

Données bio-écologiques sur les vecteurs potentiels
du virus amaril au Sénégal oriental.
Rôle des différentes espèces dans la transmission du virus⁽¹⁾

Michel CORNET *
Roland CHATEAU **
Michel VALADE **
Papa Louga DIENG ***
Hugues RAYMOND ****
André LORAND ***

RÉSUMÉ

Une enquête de trois années consécutives a été réalisée au Sénégal Oriental sur un transect allant d'une galerie forestière au village voisin ; elle a permis de montrer que, parmi les 20 espèces de vecteurs potentiels de fièvre jaune capturés, 5 seulement étaient assez abondants pour pouvoir jouer un rôle dans la transmission du virus : *Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti* et *luteocephalus*, *Aedes* (*Aedimorphus*) *vittatus*, *Aedes* (*Diceromyia*) *furcifer* et *taylori*. Leurs principales caractéristiques bioécologiques sont données : abondance saisonnière, répartition sur le transect, cycle d'agressivité, longévité et biologie préimaginale.

Pour essayer de déduire le rôle que chacun d'eux peut avoir dans la transmission du virus, des hypothèses sont avancées pour expliquer le déroulement du cycle du virus chez les singes en canopée ; ce cycle est divisé en deux périodes : une phase inapparente où le virus n'est pas assez abondant pour être détecté, et une phase apparente qui correspond aux épizooties comme celle qui a été observée en 1977. Les deux *Aedes* du sous genre *Diceromyia*, *A. furcifer* et *A. taylori* sont probablement les vecteurs les plus efficaces ; ils sont en contact étroit avec les singes dans la canopée, ils sont abondants pendant une longue période, ils sont strictement primatophiles et prennent souvent deux repas de sang au cours du cycle trophogonique. Egalement abondant dans la canopée, *A. luteocephalus* est aussi un vecteur important, mais sa disparition plus précoce et la moindre fréquence de ses repas sanguins ne lui font jouer qu'un rôle secondaire. *A. aegypti* et *A. vittatus* ne peuvent intervenir qu'accessoirement, à cause de leur manque de contact avec les singes.

Il n'y a probablement pas de cycle humain au village parce que les vecteurs n'y sont pas assez abondants ; les contaminations humaines ne sont probablement que le reflet de l'épizootie voisine et se produisent en fin de saison, pendant la phase apparente. *A. furcifer* et *A. taylori* sont les seuls à piquer au village à cette époque de l'année et sont donc les seuls responsables de ces contaminations.

MOTS-CLÉS : *Culicidae* - Larves - Adultes - Captures - Biologie - Ecologie - Fièvre jaune - Epidémiologie.

(1) Travail réalisé par l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, Centre de Dakar et par l'Institut Pasteur de Dakar ; il a en outre bénéficié d'une subvention de l'Organisation Mondiale de la Santé.

* Médecin du Service de Santé des Armées, Entomologiste Médical à l'O.R.S.T.O.M., Centre de Dakar, B.P. 1386, Dakar, Sénégal.

** Techniciens d'Entomologie Médicale à l'O.R.S.T.O.M.

*** Infirmier Spécialiste du Service des Grandes Endémies de la République du Sénégal.

**** Assistant à l'I.N.R.A., en service temporaire à l'O.R.S.T.O.M.

SUMMARY

BIOECOLOGICAL DATA ON POTENTIAL VECTORS OF YELLOW FEVER VIRUS IN SENEGAL ORIENTAL. PART OF THE DIFFERENT SPECIES IN THE VIRUS TRANSMISSION

A three year survey on a transect from forest gallery to village in "Sénégal Oriental" showed that, among the 20 species of potential vectors of yellow fever virus, 5 only are abundant enough to have an important part in the virus transmission : *Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti* and *luteocephalus*, *Aedes* (*Aedimorphus*) *vittatus*, *Aedes* (*Diceromyia*) *furcifer* and *taylori*. Their main bioecological features are detailed : seasonal incidence, distribution on the transect, biting cycle, longevity, preimaginal biology.

To deduce the part each of them may really have, hypothesis are given to explain the virus cycle from monkey to monkey in the canopy ; this cycle is divided in two periods, an unobvious one, when the virus is not abundant enough to be detected, and a conspicuous one which is seen as epizootic, as in 1977. The two *Aedes* of the subgenus *Diceromyia*, *A. furcifer* and *A. taylori* are probably the most efficient vectors ; they are in close contact with monkeys in the canopy; they are abundant during a long period, strictly primatophilic and they often take two blood meals during the gonotrophic cycle. Abundant in the canopy, *A. luteocephalus* is also an important vector, but its earlier disappearance and the lesser frequency of its blood meals give it only a secondary part in the transmission. *A. aegypti* and *A. vittatus* may act only accessorially, because they have little contact with monkeys.

There is probably no human cycle in the villages because vectors are not abundant enough; human infections are probably the reflection of the neighbouring epizootic and occur at the end of the transmission season, during the conspicuous period. *A. furcifer* and *A. taylori* are the only vectors biting in the village at this time and are responsible of the human contaminations.

KEY WORDS : *Culicidae* - Larvae - Adults - Catching - Biology - Ecology - Yellow fever - Epidemiology.

1. INTRODUCTION

Le Sénégal a toujours tenu une place importante dans l'histoire de la fièvre jaune avec les sévères épidémies observées de 1778 à 1927 ; à partir de cette date la lutte intensive contre le vecteur urbain, puis la systématisation des vaccinations à partir de 1940, firent rapidement disparaître les épidémies ; les derniers cas reconnus l'avaient été en 1953. Le problème semblait donc résolu quand a éclaté en 1965 l'épidémie de la région de Diourbel (Chambon *et al.*, 1967) ; cette épidémie avait été précédée de quelques signes prémonitoires : observations de quelques cas dans la région frontalière de Guinée Bissau en 1964 (Pinto, 1967) et mise en évidence d'atteintes amariles récentes au Sénégal Oriental (Brès et Boiron, 1965) ; une enquête rétrospective avait montré que le virus était très probablement issu de foyers selvatiques plus méridionaux, Guinée Bissau ou Sénégal Oriental (Cornet *et al.*, 1968). En 1969-70 la fièvre jaune a fait sa réapparition dans de nombreux états d'Afrique de l'ouest, soit sous forme d'épidémies (Ghana, Nigéria, Haute Volta), soit sous forme de cas isolés ou groupés (Libéria en 1967, Togo, Mali).

Il a donc été décidé en 1970 d'entreprendre des recherches en Afrique occidentale pour essayer de comprendre le déroulement des cycles selvatiques et la genèse des épidémies, le but final étant d'essayer de

prévoir, donc de prévenir ces épidémies. En effet le schéma épidémiologique mis au point par Haddow (1968) en Afrique orientale ne pouvait s'appliquer à l'Afrique occidentale où *A. simpsoni* se montre à peu près exclusivement non primatophile ; de plus l'extension des foyers selvatiques couvre des zones où *A. africanus* est rare ou absent. Au Sénégal, après vérification de l'existence d'un foyer selvatique au Sénégal Oriental (Taufflieb *et al.*, 1973), les études sur les vecteurs ont débuté fin 1972 et ont été menées de façon intensive de 1974 à 1976. Le but de cette première tranche d'étude était de déterminer les vecteurs principaux afin de pouvoir, dans un deuxième temps, les étudier de façon plus détaillée.

Conjointement, des prélèvements étaient effectués chez les singes et une surveillance sérologique de la population humaine permettait de juger du niveau de la circulation du virus. Les résultats des études virologiques et sérologiques feront l'objet de notes ultérieures.

2. DONNÉES GÉOGRAPHIQUES

La région du Sénégal Oriental est située à l'extrême sud-est du Sénégal où elle est limitrophe de la Guinée au sud et du Mali à l'est.

C'est une zone de plateaux latéritiques souvent bordés de falaises, premiers contreforts du massif guinéen du

DONNÉES BIO-ÉCOLOGIQUES SUR LES VECTEURS POTENTIELS DE VIRUS AMARIL

Fouta Djalon. Elle est traversée du sud au nord, puis d'est en ouest par la Gambie, fleuve permanent qui y reçoit de nombreux affluents temporaires, mais dans le lit desquels persistent souvent des mares en saison sèche.

Par sa végétation cette région appartient au secteur subsoudanais dont elle forme la bordure nord. Les galeries forestières y sont nombreuses, plus ou moins dégradées par l'homme ; elles bordent les cours d'eau ou encerclent d'une couronne boisée les plateaux latéritiques dénudés. En dehors des galeries la savane est du type boisé.

Les données climatiques, recueillies par la station de l'A.S.E.C.N.A. de Kedougou, montrent une pluviométrie moyenne annuelle de 1256 mm de 1931 à 1960 ; la saison des pluies débute fin avril ou début mai par de violents orages espacés ; les pluies se régularisent en juillet et août, commencent à s'espacer en septembre et s'arrêtent en général aux environs du 15 octobre. L'humidité relative moyenne est basse en saison sèche (25 %) et élevée en saison des pluies et immédiatement après (80 à 85 %). Les températures moyennes sont très élevées en fin de saison sèche (32 °C), plus basses en saison des pluies où elles restent comprises entre 25 et 27 °C ; les écarts de température, importants en saison sèche (16 à 17 °C) se réduisent en saison pluvieuse aux alentours de 10 °C.

La population humaine est très dispersée (2,5 habitants au km²), répartie dans de petits villages ; seule la ville de Kedougou forme une agglomération de quelque importance. Les ethnies dominantes sont les Peuhls, les Malinkés et les Bassaris ; elles sont sédentaires et vivent de l'agriculture et de l'élevage.

La faune sauvage est encore abondante. Les singes y sont représentés par 4 espèces : les babouins (*Papio papio*), très nombreux, vivent en bandes de plusieurs centaines d'individus qui se scindent en groupes moins importants en saison sèche ; les patas (*Erythrocebus patas*) vivent en bandes d'une trentaine d'individus et se déplacent très rapidement ; les cercopithèques (*Cercopithecus aethiops sabaeus*) sont plus inféodés aux galeries forestières et se déplacent assez peu ; enfin les chimpanzés (*Pan satyrus*) sont peu nombreux mais peuvent se déplacer sur de grandes distances. Les galagos (*Galago senegalensis*) sont assez peu abondants et dispersés dans les zones boisées.

3. LA ZONE D'ÉTUDE

La galerie forestière choisie pour les études bio-écologiques (fig. 1 et 2) se trouve à environ 10 km au

nord-ouest de Kedougou. Elle est centrée par un cours d'eau temporaire bordé par une galerie assez dense, étroite, et dont le sous-bois est essentiellement composé de bambous. Plus loin le terrain s'élève assez brusquement d'une dizaine de mètres et la galerie s'éclaircit, le sous-bois étant constitué de végétation basse et de quelques arbustes lianescents. En bordure de la galerie s'étend une zone latéritique dénudée, traversée par un petit affluent du cours d'eau principal. Plus loin encore se trouve la savane boisée, parsemée de clairières. Le village le plus proche, Ngari, est située sur une petite colline à environ 3 km du centre de la zone d'étude, mais à 500 m seulement du cours d'eau.

La climatologie observée au cours des 3 années d'étude a montré quelques variations ayant des conséquences importantes sur les populations de moustiques. Du point de vue pluviométrique (fig. 3), les deux premières années ont été légèrement excédentaires avec respectivement 1 296,2 et 1 271,9 mm et le rythme des pluies a été sensiblement normal ; la troisième année au contraire a été déficitaire, avec 1 111,8 mm ; ce déficit s'est manifesté fin août et début septembre, période où les pluies se sont espacées ; par contre, les précipitations se sont prolongées jusqu'au début de novembre, entraînant la persistance d'une hygrométrie élevée jusqu'en décembre (fig. 4). Les températures (fig. 5) ont peu varié d'une année à l'autre.

Sept points de capture ont été choisis dans cette zone :

— Le point 5 (canopée) est au centre de la galerie dans un arbre surplombant le cours d'eau, à environ 10 m d'altitude.

— Le point 4 (galerie basse) est au niveau du sol, immédiatement en dessous du précédent ; c'est une zone humide à couverture végétale dense.

— Le point 3 (ravin) est au niveau de la dénivellation bordant la galerie basse ; elle revêt à ce niveau l'aspect d'un ravin avec des éboulis rocheux et est traversée par le petit affluent ; la végétation basse y est rare, mais la couverture est très dense et l'humidité très importante.

— Le point 2 (galerie haute) est dans la partie surélevée de la galerie, déjà moins humide et avec une couverture arborée moins dense.

— Le point 1 (lisière) est sur le plateau latéritique dénudé, immédiatement en bordure de la galerie ; il est très proche de la dénivellation et de ce fait se trouve au niveau et à proximité immédiate de la canopée.

— Le point 6 (savane) est à environ 1 km du point 4 ; la couverture végétale est clairsemée.

— Le point 7 (village) est à Ngari, ombragé par quelques grands arbres.

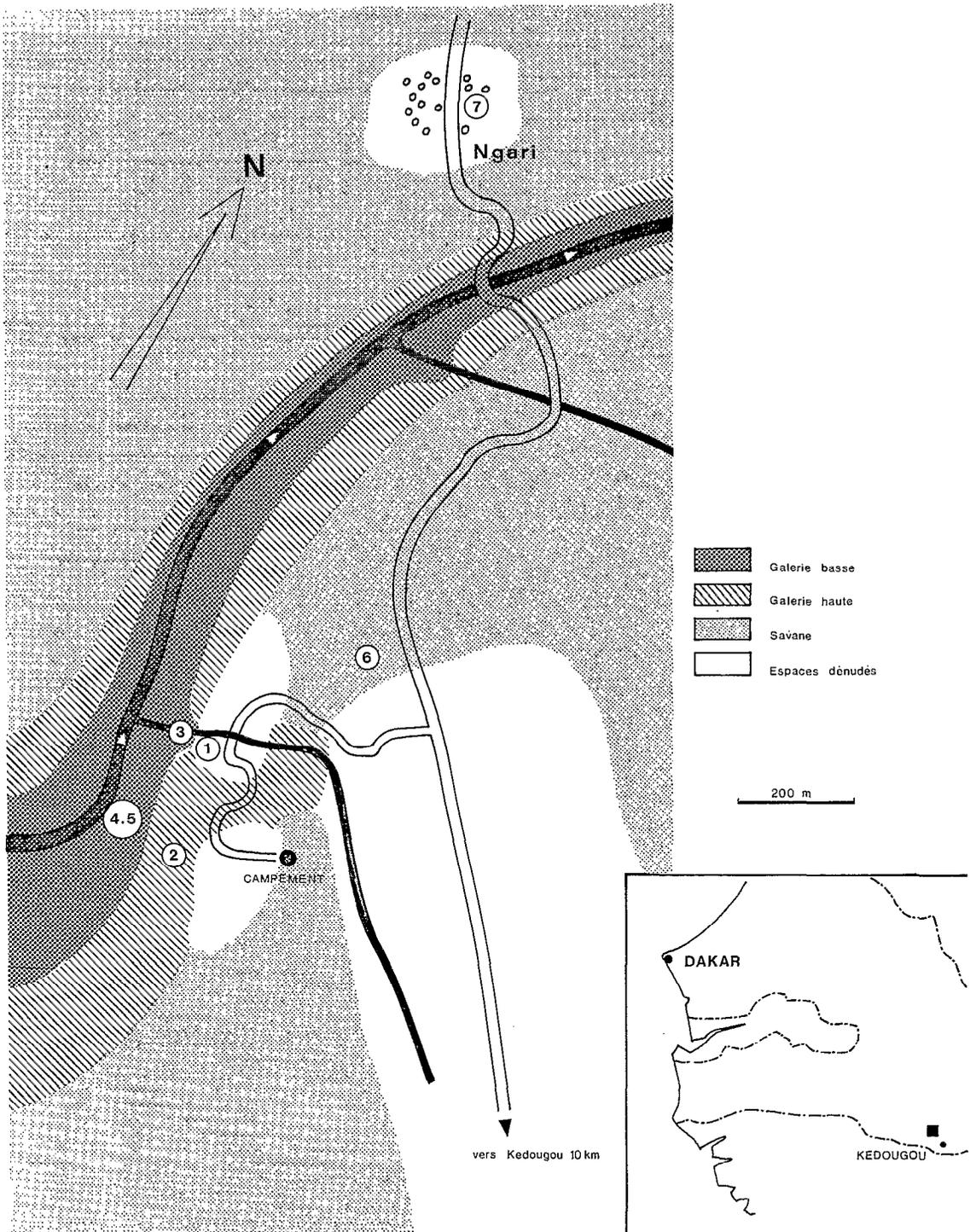


FIG. 1. — Carte de situation.

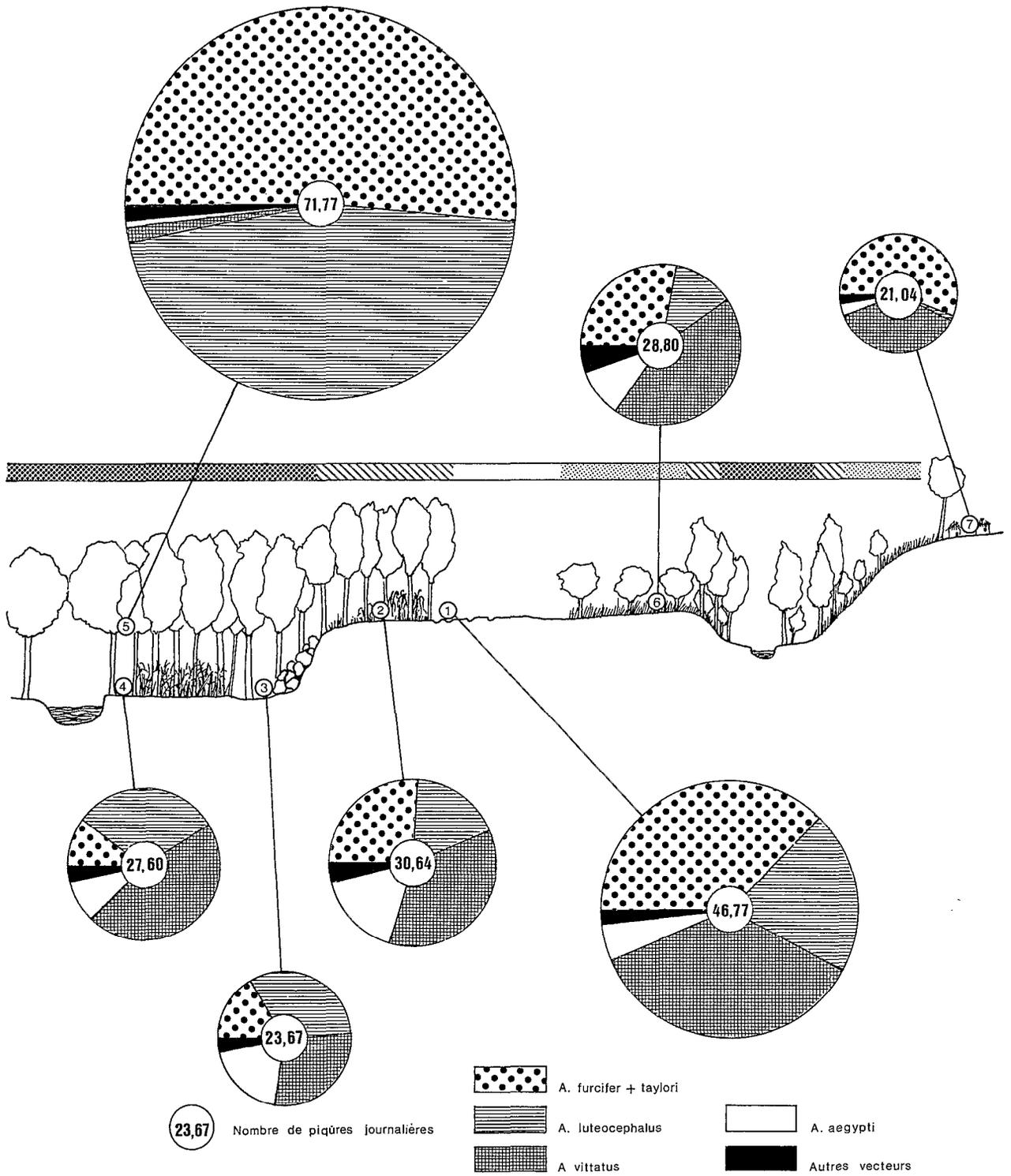


FIG. 2. — Galerie forestière et points de capture.

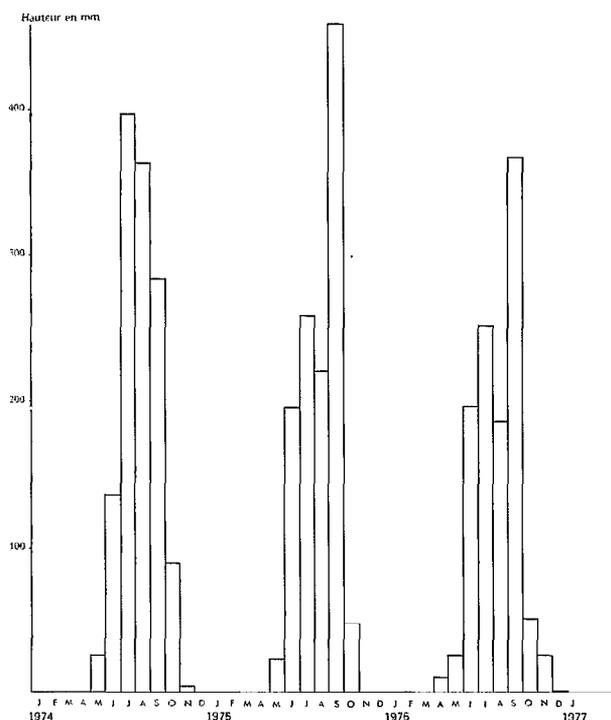


FIG. 3. — Pluviométrie.

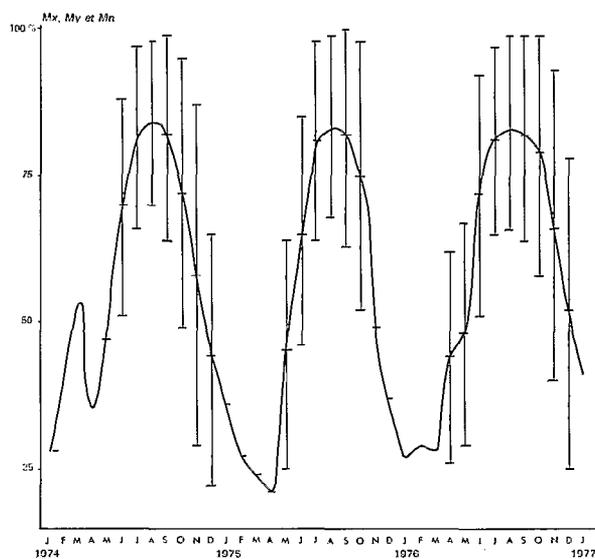


FIG. 4. — Humidité relative.

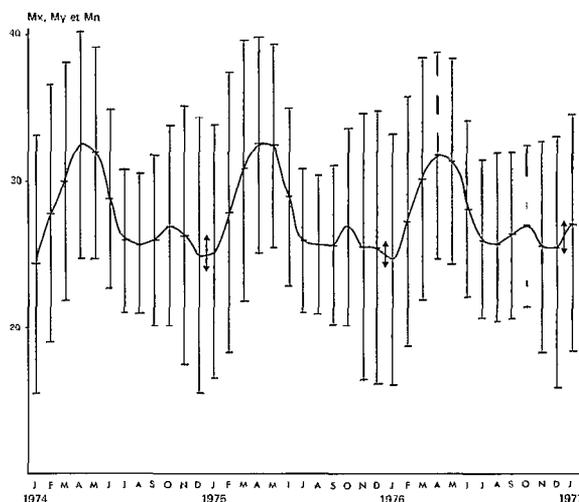


FIG. 5. — Températures.

4. TECHNIQUES UTILISÉES

4.1. Capture des moustiques

Plusieurs méthodes d'investigation ont été utilisées, mais beaucoup ont dû être abandonnées en raison de leur trop faible rendement. Les résultats présentés plus loin reposent essentiellement sur les captures sur appât humain qui restent en Afrique le moyen le plus rentable.

LES CAPTURES DE 25 HEURES SUR APPÂT HUMAIN

Elles sont faites par 3 équipes de 2 captureurs se relayant toutes les 2 heures; elles commencent à 11 heures et se terminent le lendemain à midi, la première heure ayant pour but de mettre en évidence un éventuel effet d'intrusion (Germain *et al.*, 1972). Les moustiques sont capturés dans des tubes individuels et groupés heure par heure. Il a été fait une capture par mois, de mai à janvier aux points 4, 3, 2 et 1. C'est le mode de capture qui apporte les renseignements les plus précis, mais il a le grave inconvénient d'être assez coûteux.

LES CAPTURES CRÉPUSCULAIRES SUR APPÂT HUMAIN

Elles sont faites par 6 captureurs groupés de 17 h 30 à 20 heures, période qui recouvre le pic d'agressivité de toutes les espèces. Ces captures, moins coûteuses, ont été faites aux 7 points de capture et ont été beaucoup plus fréquentes. Les captures aux points 5 et 4 ont toujours été faites simultanément, mais par 3 captureurs seulement, la plateforme ne pouvant en supporter plus sans danger.

DONNÉES BIO-ÉCOLOGIQUES SUR LES VECTEURS POTENTIELS DE VIRUS AMARIL

LES CAPTURES AVEC PIÈGES APPÂTÉS

Différents modèles de pièges ont été utilisés avec des appâts variés, animaux ou chimiques ; leur rendement ridiculement bas en ce qui concerne les vecteurs potentiels de fièvre jaune les a fait abandonner ; les espoirs fondés sur l'utilisation du gaz carbonique (Cornet et Chateau, 1971) ont été déçus.

LES CAPTURES AU FILET A MAIN

Faites dans la végétation basse des zones boisées, elles ont également un rendement très faible, mais permettent la capture d'espèces non anthropophiles et de rares mâles.

LES CAPTURES A L'ASPIRATEUR

L'appareil utilisé a déjà été décrit (Cornet *et al.*, 1975) ; les moustiques ont ainsi été recherchés, sans grand succès, dans les trous de termitières, les anfractuosités rocheuses, les arbres creux et les terriers ; c'est une technique rendue dangereuse par la présence fréquente d'abeilles et de guêpes dans ces types de cavité, parfois de serpents venimeux.

LES PONDOIRS-PIÈGE

Le modèle utilisé est celui recommandé et fourni par l'Organisation Mondiale de la Santé ; ce sont des jarres en verre noir à moitié remplies d'eau dans laquelle plonge une languette d'isorel ; ces pièges ont été largement utilisés et fournissent d'intéressants renseignements sur le comportement des œufs, différent selon les espèces et la période de récolte ; l'interprétation des résultats est difficile car ceux-ci varient selon le protocole de traitement utilisé et l'abondance des gîtes naturels (Cornet *et al.*, 1978 c).

LES CAPTURES DE LARVES DANS LES GÎTES NATURELS

L'inventaire des gîtes larvaires a fait l'objet d'une note de Raymond *et al.*, 1976.

4.2. Détermination de l'âge physiologique

En 1976 toutes les femelles capturées en capture de 25 heures ont été disséquées selon la méthode des trachéoles de Detinova (1963) ; le stade d'évolution des ovarioles a également été noté, ainsi que la présence éventuelle d'un résidu sanguin dans l'estomac.

4.3. Interprétation des résultats

Il a été admis a priori que les moustiques piquant les singes piquaient également l'homme et inversement ; nous ne parlerons donc que de « primatophilie ».

Les cycles d'agressivité ont été jugés d'après les captures de 25 heures sur appât humain, en utilisant la moyenne de Williams, recommandée par Haddow (1960).

L'abondance saisonnière et la répartition spatiale ont été jugées d'après les captures crépusculaires ; la moyenne de Williams n'a pas été utilisée ici car les résultats sont donnés en nombre de piqûres par capteur et par 24 heures et non en pourcentage ; la moyenne de Williams a tendance à diminuer les écarts entre les différentes captures, écarts qui sont, d'un point de vue épidémiologique, d'une importance primordiale ; de plus les captures crépusculaires ont été suffisamment nombreuses pour faire disparaître l'influence d'une capture exceptionnelle basse ou exceptionnellement élevée. Le mode de calcul utilisé a été le suivant : dans un premier temps il a été calculé pour chaque espèce la proportion de moustiques capturés en capture de 24 heures pendant la période correspondant à celle des captures crépusculaires ; ensuite les moyennes arithmétiques des captures crépusculaires ont été multipliées par l'inverse de cette proportion pour obtenir la moyenne théorique d'une capture de 24 heures.

5. RÉSULTATS

Nous avons regroupé sous le terme « vecteurs potentiels de fièvre jaune » toutes les espèces des sous-genres *Stegomyia* et *Diceromyia*, ainsi qu'*Aedes* (*Aedimorphus*) *vittatus*, *Aedes* (*Aedimorphus*) *stokesi* et les espèces du genre *Eretmapodites*.

Ainsi définis les vecteurs potentiels de fièvre jaune comprennent au Sénégal Oriental 20 espèces :

— Douze *Stegomyia* : *A. aegypti*, *A. metallicus*, *A. simpsoni*, *A. africanus*, *A. opok*, *A. neoafricanus*, *A. luteocephalus*, *A. apicoargenteus*, *A. dendrophilus*, *A. diengi*, *A. unilineatus* et *A. cozi* ; trois de ces espèces sont nouvelles pour la science et sont ou seront décrites séparément : *A. cozi* (Cornet, 1973), *A. neoafricanus* (Cornet *et al.*, 1978 b) et *A. diengi*.

— Deux *Diceromyia* : *A. furcifer* et *A. taylori*.

— Deux *Aedimorphus* : *A. vittatus* et *A. stokesi*.

— Quatre *Eretmapodites* : *E. chrysogaster*, *E. quinquevittatus*, *E. wansoni* et une 4^e espèce non identifiée.

Cinq de ces espèces représentent à elles seules 93,4 % des captures ; c'est évidemment parmi elles qu'il faut chercher les vecteurs principaux ; elles seront donc étudiées de façon plus détaillée. Nous donnerons ensuite rapidement les caractéristiques bioécologiques que nous avons pu recueillir pour les 15 autres espèces dont le rôle ne peut être que minime.

6. LES CINQ VECTEURS ABONDANTS

6.1. *Aedes (Stegomyia) aegypti*

Vecteur le plus anciennement connu, il est le responsable des grandes épidémies de type urbain et a longtemps été considéré comme le seul vecteur (Marchoux et Simmond, 1906 b). En Afrique occidentale il se présente sous deux formes biologiquement différentes, parfois considérées comme sous-espèces (Mattingly, 1957, 1967) : une forme domestique inféodée à l'habitat humain et une forme sauvage indépendante de l'homme (Mattingly, 1958 ; Cornet, 1967). Au Sénégal Oriental seule existe la forme sauvage.

6.2. *Aedes (Stegomyia) luteocephalus*

Son rôle vecteur a été montré expérimentalement par Bauer (1928) et confirmé par Philip (1930). Il a été incriminé dans les épidémies de 1969 sur le Plateau de Jos au Nigeria (Monath, 1972) et dans le centre-sud de la Haute-Volta (Hamon *et al.*, 1971) ; il est probablement l'origine d'une souche de virus amaril isolée au Nigeria (Monath, 1972).

6.3. *Aedes (Aedimorphus) vittatus*

Longtemps considérée comme un *Stegomyia*, cette espèce vient d'être attribuée au sous-genre *Aedimorphus* par Huang (1977) ; nous suivons cette opinion car sa biologie et son rôle vecteur le rapproche plus de certains *Aedimorphus*, tel *A. dalzieli*, que des *Stegomyia*. Philip (1929) a montré expérimentalement qu'il pouvait transmettre le virus amaril.

6.4. *Aedes (Diceromyia) furcifer et taylori*

Les femelles de ces deux espèces sont très difficilement différenciables, ce qui nous oblige malheureusement à les considérer comme une entité unique. Seul *A. taylori* a été testé expérimentalement vis-à-vis du virus amaril et s'est montré vecteur (Lewis *et al.*, 1942). Les *Diceromyia* ont été incriminés dans les épidémies des Monts Nuba, au Soudan en 1940 (Kirk, 1941 ; Lewis, 1943) et du centre-sud de la Haute-Volta en 1969 (Hamon *et al.*, 1971).

6.4.1. ABONDANCE RELATIVE

Jugée d'après les captures sur appât humain, la fréquence relative de ces cinq espèces est la suivante :

A. aegypti : 7,2 % des captures.
A. vittatus : 27,6 % des captures.
A. luteocephalus : 27,5 % des captures.
A. furcifer et *taylori* : 31,1 % des captures.

Ces pourcentages ne reflètent pas l'abondance réelle car il ne tiennent pas compte des fractions de population primatophiles.

A. aegypti est beaucoup plus abondant dans les pondoirs piège que dans les captures sur appât humain et ceci est probablement la conséquence d'une importante zoophilie, déjà notée dans d'autres régions (Boorman, 1960 ; Hanney, 1960). Chez *A. aegypti* les préférences trophiques seraient sous dépendance génétique (Mc Clelland, 1959 ; Mukwaya et Ssaku, 1968) et les captures sur appât humain reflèteraient donc bien le danger épidémiologique, sinon l'abondance réelle.

A. vittatus s'est montré, partout où il a été étudié, assez fortement zoophile (Hamon *et al.*, 1964 ; Service, 1964, 1965), mais cette zoophilie ne serait que le reflet d'une absence de préférence alimentaire, cette espèce piquant le premier hôte rencontré ; c'est d'ailleurs la seule espèce capturée en nombre appréciable avec les pièges appâtés au gaz carbonique et cette attirance est en général liée à des préférences alimentaires pour les gros mammifères (Cornet et Chateau, 1971). Ce type de comportement se retrouve chez d'autres espèces d'*Aedimorphus* très abondantes : *A. irritans* dans l'ouest du Sénégal et *A. dalzieli* au Sénégal Oriental.

A. luteocephalus et les deux *Diceromyia*, bien qu'ils aient pu être observés piquant différents animaux (Service, 1964, 1965), peuvent être considérés comme essentiellement primatophiles. Pour le premier les captures au pondoir-piège correspondent aux captures sur appât humain ; pour les *Diceromyia*, nous avons pu conserver pendant un mois des femelles en insectarium sans qu'elles acceptent les différents hôtes proposés (poulet, pigeon, cobaye, lapin).

Dans l'ensemble, les pourcentages obtenus par les captures sur appât humain peuvent donc être considérés comme représentatifs du danger épidémiologique de chaque espèce, sinon de leur abondance réelle.

6.4.2. VARIATIONS ANNUELLES (FIG. 6 à 9)

Le volume des captures d'*A. aegypti* et *A. vittatus* a été sensiblement proportionnel à la pluviométrie annuelle ; *A. luteocephalus* semble peu influencé par la hauteur des précipitations ; les *Diceromyia* au contraire ont été plus abondants en 1976, année à pluviométrie déficitaire.

DONNÉES BIO-ÉCOLOGIQUES SUR LES VECTEURS POTENTIELS DE VIRUS AMARIL

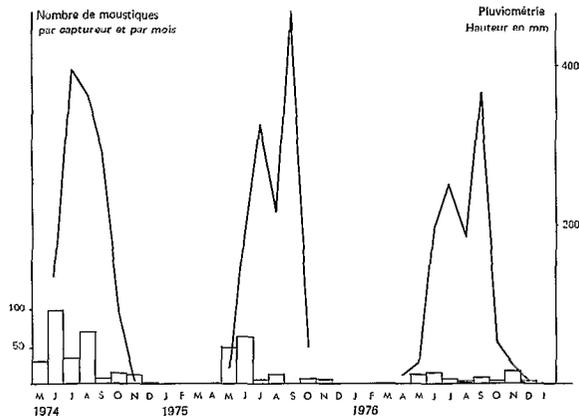


FIG. 6. — Variations annuelles des captures d'*A. aegypti*.

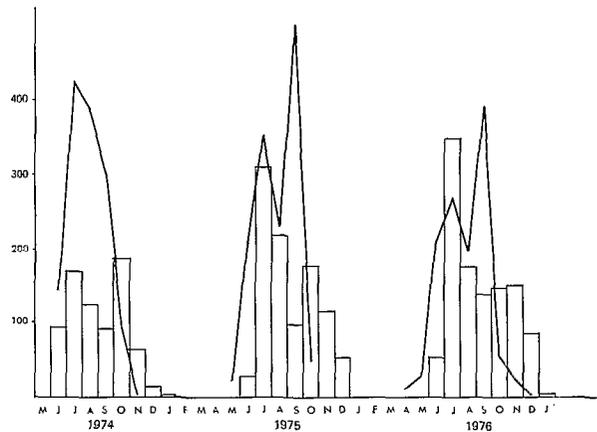


FIG. 9. — Variations annuelles des captures d'*A. furcifer* + *taylori*.

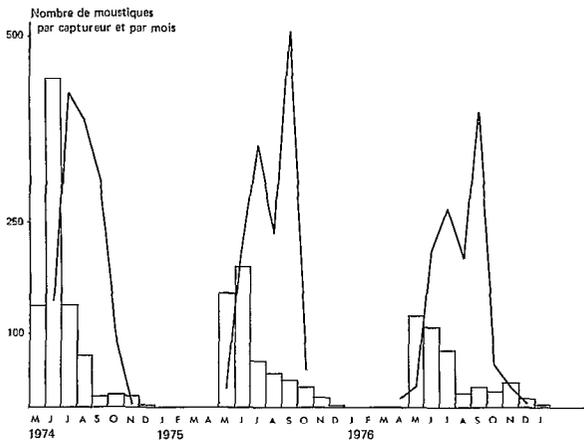


FIG. 7. — Variations annuelles des captures d'*A. vittatus*.

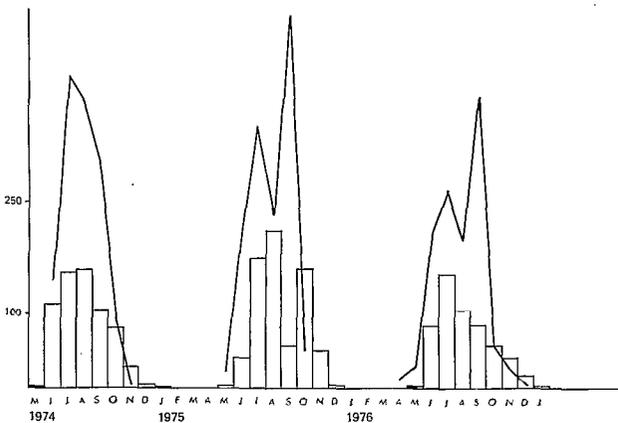


FIG. 8. — Variations annuelles des captures d'*A. luteocephalus*.

Plus que la hauteur globale des précipitations, leur rythme semble avoir une influence sur le volume des captures. Pour *A. vittatus* les gîtes sont très exposés et sont lavés à chaque pluie importante ; si celles-ci sont trop rapprochées le développement préimaginal n'a plus le temps de se faire ; au contraire des pluies tardives peuvent immerger des œufs déposés sur la paroi des gîtes et provoquer des éclosions d'adultes : ceci a été observé en 1972 où quelques orages en novembre ont entraîné une pullulation de l'espèce en décembre et, à un moindre degré, en 1976. L'espacement des précipitations semble favoriser les *Diceromyia* : en 1976 le déficit pluviométrique de fin août-début septembre a eu pour effet des captures plus importantes que les autres années en septembre ; les pluies tardives de novembre ont prolongé la saison d'activité de ces espèces jusqu'à fin décembre, probablement plus par le maintien d'une hygrométrie élevée que par les précipitations elles-mêmes.

6.4.3. VARIATIONS SAISONNIÈRES (FIG. 10 A 18)

Le nombre total de vecteurs capturés croît de mai à juillet, mois où sont enregistrées les captures maximales ; il décroît ensuite en août et septembre ; un nouveau pic est observé en octobre avant la disparition progressive en novembre et décembre. Ces variations ne sont pas les mêmes pour les différentes espèces.

A. aegypti et *A. vittatus* sont abondants dès les premières pluies (Cornet *et al.*, 1975) et leur pic d'activité maxima se situe en juin ; par contre ils diminuent ensuite rapidement et sont peu abondants en fin de saison, à partir d'octobre. *A. aegypti* présente deux nouveaux pics d'activité peu élevés en août et novembre,

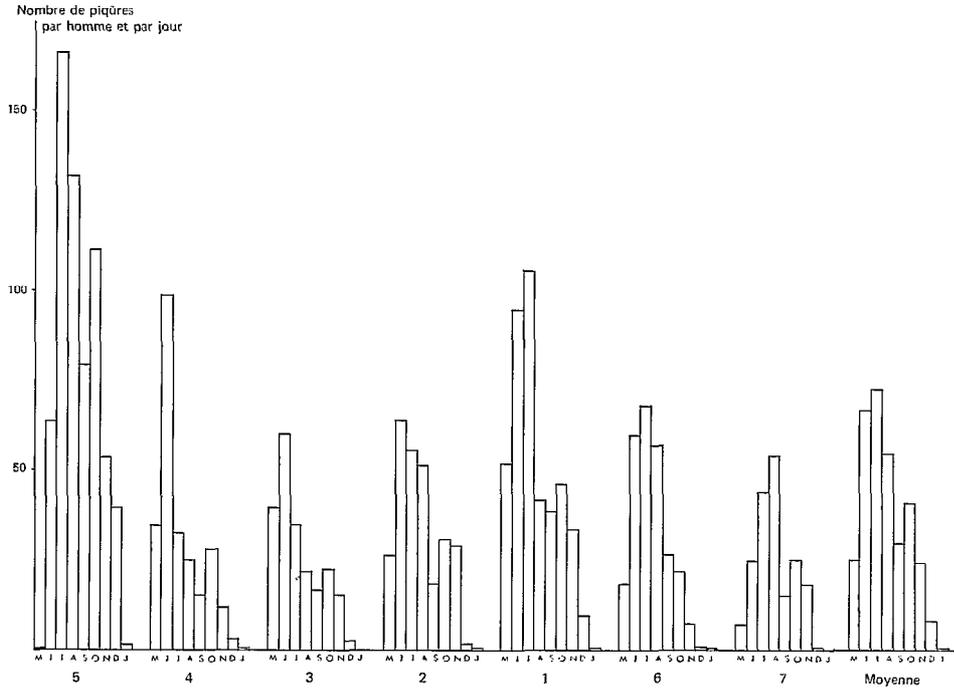


FIG. 10. — Fréquence saisonnière de l'ensemble des vecteurs aux différents points de capture.

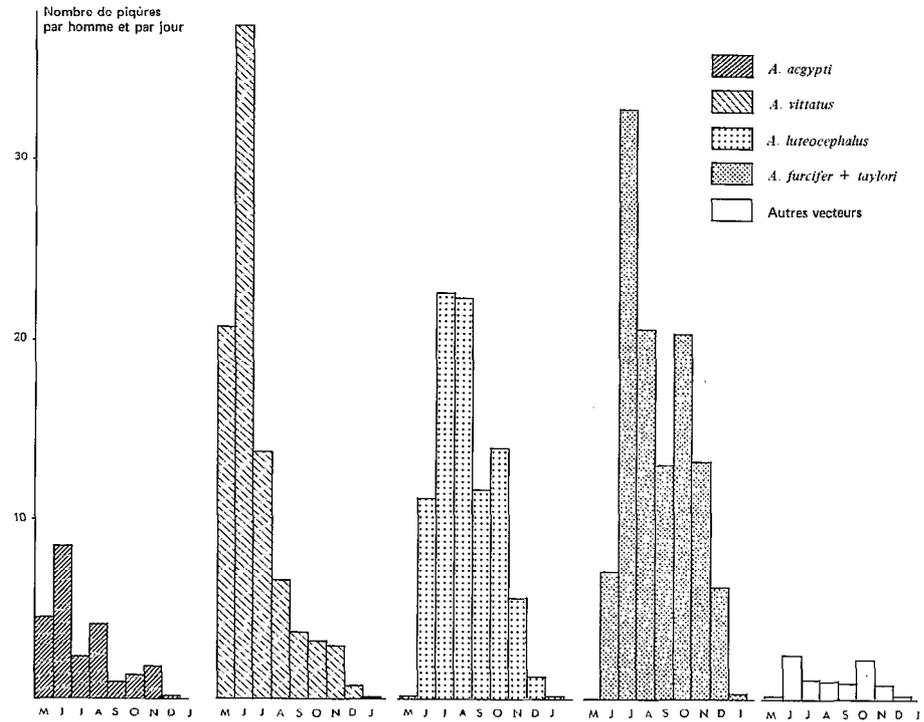


FIG. 11. — Fréquence saisonnière des différents vecteurs.

DONNÉES BIO-ÉCOLOGIQUES SUR LES VECTEURS POTENTIELS DE VIRUS AMARIL

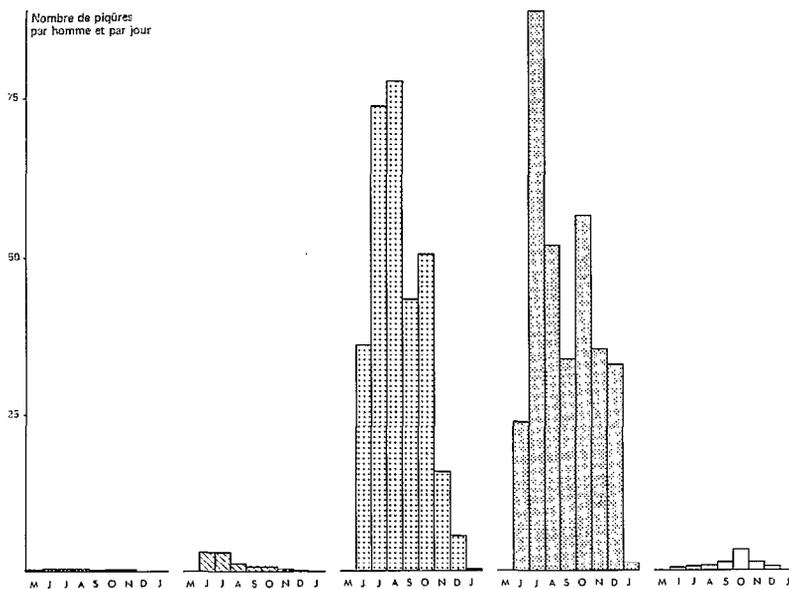


FIG. 12. — Fréquence saisonnière en canopée (point 5).

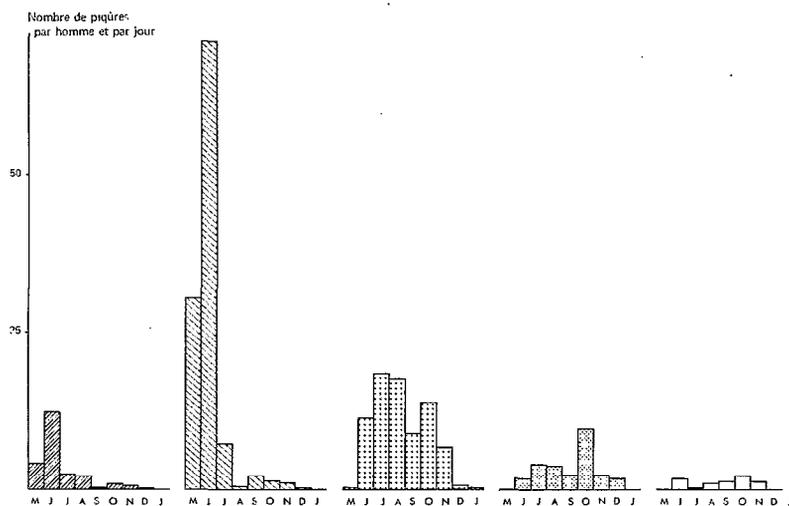


FIG. 13. — Fréquence saisonnière en galerie basse (point 4).

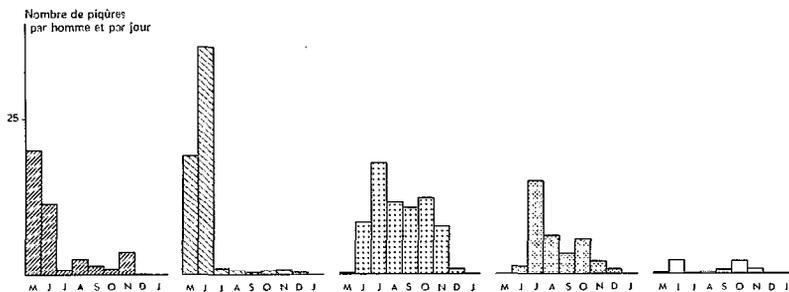


FIG. 14. — Fréquence saisonnière au ravin (point 3).

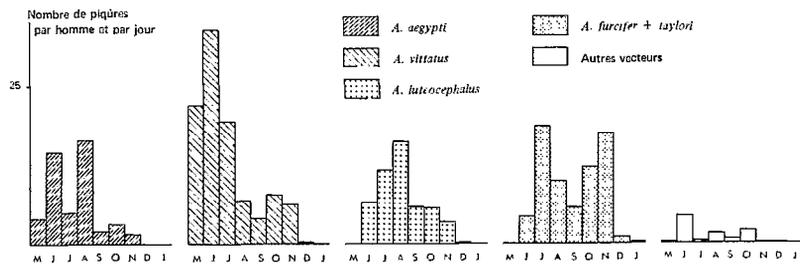


FIG. 15. — Fréquence saisonnière en galerie haute (point 2).

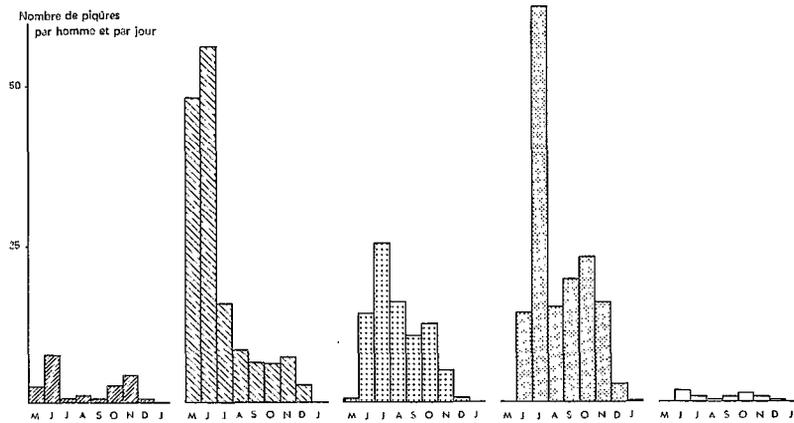


FIG. 16. — Fréquence saisonnière à la lisière (point 1).



FIG. 17. — Fréquence saisonnière en savane (point 6).

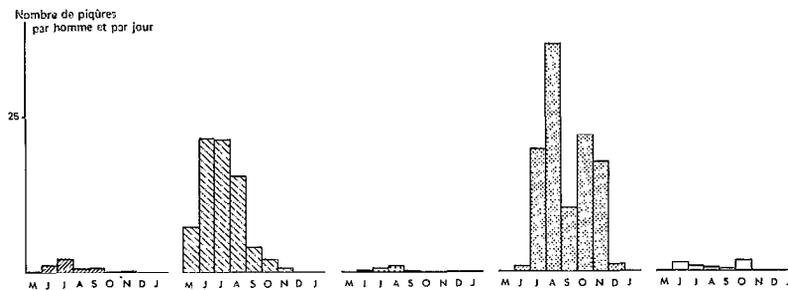


FIG. 18. — Fréquence saisonnière au village (point 7).

DONNÉES BIO-ÉCOLOGIQUES SUR LES VECTEURS POTENTIELS DE VIRUS AMARIL

tandis qu'*A. vittatus* diminue d'abord rapidement en août et septembre, puis plus lentement à partir d'octobre ; ceci s'explique probablement par la nature des gîtes préimaginaux, variés pour *A. aegypti*, constitués par les seuls trous de rocher pour *A. vittatus*.

A. luteocephalus et les *Diceromyia* apparaissent plus tardivement et leur premier pic d'abondance se situe en juillet-août ; ils diminuent en septembre avant un second pic en octobre ; la disparition finale est plus rapide pour *A. luteocephalus* que pour les *Diceromyia*, encore présents en nombre appréciable en décembre. L'activité de ces 3 vecteurs reste donc importante pendant une période plus longue, 5 mois et demi pour *A. luteocephalus*, 6 mois et demi pour les *Diceromyia*.

L'aspect des diagrammes de fréquence saisonnière est à peu près identique aux 5 points de capture situés dans ou à proximité immédiate de la galerie ; par contre il se modifie en s'en éloignant, dans la savane (point 6) et au village (point 7) : les pics d'abondance sont retardés et la disparition est plus précoce en fin de saison ; ceci évoque une invasion progressive des zones moins boisées à partir de la galerie qui serait le lieu d'origine de la plupart des vecteurs.

6.4.4. RÉPARTITION SPATIALE (FIG. 2 ET 19 A 28)

La canopée (point 5) est le lieu de prédilection des vecteurs avec 72 piqûres par captureurs et par jour (28,7 % de la capture globale). L'effet « lisière » (point 1) semble important (47 piqûres) mais il est dû pour une bonne part à la proximité de la canopée et des gîtes larvaires d'*A. vittatus*. Le village (point 7) est l'endroit où les vecteurs se montrent les moins actifs, avec seulement une moyenne de 21 piqûres journalières par captureur.

Là encore cette répartition est très variable selon les espèces. *A. aegypti* qui, rappelons-le, n'est représenté que par sa forme sauvage, pique au niveau du sol, s'éloigne peu de la galerie et devient rare au village. *A. vittatus* est largement répandu de la galerie au village, mais seulement au niveau du sol ; il présente un effet « lisière » apparent dû à la densité des gîtes larvaires sur le plateau latéritique voisin. *A. luteocephalus* est très abondant dans la canopée de la galerie (48,9 % de la capture globale) ; au niveau du sol il est cantonné dans la galerie et est presque inexistant au village ; des captures effectuées en bordure de galerie, loin de la canopée, montrent qu'il ne présente pas d'effet

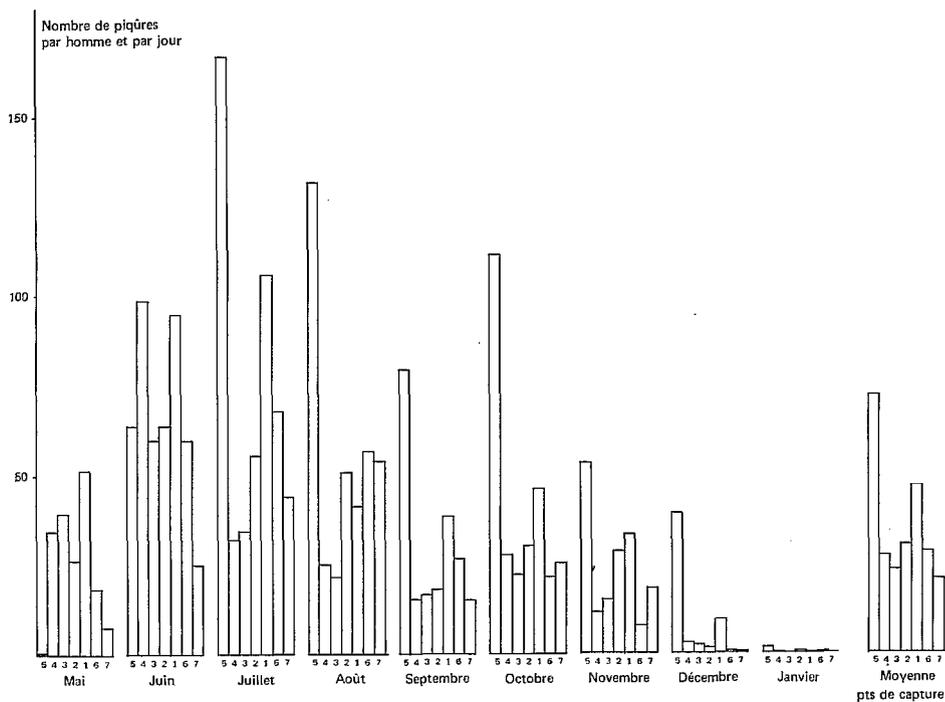


FIG. 19. — Répartition spatiale de l'ensemble des vecteurs selon le mois de capture.

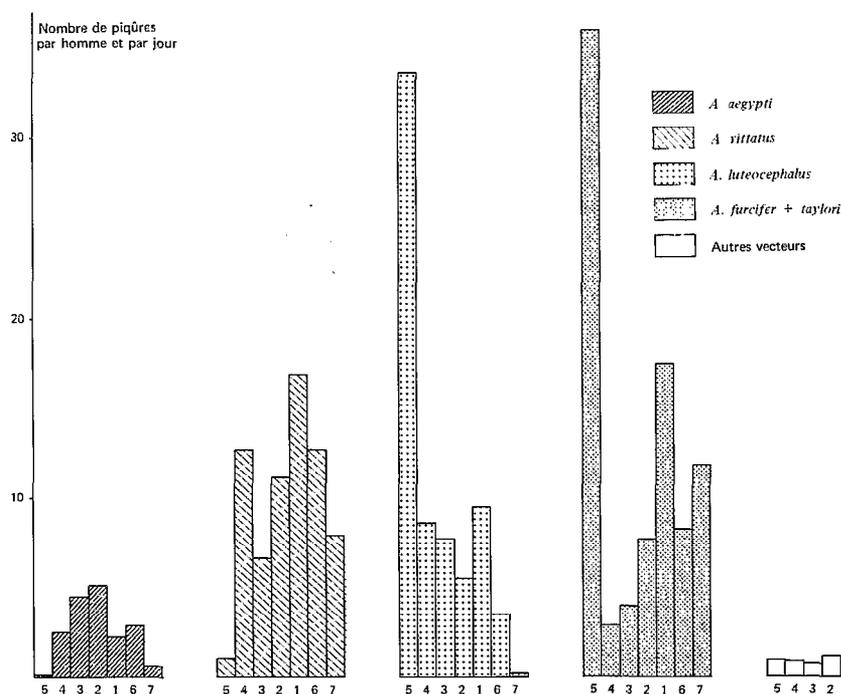


FIG. 20. — Répartition spatiale des différents vecteurs.

« lisière » réel, le volume des captures au point 1 étant donc dû à la proximité de la canopée. Les *Diceromyia* sont également très abondants en canopée ; ils présentent un effet « lisière » réel ; ils sont peu abondants au niveau du sol dans la galerie, mais sont assez bien représentés dans les espaces plus ouverts, savane et surtout village ; ils adoptent donc une répartition qu'on peut baptiser de « surface », c'est-à-dire qu'ils sont actifs à la surface de la végétation, mais qu'ils la pénètrent peu lorsqu'elle est dense.

Cette répartition spatiale varie également selon les mois de l'année. D'une façon générale l'activité en dehors de la galerie n'est importante qu'au milieu de la saison des pluies et diminue rapidement à partir d'octobre ; seuls les *Diceromyia* restent actifs au village jusqu'en novembre ; l'activité canopéenne d'*A. luteocephalus* et des *Diceromyia* se poursuit jusqu'à la disparition des espèces, en novembre pour le premier, en décembre pour les autres. On a donc l'impression d'assister à une dispersion progressive des vecteurs à partir de la galerie en début de saison des pluies et à un repli vers cette galerie en fin de saison lorsque les conditions climatiques des espaces ouverts deviennent moins favorables.

6.4.5. CYCLES D'AGRESSIVITÉ (FIG. 29)

Les cycles d'agressivité ne présentent rien d'original par rapport à ce qui a été observé dans d'autres régions. Toutes les espèces présentent un pic d'agressivité pré- ou péri-crépusculaire ; *A. aegypti* est actif de jour et très peu de nuit ; à l'opposé les *Diceromyia* sont strictement nocturnes, puisqu'aucun individu n'a été capturé entre 4 et 18 heures.

Les variations de ces cycles dans le temps et dans l'espace sont assez faibles et se traduisent par une plus ou moins grande activité diurne des vecteurs nocturnes ; elles s'expliquent facilement par les conditions micro-climatiques de chaque point de capture.

A l'heure où il a été recherché (11 à 12 heures) l'effet d'intrusion est faible ou nul.

6.4.6. LIEUX DE REPOS

Ils ont été recherchés dans la végétation basse et dans les cavités explorables. Le nombre d'individus récoltés mâles ou femelles, est très faible, sauf en ce qui concerne *A. vittatus*, assez fréquemment capturé dans la végétation basse. Les lieux de repos restent donc

inconnus et il est probable que, pour certaines espèces au moins, ils se situent dans la canopée, difficilement explorable.

Il est assez fréquent de récolter des mâles pendant les captures sur appât humain, surtout des mâles de *Diceromyia*; ceux-ci forment des essaims autour du capteur en début de nuit et l'accouplement peut avoir lieu pendant le repas sanguin de la femelle. Ces captures de mâles représentent 1,0 % des captures de femelles pour *A. aegypti*, 2,4 % pour *A. vittatus* et 3,1 % pour les *Diceromyia*. Les mâles d'*A. luteocephalus* sont très difficiles à trouver.

6.4.7. GITES LARVAIRES ET STADES PRÉIMAGINAUX

Les gîtes larvaires, inventoriés par Raymond *et al.*, (1976) sont de trois types :

— Les trous de rochers qui hébergent *A. vittatus* et *A. aegypti*. Ils sont mis en eau dès les premières pluies, fin avril ou début mai, ce qui explique l'apparition précoce et massive de ces deux espèces. Leur productivité s'arrête très tôt car ils sont très exposés et lavés par les fortes précipitations. En fin de saison, des pluies tardives peuvent faire remonter le niveau de l'eau et provoquer l'éclosion d'œufs, inhabituelle à cette époque.

— Les trous d'arbre abritent des larves d'*A. aegypti*, d'*A. luteocephalus* et de *Diceromyia*. Leur mise en eau est plus lente et nécessite des pluies plus importantes, ce qui explique l'apparition plus tardive de leurs hôtes habituels. Ils restent en eau jusqu'en octobre, après la fin des pluies, mais il devient difficile d'y trouver des larves en fin de saison; ceci peut être dû aux modifications physico-chimiques de l'eau ou au développement de prédateurs, tels les *Toxorhynchites*.

— Les cosses de fruit sont essentiellement produites par la liane *Saba senegalensis* (Apocynacées); les fruits sont mûrs en juin et sont mangés par les singes qui jettent les cosses sur le sol; elles sont mises en eau à partir de fin juin et ne sont productives qu'à partir de juillet; outre leurs hôtes habituels, les *Eretmapodites*, elles hébergent des larves d'*A. aegypti*, d'*A. luteocephalus* et parfois de *Diceromyia*; elles s'assèchent rapidement dès la fin des pluies et sont parfois remises en eau l'année suivante.

Les exigences sont très variables selon les espèces. *A. aegypti* se rencontre dans les trois types de gîte; *A. vittatus* se développe presque uniquement dans les trous de rochers; *A. luteocephalus* préfère les trous d'arbre situés dans la galerie, proches du niveau du sol. Les *Diceromyia* ont certainement des exigences très

strictes car ils ne sont jamais capturés dans les pondoirs-piège; ils semblent préférer les trous d'arbre de faibles dimensions, peu profonds et les larves peuvent être récoltées aussi bien dans la galerie qu'en savane et au village.

La résistance des œufs a pu être étudiée en insectarium à partir du matériel récolté dans les pondoirs-piège et de pontes individuelles récoltées sur le terrain. *A. aegypti* et *A. vittatus* ont des œufs assez peu résistants qui éclosent dès la première mise en eau, quelle que soit l'époque de leur récolte et la durée de leur conservation. Chez *A. luteocephalus*, les œufs pondus en début de saison des pluies éclosent rapidement, dès les premières mises en eau, tandis que ceux qui sont récoltés en fin de saison sont plus résistants et n'éclosent qu'après plusieurs immersions; il existe d'ailleurs une différence de résistance entre les sexes. Les œufs de *Diceromyia* sont très résistants et n'éclosent que progressivement au cours des mises en eau successives ou après une immersion prolongée; des éclosions simultanées ne peuvent être obtenues qu'après une plus ou moins longue conservation des œufs à sec (Jupp, 1971).

La durée du développement préimaginal a été évaluée en insectarium à 27-28 °C. Il est en moyenne de 7 jours pour *A. aegypti*, 5 jours pour *A. vittatus*, 8 jours pour *A. luteocephalus* et une dizaine de jours pour les *Diceromyia*. Dans la nature les fortes températures observées dans les trous de rochers en début de saison des pluies peuvent accélérer le développement préimaginal jusqu'à 4 jours chez *A. aegypti* et moins de 3 jours chez *A. vittatus*. Chez cette dernière espèce le développement est favorisé par la présence de jeunes larves d'autres espèces qui sont dévorées (Coz, comm. pers.) ou l'adjonction de substances protéiques, sang lyophilisé par exemple.

6.4.8. AGE PHYSIOLOGIQUE, CYCLE TROPHOGONIQUE ET LONGÉVITÉ

Les dissections faites en 1976 montrent que, d'une façon générale, le pourcentage de nullipares suit la productivité des gîtes (fig. 30). Chez *A. aegypti*, on observe trois pics de nulliparité qui précèdent les trois pics d'abondance. Chez *A. vittatus* on note deux pics de nulliparité, un en mai, l'autre en septembre; le second est certainement dû à l'espacement des pluies constaté fin août-début septembre, phénomène exceptionnel et qui ne devrait pas se retrouver les années où la pluviométrie est normale. Chez *A. luteocephalus* et les *Diceromyia* le pourcentage de nullipares diminue progressivement après le pic initial et il est possible qu'il n'y ait qu'une génération par an avec des éclosions

très étalées ; les nullipares disparaissent en septembre pour les *Diceromyia*, en octobre pour *A. luteocephalus*, ce qui concorde avec les observations faites sur les récoltes de larves dans les gîtes naturels.

Certaines femelles viennent piquer avec des ovarioles à des stades avancés (stades III à V de Christophers) et présentent souvent un reliquat de sang noir dans l'estomac. Ce phénomène avait déjà été noté en début de saison des pluies 1975 et mis sur le compte d'une dissociation gonotrophique induite par les conditions climatiques défavorables (Cornet *et al.*, 1975). Il a de nouveau été observé en septembre 1976 chez *A. aegypti* et *A. luteocephalus* sans qu'on puisse y trouver d'expli-

cation logique ; on peut juste remarquer qu'il a coïncidé avec le déficit pluviométrique de fin août début septembre. Chez les *Diceromyia* ce phénomène a été constaté à des degrés variables tout au long de la saison d'activité et ceci semble indiquer que ces moustiques prennent fréquemment deux repas de sang au cours du cycle trophogonique, ce qui augmente considérablement leur efficacité vectrice ; ce fait a pu être vérifié en insectarium où il est très difficile d'obtenir des pontes après un repas de sang unique.

La durée du cycle trophogonique, évaluée en insectarium à 27-28 °C et 90 % d'humidité relative, est variable selon les espèces : la ponte a lieu 3 à 4 jours

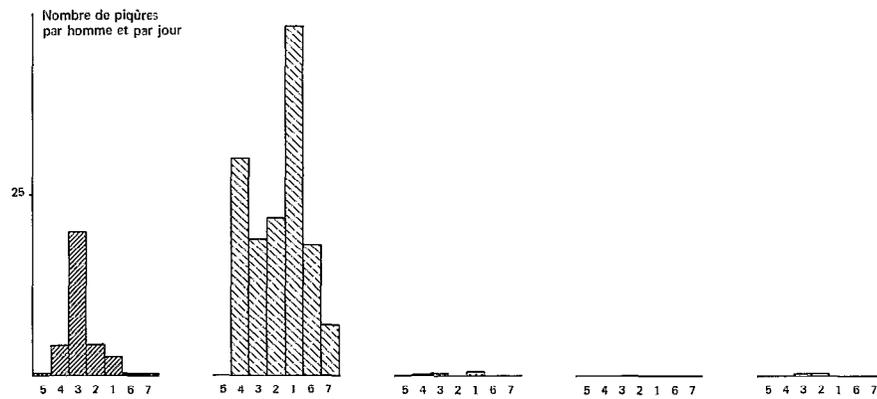


FIG. 21. — Répartition spatiale en mai

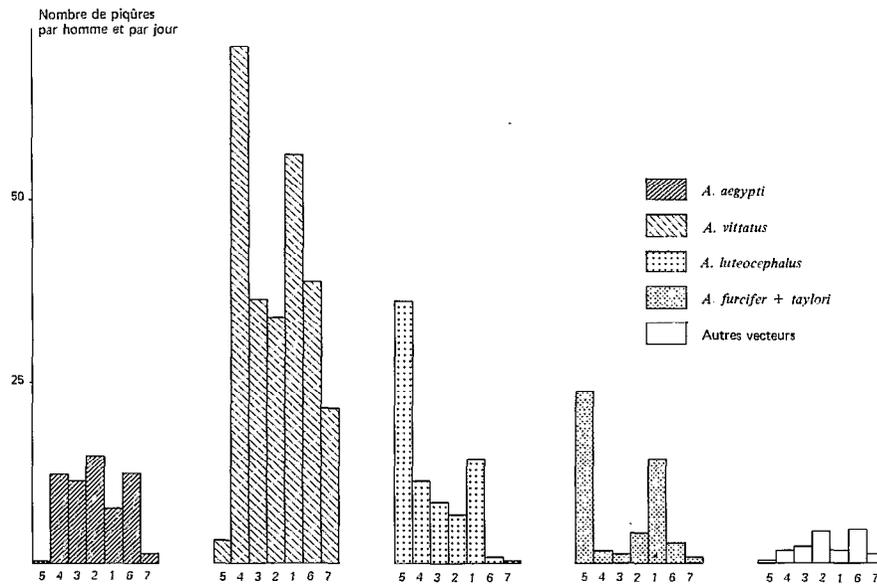


FIG. 22. — Répartition spatiale en juin.

DONNÉES BIO-ÉCOLOGIQUES SUR LES VECTEURS POTENTIELS DE VIRUS AMARIL

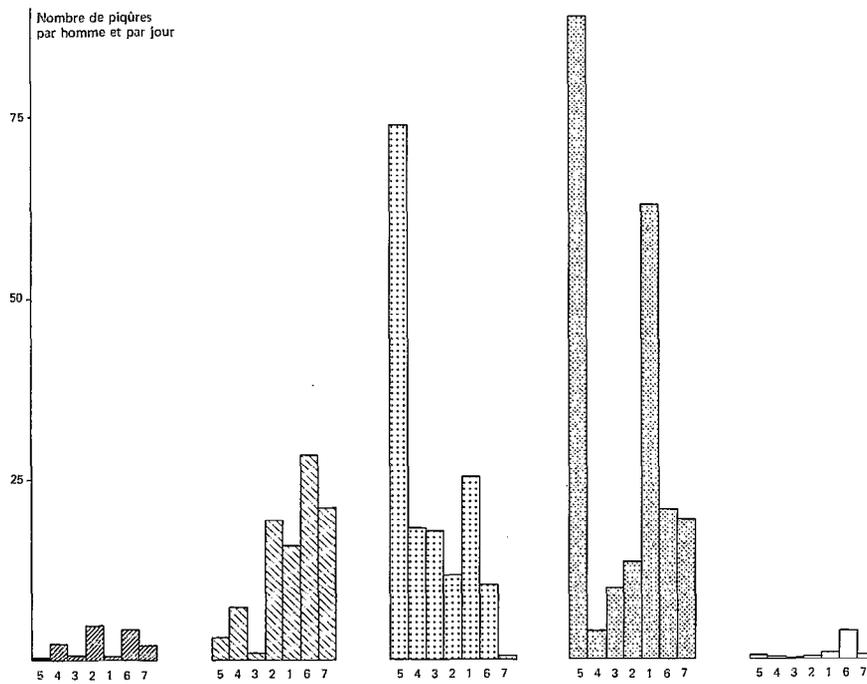


FIG. 23. — Répartition spatiale en juillet.

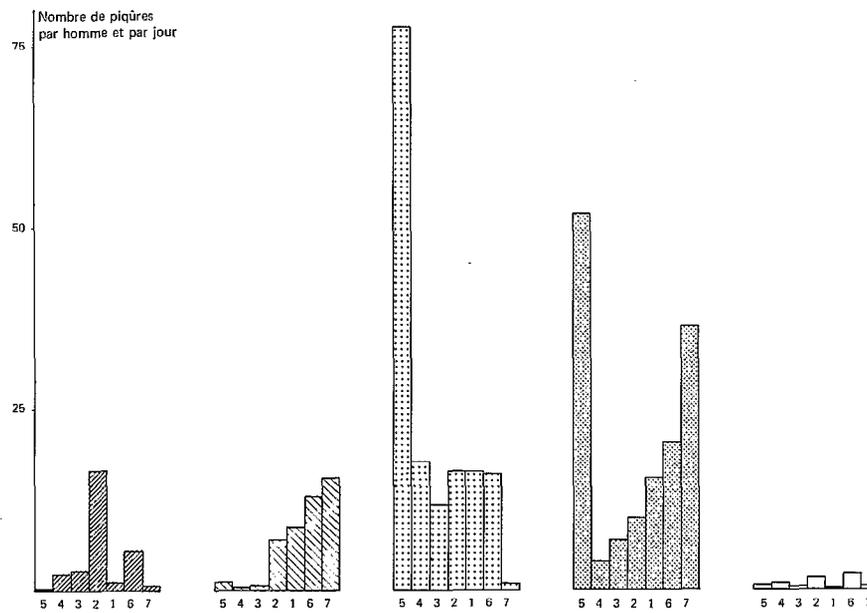


FIG. 24. — Répartition spatiale en août.

après le repas sanguin chez *A. aegypti*, 2 à 3 jours chez *A. vittatus*, 4 à 5 jours chez *A. luteocephalus* ; chez les *Diceromyia* cette durée est difficile à évaluer en raison

de leurs habitudes trophiques ; de plus ils peuvent survivre longtemps sans prendre de repas sanguin s'ils ne trouvent pas d'hôte approprié.

Il est difficile d'apprécier la longévité des différentes espèces ; la formule de Coz *et al.* (1961) ne peut être appliquée ici car les fluctuations des captures indiquent que les populations ne sont pas en équilibre. Chez *A.*

aegypti la proportion toujours importante de nullipares laisse supposer une longévité assez faible. Chez *A. vittatus* le pourcentage plus faible de nullipares peut s'expliquer par la brièveté du cycle trophogonique, sans

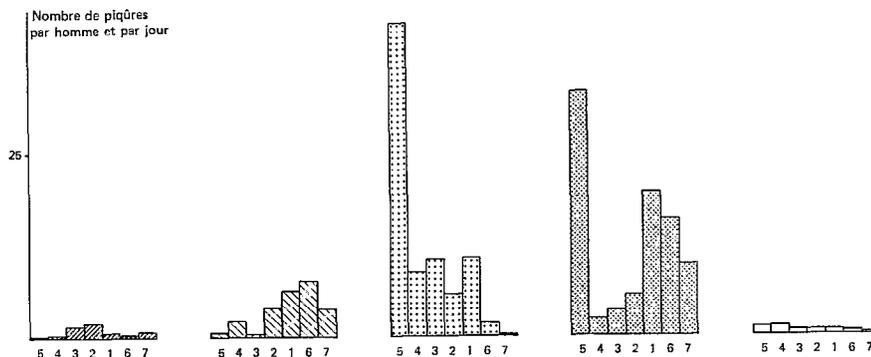


FIG. 25. — Répartition spatiale en septembre.

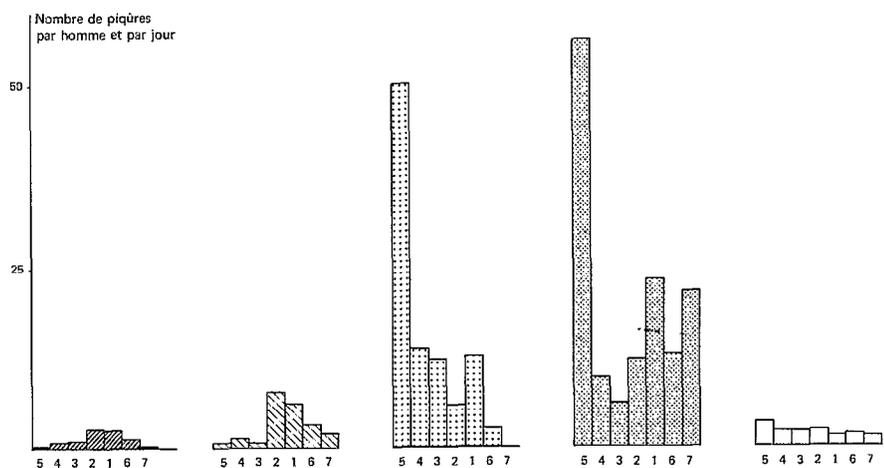


FIG. 26. — Répartition spatiale en octobre.

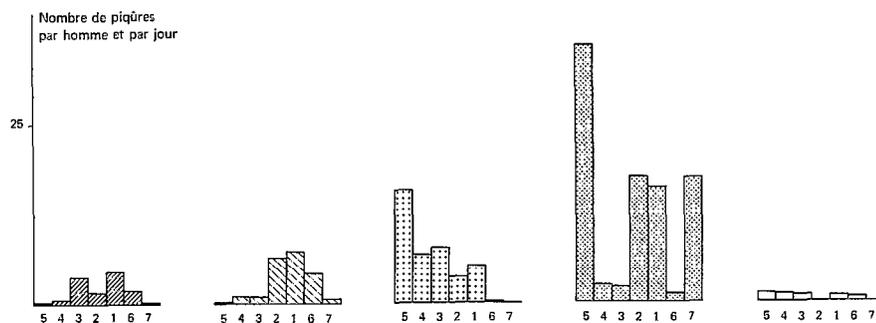


FIG. 27. — Répartition spatiale en novembre.

DONNÉES BIO-ÉCOLOGIQUES SUR LES VECTEURS POTENTIELS DE VIRUS AMARIL

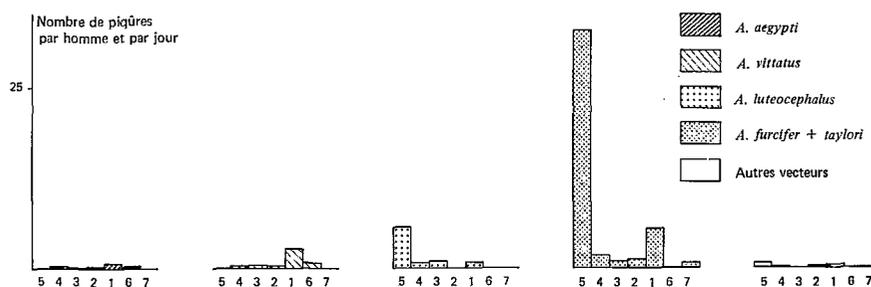


FIG. 28. — Répartition spatiale en décembre.

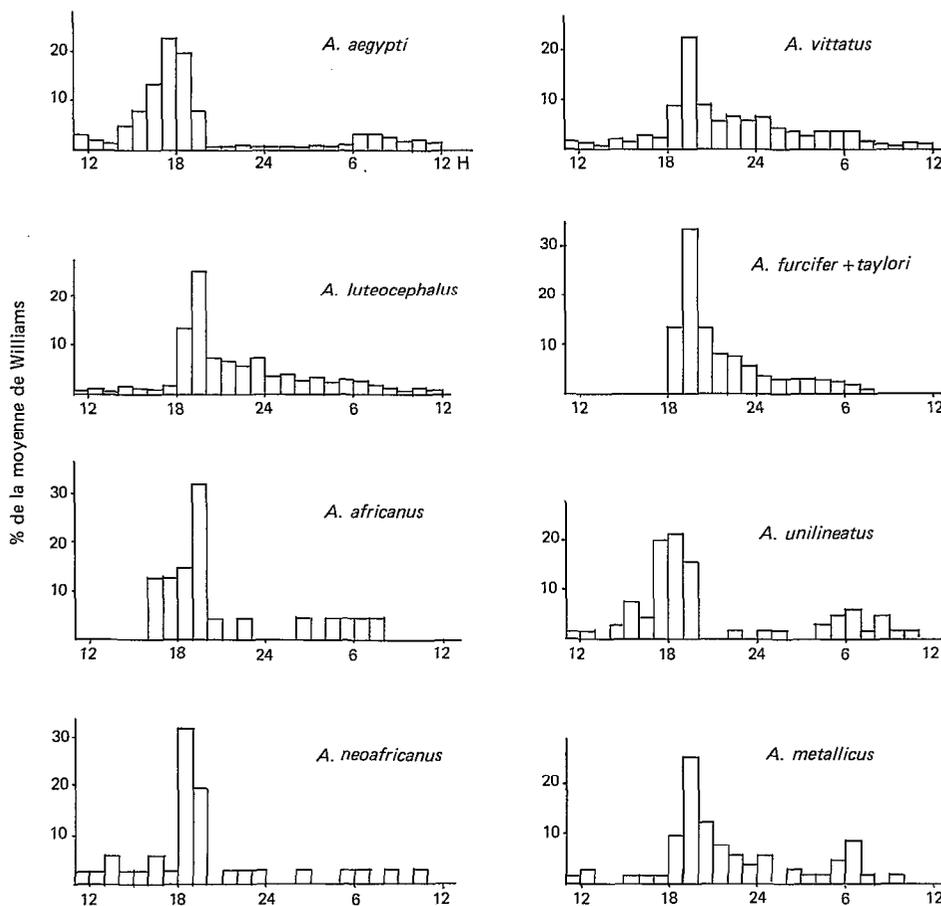


FIG. 29. — Cycles d'agressivité.

qu'on puisse en tirer de conclusion quant à leur longévité. Les seules données précises concernent *A. luteocephalus* et les *Diceromyia* en fin de saison d'activité, lorsqu'il n'y a plus d'éclosions de nouveaux individus ; la persistance plus tardive des *Diceromyia* indique certainement une longévité plus importante ; on peut

d'ailleurs estimer ce taux de survie en comparant le volume des différentes captures en utilisant la formule $p = n\sqrt{N2/N1}$ où p est la probabilité journalière de survie, n le nombre de jours écoulé entre les captures, $N1$ le volume de la capture initiale et $N2$ le volume de la capture après n jours ; les chiffres ainsi obtenus sont

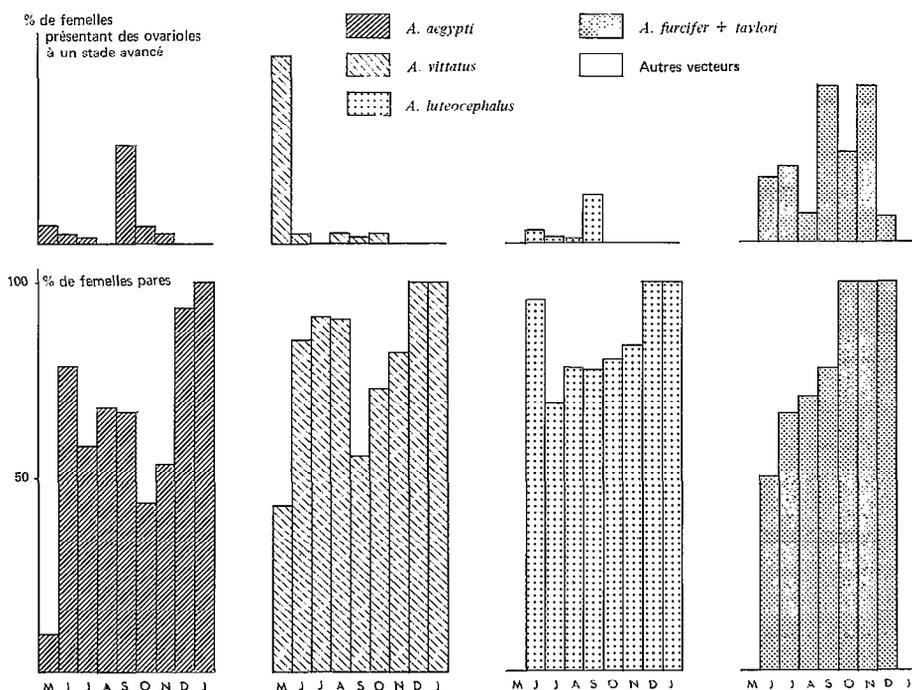


Fig. 30. — Age physiologique.

pour les *Diceromyia*, 0,930 entre septembre et octobre, 0,986 entre octobre et novembre et 0,974 entre novembre et décembre : pour *A. luteocephalus* ces chiffres sont moins élevés, 0,970 entre octobre et novembre, 0,950 entre novembre et décembre. Ces taux de survie très importants ont certainement une grande importance pour la compréhension de l'épidémiologie du virus amaril dans cette région relativement sèche.

7. LES AUTRES VECTEURS

Les 15 autres espèces capturées ne représentent ensemble que 6,6 % de la capture globale ; ceci leur dénie tout rôle important dans la transmission du virus, mais certaines de ces espèces présentent des particularités bioécologiques qui peuvent leur permettre de jouer un rôle très accessoire.

7.1. *Aedes (Stegomyia) unilineatus* (fig. 29 et 31)

Le pouvoir vecteur de cette espèce n'a jamais été testé. Elle représente 1,94 % des captures et montre deux pics d'activité, en juin et en octobre, mais le second d'amplitude faible. Elle préfère les zones boisées

assez ouvertes (savane, galerie haute) et est rare en canopée et au village. Son cycle d'agressivité est voisin de celui d'*A. aegypti* avec un pic précrépusculaire un peu plus tardif et un pic matinal plus accentué. Les mâles sont parfois capturés sur appât humain.

7.2. *Aedes (Stegomyia) metallicus* (fig. 29 et 31)

Son rôle vecteur a été montré expérimentalement par Lewis *et al.* (1942). Il représente 2,22 % de la capture globale ; le parallélisme entre les captures sur appât humain et celles au pondoir-piège semble indiquer une primatophilie importante.

Il présente deux pics d'activité très nets, en juin et en octobre. Il est présent aux 7 points de capture mais semble préférer les espaces ouverts (savane, village). Son cycle d'agressivité montre un pic crépusculaire important, une activité nocturne appréciable et une activité diurne très réduite ; ce moustique est souvent présenté comme piquant de jour en plein soleil et ceci est probablement dû à un effet d'intrusion important, peut être aussi à son éclat métallique qui le fait remarquer mieux que d'autres espèces ; au Sénégal, aussi bien dans l'ouest du pays que dans la région de Kedougou, il s'est toujours montré essentiellement nocturne.

7.3. *Aedes (Stegomyia) du groupe africanus*

Ce groupe est représenté par 3 espèces :

A. (St.) opok qui semble jouer un rôle important en Empire Centrafricain (Germain *et al.*, 1976), n'est à Kedougou qu'une curiosité puisqu'il ne représente que 0,01 % des captures ; il semble toutefois un peu plus abondant dans les ceintures forestières bordant les plateaux latéritiques.

A. (St.) africanus joue un rôle important en Afrique orientale où le virus en a été isolé à plusieurs reprises (Haddow, 1968), en Empire Centrafricain où son effet d'intrusion peut expliquer les contaminations humaines (Germain *et al.*, 1976) et probablement dans une bonne part de l'Afrique occidentale. A Kedougou sa morphologie est légèrement différente de celle des individus de l'Empire Centrafricain et il n'est pas impossible qu'il s'agisse d'une espèce distincte. Il y est rare, ne représentant que 0,64 % des captures. Sa courbe d'abondance (fig. 31) a la forme d'un dôme avec un maximum en août-septembre. Géographiquement il est cantonné à la galerie où il est actif aussi bien au niveau du sol qu'en canopée. Son cycle d'agressivité montre un pic post-crépusculaire net, une activité nocturne faible et une activité diurne limitée à la fin de l'après-midi (fig. 29). Les captures sont insuffisantes pour juger d'un éventuel effet d'intrusion.

A. (St.) neoafricanus est une nouvelle espèce facilement identifiable par l'extrême réduction de la tache blanche basale des tibias postérieurs. C'est à Kedougou le plus abondant des vecteurs du groupe *agfricanus*, avec 1,36 % de la capture globale. Il est à l'origine de l'isolement récent d'une souche de virus amaril (Cornet *et al.*, 1979). Comme *A. africanus* sa courbe d'abondance revêt une forme en dôme, mais avec un maximum plus tardif, en octobre (fig. 31). Il préfère la galerie, aussi bien au niveau du sol qu'en canopée, mais est encore présent en savane. Son cycle d'agressivité montre un pic crépusculaire marqué, un peu plus précoce que celui d'*A. africanus* et une activité diurne plus importante (fig. 29).

7.4. *Aedes (Stegomyia) simpsoni*

C'est également un vecteur important en Afrique orientale où il assure le passage du virus du cycle sauvage à l'homme (Haddow, 1968) ; son rôle vecteur a été confirmé expérimentalement par Philip (1929). A Kedougou, comme dans toute l'Afrique occidentale, il se montre essentiellement zoophile et ne représente que 0,09 % des captures ; son abondance dans les pondoirs-piège est légèrement supérieure à celle d'*A.*

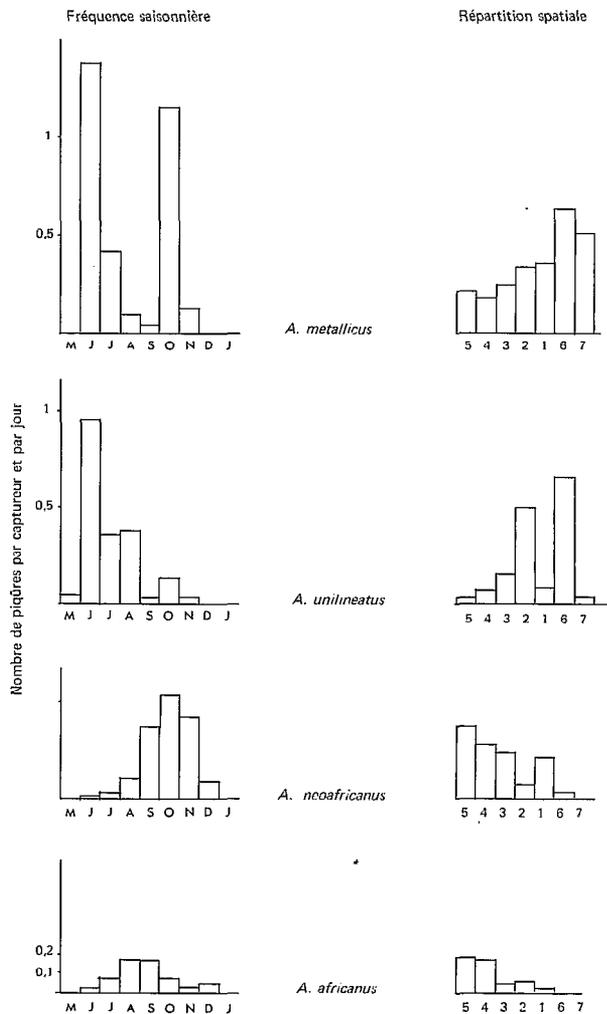


FIG. 31. — Fréquence saisonnière et répartition spatiale des espèces peu abondantes.

aegypti. Ses gîtes sont essentiellement constitués par les trous d'arbre, les plantes à feuilles engainantes étant très rares dans la région. Les œufs sont très résistants, n'éclosant qu'après 5 ou 6 immersions.

7.5. Autres *Stegomyia*

Les 4 espèces restantes ne représentent ensemble que 0,18 % de la capture globale :

— *A. apicoargenteus* : Bauer (1928) et Woodall (1959) ont montré expérimentalement qu'il pouvait s'infecter,

mais qu'il était incapable de transmettre le virus amaril. A Kedougou ce moustique est fréquemment capturé au pondoir-piège, surtout en altitude, mais il est toujours très rare sur appât humain.

— *A. dendrophilus* n'a jamais été capturé sur appât humain, mais seulement en petit nombre dans la végétation basse de la galerie.

— *A. diengi*, nouvelle espèce voisine de la précédente est également rare ; elle a été capturée à deux reprises sur appât humain, mais aussi dans la végétation basse de la galerie.

— *A. cozi* dont l'appartenance au sous-genre *Stegomyia* est douteuse, est un peu plus abondant que les précédents. Il est régulièrement capturé en petit nombre sur appât humain en juin-juillet et en octobre-novembre. Le développement préimaginal ne se fait bien qu'à forte température et ses gîtes naturels sont probablement les trous de rochers ensoleillés (Cornet, 1973).

7.6. *Aedes (Aedimorphus) stokesi*

Son rôle vecteur a été montré expérimentalement par Bauer (1928). Comme *A. simpsoni* il est assez fréquent dans les pondoirs-piège, mais très rare sur appât humain. Ses gîtes naturels sont les trous d'arbre et son maximum d'activité se situe en août.

7.7. Les *Eretmapodites*

Bauer (1928) a montré expérimentalement le rôle vecteur d'une espèce indéterminée du groupe *chrysogaster*. Quatre espèces ont été capturées à Kedougou :

— *E. chrysogaster* abondant dans la végétation basse des galeries, n'a jamais été capturé sur appât humain.

— *E. quinquevittatus* est la seule espèce anthropophile, mais elle est plus abondante (0,15 % des captures) ; elle préfère les espaces assez ouverts (galerie haute, savane) et pique de préférence en fin d'après-midi.

— *E. wansoni* ssp. *douceti* n'est connu que par la récolte d'un mâle.

— Une quatrième espèce du groupe *oedipodius* a été récoltée à l'état larvaire, mais n'a pu être identifiée.

Les *Eretmapodites* gâtent essentiellement dans les cosses de fruit, parfois dans les trous d'arbre ; ils sont facilement récoltés dans l'eau des pondoirs-piège. Leur apparition est tardive, comme celle de leurs gîtes, et ils persistent jusqu'en novembre. Ils posent le problème toujours irrésolu de leur persistance en saison sèche : leurs œufs ne sont pas résistants (Bauer, 1928 ; Haddow, 1946 ; Gillett, 1958 ; Hylton, 1967), ce que nous avons

pu vérifier une fois de plus, et il est peu probable que les conditions climatiques permettent la survie d'adultes pendant la saison sèche.

8. DISCUSSION

Par leur abondance, seules cinq espèces peuvent jouer dans la région de Kedougou un rôle important dans la transmission du virus amaril ; ce rôle dépend évidemment de leurs caractéristiques bioécologiques, mais avant d'essayer de le déterminer, il faut voir comment peut se dérouler le cycle du virus.

Les enquêtes sérologiques menées dans la région depuis 1970 montrent que le virus a circulé chaque année de 1970 à 1977 ; il n'a pu être isolé qu'en décembre 1976 (Cornet *et al.*, 1978 a) et de septembre à décembre 1977 (Cornet *et al.*, 1979), toujours en fin de saison d'activité des vecteurs. Cette pérennité du virus est probablement le fait de la transmission transovarienne, c'est-à-dire du passage du virus d'une femelle infectée à sa descendance ; démontrée par Marchoux et Simmond (1906 a et b) cette théorie avait été abandonnée après de nombreuses expérimentations négatives ; ces recherches ont été reprises récemment car ce mode de transmission était l'explication la plus logique et la plus simple à cette pérennité du virus ; d'abord démontrée pour d'autres Flavivirus (Coz *et al.*, 1976 ; Rosen *et al.*, 1978), la transmission transovarienne vient enfin de l'être pour le virus amaril chez *A. aegypti* (Aitken *et al.*, 1979).

Le virus doit donc être remis en circulation au début de chaque saison des pluies par l'éclosion progressive des œufs pondus l'année précédente. Dès lors va commencer un cycle de transmission actif entre les vecteurs et les singes, cycle dont il faut essayer de saisir le mécanisme ; la quasi-totalité des vecteurs ayant une activité crépusculaire ou nocturne, c'est à cette période du nyctémère qu'il convient de rechercher le contact vecteur-hôte, c'est-à-dire en canopée pour les singes (fig. 32) et au village pour l'homme (fig. 33).

8.1. Le cycle de transmission vecteur-singe en canopée (fig. 32)

Le succès de la transmission d'un singe infecté à un autre singe par l'intermédiaire des vecteurs va dépendre de plusieurs facteurs, les uns intéressant les singes, les autres les vecteurs.

En ce qui concerne les singes, la transmission sera favorisée par un grand nombre de singes réceptifs. A

DONNÉES BIO-ÉCOLOGIQUES SUR LES VECTEURS POTENTIELS DE VIRUS AMARIL

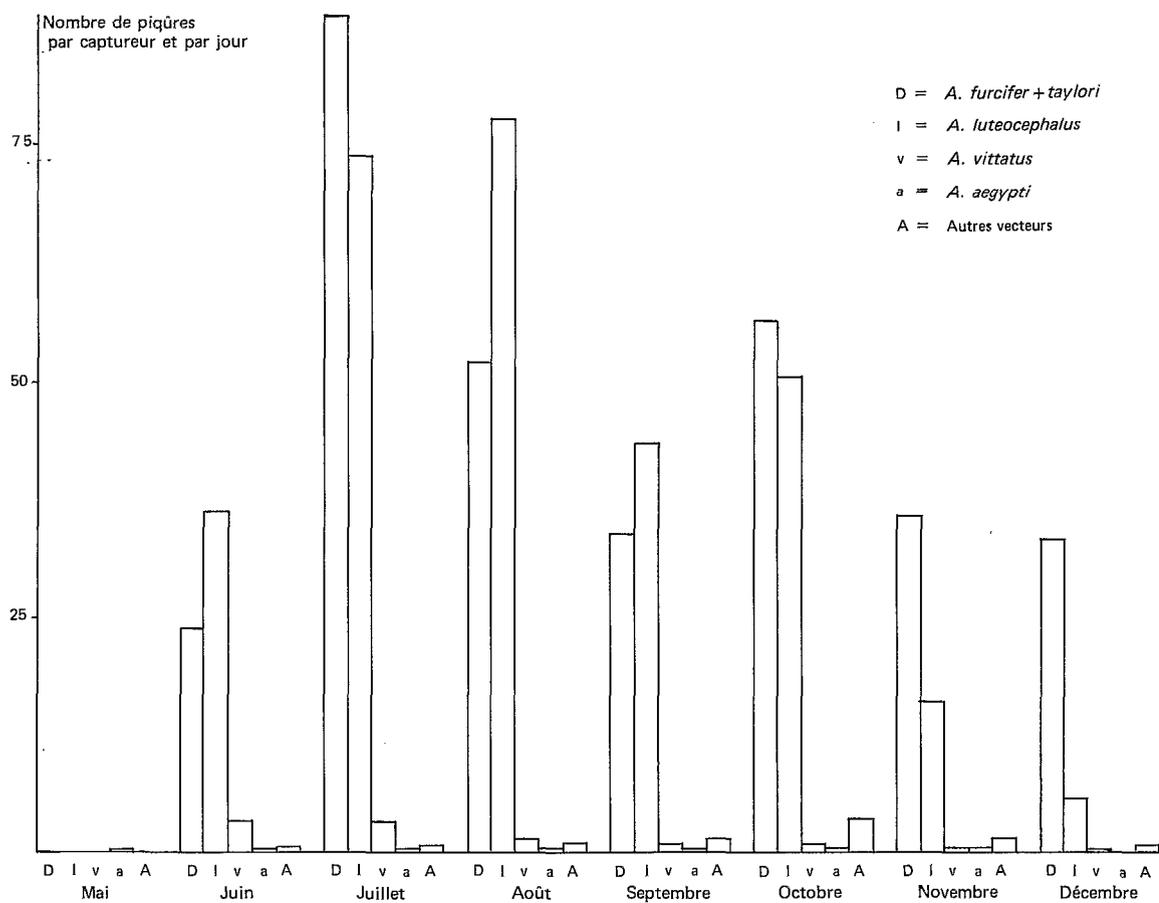


FIG. 32. — Activité des vecteurs en canopée.

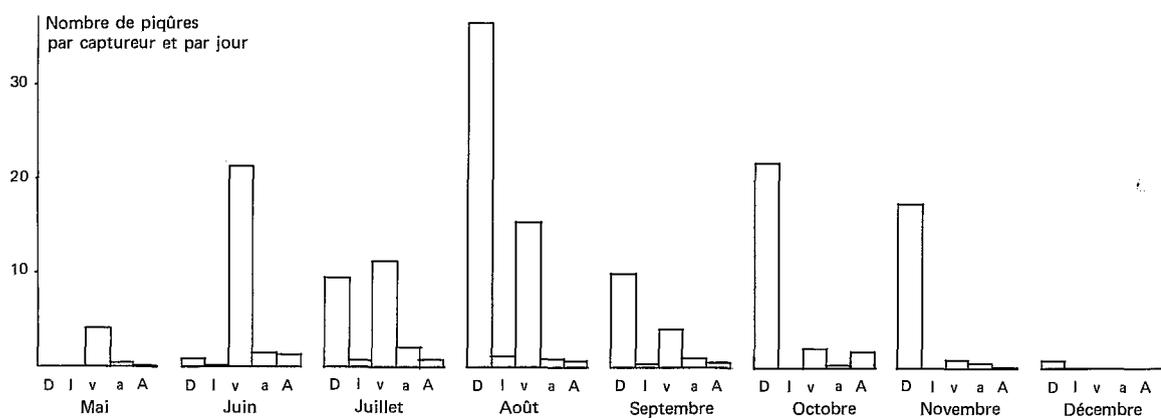


FIG. 33. — Activité des vecteurs au village.

Kedougou, où les singes sont très abondants, ce nombre sera toujours élevé et suffisant pour assurer le maintien de la circulation du virus ; depuis 1970, nous n'avons pas observé de taux d'immunité supérieur à 50 %, mais il semble évident que l'amplification de la circulation du virus sera plus rapide et atteindra un niveau plus élevé si ce taux d'immunité est bas.

Les facteurs intéressant les vecteurs sont de trois ordres :

— Le nombre de vecteurs : il est grand de juin à novembre, toutefois plus grand en début de saison des pluies.

— Le pouvoir vecteur : c'est un caractère spécifique sur lequel nous avons peu de renseignements ; nous savons cependant, par les observations recueillies sur d'autres virus transmis par les mêmes vecteurs (Zika, chikungunya), que ce pouvoir varie d'un vecteur à l'autre et selon le virus.

— La longévité : plus que de la longévité réelle, il faut tenir compte d'une longévité théorique que l'on peut appeler « épidémiologique » et qui tient compte de la durée de l'incubation du virus chez le vecteur et du rythme des repas sanguins ; il est bien évident qu'à longévité réelle et pouvoir vecteur identiques, les *Diceromyia* qui prennent deux repas de sang dans le cycle trophogonique seront épidémiologiquement plus dangereux que les vecteurs qui ne prennent qu'un repas. Cette longévité épidémiologique dépendra donc de facteurs spécifiques, tel celui qui est mentionné ci-dessus, mais aussi de facteurs climatiques : la température influe sur la longueur de l'incubation du virus ; le rythme et la violence des précipitations peut influencer sur la longévité proprement dite. Ceci implique que la longévité épidémiologique est susceptible de variations tout au long de la saison d'activité. Germain *et al.* (1977) ont récemment mis en évidence de telles variations chez *A. africanus* et ont fort justement insisté sur les répercussions qu'elles peuvent avoir dans la transmission du virus ; une différence même légère des taux de survie peut aboutir après un certain temps à une différence importante dans le niveau atteint par l'amplification.

On peut alors concevoir le déroulement du cycle de transmission en deux phases :

— Une phase inapparente où la quantité de virus en circulation est trop faible pour qu'il y ait une chance d'isoler le virus. La durée de cette phase est variable, se prolongeant habituellement à Kedougou jusqu'à la fin de la saison d'activité des vecteurs. Le déroulement de cette phase peut se concevoir de deux façons : ou bien amplification lente et continue de la circulation du virus, ou bien absence d'amplification à son début et amplification rapide à la fin ; une particularité du

virus amaril est la longueur de sa période d'incubation chez les vecteurs ; aux températures observées (25° à 26 °C) on peut l'évaluer aux environs de deux semaines ; il faudra donc, pour qu'il y ait amplification, qu'un pourcentage important de moustiques infectés vive plus de deux semaines, ce qui donne une probabilité journalière de survie de 0,923 pour 30 % de moustiques survivants et de 0,955 pour 50 % ; il n'est pas sûr que ces chiffres soient toujours atteints en début de saison des pluies. L'amplification, qu'elle soit lente ou rapide, sera d'autant plus rapide que le nombre de femelles infectées remises en circulation à son début sera plus élevé.

— Une phase apparente où la quantité de virus en circulation est suffisante pour isoler ce virus. Elle correspond aux épizooties, comme celle qui a été observée en 1977. Elle se produit en fin de saison d'activité des vecteurs quand la longévité plus grande des vecteurs entraîne une accélération de l'amplification. A Kedougou où la saison d'activité des vecteurs est courte (6 à 7 mois), cette phase apparente est rarement atteinte et ne peut l'être qu'à la suite de circonstances favorables. On peut essayer d'expliquer ainsi la genèse de la poussée épizootique de 1977 : en 1976 les conditions climatiques particulières ont prolongé la période de transmission d'environ trois semaines ; le niveau atteint par l'amplification a été plus élevé qu'habituellement, se traduisant par l'isolement d'une souche de virus en décembre ; en 1977 la quantité de virus remise en circulation par le jeu de la transmission transovarienne a été plus importante et l'amplification, partant d'un niveau plus élevé, a atteint sa phase apparente plus tôt, en octobre ; il restait alors deux mois pour que se développe la poussée épizootique observée ; il est à noter qu'un facteur favorisant important a été le très faible taux d'immunité des singes.

Il devient alors possible de préciser le rôle des différentes espèces dans le cycle de transmission :

— Dans la phase inapparente, tous les vecteurs sont abondants, au moins à son début et, en admettant que leur longévité soit identique, les espèces qui auront le rôle prépondérant sont celles qui seront en contact étroit avec les singes, c'est-à-dire *A. luteocephalus* et les *Diceromyia* dans la canopée. Les autres vecteurs ne peuvent avoir qu'un rôle très accessoire, soit par leur manque de contact avec les singes, soit par leur moindre abondance.

— Dans la phase apparente, lorsqu'elle existe, persistent seuls en abondance *A. luteocephalus* et les *Diceromyia* qui seront donc encore les vecteurs principaux lors des poussées épizootiques ; le rôle des *Diceromyia* sera plus important puisque leur grande longévité les fait persister jusqu'en décembre. D'autres espèces, égale-

DONNÉES BIO-ÉCOLOGIQUES SUR LES VECTEURS POTENTIELS DE VIRUS AMARIL

ment présentes en canopée en octobre et novembre, peuvent avoir un rôle secondaire, tels *A. metallicus* et les espèces du groupe *africanus*.

En conclusion les *Diceromyia* doivent jouer le rôle principal dans le cycle de transmission de singe à singe ; ils sont utilement secondés par *A. luteocephalus* jusqu'en novembre ; le rôle des autres vecteurs ne peut être qu'accessoire. Ces déductions se trouvent confirmées par les isolements réalisés pendant la poussée épizootique de 1977 (Cornet *et al.*, 1979).

8.2. Les contaminations humaines (fig. 33)

Nous avons vu que le village est le point de capture où les vecteurs sont les moins abondants ; de plus ils y apparaissent plus tard et disparaissent plus tôt ; il est donc peu probable qu'il y ait au village un cycle d'amplification homme-moustique et les contaminations humaines seront le retentissement de l'épizootie voisine ; elles se feront donc presque toujours en fin de saison ; il est alors évident que les *Diceromyia* seront pratiquement les seuls responsables des contaminations humaines, puisqu'ils sont les seuls à piquer au village à cette époque de l'année ; il faut toutefois noter qu'*A. vittatus* pourrait jouer un rôle non négligeable les années où il est abondant en décembre. Le nombre des atteintes humaines sera variable selon les caractéristiques de chaque village, notamment leur distance des galeries forestières.

La région de Kedougou est caractérisée par l'absence de forme domestique d'*A. aegypti*. Dans les régions où une telle population existe, il pourrait se créer un cycle de transmission homme-moustique et on pourrait observer une épidémie ; elle serait alors du type « intermédiaire » (Cornet *et al.*, 1976), la transmission étant assurée simultanément par les vecteurs domestiques et les vecteurs sauvages. C'est probablement ce qui s'est passé lors de l'épidémie du centre-sud de Haute-Volta en 1969.

CONCLUSIONS

Les deux *Aedes* du sous-genre *Diceromyia*, *A. furcifer* et *A. taylori* sont probablement dans la région du Sénégal Oriental les principaux responsables de la transmission du virus amaril, aussi bien au singe qu'à l'homme ; leurs particularités bioécologiques, contact étroit avec les singes dans la canopée, avec l'homme au village, grande longévité en fin de saison, fréquence de leurs repas sanguins, en font des vecteurs très efficaces. *Aedes luteocephalus* est également un vecteur important

dans le cycle singe-moustique au niveau de la canopée ; toutefois sa disparition plus précoce et la moindre fréquence de ses repas sanguins n'en font qu'un vecteur secondaire. Les autres espèces ne peuvent intervenir qu'accessoirement ou occasionnellement, soit par leur manque de contact avec les singes, tels *A. aegypti* et *A. vittatus*, soit par leur non-primatophilie, tel *A. simpsoni*, soit par leur faible abondance, tels *A. metallicus* et les espèces du groupe *africanus*.

Les théories avancées pour expliquer l'épidémiologie du virus amaril dans la région de Kedougou reposent sur des hypothèses qu'il conviendra maintenant de vérifier, ou d'infirmer. Les études ultérieures devront s'intéresser principalement aux *Diceromyia* et à *A. luteocephalus* et essayer de préciser l'évolution de leurs taux de survie tout au long de leur période d'activité. Un point également important et sur lequel nous n'avons aucun renseignement est le degré de contact entre les populations culicidiennes des galeries et celles des villages.

La compréhension de l'épidémiologie de la fièvre jaune dans cette zone relativement sèche aiderait probablement à mieux connaître celle des zones plus humides.

*Manuscrit reçu au Service des Publications de l'O.R.S.T.O.M.
le 3 avril 1979.*

BIBLIOGRAPHIE

- AITKEN (T.H.G.), TESH (R.B.), BEATY (B.J.) et ROSEN (L.) 1979. — Transovarial transmission of yellow fever by mosquitoes (*Aedes aegypti*). *Am. J. trop. Med. Hyg.*, 28 (1) : 119-121.
- BAUER (J.H.), 1928. — The transmission of yellow fever by mosquitoes other than *Aedes aegypti*. *Am. J. trop. Med.*, 8 : 261-282.
- BOORMAN (J.P.T.), 1960. — Studies on the biting habits of the mosquito *Aedes (Stegomyia) aegypti* Linné, in a West African village. *W. afr. med. J.*, 9 : 111-122.
- BRÈS (P.) et BOIRON (H.), 1965. — Enquête sérologique pour les arbovirus au Sénégal Oriental. *Bull. Soc. méd. Afr. Noire Lgue Fr.*, 10 : 412-413.
- CHAMBON (L.) *et al.*, 1967. — Une épidémie de fièvre jaune au Sénégal en 1965. L'épidémie humaine. *Bull. Org. mond. Santé*, 36 : 113-150.
- CORNET (M.), 1967. — Les vecteurs potentiels du virus amaril en République du Sénégal. *Méd. Afr. Noire*, 1967, n° 8-9 : 423-425.

- CORNET (M.), 1973. — *Aedes (Stegomyia) cozi* n. sp., une nouvelle espèce de Culicidae du Sénégal. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XI, n° 3 : 175-180.
- CORNET (M.) et CHATEAU (R.), 1971. — Intérêt du gaz carbonique dans les enquêtes sur les vecteurs sylvatiques du virus amaril. Note préliminaire. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. IX, n° 3 : 301-305.
- CORNET (M.), JAN (C.) et COZ (J.), 1977. — Place de l'homme dans les cycles épidémiologiques de la fièvre jaune en Afrique de l'ouest. *Médecine tropicale*, 37 : 265-268.
- CORNET (M.), RAYMOND (H.) et DIENG (P.Y.), 1975. — Etudes sur les vecteurs sylvatiques du virus amaril. Essai de mise en évidence de la survie de femelles en saison sèche dans un foyer endémique du Sénégal Oriental. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XIII, n° 4 : 215-222.
- CORNET (M.), ROBIN (Y.), HANNOUN (C.), CORNIU (B.), BRES (P.) et CAUSSE (G.), 1968. — Une épidémie de fièvre jaune au Sénégal en 1965. Recherches épidémiologiques. *Bull. Org. mond. Santé*, 39 : 845-858.
- CORNET (M.), ROBIN (Y.), HEME (G.) et VALADE (M.), 1978 a. — Isolement au Sénégal Oriental d'une souche de virus amaril à partir d'*Aedes* du sous-genre *Diceromyia*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 287 (D), 16 : 1449-1451.
- CORNET (M.), ROBIN (Y.), HEME (G.), ADAM (C.), RENAUDET (J.), VALADE (M.) et EYRAUD (M.), 1979. — Une poussée épizootique de fièvre jaune au Sénégal Oriental. Isolement du virus de lots de moustiques adultes mâles et femelles. *Méd. Mal. infect.* (sous presse).
- CORNET (M.), VALADE (M.) et DIENG (P.L.), 1978 b. — *Aedes (Stegomyia) neoafricanus*, une nouvelle espèce de moustique capturée au Sénégal Oriental (Diptera : Culicidae). *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XVI, n° 3 : 227-230.
- CORNET (M.), DIENG (P.L.) et VALADE (M.), 1978 c. — Note sur l'utilisation des pondoires-pièges dans les enquêtes sur les vecteurs sylvatiques de fièvre jaune. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XVI, n° 4, 309-314.
- COZ (J.), GRUCHET (H.), CHAUVET (G.) et COZ (M.), 1961. — Estimation du taux de survie chez les Anophèles. *Bull. Soc. Path. exot.*, 54 : 1353-1358.
- COZ (J.), VALADE (M.), CORNET (M.) et ROBIN (Y.), 1976. — Transmission transovarienne d'un Flavivirus, le virus Koutango, chez *Aedes aegypti* L. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 283 : 109-110.
- DETINOYA (T.S.), 1963. — Méthodes à appliquer pour classer par groupes d'âge les Diptères présentant une importance médicale, notamment certains vecteurs du paludisme. *Publ. Org. mond. Santé*, n° 47, 220 p.
- GERMAIN (M.), EOZAN (J.P.), FERRARA (L.) et BUTTON (J.P.), 1972. — Données sur l'écologie et le comportement particulier d'*Aedes africanus* (Theobald) dans le nord du Cameroun occidental. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. X, n° 2 : 119-126.
- GERMAIN (M.), HERVÉ (J.P.) et GEOFFROY (B.), 1977. — Variation du taux de survie des femelles d'*Aedes africanus* (Theo.) dans une galerie forestière du sud de l'Empire Centrafricain. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XV, n° 4 : 291-299.
- GERMAIN (M.), SUREAU (P.), HERVÉ (J.P.), FABRE (J.), MOUCHET (J.), ROBIN (Y.) et GEOFFROY (B.), 1976. — Isolements du virus de la fièvre jaune à partir d'*Aedes* du groupe *africanus* (Theobald) en République Centrafricaine. Importance des savanes humides et semi-humides en tant que zone d'émergence du virus amaril. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XIV, n° 2 : 125-139.
- GILLET (J.D.), 1958. — Laboratory colonization of the mosquito *Eretmapodites chrysogaster* Grah. *Bull. ent. Res.*, 49, 287-290.
- HADDOW (A.J.), 1946. — The mosquitoes of Bwamba Country, Uganda. IV. Studies on the genus *Eretmapodites* Theobald. *Bull. ent. Res.*, 37 : 57-82.
- HADDOW (A.J.), 1960. — Studies on the biting habits and medical importance of East African mosquitoes in the genus *Aedes*. I. Subgenera *Aedimorphus*, *Banksinella* and *Dunnius*. *Bull. ent. Res.*, 50 : 759-779.
- HADDOW (A.J.), 1968. — The natural history of yellow fever in Africa. *Proc. R. Soc. Edinburgh*, 70 : 191-227.
- HAMON (J.), PICHON (G.) et CORNET (M.), 1971. — La transmission du virus amaril en Afrique occidentale. Ecologie, répartition, fréquence et contrôle des vecteurs, et observations concernant l'épidémiologie de la fièvre jaune. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. IX, n° 1 : 3-60.
- HAMON (J.), SALES (S.), COZ (J.), QUEDRAOGO (G.S.), DYEMKOUMA (A.) et DIALLO (B.), 1964. — Observations sur les préférences alimentaires des moustiques de la République de Haute Volta. *Bull. Soc. Path. exot.*, 57 : 1133-1150.

DONNÉES BIO-ÉCOLOGIQUES SUR LES VECTEURS POTENTIELS DE VIRUS AMARIL

- HANNEY (P.W.), 1960. — The mosquitoes of Zaria Province, Northern Nigeria. *Bull. ent. Res.*, 51 : 145-171.
- HUANG (Y.-M.), 1977. — Notes on the taxonomic status of *Aedes vittatus* (Diptera : Culicidae). *Contr. of the Am. ent. Inst.*, 14, 1 : 112-132.
- HYLTON (A.R.), 1967. — Survival of eggs of *Eretmapodites chrysogaster* Graham (Diptera : Culicidae). *J. med. Ent.*, 4 : 374-375.
- JUPP (P.G.), 1971. — The laboratory colonization of *Culex (Culex) theileri* Thobald and *Aedes (Diceromyia) furcifer* (Edwards) (Diptera : Culicidae). *J. ent. Soc. Sthrn Africa*, 34 : 191-193.
- KIRK (R.), 1941. — An epidemic of yellow fever in the Nuba Mountains, Anglo-Egyptian Sudan. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 35 : 67-108.
- LEWIS (D.J.), 1943. — Mosquitoes in relation to yellow fever in the Nuba Mountains, Anglo-Egyptian Sudan. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 37 : 65-76.
- LEWIS (D.J.), HUGHES (T.P.) et MAHAFFY (A.F.), 1942. — Experimental transmission of yellow fever by three common species of mosquitoes from the Anglo-Egyptian Sudan. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 36 : 34-38.
- MARCOUX (E.) et SIMMOND (P.L.), 1906 a. — Etudes sur la fièvre jaune. Second mémoire. *Ann. Inst. Pasteur*, 20 : 16-40.
- MARCOUX (E.) et SIMMOND (P.L.), 1906 b. — Etudes sur la fièvre jaune. Quatrième mémoire. *Ann. Inst. Pasteur*, 20 : 161-205.
- MATTINGLY (P.F.), 1957. — Genetical aspects of the *Aedes aegypti* problem. I. Taxonomy and bionomics. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 51 : 392-408.
- MATTINGLY (P.F.), 1958. — Genetical aspects of the *Aedes aegypti* problem. II. Disease relationships, genetics and control. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 52 : 5-17.
- MATTINGLY (P.F.), 1967. — Taxonomy of *Aedes aegypti* and related species. *Bull. Org. mond. Santé*, 36 : 552-554.
- MCCLELLAND (G.A.H.), 1959. — Further behaviour differences between strains of *Aedes aegypti*. *E. Afr. Virus Res. Inst. Rept.*, 1959, p. 41.
- MONATH (T.P.), 1972. — Yellow fever in Nigeria. Summary of past, present and possible future status. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. X, n° 2 : 169-175.
- MUKWAYA (L.G.) et SSAKU (C.), 1968. — Laboratory studies on *Aedes aegypti*. Studies on host preferences. *E. Afr. Virus Res. Inst. Rept.*, 1967 : 57-59.
- PHILIP (C.B.), 1929. — Preliminary report of further tests with yellow fever transmission by mosquitoes other than *Aedes aegypti*. *Am. J. trop. Med.*, 9 : 267-269.
- PHILIP (C.B.), 1930. — The experimental transmission of yellow fever by mosquitoes. *Science*, 71 : 614-615.
- PINTO (M.R.), 1967. — Survey for antibodies to arboviruses in the sera of children in Portuguese Guinea. *Bull. Org. mond. Santé*, 37 : 101-108.
- RAYMOND (H.), CORNET (M.) et DIENG (P.Y.), 1976. — Etudes sur les vecteurs sylvatiques du virus amaril. Inventaire provisoire des habitats larvaires d'une forêt-galerie dans le foyer endémique du Sénégal Oriental. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XIV, n° 4 : 301-306.
- ROSEN (L.), TESH (R.B.), LIEN (J.C.) et CROSS (J.W.), 1978. — Transovarial transmission of Japanese Encephalitis Virus by mosquitoes. *Science*, 199 : 909-911.
- SERVICE (M.W.), 1964. — The attraction of mosquitoes by animal baits in the Northern Guinea Savannah of Nigeria. *J. ent. Soc. Sthrn Afr.*, 27 : 29-36.
- SERVICE (M.W.), 1965. — The identification of blood-meals from Culicine mosquitoes from Northern Nigeria. *Bull. ent. Res.*, 55 : 637-643.
- TAUFFLIEB (R.), CORNET (M.), LE CONIDEC (G.) et ROBIN (Y.), 1973. — Un foyer selvatique de fièvre jaune au Sénégal Oriental. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XI, n° 3 : 211-220.
- WOODALL (J.P.), 1959. — Studies on *Aedes apicoargenteus* and yellow fever virus. *E. Afr. Virus Res. Inst. Rept.*, 1959 : 21-22.