Cimex columbarius :

Espèce européenne (nids pigeons)
Même rapport proche de 1,8



Cimex hemipterus

Pronotum modérément excavé.



Cimex pipistrelli

Insectes strictement inféodés aux chauves-souris.

Lobes antérieurs du prothorax moins larges et moins lamelliformes.

L'aire entourant le sinus paragénital des femelles sur le sternite V forme une région dénudée.

5/ MORPHOLOGIE DES JUVENILES

Les cinq stades juvéniles, comme chez tous les Hétéroptères, ne diffèrent pas profondément du stade adulte et la croissance après l'éclosion ne comporte pas de métamorphoses, procédant seulement par des mues ou ecdysis dont la dernière, dite mue imaginale, s'accompagne de quelques achèvements structuraux, notamment le complet développement des organes sexuels. Le nombre normal de stades nymphaux est de cinq (fig. 44).

Outre leur taille évidemment plus petite, les juvéniles offrent, par rapport aux adultes, un certain nombre de différences dans la morphologie, les proportions, la coloration ou la sclérisation tégumentaire.

Caractères morphologiques généraux des juvéniles

Tous les juvéniles du stade I au stade V possèdent trois glandes odorifères dorso-abdominales, dont les réservoirs, plus ou moins circulaires, apparaissent nettement en rouge par transparence aux premiers stades.

Ces réservoirs débouchent par deux orifices postérieurs sur les membranes inter-segmentaires III-IV, IV-V, V-VI.

Les yeux sont très sombres au premier stade juvénile et parfois aussi pour le jeune de stade II (fig. 40) ; le nombre des ommatidies ne paraît toutefois jamais inférieur à cinq ; il s'accroît aux stades suivants pour devenir en fin de développement comparable à celui des adultes.

Les juvéniles sont toujours dépourvus d'ocelles comme les adultes.

Les plaques hémélytrales des Cimicidés ne sont présentes que chez les adultes.

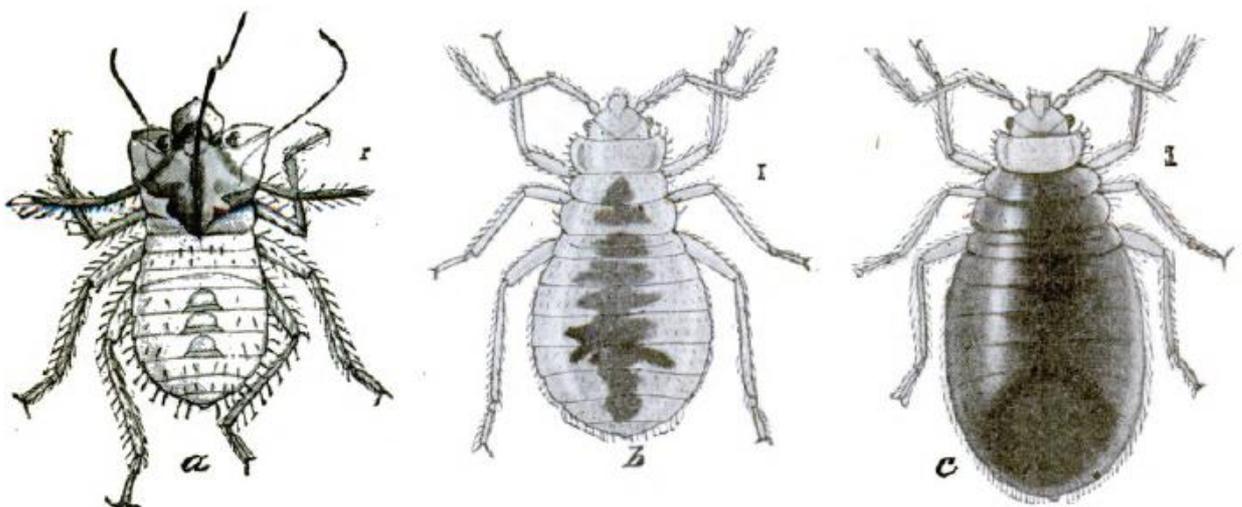
Les tarses ne montrent, à tous les stades juvéniles, que deux articles (contre trois pour les adultes).

Les organes sexuels sont extérieurement invisibles sauf au stade V où l'ovipositeur de la femelle est déjà ébauché.

Figure 40 : Différents stades juvéniles de *Cimex lectularius* (Marlatt, 1916).

- a : premier stade recouvert avec une partie de la mue (exuvie), noter les trois glandes abdominales odorifères ; b : second stade juvénile immédiatement après la mue ; c : deuxième stade juvénile après un premier repas, distension abdominale due au sang.

Taille réelle indiquée par la lettre I à droite des figures.



Les proportions relatives du rostre, des antennes et des pattes se modifient du premier stade au dernier.

Evolutions morphologiques au cours de la croissance

Les antennes du premier stade juvénile sont épaisses, avec une hypertrophie marquée du 4^{ème} article et un faible développement des 2^{ème} et 3^{ème} ; le 4^{ème} article est souvent rouge vif et le reste incolore ; cette hypertrophie et ce contraste de coloration disparaissent aux stades suivants.

Les pattes des jeunes sont d'autant plus trapues que le stade est plus juvénile ; les tarses des stades I et II sont remarquablement développés ; le rostre est généralement plus épais dans les premiers stades.

La coloration des diverses parties du corps est sujette à des modifications ; presque incolores à l'exception des yeux, du dernier article antennaire et des réservoirs odorifères dorsaux vus par transparence, qui demeurent rouge vif ; la pigmentation de la cuticule apparaît ensuite peu à peu et masque en partie les colorations précédentes qui sont d'origine interne.

Après chaque mue les téguments sont de nouveau presque transparents mais la pigmentation subséquente est de plus en plus profonde (fig. 40 et 41).

Des différences individuelles importantes peuvent apparaître sous l'influence du mode d'alimentation et d'autres facteurs, et la description trop détaillée des couleurs des jeunes est souvent sans utilité.

Les téguments juvéniles sont incomplètement sclérifiés, l'étendue des sclérites s'accroissant progressivement à chaque stade. Les sutures ecdysiales de la tête et du dessus du thorax existent à toutes les étapes du développement. La sclérification abdominale des juvéniles de Cimicidés reste presque nulle sur la face ventrale et sur les deux premiers tergites de la face dorsale.

Figure 41 : Exuvies de jeunes de stade V retrouvées près d'un refuge de punaises de lit (Kim, 2013). [<http://ncbedbugs.com>]



La nourriture des jeunes ne diffère pas de celle des adultes, il s'agit de sang humain de préférence

Du fait de l'absence quasi complète de sclérification abdominale, les repas des jeunes de Cimicidés peuvent se prolonger jusqu'à entière réplétion de l'abdomen, qui prend une forme sphérique.

Chez les *Cimex*, l'accroissement de poids après digestion d'un seul repas peut atteindre 30 à 40 % du poids de sang absorbé. Un repas de sang au moins est nécessaire entre deux mues (Péricart, 1972).

La durée totale des stades nymphaux varie suivant les genres et espèces et elle dépend de divers paramètres : température, humidité, régime d'alimentation.

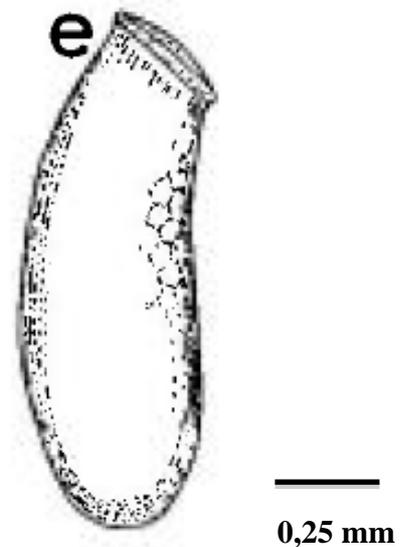
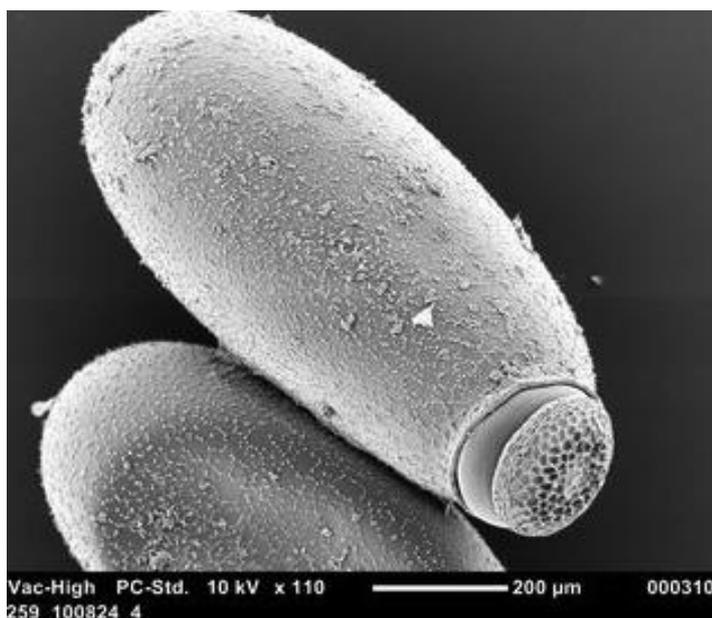
Modalité de la mue

Dans le cas de *Cimex lectularius*, le jeune se fixe fortement au support et provoque, par pression du contenu de son tube digestif et de l'air aspiré à cet effet, une rupture de la suture ecdysiale thoracique jusqu'au premier tergite abdominal ; l'insecte se dégage alors de l'exuvie en commençant par le thorax, puis suivent l'abdomen, la tête, et enfin les appendices ; la mue dure seulement quelques minutes si la température et l'humidité sont convenables.

6/ ŒUFS

Long de 1,05 mm sur 0,45 mm de large, leur pôle postérieur est hémisphérique, le corps de l'œuf étant à peu près de révolution ou légèrement aplati, avec l'axe longitudinal sensiblement incurvé ce qui permet de distinguer une face ventrale (concave) et une face dorsale (convexe); l'œuf est généralement renflé vers le milieu, puis atténué en un col plus ou moins marqué vers le pôle antérieur ; ce dernier est fermé par un opercule circulaire ou elliptique (de diamètre 0,2 mm), souvent déprimé, parfois plus ou moins bombé surtout au centre, et entouré par le rebord annulaire de la coque (fig. 30). L'opercule est destiné à se détacher lors de l'éclosion. La surface du chorion est luisante, finement couverte de granules peu saillants (fig. 42).

**Figure 42 : Œuf de *Cimex lectularius* (Usinger, 1966) en microscopie électronique à balayage (Choé et Campbell, 2014).
Grossissement X 45.**



Extérieurement, les œufs sont enveloppés dans une coque ou chorion, de couleur pâle ; cette coque est sécrétée par l'ovariole au cours de la maturation ; elle comporte une couche interne ou endochorion, présentant des vacuoles aérifères, et une couche externe ou exochorion, possédant une structure réticulée à mailles hexagonales bien visibles qui provient de l'empreinte des cellules de l'ovariole ; les vacuoles aérifères ne communiquent avec l'extérieur que le long du collier annulaire entourant l'opercule (fig. 43).

Figure 43 : Œuf contenant un embryon vu par transparence ; ses yeux pigmentés de rouge sont visibles, (Choé et Campbell, 2014).



L'œuf des Cimicidés ne présente pas de tubes de fécondation ou micropyles ; l'absence de ces structures correspond au fait que les spermatozoïdes du mâle pénètrent dans les ovarioles avant la formation du chorion (Carayon, 1975).

La durée du développement embryonnaire après la ponte dépend beaucoup de la température ; Les Cimicidés sont ovo-ovipares, le tiers du développement de l'embryon ayant déjà eu lieu lors de la ponte.

La figure 44 compare la morphologie des différents stades de *Cimex lectularius*.

Figure 44 : Les cinq stades stades juvéniles de *Cimex lectularius*: de l'œuf à l'adulte (aucun des stades n'est gorgé) (Choé et Campbell, 2014).



7/ CYCLE DE VIE

Comme la plupart des punaises, les punaises de lit subissent un développement de type hémimétabole qui inclut un œuf, cinq stades juvéniles qui nécessitent chacun un repas sanguin pour assurer la mue et un stade adulte (Johnson, 1941 ; Usinger, 1966).

Le temps pour accomplir un cycle complet (fig. 45) du stade de l'œuf à l'imago dépend de la fréquence des repas sanguins accessibles et de la température du milieu, qui agit directement sur le métabolisme et le taux de développement (Johnson, 1941 ; Usinger, 1966).

Sous des conditions de température d'une chambre type (18-23°C) et avec des repas sanguins pris à volonté, la durée totale d'une ponte à la suivante peut varier de 58 à 128 jours (Johnson, 1941 ; Omori, 1939).

Cependant, si un hôte n'est pas disponible, *C. lectularius* est capable de survivre de trois à huit mois entre deux repas sanguins (Johnson, 1941 ; Omori, 1939).

Pendant les périodes de jeûne, la croissance, le développement et la reproduction s'arrêtent.

Les adultes vivent pendant trois à six mois et la femelle pond ses œufs (1 mm de long environ, oblongs et blanchâtres) avec un rendement de 2 à 5 œufs par jour jusqu'à 200 à 500 sur toute sa vie (Johnson, 1941).

Tous les stades de *Cimex lectularius* sont capables de survivre sur une large gamme de température et de taux d'hygrométrie. La limite mortelle est de 45°C (Omori, 1939) et le seuil d'éclosion est atteint à 13-15°C (Kemper, 1936 ; Johnson, 1941 ; Usinger, 1966) (Tableau II).

Tableau II : Données biologiques sur *Cimex lectularius* (Usinger, 1966 ; Johnson, 1941 et Delaunay *et al.*, 2011).

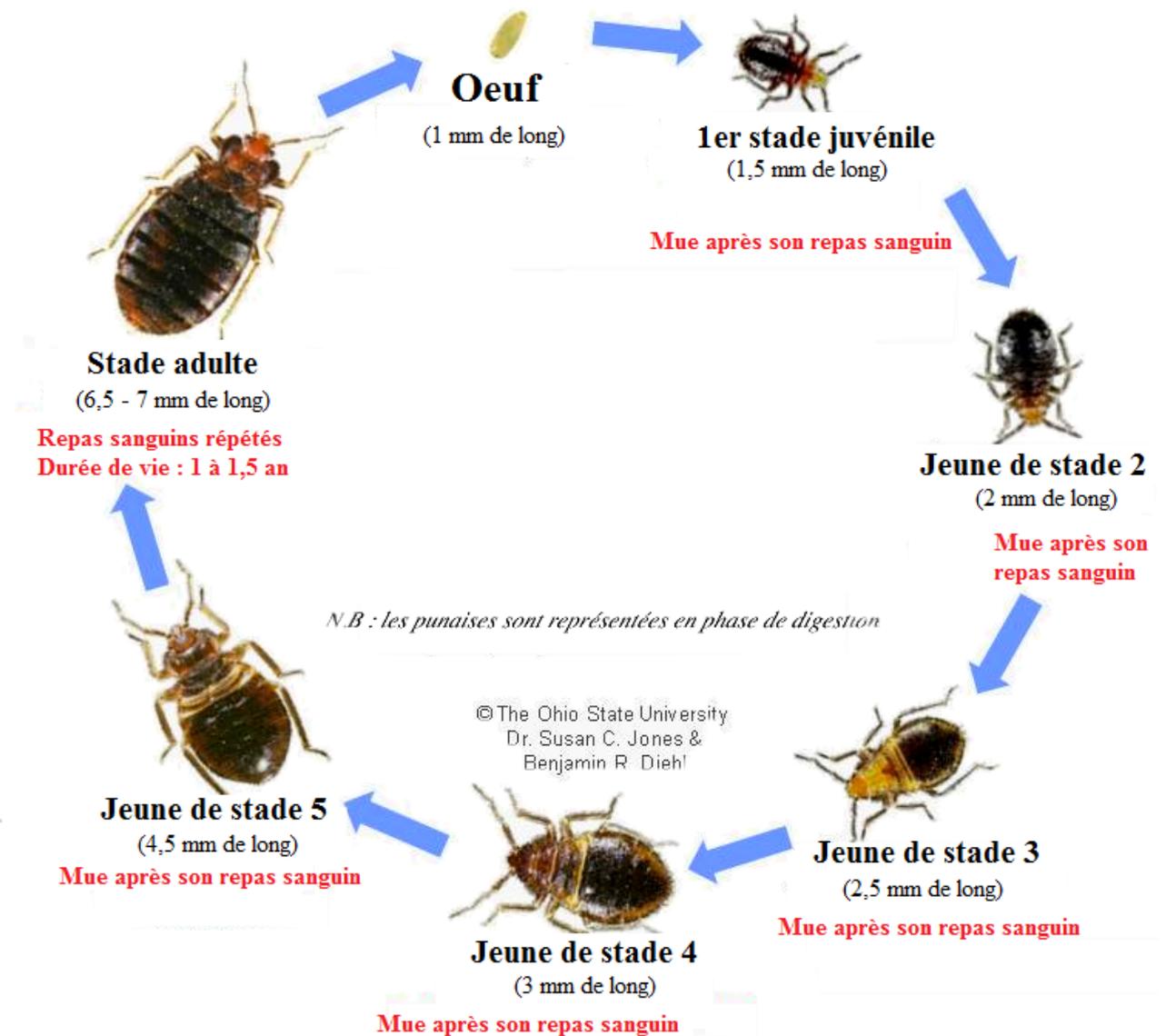
Temps d'un repas sanguin	10-20 min
Temps entre deux repas sanguins (extrêmement variable, jusqu'à 2 ans)	3-15 jours
Espérance de vie d'un adulte	6-24 mois
Nombre total d'œufs pondus par une femelle adulte	200-500 œufs
Rythme de ponte d'une femelle adulte	5-15 œufs/jour
Temps du cycle de vie (de l'œuf à un nouvel œuf)	40 – 70 jours
Délai de ponte après fécondation	3-10 jours
Temps d'éclosion des œufs	7-15 jours
Temps entre 2 stades larvaires (repas sanguin obligatoire)	3-15 jours
Température optimale	28-29°C pour <i>Cimex lectularius</i> 32-33 °C pour <i>Cimex hemipterus</i>
Nombre de générations par an selon les conditions (température, humidité et nombre de repas)	2 à 12 générations
Durée de vie moyenne dans des conditions de vie favorables (à 18-25°C avec une alimentation régulière)	9 à 18 mois

L'insecte peut supporter temporairement des températures extrêmes de -15°C et succombe à une température comprise entre 44 et 45°C (Usinger, 1966) (Tableau III)

Tableau III : Évolution de la durée de développement en fonction de la température (Usinger, 1966).

Température (en °C)	13	15	18	23	25	28
Durée de développement des œufs (en jours)	49	34	20	9	7	5
Durée de développement des juvéniles (en jours)	nul	119	66	29	24	14

Figure 45 : Cycle de la punaise *Cimex lectularius* (Jones, 2012).



Rythme circadien des punaises de lit

Barrozo *et al.* (2004) affirment que son pic d'activité nocturne est situé entre 3 et 6 heures du matin. Selon l'étude de Romero *et al.* (2010), qui ont tenté de comprendre les caractéristiques de l'activité spontanée de la punaise selon son rythme circadien. Les punaises adultes et les juvéniles sont beaucoup plus actifs la nuit que le jour, en l'absence de tout stimulus propre à l'hôte.

Le début de l'activité lors de la scotophase commence dès l'extinction de toute source lumineuse. Le temps nécessaire à la réalisation d'un cycle biologique est plus long de 24 heures pour tous les stades soumis à l'obscurité permanente par rapport à une lumière constante. Les insectes à jeun depuis une courte période (une journée) se déplacent plus fréquemment que ceux ayant pris un repas de sang depuis peu. Les adultes à jeun depuis plus de cinq semaines, ont une réduction significative de leur activité nocturne.

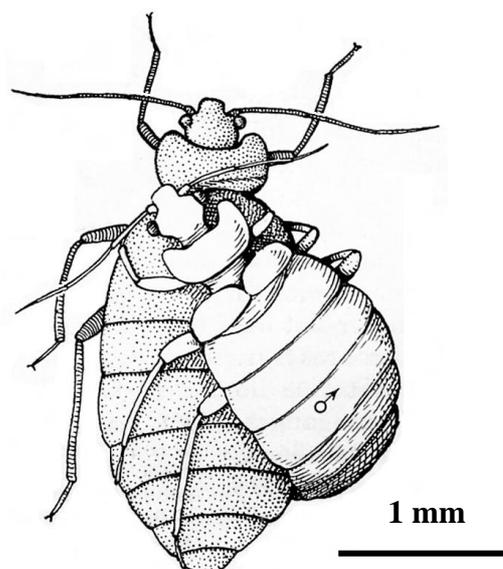
8/ INSÉMINATION TRAUMATIQUE

8.1 Accouplement particulier des punaises de lit

Cette forme d'insémination est rare mais a été retenue au cours de l'évolution, notamment chez les invertébrés tels que les Acanthocéphales ou certains Oxyures (Chabaud *et al.*, 1983). L'insémination ne s'effectue pas par introduction du sperme dans les voies génitales de la femelle, mais par injection de celui-ci en perçant la cuticule abdominale soit directement dans l'hémocœle, soit dans des organes secondairement développés à cet effet et sans liaison avec les voies génitales, qui ne sont atteintes qu'ultérieurement. On réserve à ces phénomènes le nom d'insémination extragénitale traumatique étudié par Carayon en 1966 chez les Cimicidés et certaines familles voisines des punaises (fig. 46 et 47).

Cette pratique est lourde de conséquences : la copulation avec de multiples partenaires diminue l'espérance de vie des femelles de 24 à 30 %.

Figure 46 : Accouplement de deux punaises de lit (Carayon, 1977).



Intérêt de l'insémination extragénitale traumatique

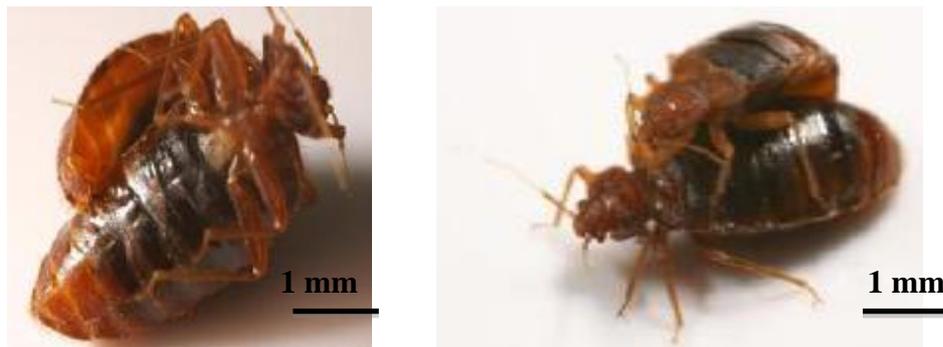
L'apparition d'un tel procédé d'insémination au sein de l'évolution est assez obscure : une des hypothèses est qu'il s'agit d'une façon pour les mâles de s'accoupler en surmontant la résistance des femelles avant l'accouplement (Siva-Jothy et Stutt, 2003).

Cette forme d'accouplement et d'insémination a été étudiée de façon extrêmement détaillée chez *Cimex lectularius* par Carayon à partir des années 1950.

Selon Stutt et Siva-Jothy (2001), les mâles bénéficient de multiples inséminations en raison de la préséance du dernier mâle ayant inséminé la femelle (le sperme du dernier mâle à inséminer une femelle a plus de chance de fertiliser ses œufs)

Les femelles par contre, à la suite de multiples inséminations, subissent une réduction non négligeable de leur espérance de vie (Morrow et Arnqvist, 2003, Reinhardt *et al.*, 2003) et de leur fertilité si l'insémination a lieu en dehors du système reproducteur paragénital (Morrow et Arnqvist, 2003).

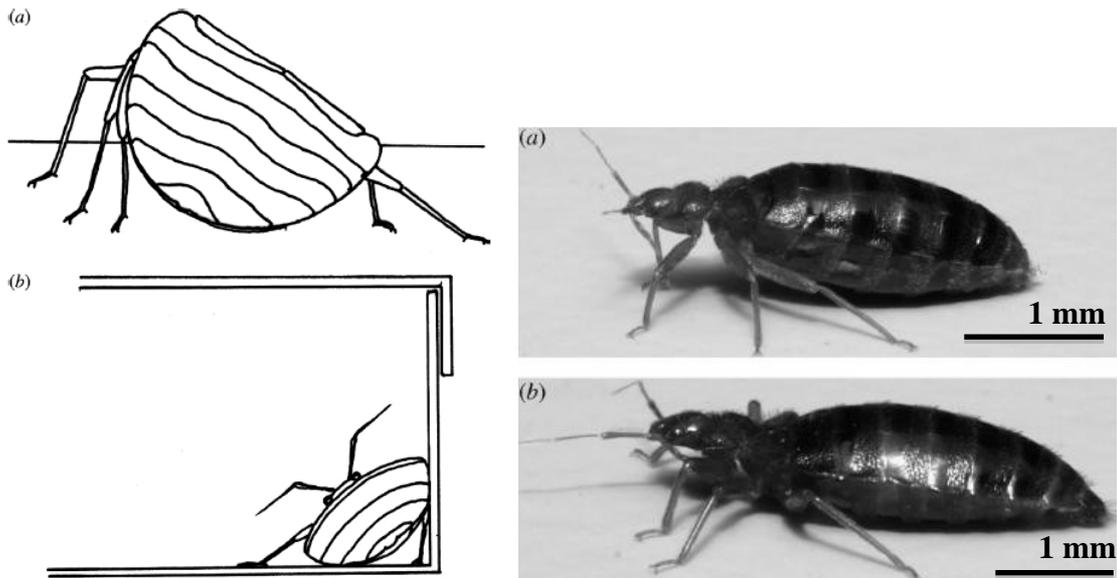
Figure 47 : Accouplement chez deux couples de *Cimex lectularius* (Naylor et Boase, 2010).



Les femelles à jeun montrent un comportement particulier qui peut être interprété comme une « posture de refus » envers de potentiels partenaires. Elles contractent leur abdomen de façon à empêcher tout accès au mâle (fig. 48). Cependant, les mâles semblent être attirés par les femelles ayant très récemment pris un repas sanguin et qui après ne sont pas capables d'accomplir cette posture (Siva-Jothy, 2006). De la même façon, un mâle tout récemment gorgé ne sera pas capable de monter une femelle, ne pouvant pas se plier sous elle.

Figure 48 : Deux vues postérieures de la « posture de refus » des femelles adultes de *Cimex lectularius* à jeun (a gauche) et photographies d'adultes de *Cimex lectularius* après engorgement (Siva-Jothy, 2006).

Gauche : (a) : la femelle contracte son abdomen du côté de l'ectospermalège contre le substrat, le rendant de ce fait inaccessible pour les mâles ;
 (b) : le même comportement en utilisant la paroi des refuges ;
 Droite : (a) : *Cimex lectularius* femelle gorgée ;
 (b) : *Cimex lectularius* mâle gorgé.

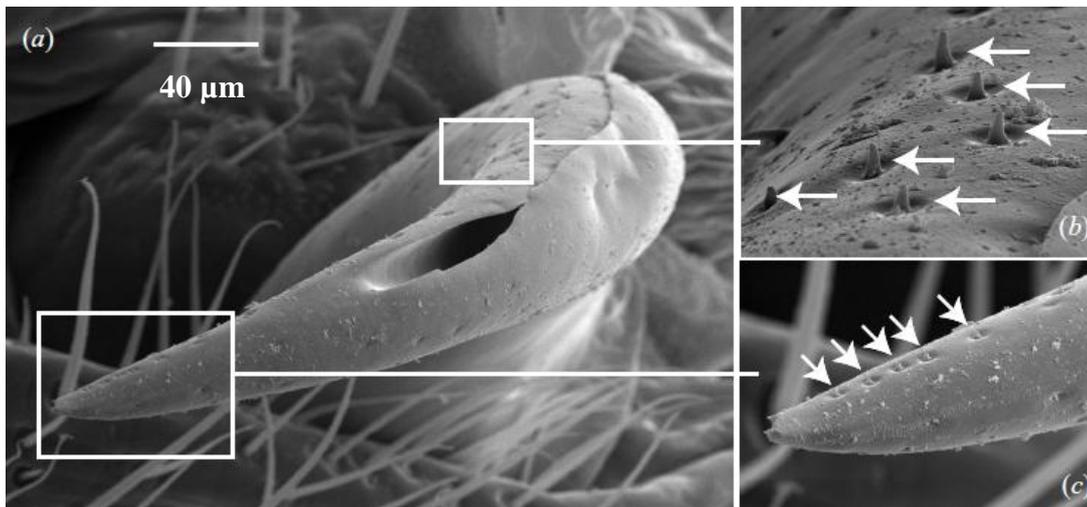


Après la monte, le mâle se plie contre sa partenaire et sonde l'abdomen avec son paramère qui possède des chémorécepteurs. Ce n'est qu'après cette séquence qu'il décide de copuler ou d'abandonner (Ryne, 2009).

D'après Siva et Jothy (2002), c'est grâce au « goût » de sperme qu'ils décident alors d'arrêter l'accouplement et diminuent le volume de leur éjaculat déversé (fig. 49) (Rolff et Siva-Jothy, 2002).

Figure 49 : Organe copulateur mâle de *Cimex lectularius* vu au microscope électronique à balayage (Siva-Jothy, 2006 crédits d'Andrew Syred, Microscopix).

(a) : vue de la terminaison postérieure de l'organe copulateur montrant sa structure en « chas d'aiguille » ; (b) : agrandissement de la surface ventrale antérieure au conduit éjaculatoire ; les flèches indiquent la zone supposée des chémorécepteurs de contact (environ 2 μm pour la hauteur des pinces) (c) : agrandissement de l'extrémité distale de l'organe copulateur, les flèches indiquent la zone supposée des chémorécepteurs de contact (environ 1 μm de hauteur).



Qu'est-ce qui attire les mâles lors de la copulation ?

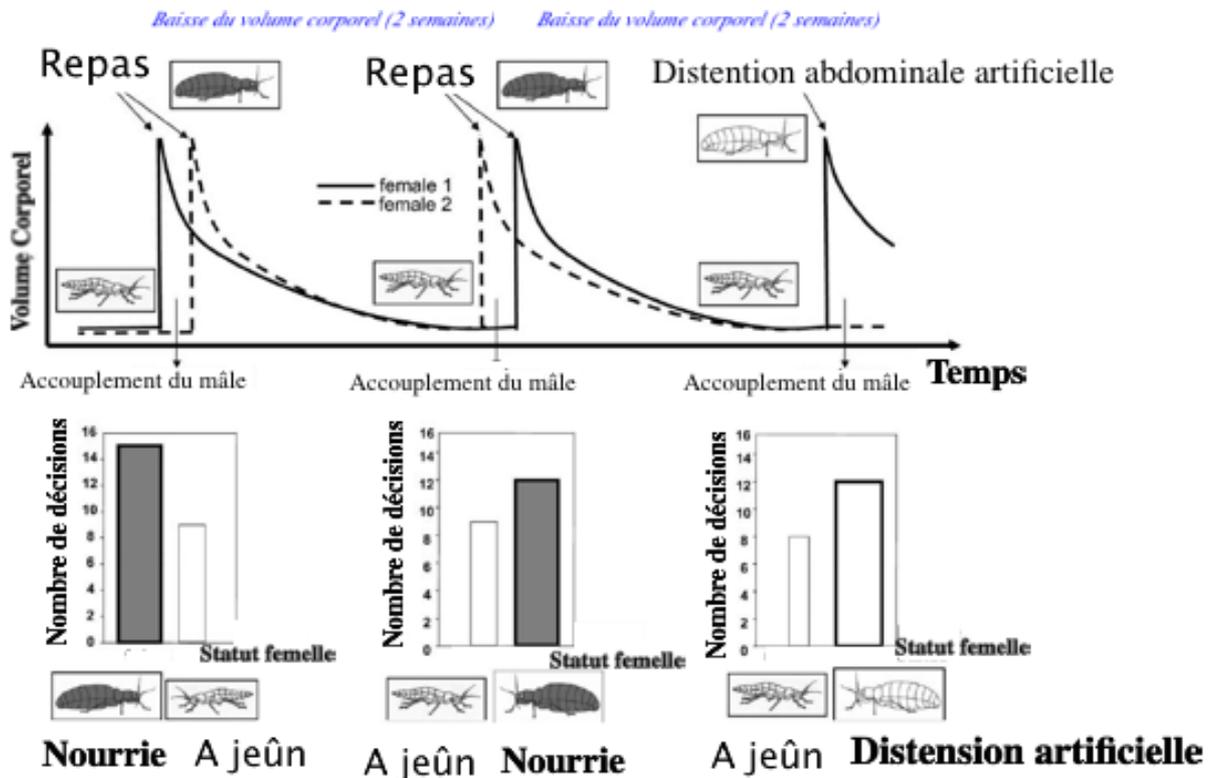
La copulation est étroitement associée à la prise de nourriture chez ces insectes puisque se gorger de sang est l'élément qui permet une augmentation de la taille du corps et que les mâles sont attirés par tout ce qui est large pour satisfaire leurs envies sexuelles (Reinhardt et Siva-Jothy, 2007).

Le mâle ne cherche pas un partenaire sur de longues distances, il monte tout congénère récemment gorgé à proximité, qu'il soit mâle ou femelle.

Siva et Jothy en 2006 l'ont prouvé par des expériences provoquant une distension abdominale réelle (par la prise d'un repas sanguin) ou artificielle (air) dont les résultats sont schématisés sur la figure 50.

Figure 50 : Schématisation des expériences d'accouplement lié à la distension abdominale des femelles après repas sanguin ou distension artificielle (Siva et Jothy, 2006).

Les mâles sont attirés par toute distension abdominale réelle ou artificielle.



Les femelles ont-elles à leur disposition d'autres techniques pour éviter l'accouplement des mâles ?

Les femelles doivent absolument se nourrir, ce qui signifie qu'il y aura toujours des périodes où celles-ci ne pourront pas refuser l'accouplement. Les mâles exploitent cette situation et l'emportent sur la résistance des femelles (Reinhardt *et al.*, 2009)

Les « punaises de lit » sur le terrain ont toujours été trouvées avec un sex ratio de 1 (Johnson, 1941, Stutt et Siva-Jothy, 2001), qui apparaît dans les groupes de tous âges, à jeûn ou non (Usinger, 1966), s'étant accouplés ou non. (Johnson, 1941 ; Reinhardt et Siva-Jothy, 2007).

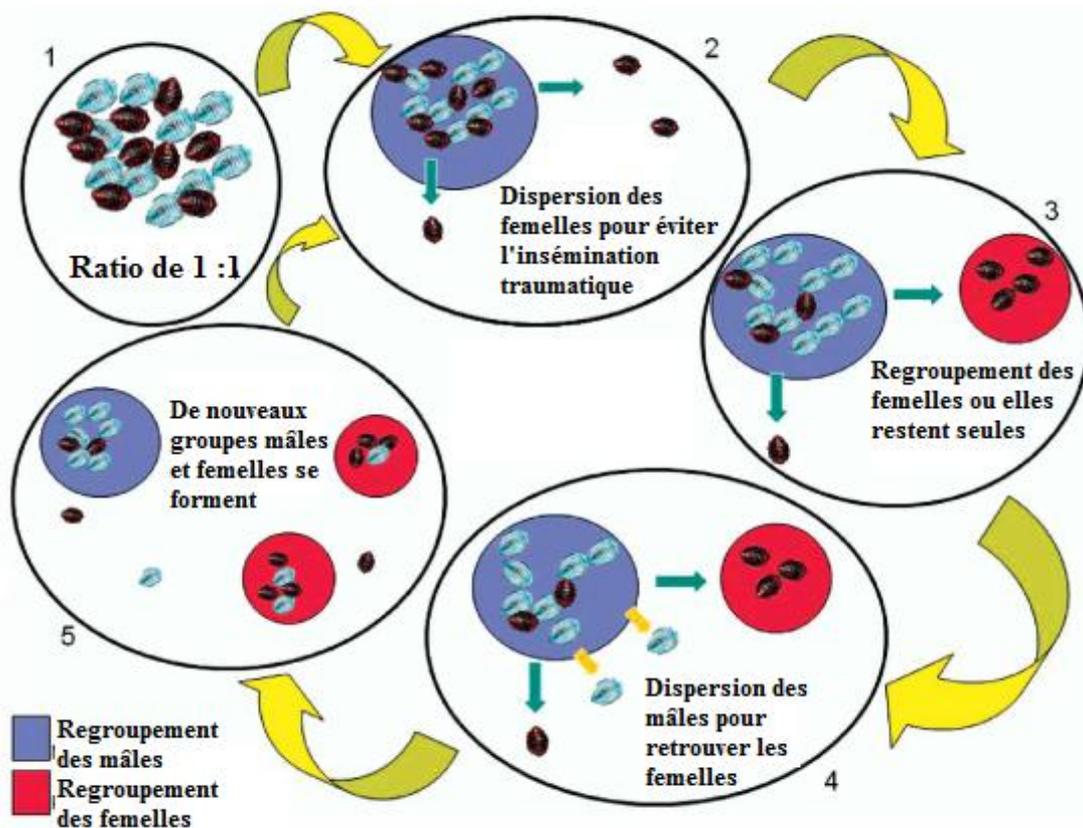
Il a été présumé que les femelles ne peuvent pas éviter les mâles et les lésions causées par les multiples inséminations traumatiques parce que le sex-ratio n'est pas biaisé en faveur des femelles au départ (Reinhardt et Siva-Jothy, 2007).

Pfiester en 2007 et 2009 a tenté de savoir si les femelles pouvaient résoudre les conflits sexuels en étudiant les comportements de dispersion ou de regroupement.

En plaçant des femelles venant de prendre un repas de sang dans des arènes avec différents sex-ratio et densités, cette équipe a observé que les femelles sont les championnes de la dissémination puisqu'elles quittent le groupe avec un taux bien plus élevé que les mâles au fur et à mesure que la population se densifie

Cette dispersion des femelles se produit après au moins un accouplement et les femelles sont capables de déposer des œufs loin des centres de population où les juvéniles peuvent commencer à former de nouveaux groupes avec les femelles. En plus d'augmenter les chances de survie et de reproduction individuelles des femelles, cette capacité de dispersion des femelles hors des groupes en réponse à l'insémination traumatique est également bénéfique à la population dans son ensemble en tant que mécanisme permettant la découverte et l'exploitation de nouveaux milieux et ressources et évitant la surexploitation d'un hôte (fig. 51).

Figure 51 : Représentation schématique des travaux de Pfiester permettant de comprendre la résolution des conflits au sein des groupes de punaises de lit grâce à la dispersion des femelles (Pfiester *et al.*, 2009).



Les femelles n'évitent pas seulement les mâles par leur technique de dispersion mais aussi en recherchant des refuges composés de groupes de femelles ou de juvéniles.

Ainsi les mâles sont bien moins prompts à localiser les femelles car celles-ci ne produisent pas de phéromones d'agrégation (Siljander *et al.*, 2007).

Cependant les femelles peuvent toujours potentiellement localiser les mâles lorsqu'elles doivent s'accoupler car ces derniers déposent sur leur passage cette fameuse phéromone (Siljander *et al.*, 2007).

Les groupes de femelles ou de juvéniles persistent car les femelles ne se mettent pas en danger les unes les autres ce qui leur évite une perte en eau trop importante (Benoit *et al.*, 2007) et une meilleure protection vis-à-vis des multiples inséminations traumatiques.

Les mâles retrouvés seuls dans les groupes se mettent progressivement à les quitter en vue de s'accoupler avec des femelles puis rejoignent ces refuges.

Si de multiples inséminations traumatiques sont inévitables (Reinhardt et Siva-Jothy, 2007), alors les femelles devraient avoir une réduction majeure de leur espérance de vie (Stutt et Siva-Jothy, 2001) et les groupes de punaises devraient être essentiellement composés de mâles.

Cependant les sex ratios égaux à 1 sont conservés dans la nature et l'espérance de vie des mâles et des femelles est à peu près identique (Usinger, 1966).

Lorsque les femelles quittent les groupes et se dispersent pour éviter les mâles, elles évitent les effets de multiples lésions traumatiques, vivent de ce fait plus longtemps et obligent les mâles à chercher leurs refuges et de ce fait à exploiter de nouveaux milieux.

8.2 Particularités morphologiques et physiologiques des femelles de *Cimex lectularius* liées à la pratique de l'insémination extragénitale traumatique

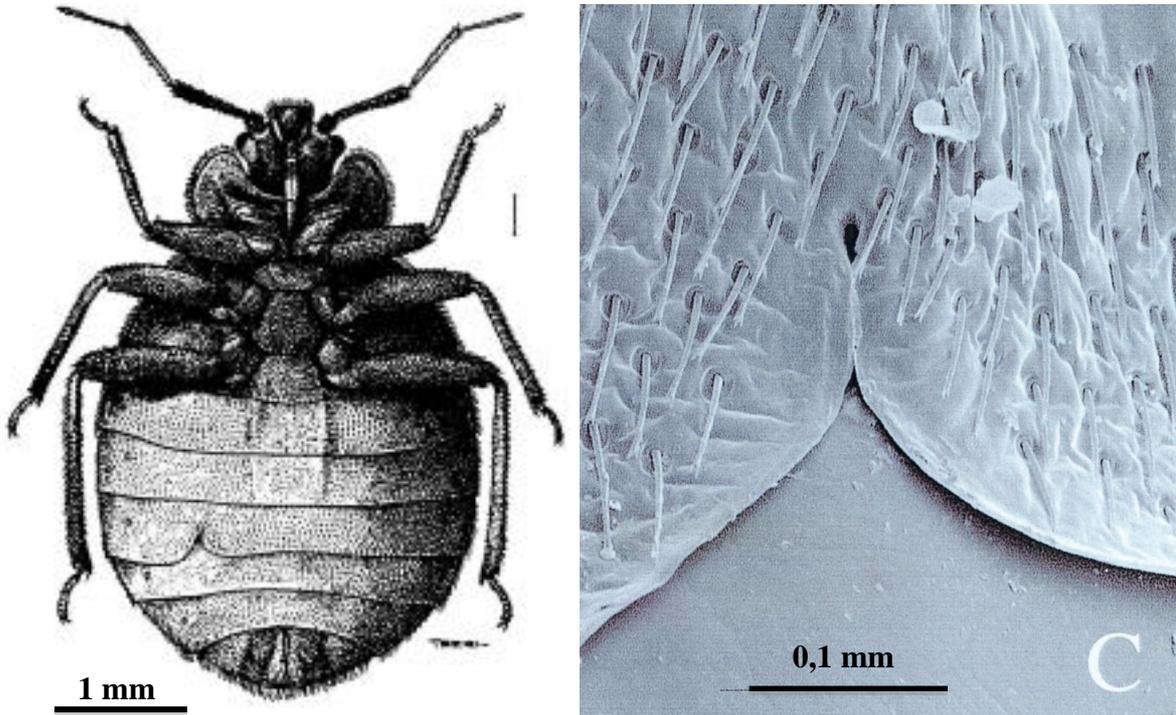
En relation avec cette insémination traumatique, des adaptations morphologiques et physiologiques se sont développées au cours de l'Évolution. En particulier un système reproducteur paragénital (**le spermalège**), qui consiste en une modification de la paroi abdominale dans la région percée lors de l'accouplement (**l'ectospermalège**) et une poche interne reliée à la paroi de l'ectospermalège qui reçoit le sperme (**le mésospermalège**). Chez les *Cimex*, le mésospermalège est une sorte de sac très bien développé et la zone percée lors de l'accouplement l'est dans une zone très localisée (fig. 52).

Le spermalège et l'ectospermalège

Le système paragénital des *Cimex* comprend un **ectospermalège** localisé, soit sur la membrane V-VI du côté ventral droit, soit sur le bord antérieur ventral de VI recouvert par V, également à droite ; il s'agit d'une modification de la cuticule et des couches cellulaires sous-jacentes ; le bord du sternite V, échancré à la hauteur de cette formation, constitue **le sinus paragénital**.

Le **spermalège**, qui peut être considéré comme une riposte adaptative, permet à la femelle de n'avoir qu'un seul site lésé pendant l'accouplement (Carayon, 1966, Siva-Jothy, 2006) et réduit les risques d'infection (Reinhardt *et al.*, 2003) par certains agents pathogènes qui parviennent à rentrer par le site lésé (Reinhardt *et al.*, 2005).

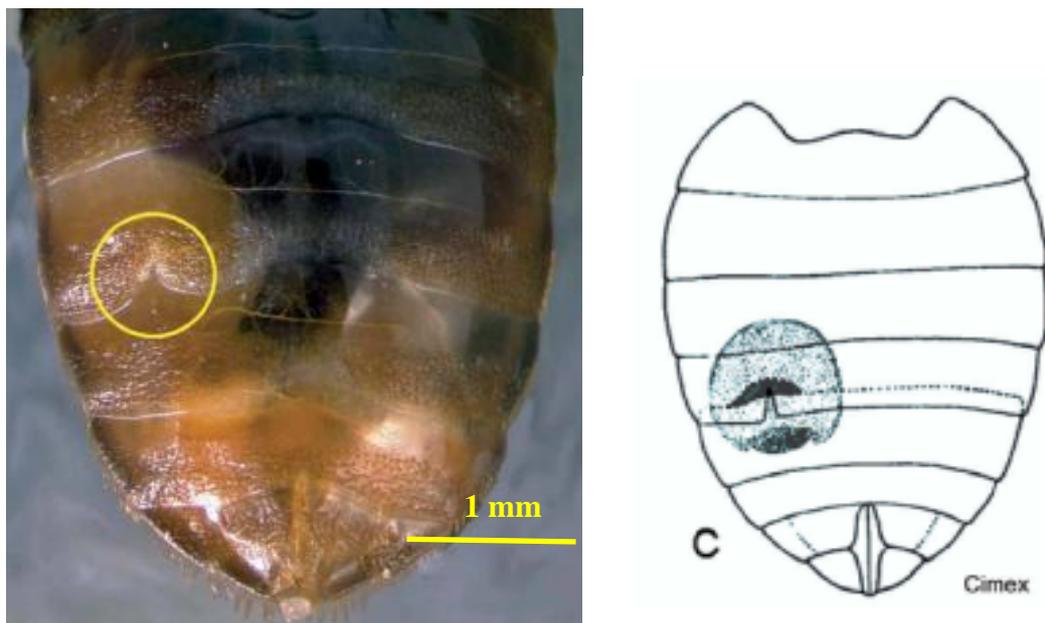
Figure 52: L'ectospermalège, le site de copulation sur l'abdomen de la femelle *Cimex lectularius* en partie ventrale et son agrandissement (C) au microscope électronique à balayage (Stutt, 2001) (Andrew Syred, Microscopix, UK).



Le mésospermalège

Dans la partie située sous l'ectospermalège se trouve un organe mésodermique sacciforme permettant de stocker le sperme (fig. 53).

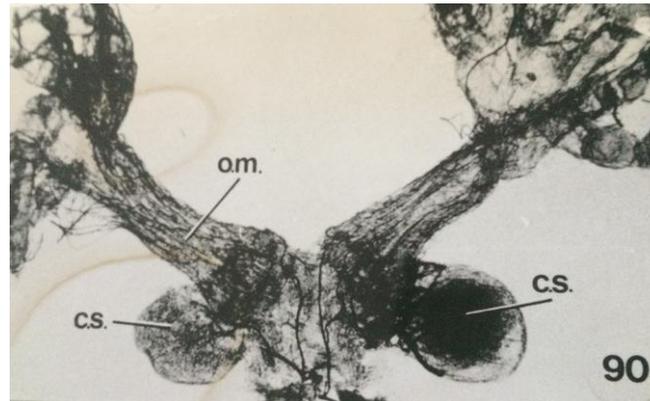
Figure 53 : Ectospermalège et mésospermalège (entourée de jaune) d'une femelle de *Cimex lectularius* gorgée (Pfiester *et al.*, 2009) et schématisation de cette zone (Usinger, 1966),



8.3 Migration des spermatozoïdes

Dans la paroi des oviductes latéraux, se sont différenciées du côté externe, deux poches ovoïdes : les conceptacles séminaux (fig. 54).

Figure 54 : Les voies génitales et les conceptacles séminaux (cs.) vus en transparence sur le vivant, sans coloration, chez une femelle récemment inséminée par peu de spermatozoïdes, qui ne se trouvent encore que dans le conceptacle droit (Carayon, 1975). Plan de coupe sur 3 mm de long. Om : oviducte mésodermique ; cs : conceptacle.



Lors de la copulation, le mâle transperce l'ectospermalège et injecte le sperme dans le tissu mésodermique ; les spermatozoïdes sont en partie phagocytés, mais une portion d'entre eux diffusent à travers le tissu dans la cavité hémocœlienne, d'où ils gagnent les conceptacles séminaux ; ils cheminent ensuite dans l'épaisseur des parois des oviductes, modifiées en microconduits tubulaires anastomosés, ou spermodes, pour aller féconder les œufs dans le vitellarium des follicules.

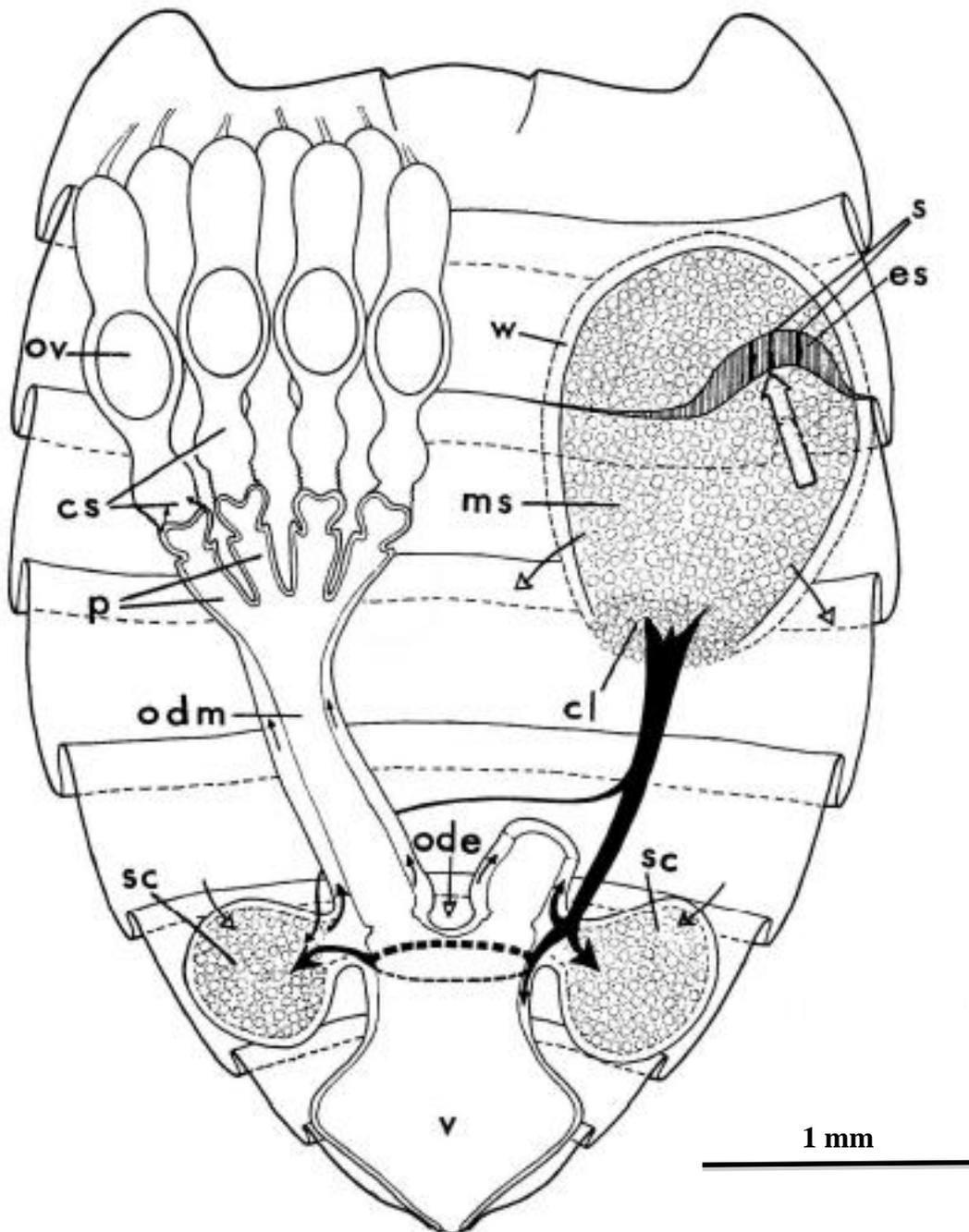
L'insémination traumatique est de ce fait caractérisée par la capacité des spermatozoïdes à atteindre les ovaires après une migration au cours de laquelle ils sont capables de traverser les tissus ou d'y progresser, et ce, sans forcément passer par la lumière des voies génitales ; en corollaire de ceci, les spermatozoïdes réalisent leur fusion avec les ovocytes à un stade précoce dans le vitellarium des ovarioles, et avant l'ovulation et la formation du chorion.

Sur la figure 55, l'abdomen est en vue dorsale, tergites enlevés ; les ovaires et l'oviducte de droite ont été enlevés pour simplifier les figures. L'exactitude de l'anatomie n'a pas été recherchée et par exemple la position de l'ectospermalège des *Cimex* est nettement plus postérieure en réalité. Les flèches blanches indiquent les points d'entrée du sperme dans l'ectospermalège.

Les flèches noires montrent son trajet dans l'organisme, qui emprunte chez les *Cimex* l'ectospermalège et le mésospermalège puis, à travers le lobe conducteur de celui-ci, l'hémocœle et enfin les conceptacles séminaux et la paroi des oviductes.

Figure 55 : Diagramme du processus d'insémination traumatique chez les *Cimex* (Carayon, 1966).

Légende : sc, conceptacle séminal ; cs, corps syncétial ; s, déchirure (trace de copulation); es, ectospermalège ; cl, lobe conducteur ; ms, mésospermalège ; w : paroi du mésospermalègeov, oocyte ; ode, oviducte ectodermique ; odm, oviducte mésodermique ; p, pédicelle de l'ovariole ; v, vagin.



9/ ÉCLOSION

Chez le jeune prêt à éclore, le rostre, les antennes et les deux premières paires de pattes sont allongés le long du corps, d'avant en arrière, et les pattes postérieures sont recourbées en demi-cercle le long de la face ventrale, formant un double arceau (fig. 56 et 57).

Figure 56 : Eclosion des juvéniles néonates de punaises de lit (Choé et Campbell, 2014).



La tête du jeune ne présente pas d'ampoule céphalique pour l'éclosion, mais la cuticule qui enveloppe son corps possède, au droit de la région clypéale, trois bourrelets crénelés disposés en étoile (fig. 57).

L'opercule de l'œuf se détache d'une manière brusque en même temps que se rompt, suivant une fracture circulaire, la cuticule séreuse sous-jacente au chorion.

La rupture semble produite par l'action conjointe des crêtes clypéales et de l'accroissement de la pression des liquides pompés par des mouvements « anti-péristaltiques » de la cavité interne de l'animal vers la région antérieure.

La tête fait saillie en dehors de la coque, souvent coiffée de l'opercule détaché auquel la couronne du chorion formant le rebord reste parfois liée (fig. 57).

La dernière phase de l'éclosion est la rupture de la cuticule embryonnaire ; elle a lieu par déchirure, probablement sous la pression des liquides internes ou de l'air aspiré.

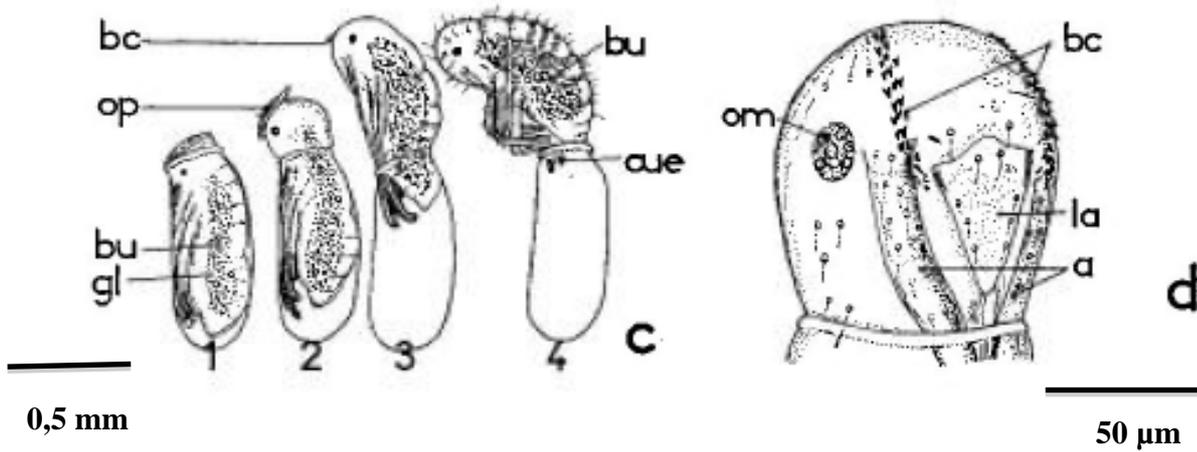
Le jeune achève de se dégager de la coque, et fait glisser au fur et à mesure vers l'arrière l'enveloppe cuticulaire.

La durée totale de l'éclosion est de quelques minutes.

Figure 57 : Développement embryonnaire et éclosion de *Cimex lectularius*
(Sikes et Wigglesworth, 1931).

(c) : 1 à 4 éclosion ; en 4 : la cuticule embryonnaire est rompue et la pubescence apparaît ;
d : tête extrudée de l'oeuf avant rupture de la cuticule.

a, antenne ; bc, bourrelet crénelé cuticulaire aidant au détachement de l'opercule ; bu, bulles
d'air ; cue, cuticule embryonnaire ;
gl, globules gras ; la :labre ; om : ommatidie ; op : opercule.



**DEUXIÈME PARTIE :
COMPORTEMENT ET
HÉMATOPHAGIE**

1/ COMMUNICATION INTRASPECIFIQUE

La communication intraspécifique est basée sur l'échange de signaux entre les membres d'une même espèce. Les signaux intraspécifiques peuvent être de plusieurs types : chimiques, acoustiques, visuels,... Les signaux chimiques émis par un animal et qui modifient le comportement ou la physiologie d'autres organismes sont appelés sémioc chimiques (message porté par les composés chimiques) (Nordlund and Lewis, 1976). Les sémioc chimiques utilisés pour la communication intraspécifique sont appelés phéromones (Blum, 1996 ; Todd, 2006).

1.1 Glandes odorifères

La plupart des Hétéroptères possèdent des glandes odorifères qui produisent divers produits chimiques ayant un rôle surtout défensif (Carayon, 1971 ; Staddon, 1979 ; Aldrich, 1988 ; Millar, 2005). Ces composés peuvent avoir plusieurs fonctions qui ne sont pas encore toutes connues. Des phéromones à multiples fonctions ont été décrites chez les Hétéroptères. Plusieurs auteurs ont pensé que leur seule action était de faire fuir les agresseurs ; nous verrons que ce n'est pas toujours le cas.

Les glandes dorso-abdominales (fig. 58) sont essentiellement des glandes présentes chez les jeunes qui ne fonctionnent qu'occasionnellement chez l'adulte (cependant les glandes abdominales dorsales des jeunes sont loin de toujours régresser et il en subsiste presque toujours des traces voire des restes encore fonctionnels d'après Carayon). Les glandes métathoraciques par contre, sont des structures propres à l'adulte avec un haut degré de spécialisation anatomique et physiologique. Les glandes odorifères abdominales et métathoraciques (fig. 59 et 60) forment ensemble le système glandulaire odorifère qui est une des caractéristiques de l'ordre des Hétéroptères (Carayon, 1966).

Figure 58 : Cliché au microscope optique (grossissement X 400) des trois glandes dorsales d'un juvénile de *Cimex lectularius*. La cuticule dorsale de l'abdomen a été découpée, les glandes sont vues par transparence (Harraca, 2012).

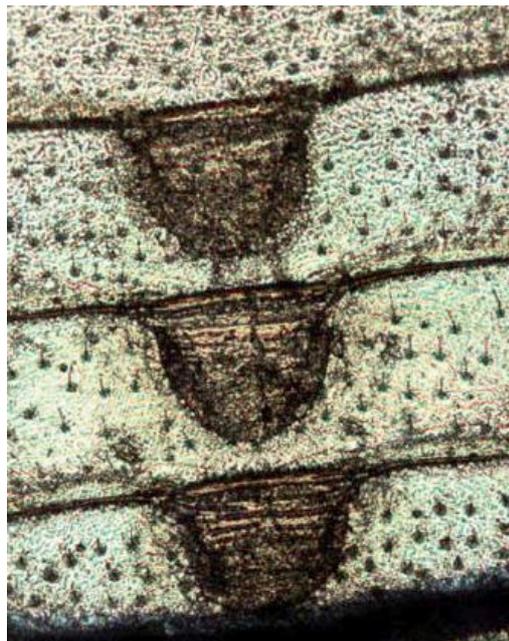


Figure 59 : Agrandissement de la partie externe des glandes odorifères d'un adulte de *Cimex lectularius* visibles en microscopie électronique à balayage recolorisée (Harracca, 2012).

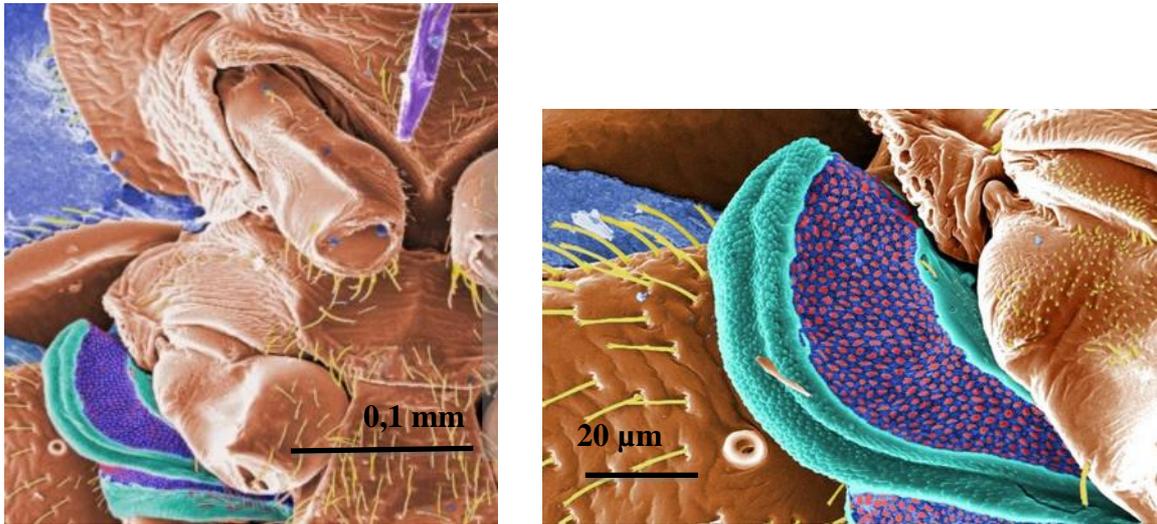
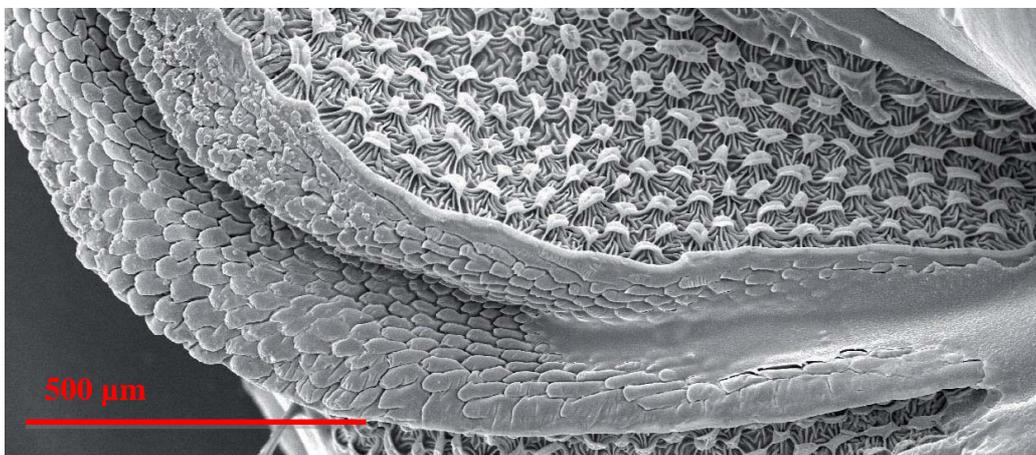
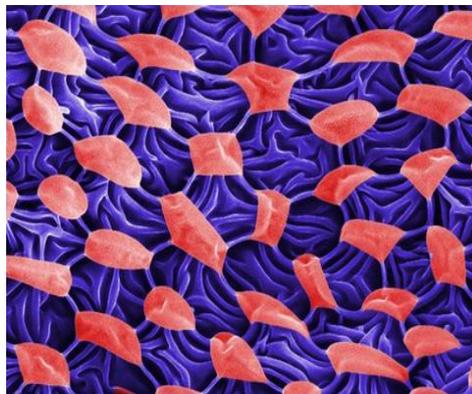


Figure n° 60 : Agrandissement des clichés précédents de glandes odorifères avec leur zone d'évaporation chez un adulte de *Cimex lectularius* (Harracca, 2012).
. Au centre : agrandissement X100 du dernier cliché.

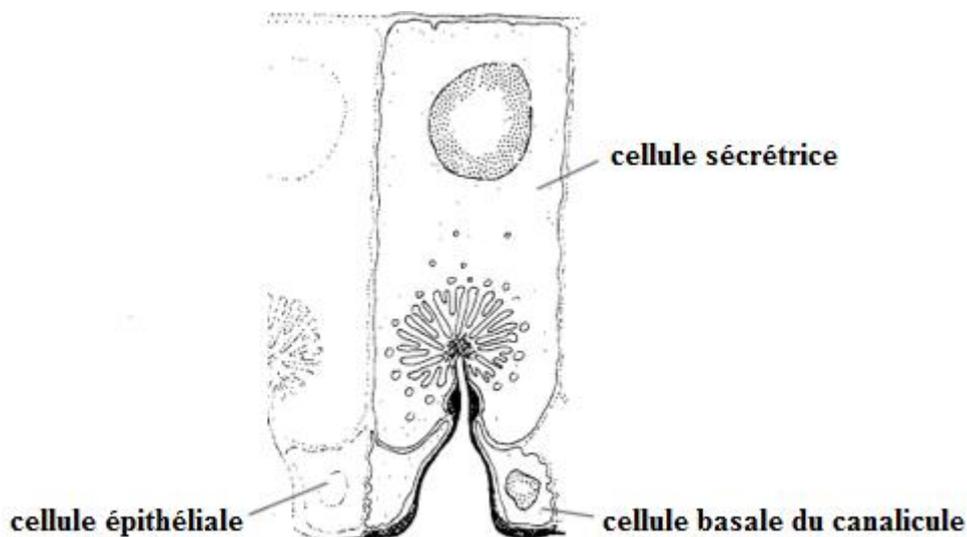


Les glandes odorifères métathoraciques sont formées d'un repli interne de la membrane intersegmentaire, non invaginable. La lumière du sac est donc bordée de cuticule. Les cellules glandulaires forment deux sacs latéraux de part et d'autre d'un réservoir médian dépourvu de cellules.

On retrouve les trois mêmes couches de la membrane intersegmentaire : (1) une couche extracellulaire relativement fine formant la membrane basale ; (2) une couche unique de cellules épithéliales prise « en sandwich » ; (3) une autre couche extracellulaire relativement épaisse, apicale, constituant l'intima de la cuticule de la glande.

L'épithélium des glandes odorifères est formé de différents types cellulaires dont certains (les cellules sécrétrices) produisent la substance odorante, d'autres (les cellules de l'intima, les cellules des canaux) forment les structures (réservoirs, canalicules) qui conduisent et entreposent les substances odorantes. Les cellules sécrétrices (fig. 61) sont les plus grandes en volume de tout l'épithélium de ces glandes odorifères (volume égal à 50 cellules de l'intima ou 50 cellules des canaux)

Figure 61 : Schéma général représentant une unité sécrétrice formée de deux cellules de glande odorifère métathoracique d'Hétéroptère, *Aradus betulae* (Staddon, 1979 ; Rossiter et Staddon, 1983).



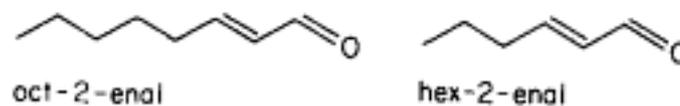
Les glandes odorifères métathoraciques de *Cimex lectularius* sont constituées de glandes paires et d'un réservoir central situés dans le métathorax à la base de l'abdomen. Le contenu de ces glandes est déversé à travers un canal sur une zone d'évaporation située entre la seconde et troisième hanche sur la partie dorsale du premier segment abdominal.

1.2 Phéromone d'alarme

L'analyse du contenu de ces glandes révèle la présence de 73 à 92 % de (E)-2-hexenal et (E)-2-octenal, 8 à 27% d'acétaldéhyde, 2-butanone et deux composés inconnus (Collins, 1968 ; Levinson *et al.*, 1974). Levinson et Bar Ilan (1971) ont testé les deux composés majeurs, (E)-2-hexenal et (E)-2-octenal, seuls et en mélange et ils ont montré que les punaises de lit ne sont pas regroupées en présence des papiers imprégnés. De plus, lorsqu'on leur présente ces composés dans les mêmes proportions que celles déversées par les glandes odorifères, les punaises regroupées se dispersent.

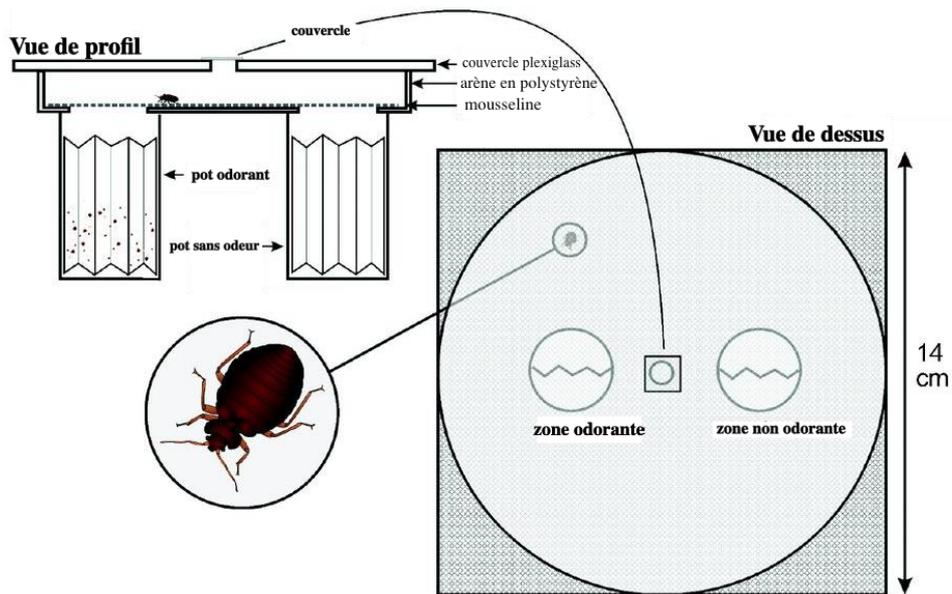
C'est pour cela qu'historiquement, le (E)-2-hexenal et le (E)-2-octenal (fig. 62), ont été interprétés comme phéromones d'alarme des punaises de lit (Levinson et Bar Ilan, 1971, Levinson *et al.*, 1974).

Figure 62 : Formules chimiques topologiques de l'hex-2-énal et l'oct-2-énal.



Marx (1955) a testé une hypothèse selon laquelle les punaises seraient attirées par l'odeur de leurs congénères en faisant des tests avec des disques de papier précédemment imbibés par l'odeur de punaises ou non (fig. 63). Elle a montré que les punaises testées semblaient plus souvent se regrouper lorsqu'elles sont en contact avec les disques de papier imbibés. Cependant d'autres expériences n'ont pas montré d'orientation de groupe ou de préférence pour les disques précédemment imbibés (Kemper, 1936, Usinger, 1966). Levinson et Bar Ilan (1971) ont répété l'expérience de Marx et confirmé ses résultats. Levinson et Bar Ilan (1971) ont prouvé que le regroupement sur les disques de papiers imbibés était accru plusieurs heures après le début des tests. Les expériences de 30 minutes proposées par Usinger (1966) étaient probablement trop courtes pour que les insectes expriment leurs différences.

Figure 63 : Schématisation des expériences de Marx (1955) sur papiers imbibés et déplacement des punaises (Weeks *et al.*, 2011).



La phéromone d'alarme est un mélange des deux aldéhydes sécrétés par les glandes odorifères (voir partie I). La formule de synthèse la plus efficace dans les travaux de laboratoire est un mélange de 75 : 25 de (E)-2-hexenal et de (E)-2-octenal. Des concentrations dans l'air supérieures à 0,25 ug/mL d'octenal et 1,36 ug/mL d'hexenal incitent les punaises à bouger leurs antennes à plusieurs reprises ainsi qu'à quitter leur refuge en formant des petits cercles centrifuges fermés à la vitesse de 2 cm/s. La concentration est un paramètre très important à prendre en compte car de faibles taux de ces aldéhydes correspondent à la phéromone d'agrégation retrouvée en suspension dans l'air (Levinson *et al.*, 1974 ; Siljander *et al.*, 2008).

Selon la concentration utilisée, on observe un temps de latence compris entre 13 à 50 secondes pour la sortie des punaises de leur cachette. Plus cette concentration est élevée, plus le temps de latence est réduit (Levinson et Bar Ilan, 1971 ; Levinson *et al.*, 1974).

1.3 Autres phéromones

A l'heure actuelle trois phéromones ont été mises en évidence chez les punaises de lit : une phéromone d'alarme qui permet la dispersion des punaises et dont nous avons parlé précédemment, une phéromone de contact qui permet la reconnaissance des refuges et une phéromone de regroupement ou dite d'agrégation en suspension dans l'air qui les attire vers leurs refuges (Levinson *et al.*, 1974 ; Levinson et Bar Ilan, 1971 ; Siljander *et al.*, 2008 ; Siljander *et al.*, 2007).

Phéromone de contact

De nombreuses punaises sont retrouvées au cours d'inspection dans leurs cachettes. Ce caractère grégaire a permis quelques bénéfices au cours de l'évolution : une protection assurée contre les prédateurs, des partenaires sexuels rapidement disponibles.

Comme les punaises sont sujettes à la dessiccation, ces formes de regroupement permettent aussi de conserver un taux d'hydratation correct (Werthein *et al.*, 2005 ; Benoit *et al.*, 2009).

Ces phéromones sont appelées « inhibitrices » car elles inhibent tout mouvement de l'insecte en contact. Siljander en 2007 a prouvé que les punaises de lit étaient capables de sécréter des composés « inhibiteurs » s'apparentant à des phéromones par leur fèces afin de marquer leurs refuges.

Il n'y a pas de consensus actuel sur l'intégration de ces substances par les deux sexes et les différents stades (Siljander *et al.*, 2007 ; Olson *et al.*, 2009).

Olson et son équipe en 2009 a laissé un papier filtre de 25 mm exposé à cinq punaises adultes mâles et cinq femelles pendant deux jours (soit 48,9 punaises/h/cm²).

Dans un enclos dix punaises adultes ont été mises en présence de ce disque. 78 % de ces punaises se sont regroupées sur ce papier filtre durant quatre heures. Des tests avec des juvéniles ont conclu à des résultats similaires. De plus, les punaises ayant subi des antennectomies étaient incapables de se regrouper sur les papiers imprégnés (Olson *et al.*, 2009).

Ce regroupement observé était amplifié juste après un repas sanguin. Tandis que les punaises « affamées » étaient moins enclines à se regrouper. On peut alors supposer que la quête de l'hôte et la phéromone d'alarme priment en période de jeun.

L'équipe de Siljander en 2007 a exposé dix punaises à un papier filtre de 9 cm de diamètre pendant six jours soit (11,3 punaises /heure / cm²). Les punaises confinées sur le papier filtre étaient des mâles, des femelles ou des juvéniles. Chaque punaise avait le choix entre un disque souillé de déjections et un disque propre toutes les 16-18 heures. Il y a eu une attraction statistiquement significative pour les disques souillés différente selon l'âge et le sexe.

Les juvéniles restaient attirés par les disques souillés par d'autres juvéniles tandis que les mâles et les femelles étaient attirés par les disques souillés par les mâles et évitaient systématiquement les disques souillés par les femelles.

Dans les logements infestés, les adultes, juvéniles, œufs et exuvies sont retrouvés ensemble dans les cachettes (Usinger, 1966) et l'on suppose que ces dernières possèdent des phéromones de contact propres à tous les stades. Cependant les travaux de Siljander en 2007 semblent démontrer que les punaises éviteraient les refuges ne regroupant que des femelles et que les juvéniles évitent ceux des adultes.

Olson en 2009 n'a pas retrouvé cette spécificité de regroupement mais au contraire selon ses résultats, les adultes et les juvéniles seraient attirés par la phéromone de contact produite par les adultes. Cependant, l'olfactomètre de l'expérience d'Olson a détecté une concentration plus importante de la phéromone de contact (48,9 contre 11,3 punaises/h/cm²). Cette différence pourrait elle être à l'origine de la divergence de leurs travaux ?

Phéromone d'agrégation

Pour recréer les conditions biologiques afin d'étudier ce type de phéromone, les émissions volatiles de 700 punaises ont été nécessaires. Celles-ci étaient confinées dans un bocal pendant 72 heures dont on a pompé 8640 litres d'air (Olson *et al.*, 2009).

Les composés volatiles piégés par cette technique ont pu être fractionnés par chromatographie, puis leur reconnaissance s'est effectuée sur chromatographie gazeuse et spectrométrie de masse.

La phéromone recréée est un mélange de dix composés : nonanal, decanal, (E)-2-hexenal, (E)-2-octenal, (2E, 4E)-octadienal, benzaldehyde, (+) et (-) limonene, sulcatone et benzylalcool.

Les concentrations de (E)-2-hexenal et (E)-2-octenal étaient au moins dix fois supérieures à tous les autres composés retrouvés.

En laboratoire, ce mélange reconstitué a été testé grâce à un olfactomètre à la concentration que libéreraient 200 punaises en une heure. Les juvéniles, mâles et femelles vierges se regroupaient de façon significative (mais jamais les femelles s'étant déjà accouplées). Ces punaises restaient sensibles à cette phéromone de synthèse jusqu'à la dixième dilution du mélange. (Siljander *et al.*, 2008).

Nous évoquerons en détail dans la partie IV, les fonctions potentiellement utiles de ces phéromones au contrôle de l'infestation par les punaises de lit.

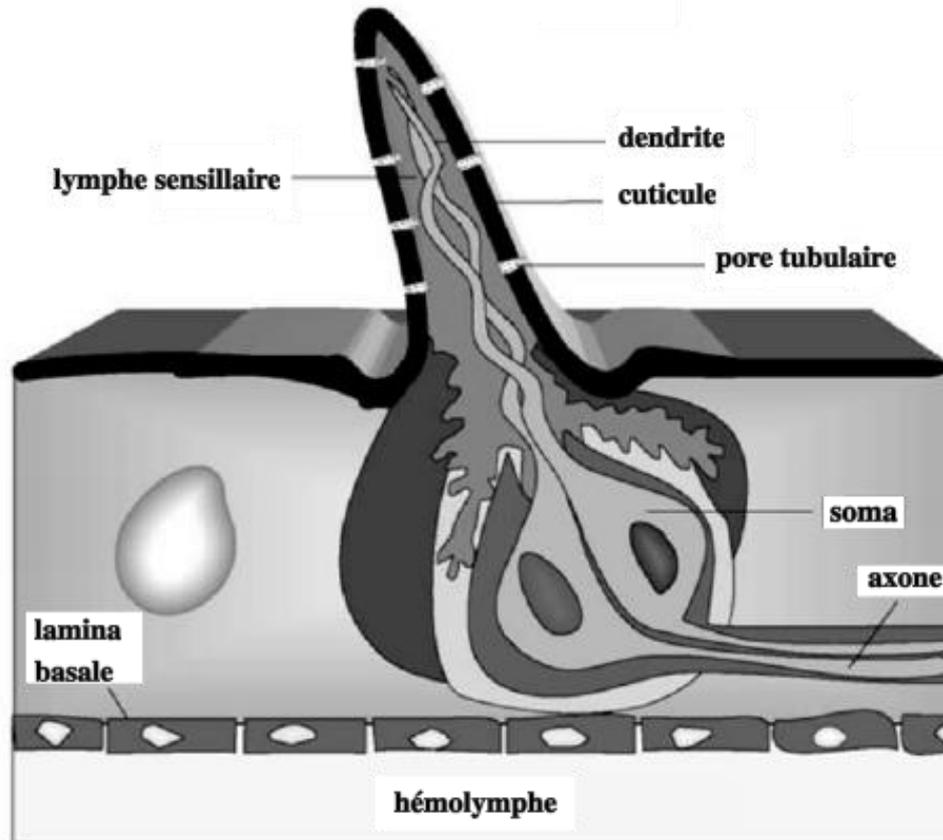
1.4 Antennes

Sensilles : les microcapteurs chimiosensoriels

La détection des molécules odorantes chez les insectes met en jeu des structures particulières, les sensilles, surtout situés sur les antennes, qui représentent des micro-organes (ou organules) sensoriels véritablement programmés pour l'olfaction. Ils recouvrent les articles antennaires par milliers et fonctionnent comme des microcapteurs périphériques des molécules odorantes de l'air environnant.

Il existe différents types de sensilles mais tous ont une architecture commune, un système de pores tubulaires qui connecte le milieu extérieur à la lumière sensillaire renfermant les dendrites des neurones sensoriels (deux à trois cellules sensorielles par sensille). En coupe transversale, les pores cuticulaires et l'entrée des molécules odorantes sont séparés des cellules nerveuses cibles par un fluide aqueux protecteur, la « lymphe sensillaire » (fig. 64). Cette lymphe, équivalent chez les insectes au mucus nasal des mammifères, constitue une véritable barrière pour les molécules odorantes très hydrophobes.

Figure 64 : Représentation générale du modèle d'un sensille détectant les phéromones chez les insectes lépidoptères (Pelosi et Maida, 1995).
 La lymphe sensillaire est isolée de l'hémolymphe.



Chaque sensille répond de façon spécifique à une molécule chimique ou à une famille de molécules chimiques, ce qui explique la grande diversité morphologique.

Sur la base de leur spécificité chimiosensorielle, on reconnaît au moins cinq types de sensilles olfactifs : (1) les sensilles trichoïdes, larges, épais et allongés (25-35 μ m), impliqués dans la réception des molécules de phéromone sexuelle (2) les sensilles basiconiques, plus petits (15-25 μ m), présents dans les deux sexes chez une grande variété d'insectes, impliqués dans la reconnaissance de molécules odorantes généralistes (les molécules volatiles des plantes, des œufs ou des juvéniles); (3) les sensilles placodéiques ou plaques olfactives des antennes d'abeilles et de scarabées; (4) les sensilles cœloconiques en « pince à linge »; et (5) les sensilles chaétiques; ces deux derniers types, répartis dans différentes parties du corps de l'insecte, sont sensibles aux molécules odorantes ou gustatives, au gaz carbonique, à la température, à l'humidité ou à une combinaison de ces différentes modalités chimiques.

Le répertoire sensillaire des insectes est donc très varié, répondant parfaitement à la diversité des stimuli chimiques et au nombre infini de molécules odorantes et gustatives.

Protéines se liant aux odeurs: odorant-binding proteins

Ce mécanisme n'a pas encore été mis en évidence chez la punaise de lit cependant, il est probable qu'il est proche de celui découvert pour les insectes lépidoptères.

Pour traverser la lymphe et atteindre les neurones sensoriels, des mécanismes périphériques de solubilisation des molécules odorantes sont nécessaires. De petites protéines acides, très concentrées dans la lymphe, permettraient la solubilisation des molécules odorantes.

Ces protéines, qui se lient aux molécules odorantes à la périphérie des neurones olfactifs, sont appelées odorant-binding proteins (OBP). Les OBP sont des chaînes polypeptidiques simples (environ 150 acides aminés) caractérisées par six cystéines reliées par trois ponts disulfures, donnant aux OBP une structure spécifique.

Les OBP auraient de multiples fonctions. Lorsque les tubules cuticulaires sont au contact direct des neurones sensoriels à l'intérieur du sensille, les molécules odorantes débouchant du tubule activeraient les récepteurs moléculaires olfactifs et les OBP agiraient en inhibiteurs précoces, libérant le récepteur des molécules odorantes et présentant ces molécules aux enzymes de dégradation (modèle de contact).

Lorsque les canaux tubulaires s'étendent à l'intérieur du sensille à distance des neurones et délivrent les molécules odorantes directement dans la lymphe, les OBP pourraient prendre en charge le transport des molécules odorantes jusqu'aux récepteurs olfactifs.

Une fois que les molécules odorantes ont pénétré à l'intérieur du sensille, plusieurs interactions sont alors possibles, conduisant soit à l'activation du récepteur, soit à l'inactivation et à l'élimination de la molécule odorante par une enzyme de dégradation, l'estérase sensillaire (modèle de l'équilibre cinétique).

Dans ce modèle, l'OBP pourrait se lier plusieurs fois à une molécule odorante avant ou après l'interaction de celle-ci avec le récepteur et une molécule odorante pourrait interagir avec plusieurs récepteurs avant d'être inactivée.

Ce schéma assigne donc aux OBP des propriétés multifonctionnelles: solubilisation, transport et protection vis-à-vis des enzymes de dégradation .

Chez les insectes, les OBP seraient plus que de simples transporteurs.

Elles participeraient activement au filtrage et à la reconnaissance des signaux olfactifs à la périphérie des neurones sensoriels.

Chaque OBP aurait un répertoire de ligand bien établi avec une affinité déterminée pour une molécule odorante ou une série chimique spécifique.

Différents groupes d'OBP ont été identifiés en fonction des molécules odorantes auxquelles ils se lient. Des protéines appartenant à la famille des OBP sont également présentes dans les sensilles gustatifs.

Le premier relais synaptique de l'information codée en potentiels d'action se situe au niveau antennaire puis elle est relayée par les corps pédonculés.

Le système olfactif des insectes ne répond pas seulement à des composés chimiques isolés mais aussi à certains types de mélanges contenant des ratios assez spécifiques des composés.

Les composés sémiocchimiques volatils sont connus pour jouer un rôle dans la localisation de l'hôte, le regroupement et le comportement d'alarme mais leur rôle dans l'accouplement est encore inconnu.

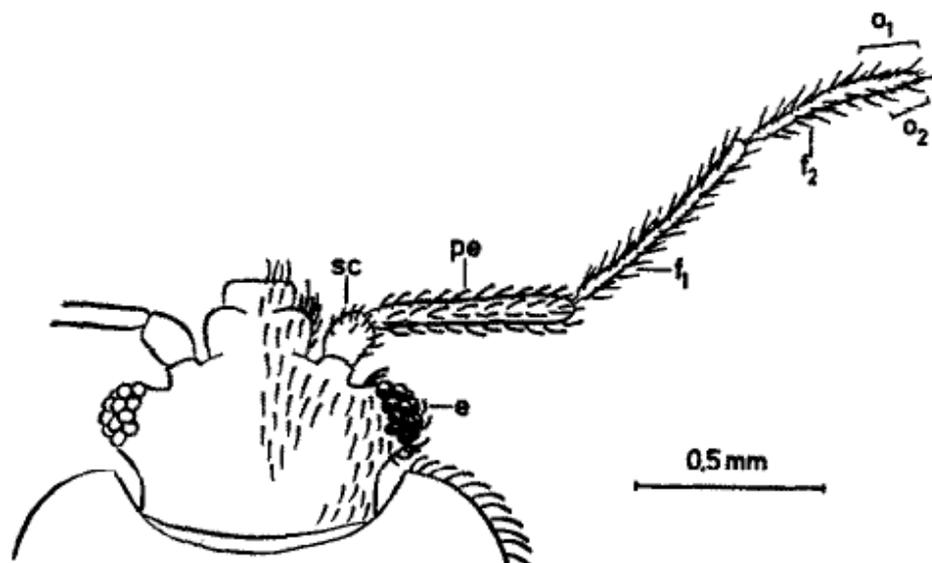
Les sensilles de type olfactif ne sont présents que sur les antennes dans les travaux chez *Cimex lectularius*, ce qui confirme leur importance majeure d'organe olfactif de la punaise de lit.

Le rôle de l'antenne dans l'olfaction a été étudié à la fois grâce à des études d'antennectomie partielle ou totale et d'électrophysiologie.

Chez *Cimex lectularius*, chaque antenne est composée de quatre articles : le scape, le pédicelle et deux articles formant un flagelle terminal. Le flagelle possède une grande diversité de sensilles : des sensilles olfactifs potentiels et des soies ressemblant à des sensilles (fig. 65).

Figure 65 : Tête d'un mâle de *Cimex lectularius* avec vue dorsale de l'antenne droite (Levinson *et al.*, 1974).

Sc : scapus, pe : pédicelle, f₁ : premier segment flagellé, f₂ : second segment flagellé, o₁ et o₂ : les deux régions olfactives, e : œil



Le reste de l'antenne est recouvert de soies ressemblant à des sensilles avec des chémorécepteurs de contact et des mécanorécepteurs. Deux régions dédiées à l'olfaction ont été identifiées sur le bord interne et externe du segment flagellé terminal, elles sont dénommées o₁ et o₂.

Les études d'antennectomie ont été menées afin de déterminer le rôle de l'antenne et du système olfactif dans des comportements spécifiques. Cependant les antennes ont d'autres rôles sensoriels chez les insectes comme la perception de l'humidité, de la température ou du contact.

Lorsque les stimuli de contact sont retirés dans différentes expériences, l'attraction olfactive est très souvent perdue (Siljander *et al.*, 2007).

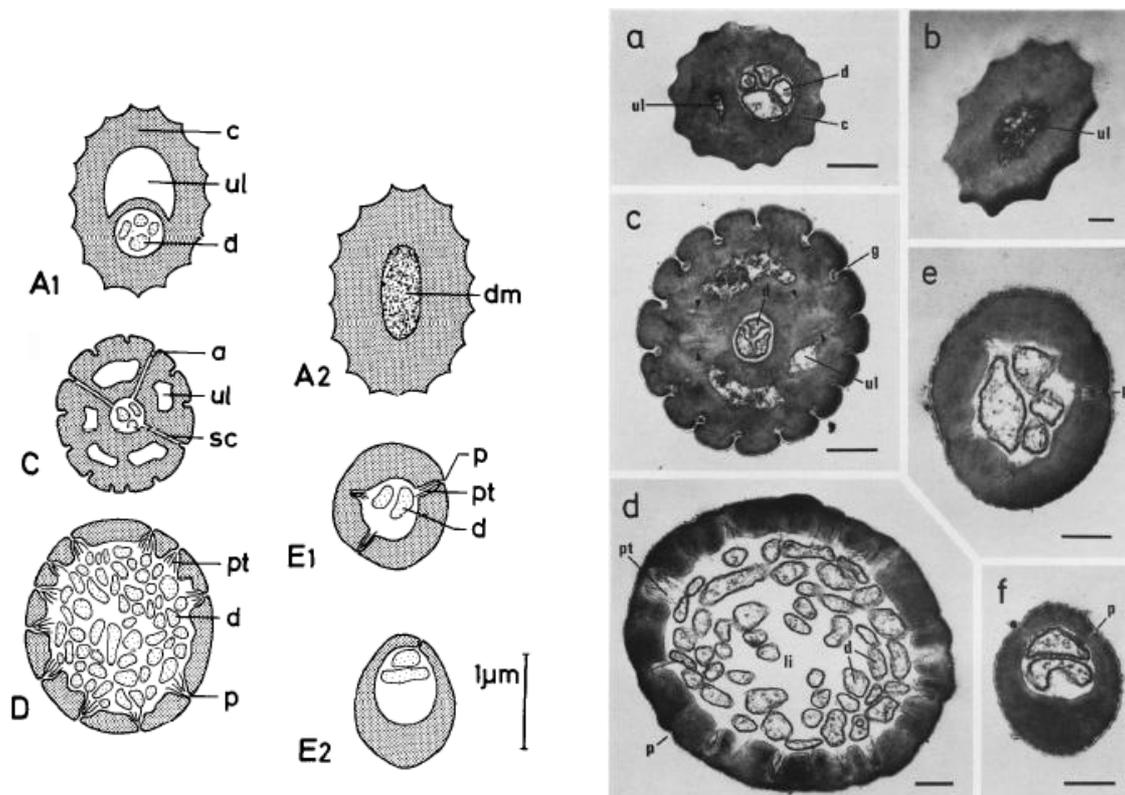
Le pédicelle est supposé jouer un rôle dans le regroupement (sans cette partie de l'antenne, on note une diminution significative dans le regroupement des punaises), il possède des sensilles gustatifs et des mécanorécepteurs. Ces derniers pourraient jouer un rôle dans la connexion entre punaises en favorisant le thigmotactisme qui maintient le groupe. Le rôle des récepteurs gustatifs est recherché à ce jour, une hypothèse est son rôle dans le regroupement des congénères loin de l'hôte (Olson, 2014).

Sept types de sensilles ont été identifiés sur le flagelle terminal. Quatre des sensilles ont une cuticule poreuse, condition préalable pour détenir une fonction olfactive.

En comparaison avec d'autres insectes hématophages, les punaises de lit ont un faible nombre de sensilles olfactives : 9 sensilles à bâtonnets striés (le type C) et 6 sensilles à bâtonnets extrémité lisses (type D) et 29 sensilles qui ressemblent plus à des poils (type E) (fig. 66).

Figure 66 : Différents types de sensilles en coupe transversale sur le segment terminal d'une femelle de *Cimex lectularius* adulte (Levinson *et al.*, 1974) à droite et ses schémas explicatifs (Steinbrecht et Müller, 1976) à gauche.

(a) : soie de type A1 section proche de l'apex, (b) : soie de type A2 (c) : type c avec sa lumière centrale contenant les dendrites, (c) : type D, (e) : poil contenant le type E1, (f) : poil contenant E2 ; C : cuticule, d : dendrite, g : striation, p : pore, pt : pore tubulaire, ul : lumière non innervée, sc : canal du rayon



2/ AUTRES CAPACITES SENSORIELLES

Les punaises de lit comptent sur des modalités sensorielles autres que la chémoréception.

2.1 Vision

La vision est utilisée par les mâles pour s'orienter rapidement et monter d'autres punaises ou des objets de forme similaire comme de petits micros ou des morceaux de liège taillés ressemblant à des punaises de lit que l'on anime pour imiter la démarche d'une femelle (Rivnay, 1933).

Les punaises sont aussi très à même d'utiliser le thigmotactisme (Rivnay, 1932, Usinger, 1966).

2.2 Audition

Beaucoup d'Hétéroptères strident mais pas les Cimicidés. D'autres insectes hématophages tels que les réduves femelles produisent du son grâce à la stridulation pour décourager les mâles non souhaités de les monter (Roces and Manrique, 1996). Plusieurs Hémiptères forment des sons grâce à vibration de leur substrat pour communiquer, se reproduire et identifier les espèces (Virand-Doberlet et Cokl, 2004).

Dans les expériences de Yturralde et Hofstetter (2012), les femelles *Cimex lectularius* ne sont pas plus attirées ou repoussées par les sons émis par différents appareils émettant des ultrasons censés être répulsifs pour les punaises de lit. Elles restent dans un des trois couloirs mis à leur disposition, le plus médian (ni trop proche, ni trop éloigné de la source sonore) et sembleraient plus sensibles aux changements brutaux d'intensité sonore qu'à une véritable longueur d'onde.

2.3 Goût

Les travaux de Siva-Jothy et Stutt (2003) ont montré que l'épine phallique des mâles de *Cimex lectularius* portait des sensilles chémorécepteurs qui leur permettaient de détecter la présence d'un éjaculat dans l'ectospermalège des femelles avec lesquelles ils étaient en train de s'accoupler.

3/ LOCALISATION DE L'HÔTE

Les vertébrés produisent une variété de signaux visuels, mécaniques, chimiques et thermiques détectables par les insectes hématophages. Ces signaux forment une sorte de chemin sensoriel, guidant les mouvements de l'insecte directement ou indirectement jusqu'à l'hôte.

Localiser l'hôte est un paramètre capital chez les Cimicidés. Comme tous les insectes hématophages, cette étape fait partie d'une des trois motivations capitales : trouver un refuge, un partenaire sexuel et un hôte afin de se nourrir (Bell et Schaefer, 1966). De plus, les juvéniles néonates de *Cimex lectularius* meurent en quelques jours si elles ne se nourrissent pas et la production d'œufs cesse rapidement si on empêche les femelles de se nourrir (Usinger, 1966).

Chez les insectes hématophages, une modulation importante des systèmes de perception associés à la localisation d'hôte (olfaction, thermo-perception, vision,..) a été observée en fonction du comportement et du rythme d'activité de leurs hôtes qui jouent à la fois le rôle de proie et de prédateur.

La localisation de l'hôte chez les insectes hématophages se décline en trois phases (Sutcliffe, 1990 d'après Ascoli-Christensen *et al.*, 1990 ; Lehane, 2005) :

Phase de recherche appétitive : cette étape est modulée par la motivation de l'insecte.

À mesure que le besoin alimentaire augmente, l'insecte devient plus sensible à certains stimuli, et l'activité de recherche non-orientée amène l'insecte en contact avec des stimuli associés à l'hôte. Les insectes peuvent présenter un comportement de recherche au hasard, ou ils peuvent également rester immobiles jusqu'à percevoir un signal de l'hôte dans leur environnement.

La recherche au hasard semble prépondérante et très importante chez *Cimex lectularius* (Kemper, 1936)

Phase d'activation et d'orientation : une fois que l'insecte détecte un signal activateur, il peut alors modifier son état d'alerte en changeant son activité générale et en s'orientant vers l'hôte. Cependant, la détection d'un premier facteur attractif peut ne pas engendrer de réaction, l'insecte restera attentif à l'apparition d'autres signaux, ainsi, une seconde stimulation pourrait déclencher l'orientation. Pour s'orienter vers la source de nourriture, l'insecte peut alors utiliser plusieurs signaux comme informations fiables. Cette étape est associée à la recherche à moyenne et à longue distance, là où les signaux chimiques jouent un rôle prépondérant.

Phase d'attraction : cette étape est l'approche finale où l'insecte prendra la décision d'un éventuel contact avec l'hôte après l'avoir localisé grâce à différents signaux. Cette phase est une orientation à courte distance où des facteurs comme la vision, la chaleur et l'humidité joueraient un rôle plus important que les autres facteurs.

Rivnay (1932) a été le premier à étudier les déplacements de la punaise de lit dans sa recherche d'un hôte à travers des signaux de l'hôte potentiel (sang, transpiration, sébum, bile et température). Il considérait en 1931 que la chaleur était le signal le plus important dans la quête d'un repas sanguin et a démontré en 1932 que les punaises n'étaient pas capables de détecter la chaleur d'un hôte à une distance supérieure à 4 cm. Usinger en 1966 rapportait la même distance de 4 cm avant que la punaise ne se décide et étende ses antennes et son proboscis pointés vers l'hôte.

D'autres études suggèrent que *Cimex lectularius* est capable de détecter un hôte humain à 1,5 mètres (Marx, 1955) grâce à des signaux comme la chaleur (tout comme Rivnay), les kairomones de l'hôte et/ ou le CO₂. Selon Anderson en 2009, cette distance se réduit à 86 cm lors de l'utilisation du CO₂ seul.

Des capteurs sensibles à la température sont présents sur les antennes (Marx, 1955 ; Aboul-Nasr et Erakey, 1967 ; Sioli, 1937 ; Overal et Wingate, 1976) capables de ressentir des différences de 1 à 2°C. (Sioli, 1937).

Des kairomones telles que la sueur humaine déshydratée, des composés des glandes sébacées ou des composés proches du cérumen semblent cruciaux avant le contact avec l'hôte pour que l'insecte étende son proboscis (Rivnay, 1932 ; Sioli, 1937 ; Aboul-Nasr et Erakey, 1967 ; Overal et Wingate, 1976).

Cependant d'autres composés de l'hôte peuvent agir comme allomones. La peau humaine est la source d'une grande diversité de composés chimiques.

Environ 350 substances de compositions chimiques différentes ont été identifiées, incluant l'acide lactique, des acides gras à courte et longue chaîne, des aldéhydes, des alcools, des composés aromatiques, des amines, des acétates et des cétones (Braks *et al.*, 1999 ; Bernier *et al.*, 2000). La plupart de ces composés, produits de métabolisme endogène (sécrétions des glandes de l'épiderme) ou exogène (métabolisme de la microflore), représentent une signature chimique unique des vertébrés (Nicolaidis, 1974).

Ils jouent également un possible rôle de kairomones pour les arthropodes hématophages, en particulier, l'acide lactique et les acides gras (Acree *et al.*, 1968; Cork et Park, 1996; Enserink, 2002).

Sueur humaine

L'acide butyrique, le composant majeur de la sueur, est répulsif pour les punaises de lit (Aboul-Nasr et Erakey, 1968 ; Rivnay, 1932) dans des concentrations qui n'existent pas naturellement.

La sueur, le xylol (Aboul-Nasr et Erakey, 1968), le naphthalène, le kérosène, l'éthanol et l'ammonium (Aboul-Nasr et Erakey, 1968) sont aussi répulsifs s'ils sont présentés sur des papiers filtres mais pas forcément sur la peau humaine (Marx, 1955).

Haleine humaine

Reis conclut dans ses travaux de 2010 que l'haleine chaude est le signal le plus attractif. Cette affirmation est contradictoire par rapport aux travaux de Kemper en 1936 qui considérait que la punaise de lit avait une aversion pour les mouvements d'air car elle n'y est pas soumise dans ses abris.

Tout ceci suggère que la punaise de lit surveille beaucoup de signaux émis par l'hôte pour son orientation. Mais parfois, malgré toute cette variété de méthodes détectrices, les humains peuvent ne pas être détectés dans des pièces pendant plusieurs semaines comme l'ont démontré Kemper (1933) et Marx (1955).

Une fois la punaise engorgée, les signaux précédemment attractifs deviennent neutres à répulsifs. On passe d'une thermorégulation positive chez les punaises affamées à une thermorégulation négative chez *Cimex lectularius* engorgée. (Aboul-Nasr et Erakey, 1967). De ce fait, les punaises quittent l'environnement de l'hôte à risque dès qu'elles ont fini leur repas sanguin.

Il est cependant important de souligner que la sensibilité à ces différents signaux est variable selon les individus (Suchy et Lewis, 2011).

Bien que très informatifs à l'époque, les différents travaux précités ne comportent en réalité que des descriptions basées sur de longues heures d'observation et de reconstitutions de lignes tracées pour suivre le chemin de l'insecte. Les techniques utilisées pour étudier les déplacements ont changé du tout au tout depuis lors. Avec l'arrivée d'appareils photos numériques de plus en plus accessibles, les chercheurs sont maintenant capables d'étudier les trajets des animaux de façon beaucoup plus précise et reproductible (Suchy et Lewis, 2011).

Des recherches récentes ont commencé à étudier les mécanismes de recherche de l'hôte par la punaise de lit grâce à l'utilisation des produits métaboliques dérivés de l'hôte déjà connus comme le CO₂, la chaleur, l'octanol et l'acide lactique (Suchy et Lewis, 2011).

Reis a prouvé en 2011 que la punaise de lit effectuait une à deux sorties préliminaires et retournait immédiatement à son abri avant de réellement sortir et partir en quête de son hôte. Il considère ces sorties comme un préliminaire indispensable à son orientation par rapport à son refuge.

Reis a aussi prouvé qu'il n'y a pas de différence réelle de localisation selon le sexe. Seulement les femelles semblent plus performantes à une distance de 100 cm par rapport aux mâles (selon Singh *et al.* (1996), elles possèdent plus de sensilles sur leur rostre mais le même nombre de récepteurs antennaires).

Cependant la plupart des conclusions de ces travaux se basent sur des mesures dichotomiques en laboratoire, en évaluant une réponse comportementale à travers la présence ou l'absence de ces composés dans un piège, refuge ou un récipient. Ces résultats ne démontrent pas clairement les motifs de déplacement utilisés dans la recherche de l'hôte dans les conditions naturelles.

Ces biais méthodologiques ne nous permettent pas de comprendre en quoi les mécanismes de recherche de l'hôte influencent les trajets entrepris par l'insecte jusqu'à son hôte.

Toutefois on retiendra que la plupart des auteurs affirment que plus l'hôte est proche, plus sa localisation est meilleure.

Les punaises sont également très agiles, les obstacles ne les effraient pas, en témoigne les observations de Hase en 1917. Elle est également capable d'acrobaties afin de piquer son hôte. Seuls l'eau et les liquides sont des obstacles difficilement surmontables (Hase, 1917)

4/ CHOIX DE L'HÔTE

Par rapport à d'autres insectes hématophages, les représentants des Cimicidés se sont diversifiés sur un nombre restreint d'hôtes (Marshall, 1981 ; Lehane, 2005) (Tableau IV).

Les hôtes des Cimicidés ont plusieurs traits écologiques et comportementaux en commun : ce sont des espèces grégaires qui vivent toutes dans des habitats fixes (dans le temps et dans l'espace) et qui possèdent une température corporelle assez élevée. Les chauves-souris, les martinets, les passereaux et l'homme cohabitent souvent, ce qui facilite le passage d'une espèce à l'autre. (Usinger, 1966).

Weidner (1958) pensait que ce passage ne s'est pas fait directement mais avec une étape intermédiaire : celle des oiseaux domestiques

Cimex lectularius et *Cimex hemipterus* sont inféodés à l'homme mais sont tout à fait capables de se nourrir et de survivre sur des hôtes tels que des oiseaux, des chauves-souris ou des lapins de laboratoire (Usinger, 1966). Dans la nature, *Cimex lectularius* a aussi été retrouvé sur différentes espèces d'oiseaux et de chauves-souris (Hase, 1938 ; Usinger, 1966 ; Marshall, 1981).

Patton et Cragg (1913) affirmaient qu'en captivité on peut nourrir *Cimex lectularius* sur presque tous les animaux.

Brumpt (1922) pensait que *Cimex lectularius* spontanément, à défaut de sang humain, piquait les mammifères domestiques et même les oiseaux.

L'équipe de Chatton et Blanc (1918) a même réussi à prouver que la punaise de lit pouvait subsister et proliférer tout à fait indépendamment de l'homme, puisque ces chercheurs l'ont vue s'établir et se multiplier dans le chenil de Gabès en Tunisie, loin de tout logement humain et s'y conserver sans surveillance pendant plus d'un an ; seuls des rongeurs et lagomorphes (cochons d'Inde, rats, souris et lapins) ainsi que des chats pouvaient lui fournir du sang.

Les équipes de Railliet (1895) l'ayant rencontrée dans les poulaillers, sont convaincus qu'elle parasite les poules.

Les travaux ultérieurs ne les ont pas démentis comme on peut le voir sur le tableau IV, on recense jusqu'à une vingtaine d'animaux sur lesquels la punaise des lits a pu se nourrir et se reproduire à l'heure actuelle.

La seule équipe ayant cherché si *Cimex lectularius* pouvait survivre aux dépens des animaux à sang froid est celle de Chatton et Blanc avec ses travaux sur le gecko, caméléon et la grenouille, tous concluants. Ces travaux ont été expérimentaux et ce choix d'hôte n'a jamais été observé de façon spontanée. Sur le gecko, les lieux privilégiés pour les piqûres sont le cou, la base de la queue, les ars et les espaces interdigités et ce même à température ambiante (19°C). Pour les autres reptiles l'utilisation d'une étuve dans laquelle l'animal a été introduit est une condition indispensable pour que les insectes piquent (Chatton et Blanc, 1918).

Tableau IV: Travaux scientifiques rapportant l'utilisation d'un autre hôte animal que l'homme pour nourrir la punaise de lit.

	Nom de l'animal	Contexte	Études scientifiques
OISEAUX	Canard Colvert, <i>Anas platyrhynchos</i>	Naturel	Hase, 1931
	Colombe commune, <i>Colombina passerina</i>	Naturel	Hase, 1938
	Hirondelle rustique, <i>Hirundo rustica</i>	Naturel	Hase, 1938
	Moineau domestique, <i>Passer domesticus</i>	Laboratoire et naturel	Hase, 1931
	Poule domestique, <i>Gallus gallus domesticus</i>	Laboratoire et naturel	Railliet, 1895 Lucet, 1912 in Neveu, 1952 Hase, 1926 Patton et Cragg, 1913
MAMMIFÈRES	Chauve souris , <i>Pipistrellus pipistrellus</i>	Naturel	Horvath, 1910 Vlassov, 1929 Hase, 1926
	Chien , <i>Canis lupus familiaris</i>	Laboratoire	Patton et Cragg, 1913
	Cochon d'Inde domestique, <i>Cavia porcellus</i>	Laboratoire et naturel	Chatton et Blanc, 1918 Roubaud, 1928 Mellanby, 1932 Janisch, 1933 Searls et Snyder, 1935 De Meillon et Hardy, 1951
	Lapin domestique, <i>Oryctolagus cuniculus</i>	Laboratoire et naturel	Mellanby, 1932 Janisch, 1933 Jupp et McElligott, 1979 El-Mofty <i>et al.</i> , 1989 Sakr, 1989 Suwannayod, Chanbang <i>et al.</i> , 2010
	Rat brun ou Surmulot, <i>Rattus norvegicus</i>	Laboratoire et naturel	Castaneda et Zinsser, 1930 De Meillon et Goldberg, Thorp <i>et al.</i> , 1947
	Singe magot , <i>Macaca sylvanus</i>	Laboratoire	Patton et Cragg, 1913
	Souris africaine , <i>Mastomys natalensis</i>	Laboratoire et naturel	De Meillon et Hardy, 1951
	Souris domestique , <i>Mus musculus</i>	Laboratoire et naturel	De Meillon et Hardy, 1951 Mellanby, 1932 Janisch, 1933
	Veau , <i>Bos taurus</i>	Laboratoire	Patton et Cragg, 1913
REPTILES	Caméléon casqué du Yemen, <i>Chameleo calyptratus</i>	Laboratoire	Chatton et Blanc, 1918
	<i>Congylus ocellatus</i>	Laboratoire	Chatton et Blanc, 1918
	Gecko , <i>Tarentola mauritanica</i>	Laboratoire et naturel (supposé)	Chatton et Blanc, 1918
	Grenouille rousse , <i>Rana temporaria</i>	Laboratoire	Chatton et Blanc, 1918

4.1 Animaux de laboratoire

Beaucoup de ces animaux sont encore utilisés de nos jours pour permettre la survie des colonies des punaises dans les laboratoires. On les rase afin de faciliter les piqûres

En faisant une recherche sur les bases de données scientifiques sur les dix dernières années, 70 colonies étaient ainsi déclarées être détenues par des laboratoires dont 23% uniquement nourries avec des animaux de laboratoire (Aak *et al.*, 2014).

4.2 Animaux domestiques

Il est extrêmement rare d'en trouver sur les carnivores domestiques notamment à cause de la fourrure mais non impossible surtout si ces animaux dorment dans le même lit que leurs maîtres. Depuis une dizaine d'années, on retrouve quelques cas décrits dans la littérature.

En Écosse en 2002, il s'agissait d'un chat de gouttière vivant dans une ferme qui ne présentait aucun signe clinique (pas de prurit, pas de lésions cutanées) à part le nombre important de punaises retrouvées sur son dos et son ventre. Sa propriétaire rapportait n'avoir jamais été piquée (Clark, 2002).

Un chien croisé à poil court de petit format a été vu en clinique en 2010 et une punaise est tombée de son poil sur la table d'examen à l'université de St Hyacinthe au Québec (Dre Nadia Pagé, ; personnelle).

À l'École Nationale Vétérinaire d'Alfort, depuis 2011, un seul cas a été recensé : deux punaises de lit ont été retrouvées sur un lapin nain de 4 ans en 2014 qui ne présentait aucune lésion à part des épisodes douloureux à chaque piqûre. La propriétaire était piquée également et le lapin dormait avec elle dans son lit.

Les volailles sont également parasitées et principalement dans les élevages des poulets de chair aux États-Unis (Usinger, 1966 ; Newberry et Jansen, 1986 ; Rosen *et al.*, 1987 ; Lindsay *et al.*, 1989 ; Newberry *et al.*, 1991 ; Axtell, 1999). Plusieurs endroits d'un poulailler font de très bonnes cachettes ou refuges pour les punaises comme les mangeoires et les abreuvoirs accrochés aux plateformes par des dispositifs en bois ainsi que les recoins des nichoirs en métal galvanisé et les boîtes en carton servant au transport des œufs (Goddard et De Shazo, 2012).

À cause de la forte densité animale de ces élevages associée au stress en résultant, de fortes infestations de punaises de lit dans les poulaillers conduisent à des pertes de plumes excessives, des irritations cloacales, des lésions sur le bréchet et les pattes et jusqu'à des cas extrêmes d'animaux anémiés.

De ce fait, des chutes de productions peuvent survenir, une augmentation de la quantité consommée d'aliments ainsi que des taches sur les œufs diminuant leur valeur à l'achat (ces taches correspondent à des dépôts fécaux des punaises de lit) (Fletscher et Axtelli, 1993 ; Axtell, 1999).

Bien que les œufs et la viande ne soient pas directement endommagés par les punaises, la perte de la filière est indirecte (Newberry, 1991).

Selon Levi en 1941, les pigeonneaux de 1 à 3 jours d'âge peuvent devenir rapidement anémiés voire meurent à 4 jours si les nuisibles perdurent (Axtel, 1999).

À la différence des tiques qui restent attachées pendant plusieurs jours sur leur hôte lors de leur repas sanguin, les punaises s'enfuient et ne restent pas en général sur leur hôte, cependant Bishopp en 1942 en avait recensé jusqu'à 2 500 dans les anfractuosités de deux boîtes en carton prises chez un volailler au hasard sur un marché de 1942 aux États-Unis... !

4.3 Changement d'hôte

Ce qui provoque ces changements d'espèce-hôte est encore inconnu. L'hypothèse principale avancée est que la famine causée par l'absence de l'hôte principal est l'élément moteur du changement d'hôte (Hase, 1938 ; Kemper, 1936 ; Myers, 1928 ; Overal et Wingate, 1976 ; Ryckman *et al.*, 1981 ; Stelmaszyk, 1986 ; Wendt, 1939 et 1941).

Si ce changement temporaire d'hôte permet une amélioration de la valeur adaptative, alors la sélection favorisera le parasitisme de cette nouvelle espèce. Pour preuve, *Cimex lectularius* produit plus d'œufs et les jeunes qui en résultent se développent plus rapidement quand ils sont élevés sur des souris (un hôte qu'elles rencontrent rarement dans la nature) que sur les hôtes naturels (Johnson, 1937). De même, *Cimex hemipterus* se développe mieux sur l'humain par rapport au lapin, rat, poulet ou l'oiseau bulbul (Wattal et Kalra, 1961).

4.4 Différences biologiques

À part ces quelques points, de nos jours il n'est pas prouvé que le cycle de vie de la punaise de lit soit fondamentalement perturbé si celle-ci est nourrie avec du sang différent de son hôte principal (Johnson, 1941), à la différence d'autres insectes hématophages comme *Aedes aegypti* ou *Aedes persicus* dans Mathis (1934) ou (1920).

Barbarin (2014) a pu juste démontrer une espérance de vie significativement plus courte des colonies élevées uniquement sur du sang de lapin et des stades juvéniles plus longs en comparaison avec des punaises élevées sur du sang humain.

Pour De Meillon et Hardy (1951), la souris africaine, *Mastomys coucha*, n'est pas un hôte convenable pour la punaise de lit car les femelles pondent considérablement moins d'œufs que si celles-ci sont élevées sur des souris blanches de laboratoire.

Cependant tout changement d'hôte nécessite une période d'adaptation pour l'insecte aussi bien dans la détection des signaux émis par le nouvel hôte, de la morphologie des stylets capables de percer l'épiderme des deux hôtes, une pompe jouant son rôle d'aspiration du sang chez les deux hôtes et un système digestif capable de métaboliser les deux types de sang.

Cela est particulièrement vrai chez les Cimicidés qui fréquemment doivent s'adapter à des hôtes différents. Les érythrocytes de poulet ont un diamètre de 11.2µm (Altman et Kirchner, 1972) tandis que ceux des humains peuvent varier de 6 à 8 µm. Le canal alimentaire d'un adulte *Cimex lectularius* varie entre 8 et 12 µm (Hase, 1926) rendant l'aspiration de sang sur l'humain plus aisée.

A contrario, *C. hemipterus* possède un système de charnière articulée qui lui permet de contrôler le diamètre de son canal alimentaire (Singh *et al.*, 1996). Une telle flexibilité favorise l'accès à une large gamme d'hôtes.

4.6 Repas sanguins

La fréquence des repas sanguins dépend du taux de digestion, de la température de l'environnement et de la disponibilité de l'hôte. Dans des conditions de laboratoire, les colonies de *Cimex lectularius* se nourrissent à peu près tous les 7 jours (Usinger, 1966 ; Siva-Jothy, 2006). Ceci est également vérifiable chez des *Cimex lectularius* qui se nourrissaient naturellement sur des rats (Mellanby, 1932) mais pas sur des *Cimex hemipterus* collectés sur le terrain qui devaient se nourrir chaque jour pendant plusieurs jours en climat chaud (Hase, 1931).

15 à 29 % d'autres punaises collectées sur le terrain au hasard étaient déjà engorgées dans plusieurs études (Mellanby, 1932 ; Overal et Wingate, 1976), ce qui suggère que des cycles de prise de nourriture doivent certainement s'effectuer tous les 3 à 7 jours et que les punaises ne doivent pas être limitées dans leur prise de nourriture en conditions naturelles.

Les repas de sang représentent 130 à 200% du poids du corps des adultes à jeûn (Johnson, 1941). Les adultes prennent de plus grands repas sanguins que les jeunes et les adultes particulièrement grands, sont aussi ceux qui prennent les plus grands repas (Marshall, 1981).

Un seul repas sanguin complet précède l'éclosion jusqu'à la prochaine mue et l'on connaît le volume minimal du repas sanguin pour parfaire l'éclosion chez *Cimex lectularius* (Tawfik, 1968).

Se nourrir sur des hôtes de différentes espèces peut être responsable de différences de quantité ou de qualité des repas sanguins car tous n'ont pas le même taux protéique (Lehane, 2005) ou de nutriments comme le calcium ou la vitamine B (De Meillon, 1947 ; De Meillon, 1951).

D'autres contraintes physiques peuvent expliquer les durées différentes d'aspiration du sang sur différents hôtes. Dans une étude effectuée en Egypte en 1968, une population de *Cimex lectularius* préférait l'odeur des humains à celle de chiens ou de cochons d'Inde (Aboul-Nasr et Erakey, 1968), tandis qu'une autre encore préférait celle de lapins (Usinger, 1966).

4.7 Valeur adaptative d'autres représentants des Cimicidés hémato-phages sur les hôtes

Le meilleur exemple d'impact de la valeur adaptative de l'hôte est donné par la commensalité de l'hirondelle de falaise et de sa punaise. L'étude de Brown en 2002 a montré que les adultes faisant leurs nids dans des lieux d'infestations ont souffert d'une diminution de leur poids corporel de 4% pendant la saison de reproduction (contre 0,6% pour des oiseaux non infestés). Il est difficile de savoir si cette perte de poids est due à la perte sanguine observée, à une activité compensatrice de recherche de nourriture dans les nids infestés ou encore à une demande énergétique accrue par le système immunitaire activé par la piqûre.

Les oisillons des hirondelles parasitées avaient une croissance des plumes ralentie et leur queue en principe très fourchue et qui se prolonge en « longs filets » était bien moins symétrique que les oisillons non parasités (critère qui disparaît à l'âge adulte).

Les vertébrés adultes (même les humains, Ryckman, 1979) peuvent mourir de la sévérité des piqûres de Cimicidés. Une souris adulte est morte après la piqûre de 180 punaises de lit et un passereau après celles de 35 respectivement.

Le taux de survie au long cours des hirondelles des falaises adultes débarrassées des punaises était 14% supérieur. Bien qu'*Oeciacus hirundinis* ne touche pas des nichées entières d'hôtes (Brown et Brown, 1986 et 1996), le fait de se nourrir sur des oisillons est néfaste pour leur survie. Aucun jeune n'a survécu au-delà d'un an s'il a été parasité dans son nid par cinq punaises ou plus (Brown et Brown, 1996 : Chapman et George, 1991).

On a même observé des oisillons sauter des nids infestés de la falaise (Brown et Brown, 1996) pour s'écraser au sol. Les programmes d'éradication des punaises dans les nids infestés des punaises des falaises ont permis d'augmenter les chances de survie des oisillons de 50 à 100% (Brown et Brown, 1995 et 1996 ; Chapman et George, 1991) et ont conduit à une augmentation de la masse corporelle des jeunes (un facteur prédictif important).

L'effet des Cimicidés persiste dans le temps sur les jeunes qui ont survécu à leur exposition. De tels jeunes ont un taux de mortalité 50% plus élevé avant d'atteindre leur première saison de reproduction (Brown et Brown, 1996).

5 /PIQÛRE ET HÉMATOPHAGIE

L'acte de piquer place la punaise de lit dans une série complexe de réflexes comportementaux et qui nécessitent un lien intime entre le parasite et son hôte.

5.1 Attitude de l'insecte sur la peau de l'hôte

L'insecte approche de son hôte avec le rostre et les antennes tendus en avant, ces dernières testent la surface et recherchent un endroit convenable, les zones lisses ou humides étant évitées. Les pattes de devant sont tendues en avant en vue d'agripper la peau de l'hôte. Il a été constaté que les individus amputés de leurs pattes antérieures étaient incapables de piquer. Les femelles à jeun depuis longtemps exécutent avant l'attaque d'intenses mouvements vibratoires. Le point de piqûre est choisi par tapotement à l'aide de la pointe du rostre abaissée verticalement à 90°.

5.2 Pénétration des stylets mandibulaires et maxillaires

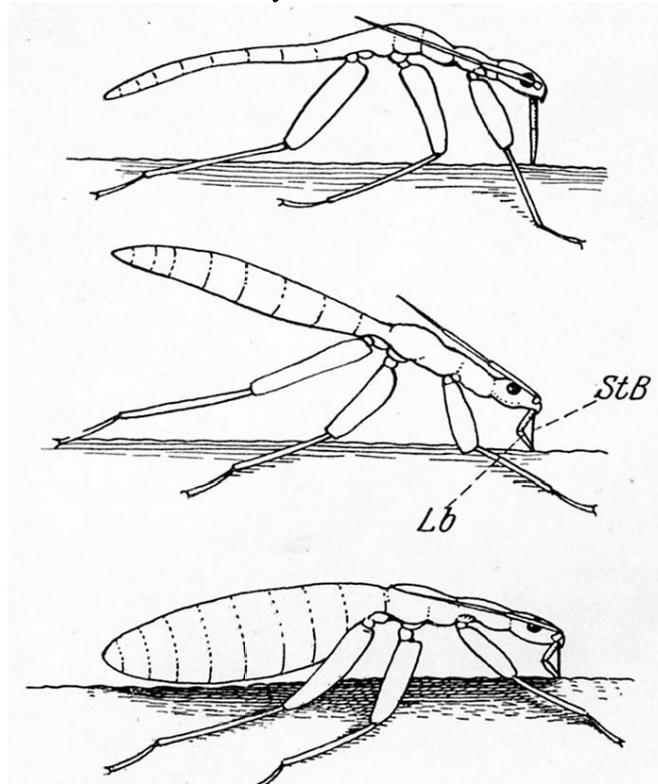
Lorsque la pénétration débute, l'insecte serre la peau de l'hôte avec ses griffes tarsales et contracte son corps jusqu'à obtenir une position avec un « thorax bossu ». Les stylets sont ensuite projetés d'avant en arrière à travers les tissus tandis que l'insecte décrit un mouvement de balancier. Toutes les pattes sont utilisées pour permettre l'adhérence lors de la poussée en avant (fig. 67 et 68).

Figure 67 : Position « campée » de *Cimex lectularius* (adulte femelle) au moment de la piqûre sur son hôte (humain) (Anteater Pest Control, 2014) [<http://pestmall.com>].



Figure 68 : Séquences de la piqûre de la punaise de lit (Hase, 1917).

Stb : stylets ; lb : labium



Lorsque les stylets rentrent dans la peau, le labium n'y rentre pas, cependant ce dernier joue un rôle important dans la prise de nourriture. Ses extrémités ressemblant à des lèvres, agrippent les stylets dans une prise de type tenaille, les aidant ainsi à se stabiliser lorsque ceux-ci s'enfoncent dans les tissus.

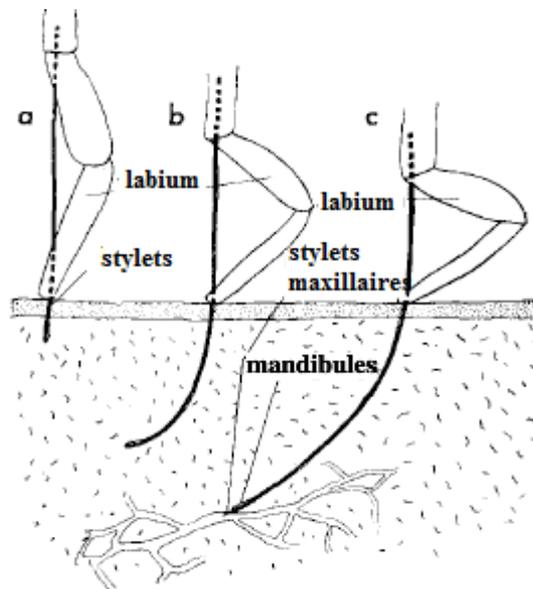
De plus, le labium en se repliant permet un sondage en profondeur des tissus de l'hôte et contrôle ainsi la profondeur dans laquelle les stylets pourront rentrer par la suite.

Les stylets sont enfoncés rapidement, les mandibules et maxilles percent ensemble la surface de la peau en un faisceau compact (fig. 69). Les mandibules, avec leurs extrémités crénelées, se projettent légèrement devant les maxilles leur frayant un chemin dans les tissus grâce à des mouvements alternatifs répétés. Lors de la pique, les stylets décrivent de rapides mouvements de va-et-vient (parfois même à plus de 90°) dans la chair, que leur grande souplesse leur permet d'atteindre et la dilacèrent dans toutes les directions. Il semble que ce mouvement s'arrête lorsqu'un vaisseau capillaire est rencontré. Ce sondage actif conduit à la formation de petites et grandes hémorragies tissulaires dans lesquelles l'insecte se nourrit rarement si le vaisseau est de trop faible calibre.

Les stylets poursuivent des mouvements activement au travers des chairs jusqu'à rencontrer et entrer dans un vaisseau de calibre suffisant dans lequel un véritable repas sanguin est aspiré.

Dickerson et Lavoipierre pensent que la prise de sang par l'insecte est influencée par le calibre luminal du vaisseau (parmi d'autres facteurs).

Figure 69: Étapes (a, b, c) de la pénétration des stylets mandibulaires et maxillaires à travers la peau et dans un vaisseau sanguin (Dickerson et Lavoipierre, 1959)



La salive injectée n'est pas irritante comme celle des entomophages, elle est au contraire légèrement anesthésiante durant les premiers instants, puis elle déclenche ensuite un prurit, tandis que la petite hémorragie locale produit une tache rouge sous la peau.

L'aspiration du sang dans le canal alimentaire est permise grâce aux extrémités des mandibules qui semblent guider les mouvements directionnels des maxilles fusionnées.

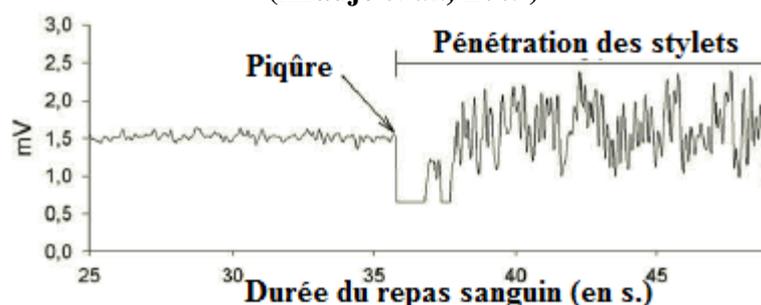
Bien que les mandibules et maxilles jouxtent toutes le vaisseau sanguin, seule la maxille droite entrerait dans la lumière du vaisseau.

Après aspiration d'un repas de sang, l'insecte se modifie change de forme, passant de la punaise plate à une forme beaucoup plus ronde due à l'importante distension abdominale.

L'équipe d'Araujo en 2009 a cherché à comparer les procédés employés au moment de la piqûre grâce à un électromyogramme de la pompe cibariale. Les signaux électriques produits par les contractions de la pompe cibariale sont ainsi filtrés, amplifiés 210 fois puis enregistrés numériquement (fig. 70).

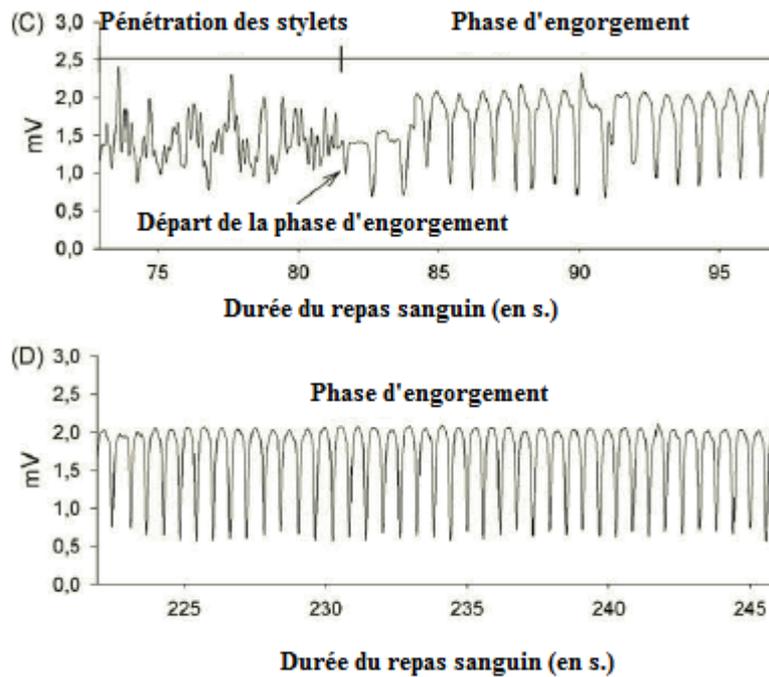
Pendant la phase de pénétration des stylets, les signaux électriques sont irréguliers (on le voit au bruit de fond généré sur la ligne de fréquence de la figure 70).

Figure 70 : Profil de l'activité électrique de la pompe cibariale au moment de la piqûre (Araujo et al., 2009)



Puis lors de l'engorgement, les signaux deviennent réguliers presque en rythme avec des pics amples caractéristiques (fig. 71).

Figure 71 : Profil de l'activité électrique de la pompe cibariale au moment de la pénétration des stylets et de la phase d'engorgement (C) et profil de l'activité électrique régulier de la phase d'engorgement (D) (Araujo *et al.*, 2009).



5.3 Retrait

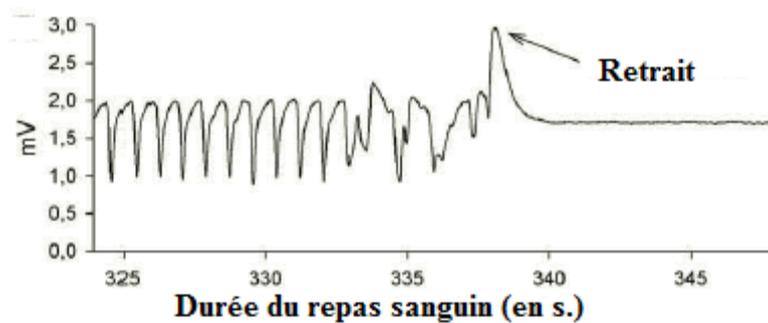
Quant l'insecte est gorgé, il retire ses stylets et du sang se répand des vaisseaux lacérés provoquant une hémorragie privative.

Si les stylets sont profondément insérés, la dentelure des mandibules, ancrée fermement dans les tissus, peut être un frein momentané au retrait car les extrémités crénelées y sont alors positionnées à contre-courant.

L'émergence des stylets hors des chairs est facilitée par la souplesse du rostre ce qui permet sa rentrée, puis le rostre est rabattu sous la tête. Les punaises sont prudentes au début et à la fin de chaque piqûre, mais en cours de gorgement elles peuvent être touchées, et même tournées autour de leur rostre comme autour d'un axe, sans interrompre pour autant leur repas.

Le profil d'activité électrique de la pompe cibariale est alors brusquement arrêté sur la figure 72 (Araujo, 2009).

Figure 72 : Profil électrique de la pompe cibariale au moment du retrait des stylets (Araujo *et al.*, 2009)



5.4 Paramètres biologiques du repas sanguin

Un repas complet demande de 10 à 20 minutes chez les adultes, et seulement quelques minutes chez les jeunes. Une punaise « affamée » est capable d'aspirer un volume de sang entre 130 à 200% de son poids corporel initial. Le temps écoulé entre deux repas est extrêmement variable : de 3 à 15 jours en conditions expérimentales, les punaises sont capables d'attendre jusqu'à un an.

En comparaison avec d'autres arthropodes hématophages, les punaises de lit prennent des repas sanguins conséquents jusqu'à 13,9 mg de sang (soit 13,2 mL en prenant une densité sanguine de 1,0506 à 37°C) avec un repas moyen de 7,81 mg (soit 7,4 mL) pour une femelle adulte (Dogett et Russell, 2008).

Si l'on compare la capacité de nourrissage entre adultes mâles et femelles de *Cimex lectularius* pris sur un même hôte, le ventre d'une souris de laboratoire, à nombre de piqûres total et quantité de liquide ingéré par les contractions de la pompe cibariale égaux, on remarque que les femelles sont capables d'ingérer significativement plus de sang que les mâles et ceci parce qu'elles restent plus longtemps sur leur hôte avant de trouver le site adéquat pour la piqûre (Tableau V) (Araujo *et al.*, 2009).

Tableau V : Paramètres biologiques du repas sanguins obtenus par l'enregistrement de l'activité électrique de la pompe cibariale d'adultes mâles et femelles de *Cimex lectularius* sur le ventre d'une souris de laboratoire (Araujo *et al.*, 2009).

Sexe de la punaise	Mâle (n=24)	Femelle (n=10)
Source du repas sanguin	Ventre d'une souris de laboratoire	Ventre d'une souris de laboratoire
Prise de poids (mg)	3,8 +/- 0,9	9,2 +/- 1,3
Temps de contact total avec l'hôte (min)	5 +/- 2,9 (4,4)	11,4 +/- 3,6(11,7)
Taux d'ingestion (mg/min)	0,9 +/-0,4	0,9 +/-0,4
Fréquence de la pompe cibariale (contractions/s)	5,3 +/-1,3	5,5 +/-1,4
Nombre total de piqûres	1,7 +/-0,3	2,1 +/-0,6
Temps passé sans nourrissage (s)	70 +/-55 (55)	175 +/- 96 (141)
Temps total de pénétration des stylets cumulés (s)	49 +/- 48 (29)	157 +/- 104 (128)
Nombre d'interruptions	0,3 +/- 0,2	1,3 +/- 0,4
Quantité de liquide ingéré grâce aux contractions de la pompe cibariale (nL)	3,8 +/-0,9	3,8 +/-1,2

Les femelles ont un poids de 17 % plus élevé que celui des mâles avec des repas sanguins environ 2,4 fois plus longs en durée. Ces différences entre mâles et femelles peuvent s'expliquer par la taille des deux genres ainsi que la plus grande demande nutritive nécessaire pour produire des œufs (Johnson, 1941).

5.5 Alimentation artificielle

Puisque l'hématophagie est connue pour avoir un impact direct sur la survie, la fécondité et le comportement des punaises de lit (Usinger, 1966 ; Lehane 2005, Benoit *et al.*, 2007 ; Wintle et Reinhardt, 2008 ; Benoit *et al.*, 2012), plusieurs études se sont penchées sur les capacités de la punaise de lit à se nourrir avec des techniques artificielles afin de préserver les animaux de laboratoire (fig. 70).

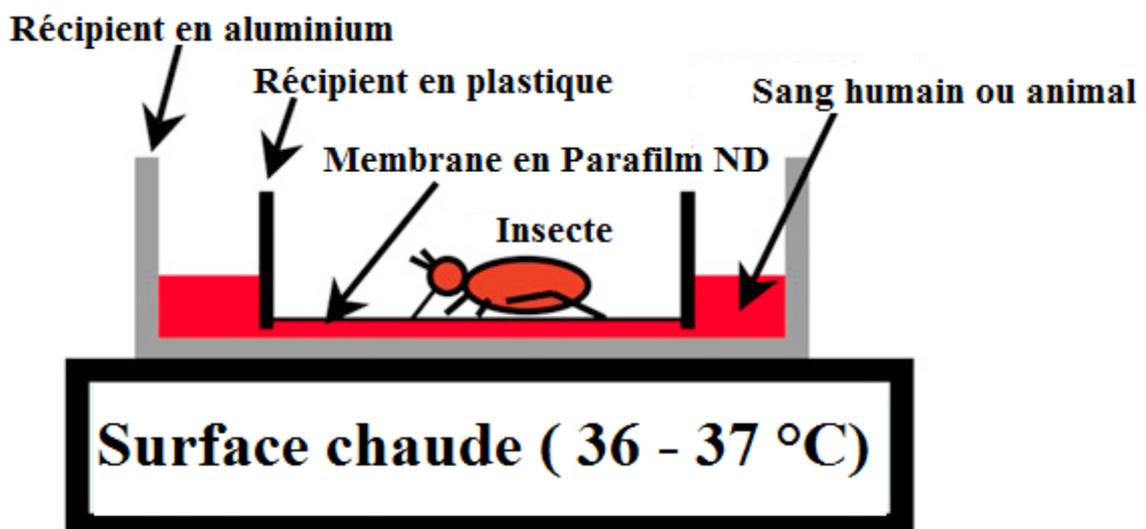
Montes *et al.* en 2002 ont ainsi pu maintenir une colonie pendant plus de deux par la seule technique de nourrissage artificiel. Leur système maintenait un sang à une température de 37°C afin d'attirer les insectes et le sang hépariné semblait le plus probant pour le succès de cet élevage.

Aak et Rukke (2014) ont tenté de parfaire leur méthode avec de plus petites quantités de sang total humain faiblement hépariné (1%) dans des sacs de type ParafilmTM ne nécessitant plus l'important appareillage nécessaire à son chauffage (fig. 73).

Des différences significatives existent comme des adultes plus petits et moins d'œufs pondus en comparaison avec les punaises élevées sur du sang frais de rongeur mais ces différences sont encore acceptables pour des travaux de recherche ne touchant pas la fertilité (Aak et Rukke, 2014).

L'équipe de De Meillon et Golberg (1947) ont prouvé cependant que l'utilisation de sang hémolysé pour l'alimentation artificielle des punaises ne permettait pas ou peu de productions d'œufs.

Figure 73 : Principe de nourrissage par alimentation artificielle (Hosokawa *et al.*, 2012).



TROISIÈME PARTIE : POUVOIR PATHOGÈNE

1/ POUVOIR PATHOGÈNE DIRECT

Les effets sur l'hôte peuvent être multiples. Se nourrir sur un hôte peut induire une réponse immunitaire qui cause un inconfort (voire un sentiment de détresse psychologique chez les humains pouvant aller jusqu'au suicide) (Burrows, 2013), des infections secondaires et la transmission d'agents pathogènes, des changements physiologiques de l'hôte, une altération de la reproduction de l'hôte et des coûts économiques majeurs (chez l'humain) (Ryckman, 1979).

La peur de ces insectes peut être à l'origine d'un délire dermatozoïque, ou syndrome d'Ekbom chez l'humain, qui correspond à un délire d'infestations cutanées touchant plus fréquemment les patientes de plus de 65 ans dans lequel la personne a la conviction d'être infestée en permanence par les parasites (Dr Lefebvre des Noettes, 2007 d'après Belmin *et al.*, 2007).

L'ensemble de ces effets entraînent des stratégies d'évitement du point de vue comportemental, morphologique, social ou physiologique, comme le fait de se toiletter entre congénères (« grooming ») ou d'éviter les sites infestés chez les hôtes des Cimicidés inféodés aux passereaux, moineaux ou aux hirondelles (Brown et Brown, 1992 ; Loye, 1985 ; Loye et Carroll, 1991), choisir des habitats non favorables au développement des parasites (ce qui signifie aussi, augmenter la dispersion des stades dès l'éclosion) mais aussi utiliser des outils d'éradication des nuisibles.

Les piqûres sont souvent indolores et ne sont généralement ressenties qu'après plusieurs heures car la salive contient des composés anesthésiques (Lehane, 2005 ; Ribeiro, 1995 d'après Valenzuela *et al.*, 1995). D'autres composés sont aussi injectés, dénommés au début du siècle « constituants xénogéniques de la salive de punaise » (Hecht, 1930) : des facteurs anticoagulants (inhibiteur facteur X), des substances vasodilatatrices (comme l'oxyde nitrique) et des enzymes protéolytiques (comme l'apyrase). Ce sont ces substances qui par la suite participent aux réactions d'hypersensibilité (Goddard et Edwards, 2013).

3.1. Lésions cutanées rencontrées chez l'homme

La lésion cutanée typique est une papule maculeuse érythémateuse et prurigineuse de 5 mm. à 2 cm. de diamètre surmontée d'une croûte hémorragique ou d'une vésicule sur le site de piqûre comparable à d'autres piqûres d'arthropodes (Delaunay *et al.*, 2011). D'autres formes atypiques peuvent exister : purpura, lésions bulleuses ou vésiculaires (Chosidow, 2011 d'après Delaunay *et al.*, 2011). La distribution des piqûres suit généralement une ligne ou une courbure sur les zones découvertes (fig. 74). Ces lésions se résolvent spontanément au bout de 2 à 6 semaines à l'exception de lésions d'hyperpigmentation post-inflammatoires permanentes (Heukelbach et Hengge, 2009 ; Reinhardt *et al.*, 2009).

Figure 74 : Lésion cutanée typique de la piqûre de la punaise de lit chez l'homme (Delaunay *et al.*, 2011).



3.2 Lésions cutanées reproduites chez la souris de laboratoire

Goddard en 2014 a cherché un modèle expérimental afin d'étudier les lésions cutanées produites par les piqûres de punaises de lit et de leurs composés salivaires. Pour cela une à deux punaises de lit se nourrissaient sur le dos rasé de 8 souris (fig. 75) et 8 autres se sont vues injecter des extraits salivaires intradermiquement sur la même localisation. L'expérience s'est déroulée à trois reprises sur les mêmes souris en l'espace de 48 heures.

Figure 75 : Repas sanguin des *Cimex lectularius* sur des souris Swiss-Webster rasées (à gauche) et injections intradermiques d'extraits de composés salivaires de *Cimex lectularius* (à droite) (Goddard, 2014)



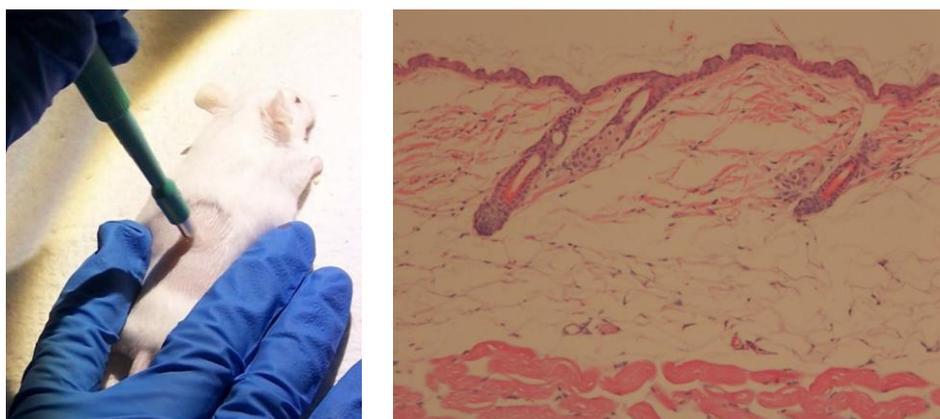
Aucune des souris n'a montré de signes d'inconfort ou de maladies pendant l'expérience et aucun signe cutané imputable aux piqûres des punaises (à l'exception d'une lésion érythémateuse transitoire sur une des souris ayant subi une injection intradermique) (fig. 76).

Figure 76 : Absence de signe cutané retrouvé sur les souris soumises aux piqûres et extraits salivaires des *Cimex lectularius* après la série de piqûres (Goddard, 2014).



Des biopsies-punch ont ensuite été réalisées sur les sites piqués. Toutes les souris présentaient un nombre sentinelle de macrophages, lymphocytes et mastocytes. Une réaction érythémateuse à l'origine a pu avoir guéri spontanément avant l'analyse anatomopathologique. Les tests ELISA pratiqués (les mêmes utilisés pour les tests d'allergie chez l'humain) pratiqués ont tous été négatifs : les souris n'ont pas assez produit assez d'anticorps pour être détectés par le test durant les 48 heures (fig. 77).

Figure 77 : Réalisation des biopsies-punch sur le site piqué et exemple d'une biopsie cutanée ne montrant pas de signes en faveur d'une réaction allergique et inflammatoire (coloration éosine et hémalum, grossissement microscopie optique X 100) (Goddard, 2014).



Les résultats de cette étude laisse présager deux hypothèses :

- soit les seuils d'exposition aux protéines salivaires ou aux piqûres de punaises avant d'induire une réponse immunologique sont bien plus hauts que ceux des humains ;
- soit les souris utilisées Swiss-Webster ne sont tout simplement pas sensibles aux piqûres de punaises ou à leurs extraits salivaires.

Peu de personnes sont insensibles à la piqûre des punaises de lit (Usinger, 1966), le pourcentage de 20% que l'on retrouve souvent dans la littérature n'est basé que sur une seule étude (Kemper, 1929).

Un être humain est devenu désensibilisé après 2 500 piqûres (Hase, 1917) tandis que d'autres n'en ont montré aucun signe après 100 000 piqûres (Kemper, 1936).

Les personnes insensibles aux piqûres des punaises n'y deviennent pas sensibles après des expositions répétées (Hecht, 1930 ; Kemper, 1936 ; Hase, 1917).

Les réactions allergiques à des piqûres répétées ont seulement été étudiées chez le cochon d'Inde qui finit par avoir une phase de latence très diminuée (Usinger, 1966).

La nature immunologique de la réponse à la piqûre chez l'humain est responsable d'un inconfort majeur surtout si le degré d'infestation est très important (Hecht, 1930 ; Kemper, 1936 ; Ryckman *et al.*, 1981).

3.3 Anémie

De façon naturelle, les punaises récemment nourries contiennent plus de fer que celles à jeûn (Venkatachalam et Belavady, 1962). Pourtant, contrairement à des idées reçues, aucune preuve n'est apportée à l'heure actuelle d'une éventuelle anémie ferriprive liée à la piqûre des punaises de lit chez un hôte vertébré (de même chez les volailles).

Usinger lui-même a étudié son anémie provoquée par les piqûres de punaises qu'il s'infligeait dans le cadre de son étude. Il a conclu que son anémie était causée par une insuffisance régénérative plutôt qu'une carence en fer car l'arrêt des piqûres l'a guéri plutôt qu'une supplémentation en fer.

2/ POUVOIR PATHOGÈNE INDIRECT

Les blessures dues aux piqures peuvent être une porte d'entrée pour des infections secondaires qui sont peu documentées (Ter Poorten et Prose, 2005 chez les chauves-souris).

Les punaises de lit sont capables de transporter les agents pathogènes à l'origine du typhus, du kala-azar, de l'anthrax, de la fièvre récurrente, de la peste, de la tularémie, de la fièvre Q, du virus de l'hépatite B et du sida (Burton, 1963 ; Usinger, 1966 ; Ryckman, 1979).

Les virus du sida et de l'hépatite B sont capables de persister dans les intestins de la punaise de lit pendant plusieurs semaines, aucune répllication virale ne s'y produit et de ce fait, aucun signe d'infectiosité n'a été trouvé (Reinhardt *et al.*, 2009 ; Delaunay *et al.*, 2011).

Silverman en 2001 conclut, grâce à des techniques moléculaires sensibles, qu'il est très improbable que *Cimex lectularius* soit un vecteur de ces virus.

Par contre il a été suggéré en 2011 que les punaises de lit pourraient être un réservoir et/ou seraient vectrices de *Staphylococcus aureus* résistant à la méticilline et d'entérocoques résistants à la vancomycine (Lowe et Romney, 2011).

La mortalité de l'espèce *Oeciacus vicarius*, la punaise des passereaux, n'est pas liée aux virus qu'elle peut héberger mais cette punaise peut être vectrice d'arbovirus (Brown et Brown, 2002).

Les Cimicidés peuvent aussi abriter des trypanosomes (y compris *Trypanosoma cruzi* responsable de la maladie de Chagas) (Chang et Chao, 1999) et bien qu'elles soient capables de les transmettre aux chauves-souris (Usinger, 1966), les punaises de lit n'en sont pas capables et quand la transmission est possible, aucune répllication des trypanosomes dans l'hôte n'a été observée (Bower et Woo, 1981).

Un tableau récapitulatif des études menées sur *Cimex lectularius* et son rôle de vecteur de nombreux agents pathogènes figure en annexe I.

La plupart des travaux menés jusque dans les années 1960 (environ 75 % de ces études ont été menées entre 1911 et 1940) ont été compilées par Burton qui a recensé jusqu'à 43 agents pathogènes susceptibles d'être transmis par les punaises. Ce sont des bactéries, des rickettsies, des virus, des protozoaires et des nématodes pour la plupart. Certains des travaux suggérant des associations avec des affections comme le beri-beri, la pellagre et des papillomes chez la souris de laboratoire doivent être traités avec le plus grand scepticisme car ils sont basés sur des « conjectures, des déductions » et jamais sur des associations statistiques réelles ou des travaux d'expérimentation. Beaucoup de ces travaux n'ont jamais pu prouver la capacité de transmission d'un agent pathogène mais n'ont fait qu'apporter la preuve que l'agent étudié pouvait être abrité par l'insecte.

De nos jours, il n'existe pour le moment aucune preuve permettant d'affirmer que la punaise de lit est responsable de la transmission d'un quelconque agent pathogène (Goddard et De Shazo, 2009).

QUATRIÈME PARTIE : MOYENS DE DEFENSE

1/ HISTORIQUE DE LA LUTTE

Les premiers désinsectiseurs étaient européens en 1690 (Tiffin and Son of London).

En 1730, John Southall, publie un traité de 44 pages sur les punaises de lit.

Le manuel contient des informations sur les habitudes des punaises de lit, la prévention et le contrôle, fondées sur sa propre expérience. Southall s'est également fait connaître pour son produit « Nonpareil Liquor » destructeur idéal paraît-il pour la punaise de lit, dont il aurait obtenu la recette d'un habitant de la Jamaïque où il avait séjourné. La formule a été perdue, mais il pourrait s'agir d'un produit extrait du bois de cassier, arbre tropical qui a des propriétés insecticides (Busvine, 1980).

Le pire des conseils pour tuer les punaises de lit a été publié dans la revue « The Compleat » par Vermin-Killer (1777), suggérant aux lecteurs de remplir les fissures du lit avec de la poudre noire et d'y mettre le feu !

Dans les années 1800, le moyen dissuasif utilisé par les pionniers européens en Amérique du Nord était d'asperger les fissures des lits en sassafras d'un mélange d'eau, d'arsenic et de soufre. Le répit n'était que temporaire...

Au milieu des années 1800, les punaises de lit étaient concentrées surtout dans les endroits pauvres, surpeuplés. Les familles aisées avec de nombreux employés ont démontré que les punaises de lit pouvaient être éradiquées grâce à un nettoyage vigoureux, surtout des lits. Le lavage de la literie, le démontage des lits et le rinçage des lattes, des sommiers et des fissures à l'eau bouillante ou avec de la graisse de porc salée ou de lard ont prouvé leur efficacité (USDA Report of the Commissioner of Agriculture, 1875 d'après Marlatt, 1916).

Les punaises de lit ont connu une recrudescence au début des années 1900, quand le chauffage central s'est développé dans les immeubles. À la fin du siècle dernier, les radiateurs en fonte diffusaient de l'air chaud dans chaque pièce de la maison, processus facilité dans les années 1930 avec l'électricité, les ventilateurs et le chauffage à air pulsé. Cela a permis aux punaises de se développer toute l'année, alors qu'auparavant le peuplement était surtout saisonnier, avec une augmentation à la saison chaude.

Au cours des années 1930 et 1940, les punaises sont devenues une nuisance pour toutes les communautés, au même titre que les rats et les moustiques. L'infestation était importante dans les quartiers pauvres, surpeuplés, mais les quartiers riches connaissaient aussi ce problème.

Pendant la Seconde Guerre Mondiale, les punaises de lit infestaient la literie dans les nombreux abris publics contre les raids aériens. Elles se sont aussi développées dans les casernes et les tranchées sur le front de bataille et répandues dans les ceintures, les sacs à dos, les cantines et les casques au cours de la Première Guerre Mondiale. Un rapport cite : « *Pendant la campagne dans l'Est africain les punaises avaient envahi la doublure de liège de la visière des casques des soldats. Comme les casques étaient empilés la nuit, ils ont tous été rapidement infestés et les soldats se plaignaient qu'elles attaquaient leur tête* » (Medical Entomology, 1932 d'après Rivnay, 1933).

Les punaises de lit, envahissaient également les navires de guerre et les coins et recoins des sous-marins. Outre les endroits habituels, les punaises de lit se trouvaient il y a plusieurs années dans les blanchisseries, les vestiaires, les usines et les ateliers de rembourrage de meubles. Les salles de cinéma ont eu des problèmes importants et ont dû remplacer des rangées entières de sièges.

Les vestiaires et les armoires dans les écoles étaient communément infestés et c'est encore le cas de nos jours.

La nuisance causée par les punaises de lit pendant la première moitié du 20^e siècle a généré de nombreux projets de recherche dans les universités et les agences gouvernementales. Des études ont été effectuées sur la biologie des punaises de lit et leurs habitudes, le risque de transmission de maladies et leur traitement. Une grande partie des connaissances actuelles est issue des études effectuées au cours de cette période (1900-1950). En particulier, aucune solution simple n'a été trouvée en dehors d'une « surveillance constante » (USDA publication, 1916 d'après Marlatt, 1916).

Au cours des années 1800 et au début des années 1900 on utilisait des préparations faites par le pharmacien à base d'arsenic et de mercure. Les poisons étaient mélangés à de l'eau, de l'alcool ou de l'essence de térébenthine et appliqués avec une brosse, une plume, une seringue, un compte-gouttes ou de l'huile quand des punaises de lit étaient décelées. Le chlorure de mercure, plus connu comme « sublimé corrosif » ou « poison à punaises de lit », était un remède courant utilisé par les exterminateurs et les occupants. Une façon de l'appliquer consistait à le battre avec du blanc d'oeuf et de l'étaler avec une plume (Resada, 1888 dans *The Good Housekeeping*, 1888). Malheureusement, le « poison des punaises de lit » tuait également des personnes, par accident ou volontairement.

Au milieu des années 1800 on utilisait le pyrèthre, préparé à partir de fleurs de chrysanthèmes séchées; d'autres composés étaient utilisés, comme la roténone, le phénol, le crésol, le naphthalène et le Lethane 384, un thiocyanate organique, connu pour agir sur les œufs des punaises de lit.

À l'origine, la fumigation des punaises de lit consistait souvent à brûler du soufre (méthode « feu et soufre »). Jusqu'au milieu des années 1940, la térébenthine, l'essence, le kérosène, le benzène et l'alcool (un ingrédient du Sterifab) étaient utilisés.

Le fumigant par excellence pendant la première moitié du 20^e siècle était le gaz d'acide cyanhydrique (cyanure). La fumigation au cyanure était efficace, mais onéreuse et bien plus dangereuse que les méthodes précitées. Comme pour les fumigations de nos jours, tout le bâtiment devait être évacué, ce qui n'est pas toujours nécessaire lorsqu'on brûle du soufre.

Jusqu'en 1939, année de l'introduction de l'insecticide DDT, les infestations de punaises de lit étaient fréquentes tant en Europe de l'Ouest qu'en Amérique du Nord. Le nombre d'infestations a diminué de façon importante avec l'utilisation du DDT du lindane et du malathion, bien qu'une résistance au DDT soit rapidement apparue (en 1958). Le DDT est aujourd'hui reconnu pour ses effets délétères et ses impacts négatifs sur l'environnement ; il a été banni de la majorité des pays occidentaux depuis les années 1970 (U. S. Environmental Protection Agency, 2008 d'après Doggett et Russell, 2008). L'utilisation domestique du malathion et des composés organophosphorés en Amérique du Nord a aussi été grandement restreinte pour des raisons de santé. La réduction de l'usage domestique de ces insecticides a diminué l'arsenal de produits efficaces et les victimes ont dû se tourner vers les pyréthroïdes, dont l'utilisation massive a elle aussi conduit à une montée progressive de la résistance des punaises à cette famille d'insecticides (Moore et Miller, 2006 ; Romero *et al.*, 2007 ; Potter, 2011). Les punaises de lit sont en général détectées par leurs victimes suite à des piqûres ou par l'inspection visuelle des insectes, des taches de sang, des œufs ou des exuvies. Elles piquent en général les zones découvertes comme le visage, le cou et les bras (Quarles, 2007).

Les punaises ne piquent pas immédiatement leur victime une fois celle-ci repérée, mais se promènent afin de trouver l'emplacement idéal (Usinger, 1966 ; Schaefer, 2000).

Une autre explication de l'ampleur actuelle de leur résurgence est que de nombreuses personnes n'ont de nos jours aucune idée de leur apparence (Thomas *et al.*, 2004; Reinhardt *et al.*, 2009 et 2010). Dans une étude menée au Royaume-Uni entre 2006 et 2007, seulement 10% des personnes interrogées étaient en mesure de correctement identifier des punaises de lit (Reinhardt *et al.*, 2008). Leur comportement mystérieux associé à leur temps passé à se cacher dans les anfractuosités des murs à l'abri de la lumière rend leur détection encore plus délicate.

La lutte contre les punaises de lit est extrêmement difficile, en témoigne les nombreux désinsectiseurs qui s'y appliquent (Dogget, 2006). Elle implique pour les victimes infestées, un investissement personnel, financier conséquent et beaucoup de patience.

2/RECOMMANDATIONS ACTUELLES

La lutte doit porter conjointement sur cinq axes (Delaunay, 2011) :

- 1- Interrogatoire épidémiologique et clinique des patients ;
- 2- Recherche active de l'insecte ;
- 3- Lutte mécanique ;
- 4- Lutte chimique ;
- 5- Prévention.

Cette lutte doit être impérativement gérée dans sa globalité par un spécialiste et/ou une société de désinsectisation connaissant la biologie des punaises et les outils de lutte contre cet insecte nuisible car ses lieux de repos, de ponte ou de copulation sont généralement difficiles d'accès.

2.1 Interrogatoire épidémiologique et clinique des patients

L'insecte peut se déplacer selon deux modes : par « déplacement actif » de son lieu de vie à la recherche d'un repas sanguin ou par « transport passif » par l'hôte lors d'un voyage ou d'achats d'objets d'occasions infestés (Delaunay, 2011).

Comprendre l'historique des nuisances (date du « tout début des piqûres » et date des fortes nuisances), en association avec une information sur les emplacements sur le corps des points de piqûres peuvent permettre de mieux différencier les sites contaminés des sites non contaminés et permettre de cibler les pièces infestées : chambre des parents, chambre des enfants, pièce de vie, etc.

Dans le cas où les animaux domestiques sont également infestés, ne pas oublier de poser la question du lieu de couchage réel de ces animaux pendant la nuit. (56 % des personnes interrogées aux États-Unis par le « Center for Disease Control and Prevention » confessent dormir avec leur animal de compagnie, pour 38 % des Français tout animal confondu et 44 % des Français propriétaires de chats, 45 % des Allemands et 44 % des Britanniques tous animaux confondus selon un sondage BVA en 2000 d'après Chomel et Sun, 2011).

2.3 Recherche active de l'insecte

La distribution des représentants des Cimicidés hématophages dans les nids infestés des oiseaux et des grottes des chauves-souris est inconnue. De nombreuses études ont été menées sur la distribution des infestations dans les habitations humaines. La plupart des infestations touchent les habitations des familles monoparentales (dans les études américaines de nos jours) mais elles peuvent se produire dans n'importe quel lieu où les hommes passent du temps comme le métro, les trains, les hôpitaux et les restaurants (Hwang *et al.*, 2005, Pinto *et al.*, 2007, Potter *et al.*, 2010).

Il faut s'investir dans une recherche minutieuse et systématique de tous les sites de repos ou de propagation à l'aide d'une lampe de poche et d'une loupe. Punaises adultes, jeunes, œufs, déjections, traces de sang sont les éléments à rechercher. Lors de fortes infestations une odeur « âcre » comme celle whisky peut-être reconnaissable.

On retrouve les punaises de lit prioritairement dans ces endroits (Doggett *et al.*, 2006) (fig. 78) :

- 60% dans les lits ;
- 23% dans les chaises et sofas ;
- 3% sur les murs et plafonds ;
- 2% dans les plinthes ;
- 1% dans le mobilier ;
- 3% dans les autres lieux ou objets d'une pièce (principalement en bois).

Figure 78 : Principales localisations des punaises de lit dans une chambre

[<http://www.sos-punaises-de-lit.fr>] (0) : sur le matelas (coûtures, plis...) ; (1) : structure du lit (montant, fente de bois...) (2) : le long de la tête de lit ; derrière les pieds de lit ; le long de la tête de lit ; sur le sommier ; derrière les tableaux ; dans les placards ; dans l'ordinateur, la télévision ; dans les fissures des murs, des planchers ; sous les meubles ; derrière les plinthes ; (6) : derrière les rideaux (ourlets...) ; dans la tringle de rideau ; (7) : tables de chevet (8) : dans la commode ; dans les objets proche du lit ; dans les tiroirs (en dessous, derrière) ; dans les livres ; derrière les tapisseries décollées ; (9) sur le cadre de porte ; dans le divan ; dans la valise.



Chien « renifleur de punaises »

La diversité des refuges est alors un défi lors de la détection visuelle de ces insectes (Pinto *et al.*, 2007). Leur nature énigmatique, peu connue des personnes à l'heure actuelle est également une des raisons expliquant qu'il est souvent difficile de découvrir les infestations à leur début lorsqu'il y a encore peu d'insectes (Pinto *et al.*, 2007).

Beaucoup de professionnels des nuisibles n'appliqueront pas d'insecticides, à juste titre, sans connaître visuellement leurs refuges, leurs inspections sont alors essentielles mais prennent beaucoup de temps (St Aubin, 1981). De plus, plusieurs personnes ont désormais des réactions cutanées retardées à la piqûre des punaises de lit ou n'en ont pas du tout (Delaunay *et al.*, 2011) ce qui ne permet plus de corrélér de façon certaine des réactions à un cadre temporel spécifique pouvant correspondre au début d'une infestation.

Toutes ces difficultés font que la plupart des infestations par les punaises de lit ne sont remarquées qu'à un stade très avancé (Pinto *et al.*, 2007).

Un contrôle des infestations le plus tôt possible a bien plus de chance de succès car ces dernières ne se répartissent alors que dans de petits espaces, moins chers à traiter (Doggett et Russell, 2008).

C'est pour cela, qu'une méthode qui compléterait la détection visuelle serait bien précieuse pour détecter des punaises vivantes. Le chien, utilisé par l'homme pour son sens olfactif très développé dans de nombreux domaines, a été employé dans ce but.

L'olfaction canine a été employée par l'homme pour de nombreuses fonctions comme suivre des personnes à la trace (Thesen *et al.*, 1993 et Hepper et Wells, 2005) ou dans la détection de nombreux composés, principalement des drogues (Maejima *et al.*, 2007 et Adams, 2000), des explosifs (Ashton et Eayrs, 1970 ; Gazit *et al.*, 2005)), de la nourriture de contrefaçon ou de contrebande, des cigarettes et de l'alcool (Furton et Myers, 2001) ainsi que des gaz que les humains ne peuvent détecter (Johnson, 1937). Sans oublier l'identification des personnes grâce à leur odeur propre (Schoon, 1996) afin de retrouver des victimes de désastres naturels (Lit *et al.*, 2011 et Settle *et al.*, 1994) ou leurs restes (Fenton, 1992) certains composés odorants dans la détection de carcinomes humains (Buszewski *et al.*, 2012) ; et l'identification de certains animaux nuisibles comme les putois à pieds noirs, *Mustela nigripes*, (Reindl-Thompson *et al.*, 2006).

Il existe également de nombreux chiens entraînés à localiser des insectes ravageurs comme les larves du bombyx disparate *Lymantria dispar dispar* (Wallner et Ellis, 1976), les larves de la lucilie bouchère (Welch, 1990) et les termites (Brooks *et al.*, 2003).

Une cellule olfactive ne possède que l'unique fonction de récepteur olfactif qui est alors sensible à de nombreuses molécules odorantes.

La précision du sens olfactif des chiens dépend de la taille de l'épithélium et du nombre de cellules olfactives. Par exemple, chez le Berger allemand, on dénombre plus de 200 millions de récepteurs olfactifs sur environ 170 cm² d'épithélium olfactif tandis que chez l'homme, on n'en dénombre qu'environ 5 millions sur 5 cm² environ.

Tout stimulus olfactif composé d'un ensemble de molécules odorantes apportées par l'air ne conduit pas forcément à un influx nerveux. Les récepteurs ne sont stimulés que par des substances gazeuses présentes dans l'atmosphère, le stimulus doit donc être volatil afin d'établir un contact étroit avec les récepteurs et libérer son pouvoir odorant.

Les chiens sont capables de flairer environ un demi-million de composés odorants à des concentrations traces (par exemple l'amyl-acétate à la concentration de 2 parties par milliard, imperceptible pour un nez humain).

Les chiens entraînés à flairer et indiquer une « odeur-cible » ne réagissent que si cette odeur est proche ou dépasse une certaine concentration seuil (Moulton et Marshall, 1976 ; Settles, 2005).

Des maladies diminuant les capacités olfactives du chien sont bien connues : maladie de Carré, toux de chenil, maladie de Cushing, rhinite allergique, hypothyroïdie, épilepsie, tumeurs nasales, traumatisme crânien, diabète et l'insuffisance rénale chronique (Furton et Myers, 2001).

Du fait de la technique d'adsorption des molécules odorantes au niveau du mucus des cavités nasales, des médicaments (prouvé pour les glucocorticoïdes par Ezech *et al.*, 1992, la doxycycline a été suspectée également par Furton et Myers, 2001)), des conditions climatiques particulières (comme la pluie, ou la neige car l'eau fait disparaître les odeurs) (Gerritsen et Haak, 2001)) ou un état de déshydratation du chien sont susceptibles de réduire ses capacités olfactives. Les maîtres-chiens sont d'ailleurs formés afin de prévenir toute déshydratation des cavités nasales en appliquant du sérum physiologique dans les yeux de leur compagnon afin de maintenir l'irrigation de la surface olfactive grâce à la communication permise par les canaux lacrymaux et de retirer ainsi tout débris ou caustique potentiel (Duhaime, 1998).

La plupart des chiens détecteurs sont des mâles, ceci pour éviter des bagarres au moment des chaleurs des femelles au sein de groupes de chiens détecteurs. Il est décrit chez la femelle en chaleur une parosmie olfactive dont on ne connaît que très peu l'influence en travail de recherche. La femelle est également moins concentrée pendant ces périodes, ce qui peut la rendre indisponible environ six semaines par an. L'équipe d'Hiby *et al.* (2004), se sont intéressés aux différences de comportement et d'aptitude au travail olfactif qui peuvent exister entre les mâles et les femelles de différentes races. La seule différence significative concernant le sexe du chien est que les femelles sont moins agressives envers les autres chiens et moins distraites par leur congénère durant le travail. Les auteurs divergent concernant l'influence de la stérilisation sur les capacités olfactives.

Un sens olfactif excellent relié à une capacité d'apprentissage par conditionnement opérant fait du chien un bon détecteur d'éléments biologiques pour différents types d'odeurs.

Flairer les punaises de lit

Les chiens détecteurs de punaises de lit sont utilisés aux États-Unis, en Australie et en Europe actuellement (Pinto *et al.*, 2007 ; Doggett *et al.*, 2006).

Les écoles formatrices des chiens détecteurs de punaises de lit

Plusieurs « écoles » formatrices de ces chiens existent aux États-Unis d'Amérique, notamment la plus ancienne étant la **Florida Canine Academy** de Bill Whistline dont la plupart des chiens détecteurs des punaises de lit présents en France sont issus.

Bill Whistline est un expert reconnu et certifié dans le dressage canin depuis 1989, il entraîne les chiens à détecter de nombreux insectes autres que les punaises de lit comme les termites, mais aussi des moisissures, des explosifs, des œufs de tortues, et certains allergènes comme l'arachide.

Plusieurs races de chiens sont utilisées pour la détection des punaises de lit, les plus efficaces restent les Labradors Retriever, Border Collies, Bergers Australiens, Jack Russel Terriers, les Beagles et les différents chiens issus de leur croisements. Les races type « Bouledogue » sont exclues. Ceux de la Florida Canine Academy proviennent principalement d'un refuge de Floride (Humane Society of Pinellas).

Les chiens sélectionnés le sont sur leur capacité cognitive, leur attachement à l'humain et leur volonté de jouer. Ils ont entre dix mois et trois ans avant de démarrer leur entraînement et seront capables de travailler entre 8 à 10 ans sans autre difficulté physique.

Leur entraînement dure entre 600 et 1 000 heures sur trois à quatre mois.

Capacités des chiens renifleurs

La qualité d'un chien renifleur de punaises de lit repose sur l'efficacité de son entraînement (Pinto *et al.*, 2007). Une grande précision de ces chiens est primordiale car les propriétaires infestés ne veulent pas juste réduction de leur population dans leur domicile mais bien leur élimination totale (Pinto *et al.*, 2007).

Afin d'atteindre ce haut degré d'exactitude, les chiens doivent être capables de différencier les punaises de lit d'autres insectes ou composés qui sont susceptibles de se retrouver dans les mêmes conditions environnementales comme les cafards, les fourmis, les termites et les moisissures. (Pfiester *et al.*, 2008) De plus ils devraient être capables de différencier les punaises et leurs œufs vivants de leurs résidus (fèces, exuvies et cadavres) car ceux-ci ne sont pas représentatifs d'une infestation actuelle (Pinto *et al.*, 2007). C'est pourquoi les chiens sont entraînés d'habitude avec des « odeurs cibles » (punaises de lit et œufs vivants) séparés d'odeurs ne correspondant pas à cet objectif (nuisibles communs des habitations et résidus des punaises de lit). Cependant, puisque les punaises défèquent et muent dans les appareils servant à l'entraînement, ces résidus devront être retirés sous peine que les chiens soient entraînés par inadvertance à les reconnaître (USCS, 1979 d'après Quarles, 2007). Ceci s'est déjà produit lors d'expériences avec d'autres types d'insectes.

Brooks *et al.* (2003) ont alors démontré qu'un chien entraîné à détecter à la fois les termites et les débris créés à partir de bois avaient un taux d'indications faussement positives de presque 75%, ce qui signifie que le chien indiquait la présence de termites uniquement si celles-ci s'attaquaient au bois.

Afin de simplifier l'entraînement de ces chiens, une odeur de termite artificielle a été développée pour les éducateurs et les maîtres-chiens afin de réduire le risque possible d'entraîner les chiens avec des odeurs non-ciblées (Brooks, 2003)

Pfiester *et al.* (2008) ont mis en place un protocole permettant d'analyser la capacité des chiens à détecter les punaises de lit lorsqu'ils ont été entraînés sur des insectes vivants.

Sept chiens ont fait partie de cette étude : un beagle femelle stérilisé de 10 ans, un chien femelle beagle stérilisée d'un an, un chien chinois à crête femelle stérilisée de 4 ans, deux chiens croisés beagles femelles stérilisées de 2 ans, un chien Jack Russel Terrier mâle stérilisé d'un an et un chien beagle mâle stérilisé d'un an.

Les chiens ont été entraînés à détecter des punaises de lit adultes vivantes (un seul individu adulte mâle ou femelle) et des œufs viables (cinq par fioles, collectés 5 à 6 jours après engorgement) grâce à un système de récompense associant de la nourriture et des gratifications verbales de leur maître-chien pendant 90 jours.

L'entraînement ne durait pas plus de 40 minutes par jour et les chiens étaient nourris deux fois par jour à la condition d'avoir indiqué les odeurs cibles au cours de la journée (sauf lors de l'entraînement initial).

Les chiens n'étaient récompensés uniquement qu'à l'indication des fioles contenant les punaises de lit vivantes et pas des leurres pouvant contenir de la nourriture humaine, d'autres insectes nuisibles comme les cafards, des exuvies de punaises de lit ou des odeurs humaines

L'efficacité de leur entraînement a été testée avec des punaises vivantes et leurs œufs placés dans des récipient en PVC dans cinq emplacements en ligne séparés d'un mètre chacun dans un laboratoire. L'indication du contenu des récipients était écrite à l'encre invisible afin que l'expérience se fasse en double aveugle.

L'ordre des emplacements à flairer était choisi au hasard pour chaque chien. Seuls quatre des chiens ont répété cette expérience 20 fois sur une période de 10 mois.

A l'issue des expériences, les chiens, toutes races confondues, sont capables de distinguer les punaises de lit de certains nuisibles communs des habitations (fourmis des charpentes de Floride : *Camponotus floridanus* Buckley, cafards *Blattella germanica* (L.), termites *Reticulitermes flavipes*) avec un taux d'indication positif de 97,5% et aucun faux positif. Ce chiffre est similaire à celui fourni par d'autres études sur la détection d'insectes par des chiens (99,7% pour le pointer et la lucilie bouchère dans l'étude de Welch, 1990 : Wallner et Ellis en 1976 avec trois berger allemands à 95% pour des mites, 6 chiens de toutes races pour la recherche des termites à 96% chez Brooks *et al.*, 2003).

Brooks *et al.* (2003) avaient proposé dans leur étude sur les termites un taux de détection minimal acceptable supérieur ou égal à 90% et un taux de faux positifs inférieur ou égal à 10%, ce qui correspond tout à fait aux taux retrouvés dans cette étude.

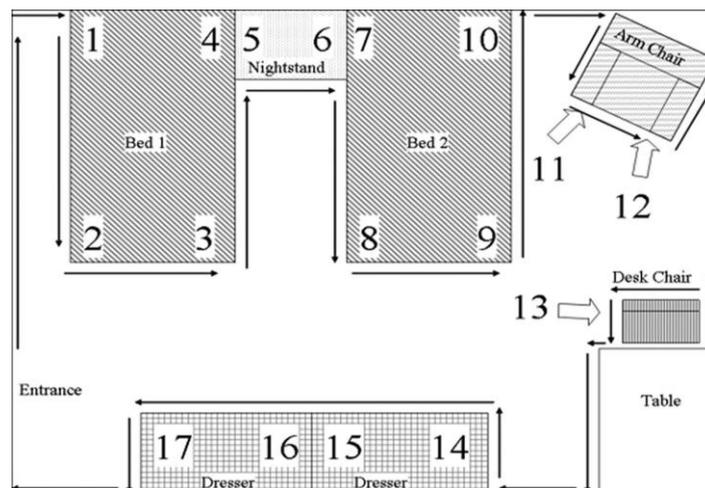
Les chiens étaient également capables de différencier les punaises de lit vivantes et leurs œufs viables des cadavres, exuvies et fèces avec un taux d'indication positive de 95% et 3% de faux positifs sur les fèces dans les mêmes conditions précédemment décrites.

Dans une chambre d'hôtel reconstituée, les chiens avaient une précision de 98% dans la localisation des punaises vivantes sur des fioles pouvant contenir un à 10 individus adultes. Les fioles ont été placées dans 17 emplacements différents, toujours invisibles du chien et de son maître-chien : autour des quatre coins des deux lits, les deux coins de la table de nuit commune, les deux coins du fauteuil, la chaise du bureau, les deux coins des deux penderies.

Les chiens devaient passer dans l'ordre indiqué sur la figure 79, ils pouvaient disposer d'un deuxième tour si cela était nécessaire. Les fioles étaient disposées aléatoirement et changées entre les passages des chiens avec 15 minutes d'espacement entre deux tests afin de laisser l'odeur se dissiper dans la chambre.

Trois chiens ont suivi ce test à raison de six fois chacun et sur une période d'une semaine.

Figure 79 : Disposition des meubles et des emplacements à contrôler par le chien dans l'ordre numéroté par les chiffres dans l'étude de Pfister *et al.* (2008) dans une chambre d'hôtel reconstituée.



Avec une solution artificielle préparée à l'aide d'extraits de punaises de lit solubilisées sur du pentane, les chiens entraînés à la détection des punaises de lit ont tous indiqué la fiole (100%) dans les conditions décrites précédemment. Au vu de tels résultats, ce type d'odeur artificielle est une piste pour l'entraînement futur des chiens détecteurs de punaises, ce composé pouvant se conserver jusqu'à trois mois.

Feldlaufer en 2010 a tenté de chercher quels types de sémiochimiques sont réellement détectés par le chien. En utilisant des concentrations variées (de 10 pg/cm² à 100 µg/cm²) des deux composés principaux de la phéromone d'alarme des punaises de lit (E)-2-hexenal et (E)-2-octenal ou des hydrocarbures des cuticules sur des papiers filtres cachés dans des bureaux de 60 à 300 m² inconnus du chien ou du maître-chien. Le seul chien utilisé dans l'étude a été capable de reconnaître toutes les concentrations des phéromones y compris la plus faible. Par contre, il n'a pas été capable de marquer avec les composés hydrocarbonés issus des cuticules.

Certains composés sémiocchimiques sont donc bien reconnus par le chien et pas seulement les punaises vivantes dans cet environnement relativement contrôlé dans cette étude (pas de courants d'airs, pas de passage de personne).

D'autres études réalisés dans des conditions réelles d'appartements situés dans des immeubles avec plusieurs chiens ont montré des taux de réussite plus bas et bien plus variables (Wang *et al.*, 2011).

Lit *et al.* en 2010 ont d'ailleurs montré qu'il existe de grandes variabilités entre les chiens selon leur interaction avec le maître-chien. Cette dernière est cruciale et influence selon cette équipe la fiabilité des détections futures.

3/ MOYENS DE DÉFENSE NATURELS

3.1 Réponses d'évitement de l'hôte chez certains Cimicidés hémato-phages

Ces méthodes employées par les hôtes comme certains oiseaux restent très peu documentées à l'heure actuelle. D'abord, les hôtes peuvent choisir des sites non infestés par ces punaises (Brown et Brown, 1992) ou faire un toilettage accru (« grooming »).

De plus vieux passereaux qui se lissent les plumes possèdent moins de punaises sur leur plumage (Brown et Brown, 1996) et des oiseaux avec des becs lésés abritent de plus grandes concentrations d'ectoparasites (Marshall, 1981).

Les punaises peuvent éviter d'être retirées par leurs hôtes durant leur toilettage (« grooming ») en réduisant le temps de prise alimentaire et la douleur qu'elle provoque par l'usage d'anticoagulants et de vasodilatateurs (Lehane, 2005). Elles peuvent aussi conserver un contact très superficiel avec l'hôte, ou se nourrir quand l'hôte est inactif pendant la nuit (George, 1987 ; Johnson, 1941 ; Myers, 1928 ; Usinger, 1966 ; Walter, 2004) ou bien encore se nourrir sur des sites que l'hôte ne peut pas atteindre lors de son toilettage (« grooming »).

3.2 Duvet chez l'homme

Bien que nous soyons relativement glabres par rapport à d'autres primates, le corps humain est recouvert d'une fine couche de poils (duvet et poil terminal) avec une densité folliculaire relativement importante. Il existe beaucoup de théories sur la perte de poils chez l'humain (avantages en terme de thermorégulation, sélection sexuelle, réduction des ectoparasites).

Cependant malgré cette apparence nue, le corps humain a la même densité de follicules pileux qu'un singe de même taille (inertie phylogénétique).

Comme le duvet des humains joue très peu de rôle dans la thermorégulation et aucun dans la sélection sexuelle actuellement, il est souvent décrit comme non fonctionnel. Cependant, ces poils sont connus pour avoir un rôle d'entretien des glandes sudoripares et un rôle mécanorécepteur. Jouent-ils un rôle dans la détection des ectoparasites ?

Dean et Siva-Jothy (2012) a tenté de vérifier si le duvet humain était une barrière de défense naturelle contre les ectoparasites en prenant comme modèle d'étude la punaise de lits, *Cimex lectularius*.

Ils ont rasé une zone de peau sur un bras et pas l'autre de personnes volontaires, en vérifiant si la perception de la présence d'un ectoparasite pouvait être accrue par l'hôte si celui-ci était sans poil ou non et également si le temps de recherche d'une zone propice à la piqûre sur un hôte pouvait être significativement différent pour une punaise.

Chaque volontaire était équipé d'un compte-tours et devait détourner son regard lorsqu'on lui disposait la punaise de lit sur un rectangle de vaseline étalé sur leur bras (lavé au préalable avec un savon neutre), bras rasé ou non. Dès que le volontaire sentait que quelque chose lui courait sur le bras, il devait actionner le compte-tours. Le temps de recherche sur l'hôte était ainsi calculé arbitrairement du moment du dépôt jusqu'à l'extension du proboscis (comportement stéréotypé avant la prise de nourriture).

Sur les peaux non rasées, la détection de *Cimex lectularius* est accrue, ce qui laisserait penser que le duvet serait un moyen naturel nous permettant d'accroître notre détection des ectoparasites. Par contre, le temps de recherche comportemental sur l'hôte équipé d'un duvet est accru.

Passer plus de temps sur l'hôte n'est pas un avantage pour un ectoparasite, en effet, c'est une demande d'énergie supplémentaire et une plus grande probabilité d'être détecté par l'hôte et de mourir.

Les Cimicidés préfèrent piquer des zones sans poils ou sans plumes pour éviter ce risque important de se faire détecter.

Belt fut le premier à suggérer qu'une réduction des poils corporels aurait partiellement soulagé l'Homme de ses ectoparasites (Morgan, 1990). De part nos traits d'évolution (vie en groupe), nous sommes encore plus enclins à la présence d'ectoparasites. Avoir moins de poils peut être une façon de réduire les refuges naturels des parasites sur notre corps et de nous permettre de mieux les voir pour les retirer. Cependant ces traits d'évolutions ne sont pas bénéfiques pour l'ectoparasitisme. Il est alors possible que le duvet humain ait été conservé au cours de l'évolution comme une balance bénéfice-risque (« trade-off ») entre des poils très courts et clairsemés diminuant la détection des ectoparasites mais créant peu d'options pour leur dissimulation et des poils plus longs et denses créant plus d'options pour la dissimulation des parasites mais facilitant la détection précoce par l'hôte de la présence de parasites, le résultat étant ce que nous connaissons : des poils courts mais denses répartis sur tout le corps.

Le duvet selon Siva-Jothy et Dean serait en partie un moyen de défense contre les ectoparasites, ces passagers fugaces auraient de ce fait des préférences alimentaires vis-à-vis des zones relativement glabres de leur hôte.

3.3 Lutte biologique

Prédateurs naturels et parasites des punaises de lit

Leurs prédateurs sont des arachnides (araignées, pseudoscorpions, solifuges) ou des lépidoptères comme certaines mites ou les larves de Pyralides, mais aussi d'autres punaises comme les Réduves ou des fourmis et certains rongeurs (Kemper, 1933 ; Usinger, 1966 ; Reinhardt *et al.*, 2008).

Ces outils de lutte ne sont pas disponibles à la vente de nos jours pour contribuer à la lutte des punaises.

Si les arachnides sont très probablement leurs prédateurs primaires naturels, certaines bactéries du genre *Serratia spp.* ou des champignons comme *Aspergillus flavus* sont passés maîtres dans l'éradication de colonies de laboratoire (Strand, 1977).

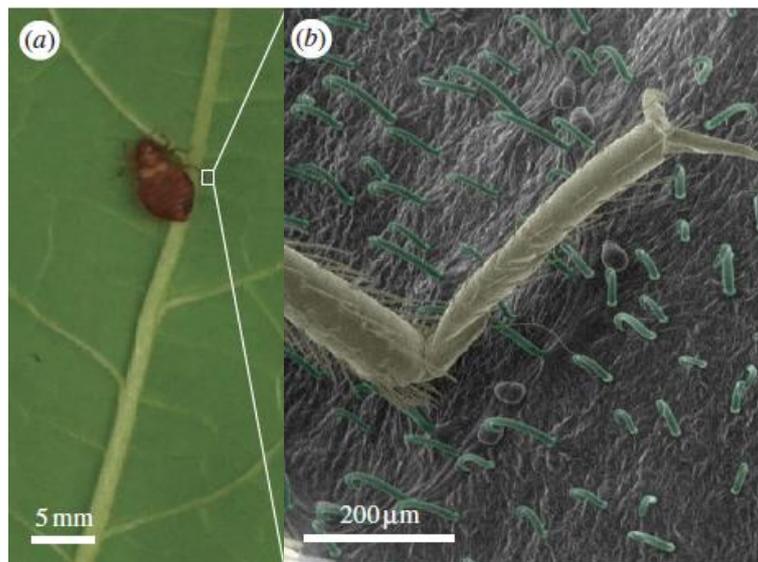
Utilisations des trichomes des feuilles de haricot vulgaire

Dans les Balkans, les feuilles de haricot vulgaire étaient autrefois utilisées pour piéger les punaises de lit. Ces feuilles étaient disposées avant le coucher à même le sol des chambres infestées et le lendemain matin, on retirait les feuilles qui avaient piégé les punaises afin de les brûler (Bogdandy, 1927).

D'autres études ont prouvé que ces feuilles ne possédaient aucun pouvoir attractif sur les punaises mais ces dernières se trouvaient piégées par leurs poils aériens de surface (les trichomes) lors de leurs déplacements pendant la nuit (Richardson, 1944) (fig. 80).

Figure 80 : Feuilles de haricot vulgaire, *Phaseolus vulgaris* (Szyndler, 2013).

(a) : punaise de lit piégée sur une feuille de haricot ; (b) : agrandissement au MEB de la patte postérieure (en jaune) de l'insecte piégé par les trichomes (en vert).



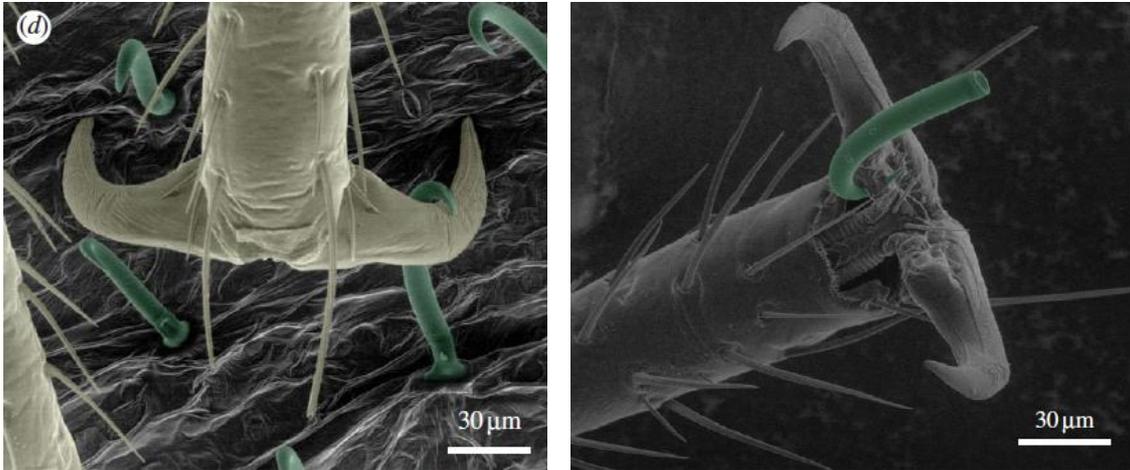
En 2013, une équipe nord-américaine a étudié par vidéo-imagerie les mécanismes de capture des punaises par les poils des feuilles, Seules les techniques de microscopie sont capables de repérer ces mécanismes car ces poils très denses n'ont qu'un diamètre de 10 µm pour 50-100 µm de haut

Les trichomes percent littéralement les segments et les griffes des pattes des punaises qui ne peuvent alors plus se libérer de ces crochets (fig. 81) (Szyndler *et al.*, 2013).

Deux sites sont à privilégier pour un meilleur « perçage » : la fine membrane intersegmentaire entre les deux segments tarsi et sous les griffes pré-tarsales.

Figure 81 : *Cimex lectularius* piégées visibles en microscopie électronique à balayage recolorisée (Szyndler, 2013).

à gauche : la punaise n'est qu'immobilisée momentanément ;
à droite : la punaise ne reste accrochée que si un des poils transperce au moins une des pattes.



L'équipe de Szyndler a alors tenté de recréer un procédé artificiel en polymère permettant de piéger les punaises de la même manière que les trichomes des feuilles de haricot mais ce procédé n'est pas capable de piéger les punaises aussi bien que les feuilles naturelles (Szyndler *et al.*, 2013).

4/ MOYENS DE DÉFENSE PHYSIQUES ET CHIMIQUES.

4.1 Lutte mécanique

Cette lutte, sans l'utilisation d'insecticides, est indispensable afin de diminuer au maximum la charge parasitaire des lieux infestés.

Elle est constituée de plusieurs étapes qui présentent comme avantage de ne pas mettre en place de résistances et être utilisées conjointement. Son principal inconvénient est d'être sans rémanence (Moore et Miller, 2006).

Aspiration

Cette étape consiste en l'aspiration des adultes et juvéniles repérés par la simple observation visuelle. Cette opération ne tue en aucun cas les insectes et ne déloge pas les œufs qui restent accrochés. Il faut bien veiller à nettoyer le tuyau d'aspiration afin d'éviter que les punaises n'en ressortent et le sac obturé ou emballé dans un sac plastique est à jeter dans une poubelle extérieure afin d'éviter toute contamination d'autres sites (Frishman 2000, Gulmahamad 2002).

Nettoyage haute pression : Dans des situations d'invasion extrême, les conduits (aération ou vide-ordures) doivent être nettoyés (Delaunay *et al.*, 2011).

Brossage

Nettoyage à la brosse : brosser à sec ou avec un nettoyant de surface certains recoins ou tissus est un geste complémentaire pour supprimer œufs et jeunes difficiles à mettre en évidence. Attention, le brossage ne tue pas, y associer l'aspirateur ou un grand nettoyage du sol.

Piègeage

« Pièges à colle »

De très nombreux pièges contre les punaises de lit ont été conçus. Des pièges « à colle » sont utilisés par 67% des professionnels selon une étude de prévention des nuisibles américaine (IPM Practitioner, d'après Quarles 2007). Pourtant, ce type de piège est souvent peu efficace, une des hypothèses avancées étant que les punaises à jeun sont aplaties et qu'elles ont à ce stade toujours la capacité de ramper sous ces dispositifs (Gangloff *et al.*, 2006). Luis Agurto de « Pestec IPM Providers » de San Francisco affirme cependant « nous avons pu attraper de très nombreuses punaises avec ce genre de pièges. Notre système de surveillance en déploie 12 par chambre, contre les murs et sous les lits et tables de chevets. Notre succès tient peut-être au nombre des pièges que nous installons par rapport à nos concurrents ». Dans la littérature ancienne réservée aux professionnels, on note un franc succès des pièges en carton ondulé.

Selon M. Agurto de « Pestec », « le meilleur appât pour la punaises de lit est l'hôte lui-même. En fait, il existait un piège utilisé il y a plusieurs années qui consistait en un tube en bois entrecoupé de petits trous et dont les deux extrémités étaient fermées par un morceau de liège. Ce piège était à placer sous les oreillers pour qu'au matin, la victime n'ait plus qu'à retirer un des embouts et en faire sortir les punaises de lit ».

Dans le même registre, il existe une méthode préventive où l'on dispose du papier collant double face sur chacun des bords du lit, les bandes avec les insectes piégés sont ensuite décollées le lendemain matin. (IPM Practitioner d'après Quarles, 2007 ; Gilbert *et al.*, 1977).

Attractifs dérivés de l'hôte

De nos jours, les composés issus de l'hôte sont plus utiles que les phéromones des punaises comme appât dans les différents pièges existants sur le marché. Les punaises de lit, tout comme les moustiques, les tiques et d'autres arthropodes hématophages utilisent dans leur recherche des signaux émanant de leurs hôtes comme le dioxyde de carbone dans leur recherche (Milne *et al.*, 2003 ; Kline, 2006 ; Wang *et al.*, 2011).

Le CO₂ est souvent le signal ayant la plus grande portée, puis à mesure que l'insecte nuisible se rapproche, la chaleur et différents composés chimiques prédominent dans la quête de l'hôte (Quarles, 2007 ; Anderson *et al.*, 2009).

Des pièges utilisant de l'acide propionique ou butyrique ont été commercialisés (Anderson *et al.*, 2009).

Puisque les punaises de lit ne possèdent pas d'ailes fonctionnelles et doivent marcher ou grimper quel que soit l'endroit où elles désirent se rendre, un piège constitué d'une simple écuelle été suggéré (à l'instar du dénombrement au sol de populations de scarabées ou d'araignées) (Olkowski *et al.*, 1991).

L'équipe de Wang en 2011 a testé de simples écuelles à chats en plastique retournées utilisées comme appâts grâce à l'émission de CO₂, de la chaleur et de composés chimiques comme l'octenol et l'acide lactique. Les punaises restaient piégées dans ces écuelles par une surface rendue glissante soit par un revêtement interne en teflon © ou du talc disposé sur les parois intérieures. La source de CO₂ est installée dans un verre ou thermos rempli de neige carbonique (fig. 82).

Figure 82 : Piège « artisanal » contre les punaises de lit à base de neige carbonique (Wang, 2011).



Dans les tests effectués sur de petites enceintes (56 x 44 cm), en 6 heures le CO₂ seul a permis la capture de 80% des punaises relâchées, la chaleur autour de 52%, la chaleur associée au CO₂ près de 87% et l'association chaleur + CO₂ + composés chimiques attractifs autour de 89%.

Dans une plus grande enceinte (3,1 m par 1,8 m) la nuit, l'association des trois composés attractifs, n'a permis de piéger que 57% des punaises de lit.

Ce type de piège est aussi efficace sur le terrain, dans des appartements infestés. Quatre appartements préalablement inspectés visuellement (avec un taux moyen de 12 punaises par logement retirées) ont été choisis pour accueillir ce piège le temps d'une nuit ce piège. Au lendemain matin, on dénombrait en moyenne, 15 punaises supplémentaires. Dans un appartement inoccupé pendant 13 jours, un total de 505 punaises ont été retrouvées (Wang *et al.*, 2011).

Anderson et son équipe ont testé un prototype commercial de l'appareil Nightwatch © libérant des composés attractifs de l'hôte. Ce piège est capable de libérer un de ces trois composés attractifs (CO₂, chaleur et composés chimiques) et a été testé dans un enclos de leur laboratoire (183 x 183 cm) et dans des appartements infestés. Le composé le plus attractif est le CO₂ selon cette équipe (5 898 punaises attrapées en présence de CO₂ contre 656 sans ce dernier). En laboratoire, ces mêmes pièges à CO₂ ont attrapés 80 à 87% des punaises de lit contre 55 à 62% pour des pièges sans CO₂. Sur trois jours dans un appartement inoccupé, l'appareil Nightwatch © a permis la capture de 50 punaises de lit mais au delà de 31 jours, la traque est significativement moins efficace (Anderson *et al.*, 2009).

Selon son fabricant, BioSensory, le défaut initial ne permettant pas son utilisation optimale sur le long cours aurait désormais été réglé. Un autre appareil utilisant des composés attractifs de l'hôte est également disponible sur le marché, le CDC 3000 (fig. 83).

Figure 83 : Dispositifs de détection des punaises de lit à partir d'appâts dérivés des humains (chaleur, CO₂ et composés chimiques) : le CDC 3000 © (à droite) et le NightWatch © (à gauche) (Wang *et al.*, 2011)



On peut concevoir soi-même ce genre de piège grâce à l'utilisation d'une thermos contenant de la neige carbonique associé à une écuelle des animaux de compagnie dont la surface est recouverte de talc comme montré sur la figure 79 (IPM Practitioner d'après Quarles, 2007).

Appareil « Interceptor »

L'un des meilleurs pièges selon la majorité des auteurs est actuellement celui commercialisé par Susan McKnight : le Climbup™ Insect Interceptor.

Ce piège possède également une forme d'écuelle (deux bols en plastique sont insérés ensemble) mais contrairement aux autres pièges, celui-ci n'a pas besoin de source de CO₂ ou de chaleur supplémentaire pour fonctionner. Ces appâts sont en fait directement les êtres humains dormant dans le lit de la pièce où il est installé ! Son inventeur s'est rendu compte que les punaises escaladaient les meubles afin de piquer leurs hôtes dans leur lit. Chaque dispositif est posé au niveau des pieds du lit. Dans le piège original testé par Wang et son équipe en 2011, le bol interne où les punaises sont piégées lors de leur retour vers leur refuge contenait de la poudre diatomée causant leur mort. Le bol externe, plus large contenait de l'éthylène-glycol qui noyait les punaises tentant d'accéder au lit (fig. 84)

Figure 84 : Le piège Interceptor™, vue de côté (à gauche) et de dessus (à droite) (McKnight et Wang, 2012)



Ce « double-bol » permettait donc de connaître l'origine des punaises de lit. Wang et son équipe avaient prouvé que ce dispositif était capable de piéger en moyenne 220 punaises dans chacun des appartements testés (207 dans le bol externe et 13 dans le bol interne). Il était même supérieur à l'inspection visuelle qui n'avait dénombré que 39 punaises en moyenne dans ces mêmes appartements.

Désormais la version commerciale de ce dispositif (Climbup™ Insect Interceptor) est composée des deux bols recouverts de talc et le bol externe d'une substance rugueuse afin que la punaise puisse grimper jusqu'au bol interne. Wang a re-testé ces dispositifs en 2011 sur 13 appartements pendant 10 semaines ; l'inspection visuelle comptabilisait un total de 6,7 punaises par appartement en moyenne contre 8,8 punaises supplémentaires avec l'appareil.

Congélation

La recommandation est la congélation à -20°C des petits objets infestés pendant au moins 48h bien que la plupart des punaises meurent déjà à -16°C en une heure (Naylor et Boase, 2010). Les punaises sont vulnérables à partir de températures proches de 0°C mais elles sont encore capables de survivre dès que l'on dépasse cette limite (Quarles, 2007 ; Benoit *et al.*, 2009). Leur longévité sans repas sanguin est supérieure à 10 °C (moyenne de survie des adultes de 413 jours) comparée à une moyenne de 65 jours à 27 °C (Quarles, 2007). Dans les expériences de Schrader en 2011, les punaises adultes survivaient plus longtemps à 16 °C (moyenne de survie de 157 jours) qu'à 4,5°C (moyenne de 99 jours de survie) ce qui suggérerait que des conditions de températures modérément froides pourraient favoriser une survie chez cet insecte. De plus, la durée de digestion du dernier repas sanguin influence très nettement leur survie avec une exposition aux températures froides. On comptait 99 jours de survie si les punaises avaient disposées de 6 jours pour digérer leur dernier repas sanguin contre 36 jours si elles n'avaient disposé que de 48 heures pour leur digestion avec les mêmes gammes d'exposition aux basses températures (Schrader, 2011).

Chaleur

Lavage en machine au moins d'une heure à 60°C (Meek 2003, Wahlberg 2004).

Nettoyeur vapeur à 120°C qui a l'avantage d'éliminer tous les stades dans les lieux échappant aux autres méthodes (Kells, 2006 ; Dogget, 2004).

Ces affirmations s'appuient sur les travaux de Pereira en 2009 qui a trouvé le seuil de température létale pour la punaise de lit qui est de 43°C pendant 100 minutes. Cependant les punaises sont capables de se remettre de ces températures si elles ne restent pas assez longtemps exposées et d'autres travaux se sont penchés sur les taux de survie des punaises soumises à des températures sublétales (Tableau VI).

Tableau VI : Taux de survie des punaises adultes à 43°C selon la durée d'exposition à la chaleur (Schrader *et al.*, 2011).

Durée d'exposition à la chaleur (min)	25	30	35	40	Contrôle
Taux de survie (+/- écart type)	94 +/- 0,6	71,2 +/- 0,5	24,2 +/-1	0,75 +/-1	100
Effectif	290	350	350	260	100

Schrader *et al.* (2011) ont ainsi exposé des adultes, des œufs et des juvéniles de stade 3 à des températures ambiantes de 43 et 44,6°C de 10 à 40 minutes puis a gardé les survivants adultes à 25°C et les œufs à 32°C avant de recommencer l'expérience une semaine plus tard. Tous les stades biologiques sont morts après une exposition de 30 minutes à 44,6°C, les adultes sont les moins résistants à la chaleur (97,5 % de survivants après 15 minutes, plus aucun après 20 minutes) à la différence des œufs (encore 17,5 % d'œufs éclos après 25 minutes et plus du tout après 30 minutes) (Tableau VII).

Tableau VII : Taux de survie et d'éclosion des punaises adultes, des œufs et des juvéniles de stade 3 selon les conditions de température et leur durée d'exposition. (Schrader *et al.*, 2011).

Durée (min)	0	4	8	10	12	20	25	30
Température (°C)	21	30	40,5	44	44,5	44,6	44,6	44,6
Stade biologique	Adultes			Jeunes de stade 3			Œufs	
Durée d'exposition à la chaleur (min)	Taux de survie (%) avec n=80 à chaque exposition Après 24h	Taux de survie (%) avec n=80 à chaque exposition Après 7 jours	Taux de survie (%) avec n=80 à chaque exposition Après 24h	Taux de survie (%) avec n=80 à chaque exposition Après 7 jours	Taux d'éclosion (%) avec n=80 à chaque exposition Après 7 jours			
10	97,5	94	100	74	88,4			
15	97,5	81	99	52	69			
20	0	0	97,5	0	33,8			
25	0	0	0	0	17,5			
30	0	0	0	0	0			
Contrôle	98,7	98,7	100	100	90			

Restauration et élimination

Restauration du lieu auparavant infesté en éliminant les cachettes (plinthes, tapisseries décollées,...).

Élimination du mobilier infesté. A ne pas entreposer dans la rue pour éviter le risque de récupération par d'autres personnes (Delaunay *et al.*, 2011).

4.2 Lutte chimique

Insecticides naturels

La poudre de diatomées joue le rôle de répulsif lors du traitement des refuges. Beaucoup d'insectes y sont sensibles, notamment les punaises de lit. Beaucoup d'auteurs affirment que cette sensibilité daterait du temps où les punaises vivaient dans les grottes. Selon Levinson en 1974, dans les grottes où les punaises ont évolué « *le contact de cette poudre (...) est néfaste pour les insectes se regroupant dans les grottes (...) lorsque la roche s'effrite* ». En laboratoire le contact avec cette poudre incite les punaises à se déplacer rapidement dans tous les sens et à libérer la phéromone d'alarme en grande quantité (Levinson *et al.*, 1974).

Wang en 2011 a montré une réduction de 97,6 % des appartements infestés avec la poudre diatomée contre 89,7 % avec l'application d'un spray de chlorfenapyr.

Insecticides disponibles en pharmacie

La lutte chimique avec des produits directement disponibles en pharmacie peut être efficace dans le cadre de très faibles infestations, mais le recours à un professionnel est plus que recommandé. Cette méthode de lutte a le désavantage d'induire des phénomènes de résistance.

Éventuellement guidée par un spécialiste, l'application par un particulier (associée aux méthodes de luttés mécaniques décrites précédemment) d'un insecticide pour « insectes rampants » en des points stratégiques (cadre et pieds du lit, plinthes, pourtour des fenêtres et des portes...) permettra de mettre en place la « lutte indirecte » : les punaises ayant échappé à la lutte mécanique seront tuées au contact de cet insecticide lors de leur prochaine sortie nocturne. L'insecticide ne devra pas être utilisé sur de grandes surfaces (murs, sols...) et pourra par exemple être appliqué deux fois par semaine durant 3 semaines. Une ou deux bombes aérosols doivent largement suffire au traitement pendant 3 semaines. Les bombes «fuger» à dégoupiller au milieu de la pièce ne sont pas conseillées car inefficaces, le nuage insecticide n'atteint pas la totalité des recoins (Delaunay *et al.*, 2011).

Insecticides d'utilisation professionnelle

Des insecticides chimiques sont souvent nécessaires pour éliminer les punaises. Seuls les insecticides homologués peuvent être utilisés pour éliminer les punaises et ce, par des gestionnaires de parasites qualifiés pour le faire. Les insecticides ne devraient pas être utilisés sur le matelas ou le sommier qui peuvent être traités à la vapeur (méthodes de contrôle physique). Ils devraient être utilisés près des fissures, des fentes et d'autres endroits susceptibles d'abriter des punaises. Les insecticides ne doivent jamais être utilisés directement sur les personnes aux fins d'éradication des punaises de lit.

Une seule application d'insecticide est inefficace, car la demi-vie des insecticides homologués est trop courte pour tuer les punaises qui éclosent des œufs. Les expériences en cours et les guides pratiques démontrent que plus d'une intervention du gestionnaire de parasites est nécessaire pour éradiquer les punaises et pour s'assurer que le traitement initial a été efficace (Doggett *et al.*, 2003 et 2006 ; Bonnefoy *et al.*, 2008 ; McKnight et Wang, 2012 ; Moore et Miller, 2006).

De plus, parce qu'ils sont fixés, les œufs ne sont pas délogés par l'aspirateur (Doggett *et al.*, 2006). Il faut donc recommencer le traitement avec l'insecticide entre deux et six semaines après le premier traitement, afin de s'assurer que les insectes nouvellement éclos seront à leur tour éliminés.

L'acide borique est aussi un insecticide homologué, quoiqu'il semble en pratique inefficace contre la punaise de lit.

Une visite de suivi de deux à quatre semaines après chaque application d'insecticide est nécessaire. Si l'éradication est incomplète, il faut en déterminer les causes et mettre en place les mesures appropriées pour éliminer efficacement les punaises.

L'utilisation des insecticides exige certaines précautions tant pour les occupants que pour les gestionnaires de parasites. Ainsi, les occupants ne doivent pas être présents pendant l'application, doivent attendre au moins six heures avant de réintégrer leur logis et au moins 24 heures avant de marcher pieds nus sur les surfaces traitées (Doggett *et al.*, 2006). Enfin, il est important de bien aérer le logement par la suite.

Les travailleurs qui appliquent les insecticides doivent porter des moyens individuels de protection appropriés (vêtements protecteurs, gants, masques, lunettes, etc.).

4.3 Résistances aux insecticides

Depuis plus de 10 ans, les résistances aux insecticides, quels qu'ils soient, sont de plus en plus observées. Ces résistances sont de différents types, entraînant des modifications comportementales (peu de travaux existent de nos jours), physiologiques et biochimiques (Amichot, 1998 d'après Berge *et al.*, 1998).

Modifications physiologiques

Ces résistances chez les insectes interfèrent avec la cinétique de pénétration des molécules insecticides, les ralentissant, séquestrant et enfin leur permettant une meilleure excrétion. Ce genre de modification n'a pour le moment pas été mis en évidence chez *Cimex lectularius*.

Modifications biochimiques

Très étudiées, ces modifications ont pour but d'éviter l'action létale des insecticides sur les insectes en interférant avec des enzymes ou des protéines-ciblées par ces derniers. Il s'agit soit d'une modification du système enzymatique servant à la détoxification qui est alors amplifiée ; soit les molécules précédemment ciblées par les insecticides subissent des mutations de leurs gènes codants, assurant alors une meilleure protection de l'insecte.

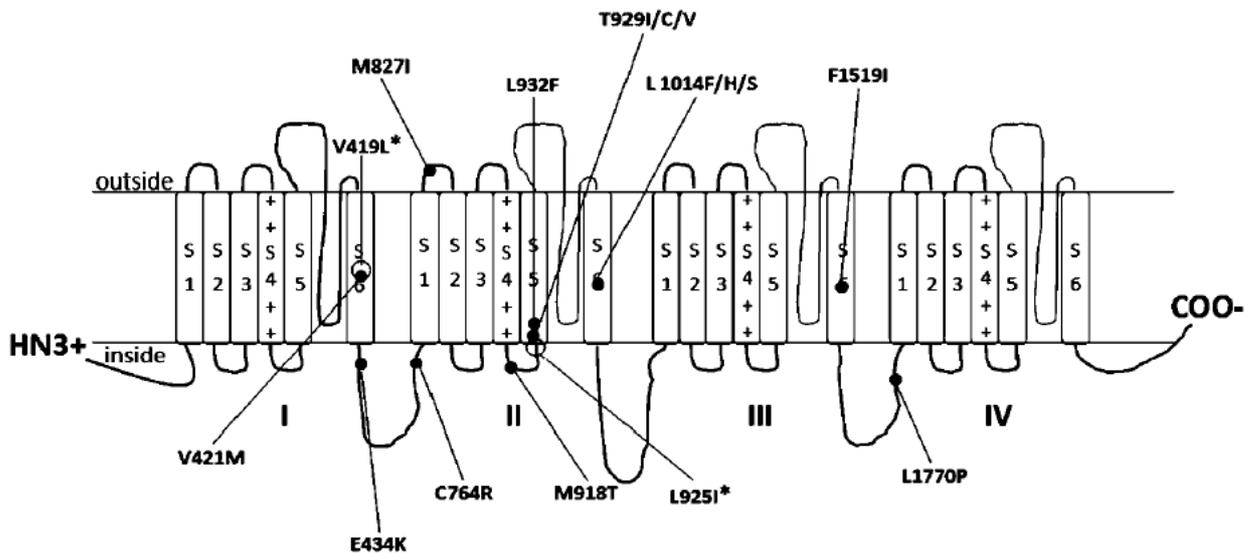
De nos jours, trois types d'enzymes sont connues pour leur capacité à métaboliser les xénobiotiques tels que les insecticides et permettent de ce fait la création de résistances. Il s'agit des mono-oxygénases à cytochrome P-450, des glutathion S-transférases et de certaines estérases.

La plupart des études de détermination des phénomènes de résistances aux insecticides se sont concentrées sur le gène *kdr* (« knockdown resistance »), favorisant des mutations au niveau de la sous-unité α des canaux sodium-voltage dépendants, cible de la plupart des insecticides. Plusieurs mutations de type *kdr* ont été mises en cause dans la résistance aux pyréthriinoïdes (fig. 85).

Aux États-Unis d'Amérique, 110 populations de punaises de lit ont été prélevées dont 88% avec des mutations sur ce site (Yoon *et al.*, 2008 et Zhu *et al.*, 2010), mettant en évidence la distribution assez large de cette mutation sur l'ensemble du territoire américain.

Figure 85 : Localisations des mutation *kdr* chez les insectes au niveau du canal sodium voltage dépendant (Zhu *et al.*, 2010)

Les * représentent les mutations connues sur ce site pour *Cimex lectularius*



Yoon *et al.* en 2008 ont ainsi mis en évidence deux mutations : V419L (une valine pour une leucine) et L925I (une leucine pour une isoleucine) permettant de décrire trois haplotypes différents en lien avec la résistance à la déltaméthrine des punaises:

Haplotype A : sauvage pour les deux codons, cet haplotype regroupe des populations sensibles et résistantes.

Haplotype B : sauvage pour le premier codon, mutant pour le deuxième. Cet haplotype comporte des populations qui sont toutes résistantes.

Haplotype C : mutant pour les deux codons. Cet haplotype comporte des populations toutes résistantes.

En France, à l'heure actuelle, une seule étude s'est penchée sur l'analyse moléculaire de la résistance aux pyréthriinoïdes de la punaise de lit (Durand *et al.*, 2012).

Deux tours d'immeubles de la banlieue parisienne (Seine-Saint-Denis) ont été inspectées soit 192 appartements sur 198 (97%) du studio au F6 après des plaintes de locataires se plaignant d'infestations massives et perdurant depuis de nombreuses années malgré de précédents traitements insecticides. Le laboratoire de Parasitologie de l'Hôpital de Bobigny a été sollicité par l'Agence Régionale de Santé afin d'y réaliser une étude entomo-épidémiologique et de proposer un traitement insecticide adapté.

40% des appartements étaient infestés, témoin d'une infestation massive de ce complexe immobilier.

Les insectes collectés après une inspection très minutieuse des appartements ont tous été soumis, un à un, à un test *ex-vivo* avec un produit insecticide afin de déterminer leur phénotype à température ambiante de 24°C (\pm 2°C) et humidité relative de 60% (\pm 5%). Ce produit insecticide à usage domestique (A-PAR ©, Omega Pharma, Chatillon, France) contient deux pyréthrinoïdes : néopynamine (effet choc « knock out ») et sumithrine à la concentration de 2,69 g/L pour chacun des composés. Cette association est censée entraîner la mort de l'insecte en quelques minutes par contact direct.

Les insectes sont placés au fond de boîtes de Petri identiques contenant du papier Joseph imprégné de 474 mg de chacun des composés/m². Au bout de 30 minutes, les insectes sans ou présentant très peu de signes vitaux (tout juste quelques mouvements des antennes, mouvements internes digestifs ou mouvements minimaux des pattes avec ou sans stimulation par une pince) sont dénommés « morts » et sont considérés comme « sensibles » et ceux encore vivants : « résistants ».

Après congélation de chacune des punaises testées, leur ADN a été extrait et amplifié.

Un même haplotype concernant le gène *kdr* a été retrouvé dans cette étude : L925I homozygote muté et V419 homozygote sauvage, c'est celui du type B de l'étude de Yoon *et al.* en 2008 et Zhu *et al.*, 2010 utilisé avec la seule deltaméthrine. Seulement 38 % des punaises de lit ont été considérées résistantes. L'association de deux pyréthrinoïdes (sumithrine et néopynamine) au lieu d'un seul (deltaméthrine) peut avoir augmenté l'activité insecticide dans cette étude.

Cependant ces pyréthrinoïdes de synthèse ne sont pas ceux utilisés par les professionnels contrôlant Paris et sa banlieue qui utilisent souvent des composés de carbamate comme le bendiocarbe (utilisé deux ans auparavant dans ces immeubles par deux applications séparées de six mois). Les pyréthrinoïdes sont accessibles en vente libre et sont de ce fait utilisés improprement en terme de concentration et de nombre d'applications par les victimes (Durand *et al.*, 2012) favorisant ainsi les résistances.

Berenger (2011) (d'après Levy Bencheton *et al.*, 2011) va même encore plus loin dans l'analyse, il considère qu'avec l'import de punaises résistantes venues des États-Unis ou du Canada par exemple, on peut considérer qu'on obtient jusqu'à 100 % de résistances aux pyréthrinoïdes qui sont les insecticides les plus vendus aux particuliers directement au comptoir en pharmacie.

Les auteurs ne s'entendent pas encore sur le rôle exact des codons conférant la résistance aux pyréthrinoïdes.

La mutation V419L pourrait jouer un rôle dans la résistance globale aux pyréthrinoides de synthèse mais peut être moins majeur que celui de la mutation L925I qui ayant été sélectionnée plus intensivement que la V419L, joue probablement un rôle central dans le mécanisme de résistance (Seong *et al.*, 2010).

La mutation V419L n'a pas toujours été associée à la résistance aux pyréthrinoides dans des populations de punaises aux États-Unis, ni toujours avec la mutation L925I pour former un haplotype « résistant » (Yoon *et al.*, 2008 ; Seong *et al.*, 2010). D'autres travaux sont nécessaires afin de savoir si le fait de posséder ces deux mutations est un gage de plus grande résistance.

4.5 Insecticides utilisables

L'organisation mondiale de la santé a recensé en 2006 les insecticides utilisables dans la lutte contre les punaises de lit (Tableau VIII).

Les principaux groupes d'insecticides utilisés de nos jours contre les punaises de lit au niveau mondial sont des pyréthrinoides et des régulateurs de croissance. Dans certains pays (à l'exception des États-Unis d'Amérique et des pays d'Europe), les carbamates et les organophosphates sont encore utilisés et de plus en plus des néonicotinoïdes et des dérivés pyrrolés sont employés.

Les pyréthrinoides restent le groupe d'insecticides le plus utilisé malgré les phénomènes de résistances bien connus, ils constituent par exemple jusqu'à 95 % des parts de marché utilisés par les entreprises de désinsectisation contre les punaises de lit en Australie (Doggett *et al.*, 2012).

Il existe une résistance connue au groupe des carbamates, même si celle-ci est moins forte que pour le groupe des pyréthrinoides (Doggett *et al.*, 2012). L'odeur désagréable du propoxur n'incite pas les partiluciers à l'utiliser dans leur foyer.

La formulation des insecticides est à prendre en compte dans le succès de l'éradication. Les sprays, « bombes » ou fumigènes utilisant les aérosols ne permettent pas le contact des insecticides avec les fissures ou recoins des refuges des punaises. Ces produits de plus, sont souvent à base de pyréthrinoides.

Les insecticides en poudre sont souvent plus efficaces que la même formulation sous forme liquide. L'équipe de Romero en 2010 a ainsi démontré que la cyfluthrine en poudre sur une population de punaises de lit résistantes aux pyréthrinoides pouvait être éradiquée en 24 heures.

Les fumigènes ont l'avantage de traiter de vastes zones, mais leur coût associé à leur toxicité sur les humains nécessitant un ré-herbergement des différents appartements traités et aux alentours est souvent un frein à leur utilisation (Doggett *et al.*, 2012)

Tableau VIII : Liste des insecticides utilisables dans la lutte contre les punaises de lit (Pesticides and their application 6th edition, de l'Organisation Mondiale de la Santé, 2006)

IGR : régulateur de croissance de l'insecte, II : modérément dangereux, III : plutôt dangereux, U : pas de danger dans les conditions normales d'utilisations

Insecticide	Classe chimique	Formulation	Concentration (g/L)	Risque chimique
Bendiocarbe	Carbamate	Spray, Poudre	2,4-4,8	II
Flufénoxurone	IGR	Spray	0,3	U
Méthoprène	IGR	Spray, aérosol	0,9	U
Chlorpyrifos	Organophosphoré	Spray, aérosol, poudre	2-5	II
Malathion	Organophosphoré	Spray, poudre	20	III
Primiphos-methyl	Organophosphoré	Spray, poudre	10	II
α-cyperméthrine	Pyréthriinoïde	Spray	0,3-0,6	II
β-cyfluthrine	Pyréthriinoïde	Spray	0,25-0,5	II
Bifenthrine	Pyréthriinoïde	Spray	0,48-0,96	II
Cyfluthrine	Pyréthriinoïde	Spray, aérosol, poudre	4	II
Cyperméthrine	Pyréthriinoïde	Spray, aérosol, poudre	0,5-2	II
Cyphénothrine	Pyréthriinoïde	Spray, aérosol, poudre	0,5-1	II
Déltaméthrine	Pyréthriinoïde	Spray, aérosol, poudre	0,3	II
λ-cyhalothrine	Pyréthriinoïde	Spray,	0,03	II
Perméthrine	Pyréthriinoïde	Spray, aérosol, poudre	1,25	II
D-phénothrine	Pyréthriinoïde	Spray, aérosol, poudre	1,0-2,0	U
Resméthrine	Pyréthriinoïde	Poudre	3	III
Tétraméthrine	Pyréthriinoïde	Spray, aérosol, poudre	1-2	U

De nombreux travaux sur la résistance aux insecticides ont été publiés ces dix dernières années au sujet de *Cimex lectularius*.

Romera *et al.* en 2007 ont montré la résistance de souches de punaises retrouvées dans des appartements à la déltaméthrine et λ -cyhalothrine à des doses respectivement de 5 200 et 111 fois plus importantes que celles utilisées pour tuer des punaises non résistantes.

En 2011, l'équipe de Tawatsin en Thaïlande a testé de très nombreux insecticides sur des punaises récoltées dans de nombreux logements et hôtels. Des organochlorés : dichlorodiphényl trichloro-éthane, dieldrin ; des carbamates : propoxur et bendiocarbe ; des organophosphorés : malathion et fenitrothion ainsi que des pyréthrynoïdes : deltaméthrine, cyfluthrine, perméthrine, λ -cyhalothrine. Tous ces composés ont montré des résistances. Les seuls composés efficaces ont été l'imidaclopride à la dose de 500 mg/L, le chlorfenopyr à 624mg/L et le fipronil à 250 mg/L. Tous ces derniers composés ne faisant pas partie des composés listés par l'OMS en 2006 et utilisables dans la lutte contre les punaises.

Choé et son équipe ont montré en 2014 une différence de survie significativement plus grande des punaises gorgées par rapport à d'autres punaises à jeun lorsque les deux lots sont soumis au chlorfenopyr. Cette constatation n'a pas été retrouvée lors de l'utilisation de la deltaméthrine.

D'autres travaux scientifiques sont en cours afin d'identifier des insecticides dont le mode d'action soit différent de celui des pyréthrynoïdes et efficaces contre la punaise de lit.

L'un d'entre eux est un analogue de l'hormone juvénile : le (S)-méthoprène qui a déjà prouvé son efficacité sur les cafards et les puces (Das et Gupta, 1977). Son action sur les punaises provoque des éclosions incomplètes, des cuticules irrégulières, des prolapsus intestinaux à travers la paroi abdominale dorsale (pour le juvénile de stade 3) et la création de juvéniles surnuméraires (du 6^{ème} au 8^{ème} stade juvénile) avec appareil génital mal formé et non fonctionnel. Tous les stades sont touchés mais le dernier stade juvénile y est le plus sensible, l'impact est bien moindre chez les adultes. C'est tout l'intérêt du traitement d'empêcher le passage à l'âge adulte pour des juvéniles qui ne peuvent pas muer et se reproduire (Naylor et Boase, 2010) (fig. 83).

Figure 86 : Effets du (S)-méthoprène sur *Cimex lectularius* (Naylor et Boase, 2010)

De gauche à droite et de haut en bas : juvénile enfermée partiellement dans son exuvie ; juvénile avec prolapsus intestinal au niveau de sa paroi abdominale ; à droite adulte sans anomalie et 6^{ème} stade juvénile surnuméraire (noter la ligne ecdysiale bien visible)



À 30 mg/m² au laboratoire, il n'y a plus de développement normal des juvéniles. Cet analogue de l'hormone juvénile a même été testé sur des insectes connus pour être résistants aux pyréthriinoïdes et aux carbamates et a été très efficace. Ceci n'est pas surprenant car le (S)-méthoprène n'utilise pas la modulation du canal sodium comme les pyréthriinoïdes et les carbamates pour son action neurotoxique.

Cependant le (S)-méthoprène utilisé seul serait inefficace dans la lutte car son action reste lente. Il faut atteindre la progression au moins jusqu'au juvénile de stade 3 avant de voir une action qui n'est pas simultanée sur tous les insectes, les adultes de plus n'étant quasi pas affectés.

Pour l'utiliser efficacement, il faudrait employer un autre insecticide tuant rapidement les adultes, ainsi les survivants n'auraient pas de descendance viable.

L'ivermectine, un nouveau traitement systémique contre les punaises de lit

Sheele *et al.* (2013) ont prouvé que l'ivermectine, provoquait la mort de près de 98% des punaises testées (n=81) lors des repas à travers une membrane artificielle de sang humain contenant 260 ng/mL d'ivermectine au bout de 13 jours de traitement. Avec du sang de souris à la même concentration d'ivermectine, ce taux de mortalité n'est que de 86%. L'ivermectine agit aussi sur le phénomène de mue : les juvéniles survivants n'ont jamais pu muer 75 jours après la prise d'ivermectine.

Le coût de développement d'un nouvel insecticide à mettre sur le marché est très conséquent, il avait été estimé à 180 millions de dollar en 2011 par Weeks *et al.*. Il est donc très peu probable que l'on trouve de nouveaux produits « miracles » anti-punaises de lit dans les prochaines années. D'autres pistes restent à explorer notamment les formulations qui toucheraient directement certains composés de la cuticule de ces insectes extrêmement résistants à la déshydratation (Benoit, 2007) voire d'autres formulations permettant une meilleure adhérence de l'insecticide sur l'insecte (Doggett *et al.*, 2012).

5 / UTILISATION DES PHÉROMONES

Les phéromones et les pièges peuvent être un moyen de surveiller et de détecter de très faibles infestations (Pinto *et al.*, 2007 ; Pfiester *et al.*, 2008 ; Wang *et al.*, 2011).

Les phéromones de synthèse créés contre les cafards en agriculture depuis plus de 20 ans pour la surveillance et la gestion des récoltes se sont montrés très efficaces (Quarles, 2007). Ces phéromones ont même été commercialisées par la suite pour l'élimination des mites des habitations aux États-Unis (IPM Practitioner d'après Quarles, 2007).

L'utilité de ces phéromones est en grande partie due à leur concentration, nous rappelons qu'à hautes concentrations le mélange des deux aldéhydes principaux est perçue comme une phéromone d'alarme.

Si dans un piège, de grandes concentrations de cette phéromone d'agrégation sont utilisées afin d'attirer les punaises à distance de leurs refuges, ces dernières pourraient percevoir cette odeur comme une phéromone d'alarme à mesure qu'elle se rapprocherait de la source du piège, ce qui serait plus dissuasif qu'attractif. D'autres études sont en cours afin de déterminer quelle devrait être la concentration optimale de la phéromone d'agrégation utilisée comme composé attractif dans les pièges. Selon Siljander en 2008, les femelles déjà inséminées ne seraient pas attirées par cette phéromone d'agrégation. Ces femelles éviteraient ce genre de piège car on suppose qu'elles recherchent des refuges inoccupés et sont ainsi plus à même de se disperser (cf l'étude de Reinhardt et Siva-Jothy en 2007 où 85% des punaises quittant les cachettes sont des femelles non vierges).

La poudre de silice et la poudre de diatomées favorisent la dessiccation des punaises. De plus le relargage de la phéromone d'alarme lors de ce contact accroît cette dessiccation (fig. 84).

Figure 87 : Adultes et premiers stades juvéniles morts après l'exposition à la poudre diatomée (Doggett et Russell, 2008)



Ceci a été prouvé par l'équipe de Benoît en 2009 en ajoutant 0,1 μ L de phéromone d'alarme aux poudres dessiccantes. La perte d'eau augmente significativement et la survie des stades juvéniles décroît (de 4 jours à 1).

Sur le terrain, cette phéromone d'alarme doit être utilisée avec précaution. Sans autre traitement, son utilisation pourrait entraîner la dispersion de punaises confinées à l'origine à un seul logement à l'ensemble des logements d'un immeuble. Cependant leur rôle associé aux poudres dessiccantes est prouvé et utilisée à bon escient, cette phéromone favorise la rencontre des punaises avec les différents appâts, pièges ou résidus d'insecticides (Doggett et Russell, 2008).

6/ IMPACT ÉCONOMIQUE SUR LES HÔTES HUMAINS

L'impact mondial économique de ces nuisances est très difficile à chiffrer.

L'infestation par les punaises de lit est la cause de dépenses de plusieurs millions de dollars aux États-Unis (Doggett *et al.*, 2012) dans les domaines de l'hôtellerie, l'industrie avicole et les foyers privés ou publics. Les coûts englobent à la fois les mesures de remplacement de la literie, d'éradication des nuisibles, les remboursements des structures et des dédommagements aux victimes lors de procès pour la réhabilitation de la réputation sociale des établissements infestés (Boase, 2001 et 2004 ; Doggett *et al.*, 2012).

En 2006, une étude en Australie estimait le coût ramené au pays dans son ensemble à 100 millions de dollars australiens, chiffre qui a doublé en 2011 (Doggett et Russell, 2008).

Aux États-Unis, le revenu généré par cette industrie était estimé à 409 millions de dollars (Pest Control Technology, 2012 d'après Doggett *et al.*, 2012).

Ce coût n'a pour le moment pas été évalué en France.

Impact économique sur la filière avicole

L'industrie avicole est la plus touchée avec des chutes de productivité due aux réactions allergiques des ouvriers, la moindre valeur des œufs du fait des déjections des punaises, une plus faible production d'œufs par les poules infestées ainsi qu'une augmentation de la consommation d'aliments (Axtell, 1999 ; Snipes, 1940). Ce coût n'a pas été chiffré en France également.

Santé publique

La recrudescence des punaises de lit à l'échelle internationale est telle que le Canada prévoit la pérennité de cette nuisance pour les années à venir (Lederman, 2010).

Du point de vue des déterminants sociaux de la santé dans les pays anglo-saxons (ensemble des facteurs sociaux et économiques qui influent sur la santé et l'incidence de la maladie chez des individus et dans des groupes d'individus), les punaises de lit constituent une menace pour la santé publique (Marmot et Wilkinson, 2006).

Tout le monde est exposé aux infestations de punaises de lit mais les répercussions sociales sont particulièrement dévastatrices pour les personnes à faibles revenus. En effet les punaises utilisent des meubles et des vêtements usagés et une fois le logement infesté, les coûts du traitement et des mesures d'extermination sont exorbitants pour ces populations (Comack, 2012 in Shum, 2012).

Le stigmate social associé aux infestations de punaises de lit entraîne stress, anxiété, insomnie et isolement. Tous ces facteurs nuisent à la santé et réduisent le bien-être (Raphael, 2001).

En France, les autorités publiques ne considèrent pas la punaise de lit comme un problème de santé publique car elle ne transmet pas d'agents pathogènes. À Grigny (91) en 2012, le désarroi des résidents parasités mais également celui des autorités locales était immense au point de faire appel aux services de l'Agence Régionale de Santé (ARS) (Le Bail, 2013).

En Août 2014, la Suisse subit de plein fouet ce fléau. Un groupe de travail a été constitué pour essayer de recenser les zones touchées car il ne s'agit plus d'une simple « préoccupation de salubrité publique » (« L'invasion des punaises de lit », R.T.S.R. 24/08/2014).

CONCLUSION

La punaise de lit est inféodée à l'homme depuis des milliers d'années. À partir des années 1990, la recrudescence de son infestation est devenue mondiale. Malgré la progression des outils techniques et des connaissances scientifiques, peu de découvertes majeures depuis la fin des années 1950 ne permettent d'endiguer la propagation de ses nuisances alors qu'il est le sujet d'étude de prédilection de nombreuses équipes scientifiques.

La punaise est porteuse de plus d'une cinquantaine de micro-organismes différents mais à l'heure actuelle, rien n'a encore été prouvé concernant une transmission d'un éventuel pathogène.

Si peu d'observations de la nuisance de leurs piqûres sur les animaux domestiques sont disponibles dans la littérature, leur impact est majeur dans les élevages avicoles intensifs des États-Unis d'Amérique.

La lutte contre la punaise de lit est complexe et coûteuse. Plus la détection de l'infestation est rapide, plus on limite sa dissémination par transport passif. L'utilisation d'un chien détecteur de punaises de lit s'avère être un atout majeur dans cette inspection précoce.

Il faut sensibiliser les voyageurs, les chineurs d'articles de seconde main, ainsi que les syndics, gardiens d'immeubles jusqu'aux directeurs de prisons et d'hôpitaux à la reconnaissance visuelle de cet insecte oublié par les générations actuelles.

Leur résistance démontrée à de nombreux insecticides réclame des moyens de lutte intégrés passant par des entreprises de désinsectisation spécialisées.

En France, toutes les grandes villes sont touchées, sans oublier les lieux de passage fréquentés (comme les chemins de Compostelle); cependant à ce jour, aucune cartographie de l'infestation n'est disponible car cette propagation sur notre territoire n'est pas considérée comme un problème de santé publique.

Les vétérinaires pourraient participer à cette prise de conscience et à l'information des propriétaires d'animaux souvent en désarroi face à la présence de cet insecte dans leur foyer.

ANNEXES

ANNEXE I : Principaux agents pathogènes portés par *Cimex lectularius* (d'après Delaunay *et al.*, 2011 et Burton, 1963)

Agent pathogène	Détection post acquisition	Réplication	Détection post réplication	Transmission à un autre animal	Capacité vectorielle	Nature de l'agent pathogène
<i>Penicillium</i> spp					Porté par des punaises de lit sauvages (Reinhardt, 2005)	Bactérie
<i>Bacillus anthracis</i>	Impossible (Burton, 1963)		Fèces (Reinhardt, 2005)			Bactérie
<i>Bartonella quintana</i>	Impossible (Burton, 1963)		Non retrouvé dans la salive (Burton, 1963)			Bactérie
<i>Borrelia recurrentis</i>	Possible (Burton, 1963)				Par conjecture (Burton, 1963))	Bactérie
<i>Borrelia duttoni</i>	Impossible (Burton, 1963)					Bactérie
<i>Brucella melitensis</i>	Possible (Burton, 1963)		Fèces (Burton, 1963)		Porté par des punaises de lit sauvages (Burton, 1963)	Bactérie
<i>Candidatus Midichloria mitochondrii</i>					Porté par des punaises de lit sauvages (Richard <i>et al.</i> , 2009)	Bactérie
<i>Coxiella burnetii</i>	Possible (Daiter <i>et al.</i> , 1963 ; Burton, 1963 ; Raoult <i>et al.</i> , 2005)	Possible (Daiter <i>et al.</i> , 1963 ; Raoult <i>et al.</i> , 2005)	Fèces et transovarienne (Daiter <i>et al.</i> , 1963 ; Raoult <i>et al.</i> , 2005)	Suspecté (Daiter <i>et al.</i> , 1963 ; Raoult <i>et al.</i> , 2005)	Conjecture et portage sauvage (Daiter <i>et al.</i> , 1963 ; Raoult <i>et al.</i> , 2005)	Bactérie
<i>Francisella tularensis</i>	Possible (Burton, 1963)		Fèces (Burton, 1963)	Via les fèces (Burton, 1963)		Bactérie
<i>Leptospira</i> spp	Impossible (Burton, 1963)					Bactérie
<i>Mycobacterium leprae</i>	Possible (Burton, 1963)	Impossible (Burton, 1963)	Salive (Burton, 1963)		Conjecture (Burton, 1963)	Bactérie
<i>Mycobacterium tuberculosis</i>					Conjecture (Burton, 1963 ; Goddard <i>et al.</i> , 2009)	Bactérie
<i>Rickettsia africae</i>		Impossible (Burton, 1963))				Bactérie
<i>Rickettsia conorii</i>	Possible (Burton, 1963) post injection	Impossible (Burton, 1963))				Bactérie
<i>Rickettsia prowazekii</i>	Impossible (Burton, 1963)				Conjecture (Burton, 1963)	Bactérie
<i>Rickettsia rickettsii</i>	Possible (Burton, 1963) post injection	Possible après un repas sanguin (Burton, 1963)	Transovarienne (Burton, 1963)	Impossible par repas sanguin ou fèces (Burton, 1963)	Porté par des punaises de lit sauvages (Burton, 1963)	Bactérie
<i>Rickettsia typhi</i>	Possible (Burton, 1963) post injection					Bactérie
<i>Salmonella typhi</i>	Possible (Burton, 1963)		Fèces (Burton, 1963)	Possible (Burton, 1963)	Conjecture (Burton, 1963)	Bactérie
<i>Staphylococcus aureus</i>	Possible (Burton, 1963)		Salive (Burton, 1963)			Bactérie
<i>Streptococcus pneumonia</i>	Impossible (Burton, 1963), retrouvé sur punaises mortes		Transovarienne (Burton, 1963)			Bactérie
<i>Wolbachia</i> spp	Possible (Burton, 1963)				Porté par des punaises de lit sauvages (Sakamoto <i>et al.</i> , 2006 ; Rasgon <i>et al.</i> , 2004)	Bactérie
<i>Yersinia pestis</i>					Conjecture (Burton, 1963)	Bactérie

Agent pathogène	Détexion post acquisition	Réplication	Détexion post réplication	Transmission à un autre animal	Capacité vectorielle	Nature de l'agent pathogène
<i>Aspergillus flavus</i>					Porte par des pumaises de lit sauvages (Goddard et al., 2009 ; Reinhardt et al., 2005)	Champignon
<i>Penttilium</i> spp					Porte par des pumaises de lit sauvages (Reinhardt et al., 2005)	Champignon
<i>Scopulorhopsis</i> spp					Porte par des pumaises de lit sauvages (Reinhardt et al., 2005)	Champignon
<i>Brugia malayi</i>	Possible (Burton, 1963)	Impossible (Burton, 1963)	Impossible (Burton, 1963)		Porte par des pumaises de lit sauvages (Burton, 1963)	Parasites (filaires)
<i>Wuchereria bancrofti</i>	Possible (Burton, 1963)	Impossible (Burton, 1963)	Impossible (Burton, 1963)		Porte par des pumaises de lit sauvages (Burton, 1963)	Parasites (filaires)
<i>Mansonella ozzardi</i>	Possible (Burton, 1963)	Impossible (Burton, 1963)	Impossible (Burton, 1963)			Parasites (filaires)
<i>Oncocerca volvulus</i>	Impossible (Burton, 1963)	Impossible (Burton, 1963)				Parasites (filaires)
<i>Leishmania braziliensis</i>	Possible (Burton, 1963)	Fèces (Burton, 1963)				Parasites (filaires)
<i>Leishmania donovani</i>	Possible (Burton, 1963)	Impossible (Burton, 1963)	Fèces (Burton, 1963)	Impossible (Burton, 1963)	Impossible (Burton, 1963)	Parasites (filaires)
<i>Leishmania tropica</i>	Possible (Burton, 1963)		Fèces (Burton, 1963)		Conjecture (Burton, 1963)	Parasites (filaires)
<i>Plasmodium</i> spp					Conjecture (Burton, 1963)	Parasites (filaires)
<i>Trypanosoma cruzi</i>	Possible (Goddard et al., 2009 ; Burton, 1963 ; Villagram et al., 2008 ; Azevedo, 2009)	Possible (Burton, 1963 ; Villagram et al., 2008 ; Azevedo, 2009)	Fèces (Burton, 1963 ; Villagram et al., 2008 ; Azevedo, 2009)	Diffère selon les études via les fèces (Burton, 1963 ; Villagram et al., 2008 ; Azevedo, 2009)	Porte par des pumaises de lit sauvages (Burton, 1963 ; Villagram et al., 2008 ; Azevedo, 2009)	Parasites (filaires)
<i>Trypanosoma gambiense</i>					Conjecture (Burton, 1963)	Parasites (filaires)
Hépatite B	Possible (Goddard et al., 2009)	Possible (Goddard et al., 2009)	Fèces (Goddard et al., 2009)	Impossible (Goddard et al., 2009)	Porte par des pumaises de lit sauvages (Goddard et al., 2009)	Virus
Hépatite C	Impossible (Goddard et al., 2009)				Porte par des pumaises de lit sauvages (Goddard et al., 2009)	Virus
Hépatite E					Porte par des pumaises de lit sauvages (Goddard et al., 2009)	Virus
VTH	Possible (Goddard et al., 2009)	Impossible (Goddard et al., 2009)	Impossible via fèces (Goddard et al., 2009)	Impossible (Goddard et al., 2009)	Conjecture (Burton, 1963)	Virus
<i>Dybanca</i>					Non retrouvé sur pumaises sauvages (Williams et al., 1965)	Virus
<i>Oryzias japonica</i>						Virus
Polio	Possible (Burton, 1963)					Virus
Rage	Impossible (Burton, 1963)					Virus
Kaovirus					Porte par des pumaises de lit sauvages (Elev et al., 1987)	Virus
Herpès	Possible (Burton, 1963)	Possible (Burton, 1963)	Salive et fèces (Burton, 1963)			Virus
<i>Filovirinae</i>	Possible (Burton, 1963)		Fèces (Burton, 1963)			Virus

ANNEXE II : Utilisation des punaises de lit en pharmacopée

Pline considérait qu' « un cocktail » de punaises de lit constituait un très bon remède anti-venin, de serpent qu'il décrit dans son livre XXIX, Traitant des remèdes fournis par les autres animaux qui ne sont pas susceptibles d'être apprivoisés ou qui sont sauvages au chapitre XVII :

« Ainsi les punaises, animal infect et dont le nom seul cause du dégoût, sont vantées contre les morsures des serpents et surtout de l'aspic, ainsi que contre toute sorte de venins; et la preuve, c'est, dit-on, que les poules ne meurent pas de la piqûre de l'aspic le jour qu'elles ont mangé des punaises, et que leur chair alors est très avantageuse à ceux qui ont été blessés par ce reptile. De ces recettes qu'on rapporte, la plus supportable est d'appliquer les punaises sur la morsure avec du sang de tortue; on les emploie en fumigation pour faire lâcher prise aux sangsues; on les donne en breuvage pour tuer les sangsues avalées par les animaux. Quelques-uns les écrasent avec du sel et du lait de femme, et humectent les yeux avec ce mélange, ou y mêlent du miel et de l'huile rosat, et s'en servent pour les oreilles.

*On brûle les **punaises** des champs qui naissent dans les mauves, et on injecte dans les oreilles la cendre, mêlée à l'huile rosat. Quant aux autres remèdes que l'on rapporte pour la guérison des vomiques, des fièvres quartes et d'autres maladies, et qui consistent à avaler des **punaises** dans un œuf, dans de la cire, ou dans une fève, je les regarde comme mensongers et indignes d'être relatés: cependant on les emploie dans le traitement de la léthargie, sur cet argument qu'elles triomphent des propriétés soporifiques de l'aspic ; on en donne sept dans un cyathe d'eau, quatre seulement aux enfants. Dans la strangurie, on les applique au canal de l'urètre. Tant il est vrai que la nature, cette mère de toutes choses, n'a rien engendré sans de puissantes raisons! Bien plus, on a assuré que **deux punaises** attachées au bras gauche avec de la laine volée à des bergers guérissent les fièvres nocturnes, et, attachées avec une étoffe rose, les fièvres diurnes. D'un autre côté, la scolopendre est l'ennemie **des punaises**; aussi, en fumigation, elle les tue. »*

Pierre André Matthiolo dans ses Commentaires sur les six livres de la matière médicale de Dioscoride en 1680 en reprend certains usages :

*« Sept **punaises de lit** prises et avalées en gousses de fèves (j'entends en la peau de la fève), avant que l'accès vienne, donnent grand secours aux fièvres quartes, et avalées sans gousses de fève, elles soulagent ceux qui sont mordus des serpents aspics. Les femmes travaillées en matrice, sentant les punaises, y trouvent grand secours. Bues en vin, ou vinaigre, elles font tomber les sangsues attachées au corps de la personne; broyées et seringuées par la verge, elles servent à la difficulté d'urine.[...] Toutefois, encore que cet animal soit vilain, fâcheux et puant, la Nature néanmoins ne l'a voulu laisser inutile en la Médecine. Plusieurs Modernes les mettent vives dans la verge ou dans les lieux naturels des femmes, pour les faire uriner, sans les broyer, selon l'ordonnance de Dioscoride. Cette opinion me semble fort bonne; car les punaises vives marchant par leurs membres naturels, chatouillent et provoquent les conduits de l'urine à s'ouvrir, et la pousser dehors. »*

Les anciens pensaient que les punaises pouvaient guérir de nombreuses maladies si elles étaient ingérées avec du vin, des haricots ou des œufs (Busvine, 1980).

De très nombreux usages médicaux ont été poursuivis jusqu'au XXème siècle en Europe et Amérique du Nord. Parmi eux, dans la cinquième édition de l'American Homeopathic Pharmacopoeia, on retrouve une teinture à base de *Cimex lectularius* contre la malaria (Riley et Johanssen, 1938).

ANNEXE III : Les punaises dans la littérature

Très tôt, la punaise de lit a été mentionnée, comme le prouvent les écrits d'Aristophane en 423 avant JC dans Les Nuées :

« SOCRATE : *Où es-tu, Strepsiade ? Sors, et prends ton grabat.*

STREPSIADE : *Mais elles ne veulent pas me le laisser apporter, les punaises !*

SOCRATE : *Pose-le vite, et fais attention. »*

Dans Histoire des animaux, Livre V, chapitre 25, elle est analysée par Aristote (Pellegrin, 1982) :

« Les insectes qui, sans être carnivores, vivent cependant des sécrétions de chair vivante, tels que les poux, les puces et les punaises, engendrent tous par accouplement ce qu'on appelle des lentes ; mais ces lentes elles-mêmes n'engendrent plus rien. Parmi ces mêmes insectes, les puces naissent de la moindre ordure; et il suffit d'un peu de fiente sèche pour qu'il s'en forme. Les punaises viennent de l'humeur qui sort sur la peau de certains animaux. Les poux viennent des chairs où ils se produisent. Quand il en doit venir, il se forme des espèces de petites pustules qui n'ont pas de pus, et quand on crève ces pustules les poux en sortent. Quelques personnes ont cette maladie, quand leur, tempérament est trop humide; et l'on a vu des exemples de mort, comme celle d'Alcman, le poète, à ce qu'on rapporte, et celle de Phérécyde de Scyros ».

« La punaise de lit » est aussi mentionnée dans le Talmud, mais pas dans la Bible étonnamment. Cependant, un passage dans un texte apocryphe du Nouveau testament en fait mention :

Actes de Jean ; 60-61

« Le premier jour, alors que nous faisons halte dans une auberge solitaire et que nous avons besoin d'un lit pour le repos du bienheureux Jean, nous fûmes témoins d'une de ses histoires plaisantes. Il y avait là un lit sans couvertures, posé quelque part. Nous y étendîmes les manteaux que nous avions avec nous, et nous l'invitâmes à s'y coucher et à s'y reposer, pendant que tous les autres dormaient sur le sol. Mais une fois couché, il fut importuné par une multitude de punaises. Comme elles l'importunaient toujours davantage et que la moitié de la nuit s'était déjà écoulée, il s'adressa à elles – et nous l'entendîmes tous – : « Je vous le dis, ô punaises, montrez-vous bienveillantes ; toutes ensemble, abandonnez en cet instant votre demeure, restez tranquilles en un seul lieu et tenez-vous loin des serviteurs de Dieu ! ». Et au milieu de nos rires et de nos conversations, qui redoublaient, Jean s'endormit. Alors, parlant doucement, nous évitâmes de le déranger. Au point du jour, je me levai le premier et en même temps que moi, Verus et Andronicus. Nous vîmes, à la porte de la chambre, une multitude de punaises. Nous étions saisis d'étonnement au spectacle de leur grand nombre et, alors que tous les frères s'étaient réveillés à cause d'elles, Jean continuait à dormir. Lorsqu'il se fut éveillé, nous lui rapportâmes ce que nous avons vu. Il se redressa alors sur le lit, il vit qu'elles [...] et leur dit : « Puisque vous avez été tout à fait bienveillantes en respectant mon avertissement, regagnez votre place. » Dès qu'il eût dit ces mots, et qu'il se fut levé du lit, les punaises accoururent de la porte jusqu'au lit et, grimpant par les pieds, elles s'enfoncèrent dans les jointures. Jean dit encore : Ces animaux, quand ils ont entendu la voix d'un homme, sont demeurés tranquilles de leur côté sans transgresser l'ordre. Mais nous, quand nous entendons la voix de Dieu, nous désobéissons aux commandements et nous cédon au relâchement. Jusqu'à quand ? ».

Même Rimbaud dans Le bateau ivre en 1871 en fait mention dans la strophe 14 :

« *Glaciers, soleils d'argent, flots nacreux, cieux de braises !
Échouages hideux au fond des golfes bruns
Où les serpents géants dévorés des punaises
Choient, des arbres tordus, avec de noirs parfums !* »

Le bateau s'attarde sur ces « échouages ». Ils eurent lieu « *au fond de golfes bruns* », c'est-à-dire « sur lesquels la nuit commence à tomber ». Si « *les serpents géants dévorés des punaises / Choient, des arbres tordus* », c'est que les infiniment petits, sous les tropiques, s'attaquent même aux animaux vivants, serpents inclus.

Enfin, les traducteurs et les commentateurs de l'œuvre de Kafka ont toujours hésité sur l'insecte qu'est devenu Gregor dans La métamorphose en 1915 :

« *Als Gregor Samsa eines Morgens aus unruhigenträumen erwachte, fand er sich in seinem Bett zu einem ungeheueren Ungeziefer verwandelt. Er lag auf seinem panzeartig harten Rücken und sah, wenn er den Kopf ein wenig hob, seinen gewölbten, braunen, von bogenförmigen Versteifungen geteilten Bauch, auf dessen Höhe sich die Bettdecke, zum gänzlichen Niedergleiten bereit, kaum noch erhalten konnte. Seine vielen im vergleich zu seinem sonstigen Umfand kläglich dünnen Beine flimmerten ihm hilflos vor den Augen* »

La métamorphose a fait de Gregor Samsa « *ein Ungeziefer* », mot pour lequel il n'y a pas d'équivalent en français. Certains traducteurs le désignent comme une «*vermine*», d'autres penchent pour le cafard ou le cancrelat, qui inspire la répulsion ; d'autres encore emploient le vocable « punaise » à cause de l'odeur nauséabonde qu'il dégage.

C'est à cette dernière que fait d'ailleurs référence l'éditeur allemand de Kafka, Kurt Wolff, quand il presse celui-ci le 2 avril 1913, de « *[lui] donner l'histoire de la punaise* » (« *die Wanzen-geschichte* »).

Vladimir Nabokov, qui a longuement exploré l'œuvre de Kafka, avait choisi le scarabée, qui n'aurait cependant pas su utiliser ses ailes.

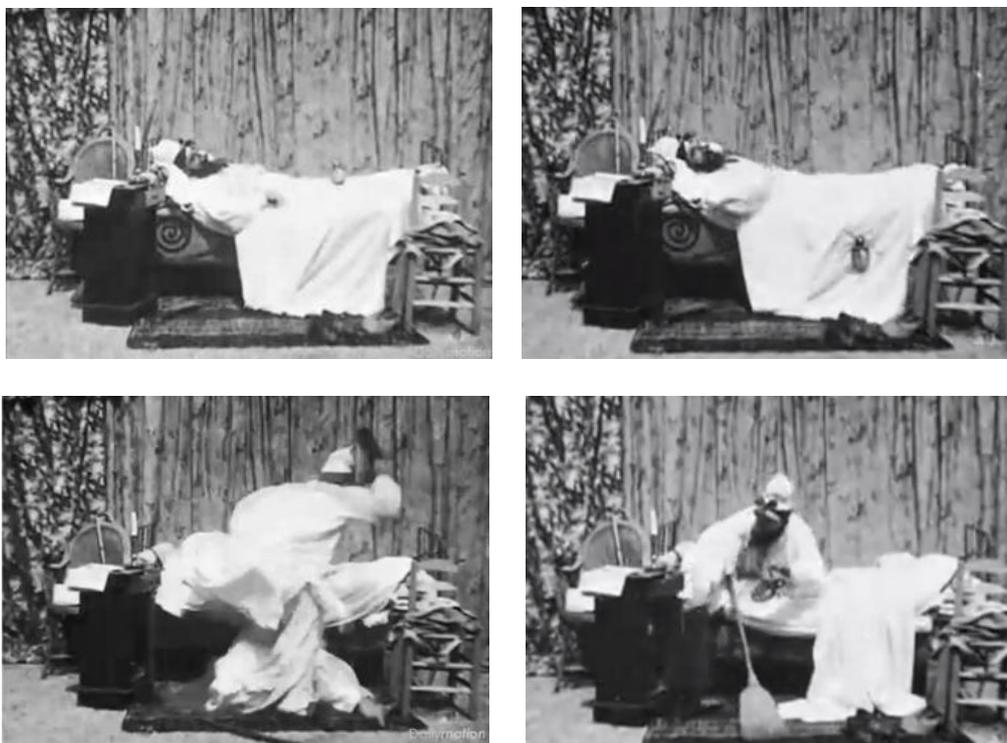
De plus, aucune illustration de l'insecte dans les différentes éditions n'a été effectuée du vivant de Kafka, qui s'y opposait.

ANNEXE IV : Les punaises au cinéma

Le septième Art s'honore, parfois, de puiser son inspiration et de recruter ses acteurs, en chair ou bien dessinés, dans le monde des insectes.

Il apparaît que le court métrage « *Une nuit terrible* », l'un des plus anciens retrouvés du réalisateur Georges Méliès, se rapproche de nos histoires de punaises : on y voit Méliès lui-même, dans son lit, en chemise et bonnet de nuit, qui se bat contre une armée de punaises géantes. Dans ce film, le futur réalisateur du « *Voyage dans la lune* » n'utilise pas encore les effets spéciaux qui feront son succès par la suite. Tout le comique du film est rendu par le remue-ménage du chasseur d'insectes (fig. 88).

Figure 88 : « *Une nuit terrible* », 1896, planche de 121 photogrammes. Tirage sur papier argentique. Reproduit dans Jacques Malthête et Laurent Mannoni, *L'œuvre de Georges Méliès*, Ed. La Martinière/ Cinémathèque de Paris, 2008, P. 89



Cependant, même si « *Une nuit terrible* » ne relève pas du réalisme documentaire des premiers films des frères Lumière (*Sortie des usines Lumière*, *L'arrivée d'un train en gare de la Ciotat*, etc...), veine dans laquelle Méliès versera également à ses débuts, et qu'il s'agit plus d'une saynète écrite, appartenant au domaine de la fiction, à l'instar de « *L'arroseur arrosé* », un texte de présentation attribuable à Méliès résume « *Une nuit terrible* » comme suit : « *Une vue comique pleine d'action. On nous montre un jeune homme attaqué par des punaises de lit, alors qu'il rentre chez lui tard le soir. Il se bat contre elles et en laisse quatre ou cinq sur le carreau en un tournemain. Plein d'animation* » (Catalogue de la Warwick de 1901, cité dans l'œuvre de Georges Méliès).

ANNEXE V : Les punaises en musique

En chanson aussi, les punaises de lit ont été un fonds d'inspiration, que ce soit dans des comptines pour enfants ou des standards de jazz des années 30 (Bessie Smith, 1927 avec « *Mean Old Bed Bug Blues* ») en passant par du mambo (Mighty Panter, « *The Bedbug Song* » en 1935) ou de la folkmusic en 2012 (Antonia Vai, « *Don't let the bed bug bite* »).

Figure 89 : Pochette et paroles de « *Mean Old Bed Bug Blues* », 1927 Bessie Smith.



*« Gals, bed bugs sure is evil, they don't mean me no good
Yeah, bed bug sure is evil, they don't mean me no good
Thinks he's a woodpecker and I'm a chunk of wood
When I lay down at night, I wonder how can a poor gal sleep
When I lay down at night, I wonder how can a poor gal sleep
When some is holding my hand, others eating my feet
Bed bug as big as a jackass, will bite you and stand and grin
Bed bug as big as a jackass, will bite you and stand and grin
Will drink all the bed bur for them turn around and bite you
again
Something moan in the corner, I went over and see
Something moan in the corner, I went over and see*

Cet animal « familier » a été également un sujet de comédie musicale à New York « *BedBugs !!!* » en 2012, relatant les péripéties d'une exterminatrice esseulée de punaises de lit ayant accidentellement créé une armée de punaises résistantes...

Figure 90 : Affiche de la comédie musicale « *BedBugs !!!* », New York City, 2012.



BIBLIOGRAPHIE

AAK A., RUKKE B. A., SOLENG A., ROSNES M.K. (2014). Questing activity in bed bug populations: male and female responses to host signals. *Physiol. Entomol.* **28** (3), 15-16.

AAK A., RUKKE B. A. (2014). Bed bugs, their blood sources and life history parameters: a comparison of artificial and natural feeding. *Med. Vet. Entomol.*, **28** (1), 50-59.

ABOUL-NASR A.E., ERAKEY M.A.S. (1967). On the behavior and sensory physiology of the bed-bug. (Hemiptera: Cimicidae). *Bull. Soc. Entomol. Egypte* **51**, 43-54.

ABOUL-NASR A.E., ERAKEY M.A.S. (1968). Behaviour and sensory physiology of the bed-bug, *Cimex lectularius* L., to some environmental factors: chemoreception. *Bull. Soc. Entomol. Egypte* **52**, 353-62.

ACREE F., TURNER R. B., GOUCK, H. K., BEROZA, M., SMITH, N. (1968). L-Lactic acid: a mosquito attractant isolated from humans. *Science*, **161** (3848), 1346-1347.

ADAMS B., CHAN A., CALLAHAN H., MILGRAM N. W. (2000). The canine as a model of human cognitive aging: recent developments. *Prog. Biol. Psych.*, **24** (5), 675-692.

ALDRICH J. R. (1988). Chemical ecology of the Heteroptera. *Ann. Entomol.*, **33** (1), 211-238.

ALTMAN L. C., KIRCHNER H. (1972). The production of a monocyte chemotactic factor by agammaglobulinemic chicken spleen cells. *J. Immunol.*, **109** (5), 1149-1151.

ANDERSON J. F., FERRANDINO F. J., McKNIGHT S., NOLEN J., MILLER J. (2009). A carbon dioxide, heat and chemical lure trap for the bedbug, *Cimex lectularius*. *Med. Vet. Entomol.*, **23** (2), 99-105.

ARAUJO R. N., COSTA F. S., GONTIJO N. F., GONCALVES T., PEREIRA M. H. (2009). The feeding process of *Cimex lectularius* (Linnaeus 1758) and *Cimex hemipterus* (Fabricius 1803) on different bloodmeal sources. *J. Insect Physiol.*, **55** (12), 1151-1157.

ARMSTRONG W.P. (2011) Ecologic entomology : Bed Bug Bites. [en ligne]. (Mise à jour non disponible) [http://www.bostonbedbugauthority.org/?page_id=18] (consulté le 13/06/2013).

ASCOLI-CHRISTENSEN A. N. N., SUTCLIFFE J. F., STRATON C. J. (1990). Feeding response of the stable fly, *Stomoxys calcitrans* L., to blood fractions and adenine nucleotides. *Physiol. Entomol.*, **15** (3), 249-259.

ASHTON E. H., EAYRS J. T. (1970). Detection of hidden objects by dogs. *Ciba Foundation Symposium-Taste and Smell in Vertebrates*. John Wiley et Sons, Ltd., 251-263.

AXTELL RC. (1999). Poultry integrated pest management. *Integr. Pest Manag.* **4**, 53-73.

BARBARIN A. M., BARBU C. M., GEBHARDTSBAUER R., RAJOTTE E. G. (2014). Survival and Fecundity of Two Strains of *Cimex lectularius* (Hemiptera: Heteroptera). *J. Med. Entomol.*, **51** (5), 925-931.

BARROZO R. B., SCHILMAN P. E., MINOLI S. A., LAZZARI C. R. (2004). Daily rhythms in disease-vector insects. *Biol. Res.*, **35** (2), 79-92.

Bed Bug Eradication. Anteater Pest Control [en ligne]. (Mise à jour non disponible), [<http://pestmall.com>] (dernière consultation 13/06/2014).

Bed bug localisation. [en ligne]. (Mise à jour non disponible), [<http://www.sos-punaises-de-lit.fr>] (dernière consultation 03/04/2014).

Bed Bug Songs [en ligne]. (Mise à jour non disponible) [<http://www.badbedbugs.com/bed-bug-song/>] (dernière consultation 02/05/2013).

Bed Bugs, It's a musical !! [en ligne]. (Mise à jour 15/09/2014) [<http://www.bedbugsmusical.com/>] (dernière consultation 15/06/2014).

BELL W., SCHAEFER CW. (1966). Longevity and egg production of female bed bugs, *Cimex lectularius*, fed various blood fractions and other substances. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **59** (53).

BELMIN J., PARIEL-MADJLESSI S., SURUN P., BENTOT C., FETEANU D., LEFEBVRE DES NOETTES V., GOLMARD, J. L. (2007). The cognitive disorders examination (Codex) is a reliable 3-minute test for detection of dementia in the elderly (validation study on 323 subjects). *Press. Méd.*, **36** (9), 1183-1190.

BENOIT J., B., DEL GROSSO N. A., YODER, J. A., DENLINGER, D. L. (2007). Resistance to dehydration between bouts of blood feeding in the bed bug, *Cimex lectularius*, is enhanced by water conservation, aggregation, and quiescence. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, **76** (5), 987-993.

BENOIT J. B., LOPEZ-MARTINEZ G., TEETS N. M., PHILLIPS S. A., DENLINGER D. L. (2009). Responses of the bed bug, *Cimex lectularius*, to temperature extremes and dehydration: levels of tolerance, rapid cold hardening and expression of heat shock proteins. *Med. Vet. Entomol.*, **23** (4), 418-425.

BENOIT J. B., PHILLIPS S. A., CROXALL T. J., CHRISTENSEN B. S., YODER J. A., DENLINGER D. L. (2009). Addition of alarm pheromone components improves the effectiveness of desiccant dusts against *Cimex lectularius*. *J. Med. Entomol.*, **46** (3), 572.

BENOIT J. B., JAJACK A. J., YODER J. A. (2012). Multiple traumatic insemination events reduce the ability of bed bug females to maintain water balance. *J. Comp. Physiol.*, **182** (2), 189-198.

BERGE J.B., FEYEREISEN R., AMICHOT M. (1998). Cytochrome P450 monooxygenases and insecticide resistance in insects. *Philos. Trans. Royal Soc. London*, **353**, 1701–1705.

- BERNIER U. R., KLINE D. L., BARNARD D. R., SCHREK C. E., YOST R. A. (2000). Analysis of human skin emanations by gas chromatography/mass spectrometry. Identification of volatile compounds that are candidate attractants for the yellow fever mosquito (*Aedes aegypti*). *Anal. Chem.*, **72** (4), 747-756.
- BISHOP F. C. (1942). Poultry lice and their control, USDA Washington, *Virginia Med.* **69**, 41- 42.
- BLUM M. S. (1996). Semiochemical parsimony in the Arthropoda. *Ann. Entomol.*, **41**(1), 353-374.
- BOASE C. (2001). Bedbugs, back from the brink. *Pestic. Outl.*, **8**, 159-62.
- BOASE C.J. (2004). Bed bugs, reclaiming our cities. *Biologist*, **51**, 9-12.
- BOGDANDY S. (1927). Ausrottung von Bettwanzen mit Bohnenblättern. *Naturwissenschaft.* **15** (22), 474.
- BONNEFOY X., KAMPEN H. SWEENEY K. (2008). Public Health Significance of Urban Pests. In *Public Health Significance of Urban Pests World Health Organization*, Copenhagen, April 24, 2008, *W.H.O.*, 477-543.
- BOWER S.M., WOO P.T.K. (1981). Development of *Trypanosoma (Schizotrypanum) hedricki* in *Cimex brevis* (Hemiptera: Cimicidae). *Can. J. Zool.* **59**, 546-54.
- BRAKS M. A. H., ANDERSON R. A., KNOLS B. G. J. (1999). Infochemicals in Mosquito Host Selection: Human Skin Microflora and *Plasmodium* Parasites. *Parasitol.Today*, **15** (10), 409-413.
- BROOKS S. E., OI F. M., KOEHLER P. G. (2003). Ability of canine termite detectors to locate live termites and discriminate them from non-termite material. *J. Eco. Entomol.*, **96** (4), 1259-1266.
- BROWN C.R, BROWN M.B. (1986). Ectoparasitism as a cost of coloniality in cliff swallows (*Hirundo pyrrhonota*). *Ecology*, **67**, 1206-18.
- BROWN C.R., BROWN M.B. (1992). Ectoparasitism as a cause of natal dispersal in cliff swallows. *Ecology*, **73**, 1718-23.
- BROWN C.R., BROWN M.B., RANNALA B. (1995). Ectoparasites reduce long-term survival of their avian host. *Proc. R. Soc. London*, **262**, 313-19.
- BROWN C.R, BROWN M.B. (1996). Coloniality in the Cliff Swallow. Chicago Press. 536 p.
- BROWN C.R, BROWN M.B. (2002). Ectoparasites cause increased bilateral asymmetry of naturally selected traits in a colonial bird. *J. Evol. Biol.*, **15**, 1067.
- BROWN C.R, BROWN M.B. (2002). Spleen volume varies with colony size and parasite load in a colonial bird. *Proc. R. Soc. London*, **269**, 1367.

- BRUMPT É. (1922). *Précis de parasitologie*. 2nd ed. Paris, Masson et cie. 2139 p.
- BUCHNER P. (1965). *Endosymbiosis of Animals with Plant Microorganisms*. New York, Interscience. 909 p.
- BURROWS S., PERRON S., SUSSER S. (2013). Suicide following an infestation of bed bugs. *Am. J. Case Rep.*, **14**, 176.
- BURTON G. J. (1963). Bedbugs in relation to transmission of human disease. *Public Health Rep.* **78**, 513–24.
- BUSVINE J.R. (1980). *Insects and Hygiene*. 3rd ed. London, Chapman et Hall. 574 p.
- BUSZEWSKI B., LIGOR T., JEZIERSKI T., WENDA-PIESIK A., WALCZAK M., RUDNICKA J. (2012). Identification of volatile lung cancer markers by gas chromatography–mass spectrometry: comparison with discrimination by canines. *Analyt. Bioanalyt. Chem.*, **404** (1), 141-146.
- CARAYON J. (1966) Traumatic insemination and the paragenital system. In *Monograph of the Cimicidae* (ed. R. Usinger), *Philadelphia, Entomol. Soc. Am.*, 81–166.
- CARAYON J. (1971). Notes et documents sur l'appareil odorant métathoracique des Hémiptères. *Ann. Soc. Entomol. France*, **7**, 737–770.
- CARAYON J. (1975). Insémination extragénitale traumatique et système paragénitale chez les Hémiptères Cimicoidea. *Sc., Univ. Paris*, **2**, 17 -678.
- CARAYON J. (1977). Insémination extragénitale traumatique. In *Traite de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie, Tome VIII Insectes: Gamétogénèses, Fécondation, Métamorphoses, Fascicule V-A*, ed. Grassé, Paris, Masson et Cie, 349–90.
- CASTANEDA M. R., ZINSSER H. (1930). Studies on typhus fever III. Studies of lice and bedbugs (*Cimex lectularius*) with mexican typhus fever. *J. Exp. Med.*, **52** (5), 661-668.
- CATTS E.P. (1923) in FERRIS, G. F., and R. L. USINGER (1957). Notes and descriptions of Cimicidae. *Microentomol.* **22**, 1-37.
- CHABAUD A., BAIN O., HUGOT J. P., RAUSCH R. L., RAUSCH V. R. (1983). Organe de Monsieur de Man et insémination traumatique. *Nématol.*, **6** (1), 127-131.
- CHANG C., CHAO D. (1999). Comparative study on the insect forms of a low virulence isolate of *Trypanosoma cruzi* (Kinetoplastida: Trypanosomatidae) developed in cimicid bugs and in its regular insect vector species. *Chin. J. Entomol*, **19**, 145-152.
- CHAPMAN B.R., GEORGE J.E. (1991). The effects of parasites on cliff swallow growth and survival. In *Bird-Parasite Interactions: Ecology, Evolution and Behavior*, ed. J.E. Loye, Zuk M., Oxford, Oxford Univ. Press, 69–92.

- CHATTON E., BLANC G. (1918) Large électionisme parasitaire de la punaise des lits. Son entretien aux dépens des reptiles. *Bull. Soc. Path. Exot.* **11** (5), 382–387.
- CHATTON E., BLANC G. (1918) Culture du trypanosome du gecko chez la punaise des lits. *Bull. Soc. Path. Exot.* (5), 387-391.
- CLARK S., GILLEARD J. S., MCGOLDRICK J. (2002). Human bedbug infestation of a domestic cat. *Vet. Record*, **151** (11), 336.
- CHOE D. H., CAMPBELL K. (2014). Effect of Feeding Status on Mortality Response of Adult Bed Bugs (Hemiptera: Cimicidae) to Some Insecticide Products. *J. Econ. Entomol.*, **107** (3), 1206-1215.
- CHOMEL B.B., SUN B. (2011). Zoonoses in the bedroom. *Emerg. Infect. Diseases.*, **17** (2), 167-172.
- COBBEN R.H. (1978). Evolutionary trends in Heteroptera. Part II. Mouthpart-structures and feeding strategies. *Med. Landbouwhogeschool, Wageningen* **78**, 1-407.
- COETZEE M., SEGERMAN J. (1992). The description of a new genus and species of cimicid bug from South Africa (Heteroptera Cimicidae Cacodminae), *Trop. Zool.*, **5** (2), 229-235.
- ČOKL A., PRESERN J., VIRANT-DOBERLET M., BAGWELL G. J., MILLAR J. G. (2004). Vibratory signals of the harlequin bug and their transmission through plants. *Physiol. Entomol.*, **29** (4), 372-380.
- COLLINS R. P. (1968). Carbonyl compounds produced by the bed bug, *Cimex lectularius*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **61** (5), 1338-1340.
- CORK A., PARK K. C. (1996). Identification of electrophysiologically-active compounds for the malaria mosquito, *Anopheles gambiae*, in human sweat extracts. *Med. Vet. Entomolog.*, **10** (3), 269-276.
- DAS Y.T., GUPTA P. (1977). Nature and precursors of juvenile hormone induced excessive melanization in the german roach. *Nature Lond.* **268**, 139-140.
- DEAN I., SIVA-JOTHY M. T. (2012). Human fine body hair enhances ectoparasite detection. *Biol. Let.*, **8** (3), 358-361.
- DELAUNAY P., BLANC V., DEL GIUDICE P., LEVY-BENCHETON A., CHOSIDOW O., MARTY P., BROUQUI P. (2011). Bedbugs and infectious diseases. *Clin. Infect. Dis.*, **52** (2), 200-210.
- DELAUNAY P., CANNET A., BLANC V., BERENGER J. M., IZRI A., CHOSIDOW O., MARTY P. (2012). Le retour des punaises de lits. *Méd. Thérap. Péd.*, **15** (2), 85-91.
- DE MEILLON B., GOLDBERG L. (1947). Preliminary studies on the nutritional requirements of the bedbug (*Cimex lectularius* L) and the tick *Ornithodoros moubata* Murray. *J. Exp. Biol.* **24**, 41–63.

- DE MEILLON B., THORP J. M., HARDY F. (1947). The relationship between ectoparasite and host; the development of *Cimex lectularius* and *Ornithodoros moubata* on riboflavin deficient rats. *Sth Afr. J. Med. Ssc.*, **12** (3), 111-116.
- DE MEILLON B., HARDY F. (1951). Fate of *Cimex lectularius* on adult and on baby mice. *Sth Afr. J. Med. Sc.*, **22** (3), 21-26.
- DE SHAZO R. D., FELDLAUFER M. F., MIHM Jr M. C., GODDARD J. (2012). Bullous reactions to bedbug bites reflect cutaneous vasculitis. *Am. J. Med.*, **125** (7), 688-694.
- DOGGETT S.L, GEARY M.J., RUSSELL R.C. (2003). Has the tropical bed bug, *Cimex hemipterus* (Hemiptera: Cimicidae), invaded Australia? *Environ. Health* **3**, 80–82.
- DOGGETT S.L., GEARY M.J., RUSSELL R.C. (2004). The resurgence of bed bugs in Australia: with notes on their ecology and control. *Environ. Health* **4**, 30–38.
- DOGGETT SL, GEARY MJ, RUSSELL RC. (2006). Encasing mattresses in black plastic will not provide thermal control of bed bugs, *Cimex* spp. (Hemiptera: Cimicidae). *J. Econ. Entomol.*, **99** (6), 2132-2135.
- DOGGETT S.L, RUSSELL R.C. (2008). The resurgence of bed bugs, *Cimex* spp. (Hemiptera: Cimicidae) in Australia. In *Proceedings of the Sixth International Conference on Urban Pests* . Veszprem, OOK-Press Kft. **6**, 243-256.
- DOGGETT S.L., DWYER D.E., PENAS P.F., RUSSELL R.C. (2012). Bed bugs: clinical relevance and control options. *Clin. Microbiol. Rev.*, **25**, 164–192.
- DUHAIME R. A., NORDEN D., CORSO B., MALLONEE S., SALMAN M. D. (1998). Injuries and illnesses in working dogs used during the disaster response after the bombing in Oklahoma City. *J. Am. Vet. Med. Ass.*, **212** (8), 1202-1207.
- DURAND R., CANNET A., BERDJANE Z., BRUEL C., HAOUCHINE D., DELAUNAY P., IZRY A. (2012). Infestation by pyrethroids resistant bed bugs in the suburb of Paris, France. *Parasite*, **19** (4), 381.
- EL-MOFTY M. M., SAKR S. A., YOUNIS M. W. (1989). Induction of skin papillomas in the rabbit, *Oryctologus cuniculus*, by bites of a blood-sucking insect, *Cimex lectularius*, irradiated by gamma rays. *J. Investigat. Dermatol.*, **93** (5), 630-632.
- ENSERINK M. (2002). What mosquitoes want: secrets of host attraction. *Science*, **298** (5591), 90-92.
- EZEH P. I., MYERS L. J., HANRAHAN L. A., KEMPPAINEN R. J., CUMMINS K. A. (1992). Effects of steroids on the olfactory function of the dog. *Physiol. Behav.*, **51** (6), 1183-1187.
- FELDLAUFER M. F., DOMINGUE M. J., CHAUHAN K. R., ALDRICH J. R. (2010). 4-Oxo-aldehydes from the dorsal abdominal glands of the bed bug (Hemiptera: Cimicidae). *J. Med. Entomol.*, **47** (2), 140-143.

- FLETSCHER M. G., AXTELLI R. C. (1993). Susceptibility of the bedbug, *Cimex lectularius*, to selected insecticides and various treated surfaces. *Med. Vet. Entomol.*, **7** (1), 69-72.
- FRISHMAN A. M. (2000). Bed bug basics and control measures. *Pest Control*, **68**, 24.
- FROESCHNER R.C. (1988). Family Coreidae, in HENRY T.J. et FROESCHNER R.C. Catalog of the Heteroptera or True Bugs of Canada and the Continental United States ; E.J. Brill. Leiden, New York, 958 p.
- FURTON K. G., MYERS L. J. (2001). The scientific foundation and efficacy of the use of canines as chemical detectors for explosives. *Talanta*, **54** (3), 487-500.
- GANGLOFF-KAUFMANN J., HOLLINGSWORTH C., HAHN J., HANSEN L., KARD B., WALDVOGEL M. (2006). Bed bugs in America: a pest management industry survey. *Am. Entomol.*, **52** (2), 105-106.
- GAZIT I., GOLDBLATT A., TERKEL J. (2005). Formation of an Olfactory Search Image for Explosives Odours in Sniffer Dogs. *Ethology*, **111** (7), 669-680.
- GEORGE J. E. (1987). Field observations on the life cycle of *Ixodes baergi* and some seasonal and daily activity cycles of *Oeciacus vicarius* (Hemiptera: Cimicidae), *Argas cooleyi* (Acari: Argasidae), and *Ixodes baergi* (Acari: Ixodidae). *J. Med. Entomol.*, **24** (6), 683-688.
- GERRITSEN R., HAAK R. (2001). *K9 Professional Tracking: A Complete Manual for Theory and Training*. Brush Education, New York, 978 p.
- GILBERT K. E., JOHNSON D., MACIER R. R. (1977). Bed Bug Traps. *U.S. Patent No. 4,058,975*. Washington, DC: U.S. Patent and Trademark Office.
- GODDARD J. (2008). Bed bugs: Do they transmit diseases?. In *Infectious Diseases and Arthropods*. Humana Press. 177-181.
- GODDARD J. (2009). Bed bugs (*Cimex lectularius*) and clinical consequences of their bites. *J.A.M.A.*, **301** (13), 1358-1366.
- GODDARD J., DE SHAZO R. (2009). Multiple Feeding by the Common Bed Bug, *Cimex lectularis*, without Sensitization. *Am. J. Med.*, **23**, 19-25.
- GODDARD J., DE SHAZO R. (2012). Psychological Effects of Bed Bug Attacks (*Cimex lectularius* L.). *Am. J. Med.*, **125** (1), 101-103.
- GODDARD J., BAKER G. T., FERRARI F. G., FERRARI C. (2012). Bed Bugs (*Cimex lectularius*) and Bat Bugs (several *Cimex* Species): A Confusing Issue. *Outlooks on Pest Manag.*, **23** (3), 125-127.
- GODDARD J., EDWARDS K. T. (2013). Effects of bed bug saliva on human skin. *J.A.M.A. Dermatol.*, **149** (3), 372-373.

- GODDARD J. (2014). Cutaneous reactions to bed bug bites. *Skinmed*, **12** (3), 141.
- GULMAHAMAD H. (2002). Bed bugs are back! *Pest Control*, **70** (28), 29.
- HANNAN T. (2010) Invasion of the blood suckers. [en ligne]. (Mise à jour 23/09/2012) (<http://peabody.yale.edu/exhibits/bloodsuckers/bedbug>) (consulté le 04/09/2014).
- HARRACA V., RYNE C., BIRGERSONN G., IGNELL R. (2012). Smelling your way to food: can bed bugs use our odour?. *J. Exp. Biol.*, **215** (4), 623-629.
- HASE A. (1917). Die Bettwanze *Cimex lectularius* L.: ihr Leben und ihre Bekämpfung. *Z. Angew. Entomol.* **4**, 1–144.
- HASE A. (1926). Über Verfahren zur Untersuchung von Quaddeln und anderen Hauterscheinungen nach Insektenstichen. *Z. Angew. Entomol.* **1926**, 243–49.
- HASE A. (1931). Über Lebensbedingungen, Verhalten und Fruchtbarkeit der Tropischen Hauswanze *Cimex rotundatus* Sign. (Hex. Rhynch.) in Venezuela. Beiträge zur experimentellen Parasitologie. *Z. Parasitenkd.* **3**, 837–93.
- HASE A. (1938). Zur hygieischen Bedeutung der parasitären Haus und Vogelwanzen sowie über Wanzenpopulationen und Wanzenkreuzungen. *Z. Parasit.* **10**, 1–30.
- HECHT O. (1930). Skin Reactions to Insect Bites as Allergic Phenomena. *Zool. Anzeig.*, **87** (8), 145-157.
- HEPPER P. G., WELLS, D. L. (2005). How many footsteps do dogs need to determine the direction of an odour trail ? *Chem. Sens.*, **30** (4), 291-298.
- HEUKELBACH J., HENGGE U. R. (2009). Bed bugs, leeches and hookworm larvae in the skin. *Clin. Dermatol.*, **27** (3), 285-290.
- HIBY E. F., ROONEY N. J., BRADSHAW J. W. S. (2004). Dog training methods: their use, effectiveness and interaction with behaviour and welfare. *An.Welf.-Potters Wheathampstead*, **13** (1), 63-70.
- HORVATH G. (1910). Description of a new bat-bug from British Columbia. *Entomol. Mag.*, **2** (21), 12-13
- HOSOKAWA T., KOGA R., KIKUCHI Y., MENG X. Y., FUKATSU T. (2010). Wolbachia as a bacteriocyte-associated nutritional mutualist. *Procc. Nat. Ac. Sc.*, **107** (2), 769-774.
- HWANG S. W., SVOBODA T. J., DE JONG I. J., KABASELE K. J., GOGOSIS E. (2005). Bed bug infestations in an urban environment. *Emerg. Infect. Dis.*, **11** (4), 533.
- JANISCH E. (1933) Beobachtungen bei der Aufzucht von Bettwanzen. Über das Verhalten von Populationen bei verschiedenen zuchtbedingungen. *Zeit. Parasit.*, **3** (4), 460-514.

- JOHNSON C. G. (1937). The Relative Values of Man, Mouse, and Domestic Fowl as Experimental Hosts for the Bed-Bug, *Cimex lectularius* L. *Process. Zool. Soc. London*, **1** (107) 107-126.
- JOHNSON C.G. (1941). The ecology of the bed-bug, *Cimex lectularius* L., *Brit. J. Hyg.* **41**, 345–461.
- JONES S. C., BRYANT J. L. (2012). Ineffectiveness of over-the-counter total-release foggers against the bed bug (Heteroptera: Cimicidae). *J. Econ. Entomol.*, **105** (3), 957-963.
- JUPP P. G., McELLIGOTT S. E. (1979). Transmission experiments with hepatitis B surface antigen and the common bedbug (*Cimex lectularius* L.). *Sth Afr. Med. J.*, **56** (2), 54-57.
- KASSIANOFF (1936) Étude Morphologique et biologique de la Famille Cimicides. Thèse de l'Univ. de Lausanne, (sans numérotation).
- KELLS S. A. (2006). Nonchemical control of bed bugs. *Am. Entomol.* **52**, 109-110.
- KEMPER H. (1929). Beobachtungen über den Stech- und Saugakt der Bettwanze und seine Wirkung auf die menschliche Haut. *Z. Desinfekt.* **21**, 61–67.
- KEMPER H. (1933). Beiträge zur Biologie der Bettwanze (*Cimex lectularius* L.). IV. Über das Zerreißen des Darmtrakts und die Mortalität unter ungünstigen Lebensbedingungen. *Z. Parasitenkd.* **5**, 112–37.
- KEMPER H. (1936). Die Bettwanze und ihre Bekämpfung. *Hyg. Zool.* **4**, 1–107.
- KIM D. (2013). Bed bugs in cracks [en ligne] (Mise à jour non disponible) [<http://nebedbugs.com>] (consulté le 15/08/2012).
- KLINE D. L. (2006). Traps and trapping techniques for adult mosquito control. *J. Am. Mosquito Control Ass.*, **22** (3), 490-496.
- KRINSKY W. L. (2002). True bugs (Hemiptera). *Med. Vet. Entomol.*, 67-86.
- LAROUSSE P. (1874). Grand Dictionnaire Universel du XIXe. *Siecle*, **17**, 2024p.
- LATREILLE P.A. (1829). In CUVIER G. (1829), *Le Règne Animal*, 2nd ed. Paris. **14** (5), 556-562.
- LAVKER R. M., DONG G., ZHENG P. S., MURPHY G. F. (1991). Hairless micropig skin. A novel model for studies of cutaneous biology. *Am. J. Path.*, **138** (3), 687.
- LAVOPIERRE M., DICKERSON M. J. G., GORDON. M. J. (1959). Studies on the methods of feeding some blood sucking arthropods. I. The manner in which triatomine bugs obtain their bloodmeal, as observed in the tissues of the living rodent, with some remarks on the effects of the bite on human volunteers. *Ann. Trop. Med. Parasitol.* **53** (2).

- LE BAIL M. (2013). Les punaises de lit : Emergence d'un problème de santé publique, exemple en Ile-de-France. Mémoire de l'École des Hautes Etudes en Santé Publique soutenue en septembre 2013 pour l'obtention du titre de médecin inspecteur de santé publique. (sans numérotation).
- LEDERMAN M., MORROW A. (2010). Bedbug 'Pandemic' Predicted. *Glob. Mail.*, **6** (30), 3.
- LEHANE M. J. (2005). *The biology of blood-sucking in insects*. Cambridge Univ. Press. **23**,120.
- LEVINSON H.Z., BAR ILAN A.R. (1971). Assembling and alerting scents produced by the bedbug *Cimex lectularius* L. *Experientia* **27**,102–3.
- LEVINSON HZ, LEVINSON AR, MASHWITZ U. (1974). Action and composition of the alarm pheromone of the bedbug *Cimex lectularius* L. *Naturwissenschaften*. **12**, 684–85.
- LEVINSON HZ, LEVINSON AR, MULLER B, STEINBRECHTt RA. (1974). Structure of sensilla, olfactory perception, and behavior of the bedbug, *Cimex lectularius*, in response to its alarm pheromone. *J. Insect Physiol.* **20**, 1231–48.
- LEVY BENCHETON A., BERENGER J. M., DEL GIUDICE P., DELAUNAY P., MORAND J. J. (2011). Resurgence of bedbugs in southern France: a local problem or the tip of the iceberg?. *J. Eur. Ac. Dermatol. Venereol.*, **25** (5), 599-602.
- LEWIS W. J., JONES R. L., GROSS J.R., NORDLUND D. A. (1976). The role of kairomones and other behavioral chemicals in host finding by parasitic insects. *Behav. Biol.*, **16** (3), 267-289.
- LINDSAY S.W., SNOW R.W., ARMSTRONG J.R.M., GREENWOOD B.M. (1989). Permethrin impregnated bednets reduce nuisance arthropods in Gambian houses. *Med. Vet. Entomol.*, **3**, 337-384.
- LIT L., SCHWEITZER J. B., OBERBAUER A. M. (2011). Handler beliefs affect scent detection dog outcomes. *An. Cogn.*, **14** (3), 387-394.
- LOYE J.E. (1985). The life history and ecology of the cliff swallow bug, *Oeciacus vicarius* (Hemiptera: Cimicidae). *Entomol. Med. Parasitol.* **23**, 133–59.
- LOYE J.E, CARROLL S.P. (1991). Nest ectoparasite abundance and cliff swallow colony site selection, nestling development, and departure time. *Bird-Parasite Interactions: Ecology, Evolution and Behavior*, ed. JE Loye, M. Zuk, Oxford Univ. Press, Oxford, 222-241.
- LOWE, C. F., ROMNEY, M. G. (2011). Bedbugs as vectors for drug-resistant bacteria. *Emerg. Infect. Diseas.*, **17** (6), 1132.
- MAEJIMA M., INOUE -MURAYAMA M., TONOSAKI K., MATSUURA N., KATO S., SAITO Y., ITO S. I. (2007). Traits and genotypes may predict the successful training of drug detection dogs. *Appl. An. Behav. Science*, **107** (3), 287-298.

- MALTHETE J., MANNONI L., FRANCAISE P. C., Paris Centre National de la Cinématographie et Méliès, M. D. C. E. G. (2008). *L'oeuvre de Georges Méliès: [catalogue des collections de la Cinémathèque Française et du Centre National de la Cinématographie; réalisé à l'occasion de l'Exposition " Georges Méliès, Magicien du Cinéma", présentée à la Cinémathèque Française à partir du 16 avril 2008,... à Paris]*. Éd. de La Martinière. 678 p.
- MARLATT C. L. (1916). *The bedbug* (No. 754). *US Department of Agriculture Press.*, **12**, 231-245.
- MARMOT M., WILKINSON R. G. (2006). *Social Determinants of Health*. 2nd ed. New York, : *Oxford University Press*. 345p.
- MARSHALL A. G. (1981). The sex ratio in ectoparasitic insects. *Ecol. Entomol.*, **6** (2), 155-174.
- MARX R. (1955). Über die Wirtsfindung und die Bedeutung des artspezifischen Duftstoffes bei *Cimex lectularius* L. *Z. Parasitenkd.* **17**, 41–73.
- MATHIS M. (1934). Aggressivité et pontes comparés du moustique de la fièvre jaune en conditions expérimentales. *C.R. Soc. Biol. Exv*, 1624-1626.
- MATTHIOLE P. A. (1680). *Commentaires de M. Pierre Andre Matthiole sur les six livres de Pedacius Dioscoride*. Rouillé G. Editions. 819 p.
- MATTHIOLI A. (1568). *Discorsi Dim. Pietro Andrea Matthioli Di Pedacio Dioscoride Anazarbeo della materia Medicinale*. Vincenzo Valgrisi, Venetia. **1**, 672 p.
- MCKNIGHT S., WANG C. (2012). "Crawling arthropod intercepting device and method." *Climbup™ Insect Interceptor*. U.S. Patent Application 12/387, 645.
- MELLANBY K. (1932). Effects of temperature and Humidity on the Metabolism of the fasting bed-Bug (*Cimex lectularius*), Hemiptera. *Parasitol.*, **24** (3), 419-428.
- MEEK F. (2003). Bed Bugs bite back. *Pest Contr. Tech.* **31**, 43-52.
- MILLAR J. G. (2005). Pheromones of true bugs. *The Chemistry of Pheromones and Other Semiochemicals II*. Springer Berlin Heidelberg, 37-84.
- MILNE T.J, ABBENANTE G., TYNDALL J.D., HALLIDAY J., LEWIS R.J. (2003) Isolation and characterization of a cone snail protease with homology to CRISP proteins of the pathogenesis-related protein superfamily. *J Biol Chem.* **278**, 31105
- MONTES C., CUADRILLERO C., VILELLA D. (2002). Maintenance of a Laboratory Colony of *Cimex lectularius* (Hemiptera: Cimicidae) Using an Artificial Feeding Technique. *J. Med. Entomol.* **39** (4), 675-679.
- MOORE D. J., MILLER D. M. (2006). Laboratory evaluations of insecticide product efficacy for control of *Cimex lectularius*. *J. Econ. Entomol.*, **99** (6), 2080-2086.
- MORGAN E. (1990). *The scars of evolution*. London Press, 156p.

- MORIYAMA M., KOGA R., HOSOKAWA T., NIKOH N., FUTAHASH R., FUKATSU T. (2012). Comparative transcriptomics of the bacteriome and the spermatheca of the bedbug *Cimex lectularius* (Hemiptera: Cimicidae). *Appl. Entomol. Zool.*, **47** (3), 233-243.
- MORROW E. H., ARNQVIST G. (2003). Costly traumatic insemination and a female counter-adaptation in bed bugs. *Proc. Roy. Soc. London. : Biolog. Sc.*, **270** (1531), 2377-2381.
- MOUFET T. (1634). *Insectorum sive Minimorum Animalium Theatrum*. Thom. E. Cotes, London. **18** (4) 326 p.
- MOULTON D. G., MARSHALL D. A. (1976). The performance of dogs in detecting α -ionone in the vapor phase. *J. Comp. Physiol.*, **110** (3), 287-306.
- MYERS E.L.(1928). The American swallow bug, *Oeciacus vicarius* Horvath (Hemiptera, Cimicidae). *Parasitol.* 20, 159.
- NASKRECKI P. (2014). Bed bugs are back, [en ligne]. (Mise à jour le 27/08/2014) [<http://www.lematin.ch/suisse/Les-punaies-de-lit-prolifere-les-autorites-s-inquietent/story/11274316>] (dernière consultation le 23/09/2014).
- NAYLOR R. A., BOASE, C. J. (2010). Practical solutions for treating laundry infested with *Cimex lectularius* (Hemiptera: Cimicidae). *J. Econ. Entomol.*, **103**(1), 136-139.
- NEVEU-LEMAIRE, M. (1952). *Précis de parasitologie vétérinaire: maladies parasitaires des animaux domestiques, par M. Neveu-Lemaire, 3e édition, Vigot frères.* 356p.
- NEWBERRY K. (1991). Field trials of bendiocarb, deltamethrin and fenitrothion to control DDT-resistant bedbugs in Kwa Zulu, South Africa. *Intern. Pest Control*, **33**, 64-68.
- NEWBERRY K., JANSEN, E. J. (1986). The common bedbug *Cimex lectularius* in African huts. *Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.*, **80**, 653-658.
- NEWBERRY K., MCHUNU, Z.M., CEBEKHULU, S.Q. (1991). Bedbug reinfestation rates in rural Africa. *Med. Vet. Entomol*, **5**, 503-505.
- NICOLAIDES N. (1974). Skin lipids: their biochemical uniqueness. *Science*, **186** (4158), 19-26.
- NORDLUND D. A., LEWIS, W. J. (1976). Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions. *J. Chemic. Ecol.*, **2** (2), 211-220.
- OAKLEY K.P. (1956). Fire as a paleolithic tool and weapon. *Proc. Prehistoric Soc.* **21**, 36-48.
- OLKOWSKI W., DAAR S., OLKOWSKI H. (1991). *Common-sense pest control*. NewYork, Taunton Press. 345 p.

OLSON, J. F., MOON, R. D., KELLS, S. A. (2009). Off-host aggregation behavior and sensory basis of arrestment by *Cimex lectularius* (Heteroptera: Cimicidae). *J. Insect Physiol.*, **55** (6), 580-587.

OLSON J. F., MOON R. D., KELLS S. A, MESCE, K. A. (2014). Morphology, ultrastructure and functional role of antennal sensilla in off-host aggregation by the bed bug *Cimex lectularius*. *Arthrop. Struct. Dev.*, **43** (2), 117-122.

OMORI N. (1939). Experimental studies on the cohabitation and crossing of two species of bed-bugs (*Cimex lectularius* L. and *C. hemipterus* F.) and on the effects of interchanging of males of one species for the other, every alternate days, upon the fecundity and longevity of females of each species. *Act. Jpn. Med. Trop.*, **1**, 127–54.

O.M.S Organisation Mondiale de la Santé [WHO] World Health Organization. (2006). Pesticides and their application. For the control of vectors and pests of public health importance. WHO/CDS/NTD/WHOPEP/GCDPP/2006.1. [en ligne] (Mise à jour 20/04/2006) [http://whqlibdoc.who.int/hq/2006/WHO_CDS_NTD_WHOPEP_GCDPP_2006.1_eng.pdf]. (dernière consultation 13/09/2014).

OVERAL W. L., WINGATE L. R. (1976). The biology of the batbug *Striticimex antennatus* (Hemiptera: Cimicidae) in South Africa. *Ann. Natal Museum, Pietermaritzburg* **22**, 821–828

PADEN J., BLANCHARD N., COLBERT M., PAWHUSKA J., SHAWNEE, J., VINITA, M., MUSKOGEE, A. (1940). The insect pest record for Oklahoma (1939). *Proc. Oklahoma Acad. Sc.*, **20**, 99.

PANAGIOTAKOPULU E., BUCKLAND P.C. (1996). *Cimex lectularius* L., the common bed bug from Pharaonic Egypt. *Antiquity* **73**, (908), 11.

PATTON W. S., CRAGG F. (1913). A Textbook of Medical Entomology. *A Textbook of Medical Entomology*. London, Kessinger Publisher. 596 p.

PELLEGRIN P. (1982). *La classification des animaux chez Aristote: statut de la biologie et unité de l'aristotélisme*. Société d'édition "Les Belles lettres," **89**. 345 p.

PELOSI P., MAIDA R. (1995). Odorant-binding proteins in insects. Comparative Biochemistry and Physiology Part B, : *Biochemistry and Molecular Biology*, **111** (3), 503-514.

PERICART J., (1972). Hémiptères, Anthocoridae, Cimicidae et Microphysidae de l'Ouest-Paléarctique. Faune de l'Europe et du Bassin Méditerranéen n°7. Masson et Cie Éditeurs, Paris, France, 402 p.

PFEIFFER H. (1931). Beiträge zur Bakteriensymbiose der Bettwanze (*Cimex lectularius*) und der Schwalbenwanze (*Oeciacus hirundinis*). *Zentralbl. Bakt. Parasitenkd. Inf. Krankh.* **123**, 151–71.

PFIESTER, M. (2007). The effect of sex-ratio on dispersal and aggregation behavior of the common bed bug, *Cimex lectularius* L. *The 2007 ESA Annual Meeting, December 9-12, 2007, San Diego*.

- PFIESTER M., KOEHLER P. G., PEREIRA R. M. (2008). Ability of bed bug-detecting canines to locate live bed bugs and viable bed bug eggs. *J. Econ. Entomol.*, **101**(4), 1389-1396.
- PFIESTER, M. (2008). Aggregation and dispersal behavior of the common bedbug *Cimex*. Doctoral Dissertation, University of Florida (sans numérotation).
- PFIESTER M., , KOEHLER P. G., PERIERA, R. M. (2009)). Effect of population structure and size on aggregation behavior of *Cimex lectularius* (Hemiptera: Cimicidae). *J. Med. Entomol.*, **46** (5), 1015-1020.
- PFIESTER M., KOEHLER P. G., PEREIRA R. M. (2009). Traumatic Insemination in Bed Bugs. *Am. Entomol.*, **55** (4).
- PINTO L. J., COOPER R., KRAFT S. K. (2007). *Bed bug handbook: the complete guide to bed bugs and their control*. Pinto et Associates, Incorporated. 145 p.
- POTTER M. F., ROSENBERG, B., HENRIKSEN, M. (2010). Bugs without borders: defining the global bed bug resurgence. *Pest World*, **18** (,8), 20.
- POTTER M. F. (2011). The history of bed bug management. *Am. Entomol.*, **57** (1), 15.
- QUARLES, W. (2007). Bed bugs bounce back. *IPM practitioner*, **29** (3), 223-246.
- PRATT H. D., STOJANOVICH, C. J. (1967). Bugs: Pictorial key to some species that may bite man. *Pictorial Keys to Arthropods, Reptiles, Birds and Mammals of Public Health Significance*. US Department of Health, Education, and Welfare, Atlanta, GA., 234p.
- RAILLIET A. (1895). *Traité de Zoologie médicale et Agricole*. 2nd ed.. Asselin et Houzeau editions Paris. 821 p.
- RAPHAEL D. (2001). From Increasing Poverty to Societal Disintegration: How Economic Inequality Affects the Health of Individuals and Communities. In ARMSTRONG P., H. Armstrong & D. Coburn ed., *Unhealthy Times: Political Economy Perspectives on Health and Health Care in Canada*. Toronto, Oxford University Press.
- REINDL-THOMPSON S. A., SHIVIKH J. A., WHITELAW A., HURT A., HIGGINS K. F. (2006). Efficacy of Scent Dogs in Detecting Black-Footed Ferrets at a Reintroduction Site in South Dakota. *Wildlife Soc. Bull.*, **34** (5), 1435-1439.
- REINHARDT K., NAYLOR R., SIVA-JOTHY M.T. (2003). Reducing a cost of traumatic insemination: female bedbugs evolve a unique organ. *Proc. R. Soc. London* **270**, 2371–75.
- REINHARDT K., NAYLOR R., SIVA –JOTHY M.T. (2005) . Potential sexual transmission of environmental microbes in a traumatically inseminating insect. *Ecol. Entomol.* **30**, 607–11.
- REINHARDT K, SIVA –JOTHY M.T. (2007). Biology of the bed bugs (Cimicidae). *Annu. Rev. Entomol.*, **52**, 351-374.

- REINHARDT K., HARDER A., HOLLAND S., HOOPER J., LEAKE-LYALL C. (2008). Who knows the bed bug? Knowledge of adult bed bug appearance increases with people's age in three counties of Great Britain. *J. Med. Entomol.*, **45** (5), 956-958.
- REINHARDT K., KEMPKE D., NAYLOR R., SIVA-JOTHY M.T. (2009). Sensitivity to bites by the bedbug, *Cimex lectularius*. *Med. Vet. Entomol.* **23** (2), 163-166.
- REINHARDT K., ISAAC D., NAYLOR R. (2010). Estimating the feeding rate of the bedbug *Cimex lectularius* in an infested room: an inexpensive method and a case study. *Med. Vet. Entomol.*, **24** (1), 46-54.
- REINHARDT K., NAYLOR R., SIVA-JOTHY M.T. (2011). Male mating rate is constrained by seminal fluid availability in bedbugs, *Cimex lectularius*. *Med. Vet. Entomol.* **67** (220), 82.
- REIS M. D., MILLER D. M. (2011). Host searching and aggregation activity of recently fed and unfed bed bugs (*Cimex lectularius* L.). *Insects*, **2** (2), 186-194.
- RESADA T. (1888). The newest colorings and patterns in furniture and clothings. *The Good Housekeeping*, **9**, 14.
- RICHARDSON H.H. (1944). The action of bean leaves against the bedbug. *Pests.*, **12**. 34-38.
- RILEY W. A., JOHANNSEN O. A. (1938). Medical entomology. New York, Create Space Independent Publish. 168 p.
- RIVNAY E. (1932). Studies in tropisms of the bed bug *Cimex lectularius* L. *Parasitol.* **24** (121), 36.
- RIVNAY E. (1933). The tropisms effecting copulation in the bed bug. *Psyche* **40** (115), 20.
- ROCES F., MANRIQUE G. (1996). Different stridulatory vibrations during sexual behaviour and disturbance in the blood-sucking bug *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae). *J. Insect Physiol.*, **42** (3), 231-238.
- ROLFF J., SIVA-JOTHY M. T. (2002). Copulation corrupts immunity: a mechanism for a cost of mating in insects. *Proc. Nat. Ac. Sc.*, **99** (15), 9916-9918.
- ROMERO A., POTTER M. F., POTTER D. A., HAYNES K. F. (2007). Insecticide resistance in the bed bug: a factor in the pest's sudden resurgence ? *J. Med. Entomol.*, **44** (2), 175-178.
- ROMERO A., POTTER M. F., POTTER D. A., HAYNES K. F. (2010). Circadian rhythm of spontaneous locomotor activity in the bed bug, *Cimex lectularius* L. *J. Insect Physiol.*, **56** (11), 1516-1522.
- ROSEN S., HADANI A., LAVIGURE A., BERMAN E., BENDHEIM U., HISHAM, A.Y. (1987) The occurrence of the tropical bedbug *Cimex hemipterous* Fabricius in poultry houses in Israel. *Avian Path.*, **16**, 339-342.
- ROSSITER M., STADDON B. W. (1983). 3-Methyl-2-hexanone from the triatomine bug *Dipetalogaster maximus* (Uhler) (Heteroptera; Reduviidae). *Experientia*, **39** (4), 380-381.

- ROUBAUD E. (1928) Adaptation spontanée de la punaise des lits (*Cimex lectularius* Merret) en milieu obscur, aux rongeurs domestiques. *Bull. Soc. Path. Exot.* **21** (3), 224-226.
- R.T.S.R. [Radio Télévision Suisse Romande] (2014). L'invasion des punaises de lit en Suisse. [en ligne] (Mise à jour 24/08/2014) [<http://www.rts.ch/video/emissions/mise-au-point/6088374-l-invasion-des-punaises-de-lit.html>] (dernière consultation 31/08/2014).
- RYCKMAN R.E. (1979). Host reactions to bug bites (Hemiptera): a literature review and annotated bibliography, part I. *Calif. Vector* **26**, 1–23.
- RYCKMAN R.E., BENTLEY D.G., ARCHBOLD E.F. (1981). The Cimicidae of the Americas and oceanic islands, a checklist and bibliography. *Bull. Soc. Vector Ecol.* **6**, 93.
- RYNE, C. (2009). Homosexual interactions in bed bugs: alarm pheromones as male recognition signals. *An. Behav.*, **78** (6), 1471-1475.
- SAKR S. A. (1989). Effect of vitamin A acid on papillomas induced by irradiated bed bugs in rabbit skin. *Folia Morpholog.*, **38** (4), 339-343.
- SAILER R.I. (1952). The bedbug. An old bedfellow that's still with us. *Pest Control*, **20** (10).
- SCHAEFER C. W. (2000). Bed bugs (Cimicidae) in Heteroptera of Economic Importance, ed. CW Schaefer, AR Panizzi., Boca Raton, 519 p.
- SCHAEFER C. W. (2000) Adventitious Biters, “Nuisance” bugs. In Heteroptera of Economic Importance. SCHAEFER C. W. & PANIZZI R. ed. CRC Press, Boca Raton, Florida, 852 p.
- SCHRADER, G., SCHMOLZ, E., ROBINSON, W. H., DE CARVALHO CAMPOS, A. E. (2011). Thermal Tolerance of the Bed Bug. In *7th International Conference on Urban Pests, Ouro Preto, Brazil, 7-10 August 2011*. (International Conference on Urban Pests. 265-270.
- SCHOON G. A. A. (1996). Scent identification lineups by dogs (*Canis familiaris*): experimental design and forensic application. *Appl. An. Behav. Science*, **49** (3), 257-267.
- SEARLS E.M., SNYDER F.M. (1935) The control of some ectoparasites of Laboratory rats by Atomized Pyrethrum extracts in oil. *J. Econ. Ent.*, **28** (2), 304-310.
- SETTLE R. H., SOMMERVILLE B. A., McCORMICK, J., BROOM, D. M. (1994). Human scent matching using specially trained dogs. *An. Behav.*, **48** (6), 1443-1448.
- SEONG K. M., LEE D. Y., YOON K. S., KWON D. H., KIM H. C., KLEIN T. A., LEE S. H. (2010). Establishment of quantitative sequencing and filter contact vial bioassay for monitoring pyrethroid resistance in the common bed bug, *Cimex lectularius*. *J. Medic. Entomol.*, **47** (4), 592-599.
- SHEELE J. M., ANDERSON J. F., TRAN T. D., TENG Y. A., BYERS P. A., RAVI B. S., SONENSHINE D. E. (2013). Ivermectin Causes *Cimex lectularius* (Bedbug) Morbidity and Mortality. *J. Emerg. Med.*, **45** (3), 433-440.

- SHUM M., COMACK E., STUART T., AYRE R., PERRON S., BEAUDET S. A., KOSATSKY, T. (2012). Bed bugs and public health: new approaches for an old scourge. *Can J. Public Health*, **103** (6), 399-403.
- SIKES E. K., WIGGLESWORTH V. B. (1931). The hatching of insects from the egg, and the appearance of air in the tracheal system. *Quart.J. Microscop. Sci.* **14** (165), 92.
- SILJANDER E., PENMAN D., HARLAN H., GRIES G. (2007). Evidence for male-and juvenile-specific contact pheromones of the common bed bug *Cimex lectularius*. *Entomol. Experim. Applic.*, **125** (2), 215-219.
- SILJANDER E., GRIES R., KHASKIN G., GRIES G. (2008). Identification of the airborne ggregation pheromone of the common bed bug, *Cimex lectularius*. *J. Chem. Ecol.*, **34** (6), 708-718.
- SILVERMAN A.L., BLOW L.H., QU J.B., ZITRON I.M., WALKER E.D. (2001). Assessment of hepatitis B virus DNA and hepatitis C virus RNA in the common bedbug (*Cimex lectularius* L.) and kissing bug (*Rodnius prolixus*). *Am. J. Gastroenterol.* **96** (2194) 98.
- SINGH R.N., SINGH K., PRAKASH S., MENDKI M.J., RAO K.M. (1996). Sensory organs on the body parts of the bed-bug *Cimex hemipterus* Fabricius (Hemiptera: Cimicidae) and the anatomy of its central nervous system. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* **25**,183–204.
- SIOLI H. (1937). Thermotaxis und Perzeption of the bed-bug *Cimex hemipterus* (*Cimex lectularius* L.). *Zool. Jahrb. Physiol. Morphol. Tiere*, **58**, 284l.
- SIVA-JOTHY M.T., STUTT A. (2003). A matter of taste: direct detection of mating status in the bed bug. *Proc. R. Soc. London*, **270** (649), 52.
- SIVA-JOTHY, M. T. (2006). Trauma, disease and collateral damage: conflict in Cimicids. *Philososophical Transactions of the Roy. Soc. Biol. Sc.*, **361** (1466), 269-275.
- SNIPES B. T., CARVALHO J. C., TAUBER O. E. (1940). Biological Studies of *Ornithocoris toledo* Pinto, the Brazilian Chicken Bedbug. *Iowa State Coll. J. Sc.*, **15** (1), 27-36.
- SNODGRASS R.E. (1944). The feeding apparatus of biting and sucking insects affecting man and animals. New York, *Smiths. Misc. Pub.* **104** (7).
- STRAND M. A. (1977). Pathogens of cimicidae (bedbugs). *Bull. World Health Organ.*, **55** (1), 313.
- STADDON B. W. (1979). The scent glands of Heteroptera. *Adv. Insect Physiol.*, **84**, 14 351-418.
- ST. AUBIN F. E. (1981). Ectoparasites: real or delusory? How to recognize and cope with either. *Pest Control Tech.*, **9**, 1-26.

- STEINBRECHT R.A., MULLER B. (1976). Fine structure of the antennal receptors of the bed bug, *Cimex lectularius* L. *Tissue Cell*, **8**, (615), 36.
- STELMASZYK Z.J. (1986). Przypadki opadnięcia ludzi przez pluskwy *Oeciacus hirundinis* Jenys, 1839 (Heteroptera: Cimicidae). *Wiad. Parazytol.* **32**, 435.
- STUTT A.D., SIVA-JOTHY M.T. (2001). Traumatic insemination and sexual conflict in the bed bug *Cimex lectularius*. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **98** (5683), 87.
- SUCHY J. T., LEWIS V. R. (2011). Host-seeking behavior in the bed bug, *Cimex lectularius*. *Insects*, **2** (1), 22-35.
- SUWANNAYOD S., CHANBANG Y., BURANAPANICHAN S. (2010). The life cycle and effectiveness of insecticides against the bed bugs of Thailand. *Sth Asian J. Trop. Medic. Pub. Health*, **41** (3), 548.
- SZYNDLER M. W., HAYNES K. F., POTTER M. F., CORN, R. M., LOUDON, C. (2013). Entrapment of bed bugs by leaf trichomes inspires microfabrication of biomimetic surfaces. *J. Roy. Soc. Interf.*, **10** (83), 2013-2022.
- TAWATSIN A., THAVARA U., CHOMPOOSRI J., PHUSUP Y., JONJANG N., KHUMSAWADS C., DEBBOUN M. (2011). Insecticide resistance in bedbugs in Thailand and laboratory evaluation of insecticides for the control of *Cimex hemipterus* and *Cimex lectularius* (Hemiptera: Cimicidae). *J. Med. Entomol.*, **48** (5), 1023-1030.
- TAWFIK M. S. (1968). Feeding mechanisms and forces involved in some blood sucking insects. *Quaest. Entomol.* **4**, 92-111.
- TER POORTEN M. C., PROSE N. S. (2005). The return of the common bedbug. *Ped. Dermatol.*, **22** (3), 183-187.
- THESEN, A., STEEN, J. B., DOVING, K. B. (1993). Behaviour of dogs during olfactory tracking. *J. Exp. Biol.*, **180** (1), 247-251.
- TITSCHACK E (1930). Untersuchungen über das Wachstum, den Nahrungsverbrauch und die Eierzeugung. III. *Cimex lectularius* L. *Zeit. Morph. Oekol. Tiere*, **17** (2), 471-551.
- THOMAS I., KIHICZAK G. G., SCHWARTZ R. A. (2004). Bedbug bites: a review. *Intern. J. Dermatol.*, **43** (6), 430-433.
- TODD R. G. (2006). Foraging and communication ecology of bed bugs, *Cimex lectularius* L. (Hemiptera: Cimicidae). *Am. Entomol.* **13** (23), 324-329.
- TRYON T. A. (1682). Treatise of Cleanness in Meats and Drinks. *Good Airs... Clean Sweet Beds*, London 14p.
- USINGER R. (1966). Monograph of Cimicidae (Hemiptera, Heteroptera). College Park, MD. Nex York, *Entomol. Soc. Am.* 585 p.

VALENZUELA J.G., WALKER F.A., RIBEIRO J.M.C. (1995). A salivary nitrophorin (nitric-oxidecarrying hemoprotein) in the bedbug *Cimex lectularius*. *J. Exp. Biol.*, **198** (1519), 26.

VENKATACHALAM P. S., BELAVADY B. (1962). Loss of haemoglobin iron due to excessive biting by bedbugs (*Cimex lectularius* L. and *C. hemipterus* F.), a possible aetiological factor in the iron deficiency anaemia of infants and children. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.*, **56**, 218-21.

VLASSOV J. P. (1929). Sur la biologie de *Phlebotomus sergenti* Parrot. *Russ. J. Trop. Med.* **7** (10) 688-92.

VON LINNE C. (1766). *Systema naturae per regna tria naturae secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis; editio duodecima. Holmiae, Salvius* (1).

WAHLBERG D. (2004). Globe-trotting bedbugs find place to crawl home. *The Atlanta Journal* **1**, (25).

WALLNER W. E., ELLIS T. L. (1976). Olfactory detection of gypsy moth pheromone and egg masses by domestic canines. *Env. Entomol.*, **5** (1), 183-186.

WALTER, G. (2004). Überblick zum Vorkommen und zur Biologie von Ektoparasiten (Siphonaptera; Cimicidae; Nycteribiidae; Calliphoridae) bei Fledermäusen in Deutschland. *Nyctalus* (N. F.) **9** (5), 460–476.

WANG C., TSAI W. T., COOER R., WHITE J. (2011). Effectiveness of bed bug monitors for detecting and trapping bed bugs in apartments. *J. Econ. Entomol.*, **104** (1), 274-278.

WATTAL B.L., KALRA N.L. (1961). New methods for the maintenance of a laboratory colony of the bed-bug, *Cimex hemipterus* Fabricius, with observations on its biology. *Indian J. Malarial.*, **15**, 157.

WEEKS E. N. I., LOGAN J. G., GEZAN S. A., WOODCOOCK C. M., BIRKETT M. A., PICKETT J. A., CAMERON M. M. (2011). A bioassay for studying behavioural responses of the common bed bug, *Cimex lectularius* (Hemiptera: Cimicidae) to bed bug-derived volatiles. *Bull. Entomol. Res.*, **101** (1), 1-8.

WEEKS E. N. I., LOGAN J. G., GEZAN S. A., WOODCOOCK C. M., BIRKETT M. A., PICKETT J. A., CAMERON M. M. (2011). Semiochemicals of the common bed bug, *Cimex lectularius* L. (Hemiptera: Cimicidae), and their potential for use in monitoring and control. *Pest Manag. Sc.*, **67** (1), 10-20.

Wellcome Library. (2014) [en ligne] Recherche en ligne de reproductions de punaises de lit dans les domaines artistiques, caricaturistes ou en publicité. (Mise à jour 11/06/2012) [http://search.wellcomelibrary.org/iii/encore/record/C__Rb1199456__Sbedbug__P0%2C3__Orightrresult__X6?lang=eng&suite=cobalt] (dernière consultation le 04/09/2013)

WEIDNER H. (1958). Die Entstehung der Hausinsekten. *Z. Angew. Entomol.* **42**, 429.

- WELCH J. B. (1990). A detector dog for screwworms (Diptera: Calliphoridae). *J. Econ. Entomol.*, **83** (5), 1932-1934.
- WENDT A. (1939). Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung und Lebensweise der Schwalbenwanze (*Oeciacus hirundinis* Jen.) in Mecklenburg. *Arch. Ver. Naturgesch. Meckl.* **14**, 71–94.
- WENDT A. (1941). *Cimex pipistrelli* Jenyns und seine Formen (Hem., Rhynchota). *Z. Parasitenkd.* **12**, 259.
- WERTHEIM B., VAN BAALEN E. J. A., DICKE M., VET L. E. (2005). Pheromone-mediated aggregation in nonsocial arthropods: an evolutionary ecological perspective. *Ann. Rev. Entomol.*, **50**, 321-346.
- WINTLE K., REINHARDT K. (2008). Temporary feeding inhibition caused by artificial abdominal distension in the bedbug, *Cimex lectularius*, *J. Insect Physiol.*, **54** (7), 1200-1204.
- YOON K. S., KWON D. H., STRYCHARZ J. P., HOLLINGSWORTH C. S., LEE S. H., CLARK J. M. (2008). Biochemical and molecular analysis of deltamethrin resistance in the common bed bug (Hemiptera: Cimicidae). *J. Med. Entomol.*, **45** (6), 1092-1101.
- YTURRALDE K. M., HOFSTETTER R. W. (2012). Efficacy of Commercially Available Ultrasonic Pest Repellent Devices to Affect Behavior of Bed Bugs (Hemiptera: Cimicidae). *J. Econ. Entomol.*, **105** (6), 2107-2114.
- ZHU F., WIGGINTON J., ROMERO A., MOORE A., FERGUSON K., PALLI R., PALLI S. R. (2010). Widespread distribution of knockdown resistance mutations in the bed bug, *Cimex lectularius* (Hemiptera: Cimicidae), populations in the United States. *Arch. Insect Biochem.*, **73** (4), 245-257.
- ZUELZER M. (1920). Biologische Untersuchungen an Zecken. *Zeit. Immun. Forsch.* **30**, 183-201.

LA PUNAISE DE LIT (*CIMEX LECTULARIUS*), RÉSURGENCE D'UN NUISIBLE

NOM et Prénom : MORAND Céline

Résumé

Cimex lectularius est un des plus anciens ectoparasites hématophages de l'homme et de nombreux autres animaux. Il aurait suivi l'Homme à la Préhistoire, depuis l'époque des cavernes, et ne l'aurait plus jamais quitté. Les carnivores domestiques sont très rarement parasités et pour les rares cas décrits dans la littérature, ils ne sont que des hôtes secondaires. Dans les grandes agglomérations, l'infestation des logements collectifs et individuels par cet insecte est en recrudescence. Pour l'éradiquer, la détection doit être précoce, car la lutte est complexe et coûteuse, du fait du mode de vie particulier de cet arthropode et de sa résistance aux insecticides. La présence des punaises doit d'abord être clairement identifiée. On recommande par la suite l'utilisation de pièges attractifs et l'aide d'un chien renifleur ainsi que le traitement des habitations par des entreprises spécialisées. Même si aucune étude n'a encore montré son implication en tant que vecteur d'agents pathogènes, le vétérinaire devrait savoir reconnaître *Cimex lectularius* et pourrait participer à la sensibilisation du public en milieu urbain.

Mots clés : PUNAISE DE LIT ; *CIMEX LECTULARIUS* ; RÉSURGENCE ; DÉTECTION ; ÉRADICATION ; SENSIBILISATION ; INFESTATION ; PARASITE ; ARTHROPODE ; RÉSTISTANCE ; INSECTICIDES ; MÉTHODES DE LUTTE ; CHIEN DE TRAVAIL ; NUISIBLE ; HÉMATOPHAGE ; HÔTE.

Jury :

Président : Pr.

Directeur : **Pr Jacques GUILLOT**

Assesseur : **Pr Renaud TISSIER**

BEDBUG (*CIMEX LECTULARIUS*), RESURGENCE OF A PEST

SURNAME: MORAND

Given name: Céline

Summary

Cimex lectularius is one of the oldest hematophagous ectoparasite of humans and many other animals. It has been assumed that this insect was associated with men when they lived together in caves during Prehistory. Then the bug would have followed him and never left him since. Pets are hardly ever parasitized and in the few reported cases, they were considered as second hosts for this bug. In big cities, the infestation of the self contained accommodations or public housings with this bug is increasing. In order to eradicate bedbugs, an early detection is crucial because the control is complicated and expensive and bedbugs may be resistant to many insecticides. The presence of the bug must first be proved. Then the use of some attractive traps, the help of a bedbug detection dog can be useful as well as the management of the housings by some private company for pest control. Even if no recent study has proven its role as a vector of pathogens, veterinary surgeons should be able to identify *Cimex lectularius* and could take part in raising public awareness.

Keywords: BEDBUG ; *CIMEX LECTULARIUS* ; BUG, RESURGENCE ; DETECTION; ERADICATION; AWARENESS; INFESTATION; PARASITE ; ARTHROPOD ; INSECTICIDES ; RESISTANCE ; METHODS ; CANINE SCENT DETECTION ; PEST ; HEMATOPHAGOUS ; HOST.

Jury:

President: Pr.

Director: **Pr Jacques GUILLOT**

Assessor: **Pr Renaud TISSIER**