

LES DIPTERES HEMATOPHAGES VECTEURS D'ARBOVIRUS EN AFRIQUE

par

A. RICKENBACH (1) et J. MOUCHET (1)

SUMMARY

HEMATOPHAGOUS DIPTERA ARBOVIRUS VECTORS IN AFRICA

The authors, in a first part, show the general arthropods-viruses-vertebrates relationships and specially the different conditions of virus maintenance in the selvatic foci. Then they succinctly give the main characteristics of the vectors bioecology useful for understanding the epidemiology of arbovirus diseases of man and domestic animals. Thus diptera vectors of o'nyong-nyong and chikungunya fevers, yellow fever, dengue fever, Wesselsbron, Sindbis, and West Nile viruses, Rift Valley fever, sandfly fevers, bluetongue and african horsesickness are recorded. Lastly some attention is given to the range of virus-vector specificity and to the virulence variability of virus according to the vector.

Les arbovirus sont des virus transmis biologiquement d'un vertébré sensible à un autre par un arthropode hématophage. Cette définition purement écologique ne préjuge en rien de leur position taxonomique. Les groupes immunologiques précédemment définis et utilisés sont maintenant peu à peu incorporés au système de classification générale des virus basé sur leurs caractères morphologiques et physico-chimiques exposés par ailleurs (PORTERFIELD, 35).

Parmi les 55 virus isolés de diptères en Afrique et répertoriés au Catalogue international des arbovirus dans son édition de 1975 (BERGE, 2), un petit nombre seulement, dans l'état actuel de nos connaissances, répond entièrement aux critères de définition des arbovirus. Parmi ceux-ci, certains n'ont pas d'incidence pathologique connue sur l'homme ou sur les animaux domestiques. Nous n'envisagerons ici que les vecteurs confirmés d'arbovirus reconnus présentant une importance médicale ou vétérinaire.

I. - RELATIONS VECTEURS - VIRUS - VERTEBRES

Ce chapitre concerne plus particulièrement les arboviroses à moustiqués qui sont les mieux connues de celles transmises par des diptères.

La plupart des arboviroses se manifestent sous deux formes épidémiologiques différentes : le cycle primaire ou selvatique et le cycle secondaire ou épidémique.

Le cycle secondaire est presque toujours le plus anciennement connu ; il est aussi souvent le seul connu, car il se manifeste en général chez l'homme ou l'animal domestique. Il est souvent accidentel, toujours temporaire, parfois meurtrier et résulte de l'introduction du virus dans une population humaine ou animale sensible et de sa transmission au sein de cette population par un vecteur qui lui est largement spécifique. L'épidémie ou l'épizootie s'arrêteront d'elles-mêmes par l'acquisition progressive d'une immunité par l'ensemble de la population ou par la disparition du vecteur lorsque les conditions climatiques lui deviennent défavorables.

Le cycle primaire au contraire assure la pérennité du virus dans la nature. Ce dernier y circule indéfiniment entre vecteurs et hôtes vertébrés sauvages dans ce qu'il est convenu d'appeler son foyer naturel (PAVLOVSKY, 33).

La transmission peut s'y effectuer selon le mode enzootique parmi une population de vertébrés sauvages fortement immune comme l'a montré pour la fièvre jaune l'enquête sérologique chez les populations simiennes de la forêt de Semliki en Uganda (HADDOW, 20). Ce mode de transmission traduit la

(1) Entomologiste médical. Services scientifiques centraux de l'Office de la recherche scientifique et technique ouest-africain, Bondy.

meilleure adaptation possible entre le vertébré, le virus et l'arthropode. Les conditions essentielles en sont le faible pouvoir pathogène du virus pour le vertébré dont la survie favorise le renouvellement en individus sensibles, et la présence de femelles vectrices pendant toute l'année qui assure une transmission continue. Un taux de reproduction élevé chez le vertébré, une bonne capacité vectorielle, un fort taux de survie et une spécificité trophique du vecteur qui évitera le "gaspillage" du virus, concourent au maintien de ce mode enzootique de transmission.

A l'intérieur du foyer, un déséquilibre peut se produire à l'avantage du vecteur, entre la taille des deux populations, la sienne et celle du vertébré hôte. Plusieurs causes sont possibles : forte pathogénicité du virus pour l'hôte vertébré, dispersion de celui-ci en populations isolées d'un petit nombre d'individus, conditions climatiques particulièrement favorables amenant la pullulation du vecteur. Les populations de l'hôte vertébré s'amenuisent ou acquièrent rapidement une large immunité de sorte que le nombre d'individus sensibles devient trop petit pour que la transmission se poursuive. L'arbovirose se maintient alors sous forme d'une épizootie mouvante modulée par la présence d'hôtes réceptifs. En d'autres termes, le virus ne circule que dans certaines parties du foyer pendant que se reforment ailleurs de nouvelles populations sensibles.

Enfin, et c'est certainement le cas le plus fréquent, on peut observer un mode de transmission fait d'une succession de phases enzootiques et épizootiques. Il apparaît dans les zones où toute activité du vecteur, par suite de conditions climatiques saisonnières défavorables, disparaît chaque année pendant une période assez longue. Que le virus se maintienne sur place grâce à certains mécanismes que nous exposerons plus loin ou qu'il soit réintroduit chaque année à partir d'autres zones du foyer, il n'est remis en circulation au départ de l'activité des vecteurs qu'en quantité très faible. La transmission se fait à bas bruit sur le mode enzootique au sein d'une population de vertébrés largement immune à la suite d'une épizootie précédente. La courte période d'activité des vecteurs ne permet qu'une amplification faible ou nulle de la quantité de virus en circulation, si bien qu'au fil des années le taux d'individus réceptifs dans la population de vertébrés augmente progressivement. L'apparition occasionnelle de conditions climatiques déterminant un allongement de la période d'activité du vecteur ou sa pullulation momentanée, alliée à la présence d'une forte population de vertébrés sensibles, induit une amplification considérable de la circulation du virus qui se traduit par le développement d'une vague épizootique.

On s'est demandé pendant longtemps si le virus pouvait se maintenir dans ces parties du foyer où la transmission est discontinuée, et dans l'affirmative, comment ? La notion du vertébré réservoir de virus n'est pas satisfaisante, car ce dernier réagit à l'invasion virale par la production d'anticorps qui limitent la virémie — seule période pendant laquelle le vecteur peut s'infecter — à quelques jours. Le vertébré développe ainsi une immunité temporaire ou définitive qui l'exclut du cycle épidémiologique. Il faut donc chercher ailleurs la possibilité de survie du virus.

La transmission transtadiale et transovarienne était déjà connue chez les tiques, mais soupçonnée chez les moustiques à la suite d'isolements de virus obtenus de larves et de mâles, elle ne fut réussie expérimentalement qu'en 1973 par WATTS et coll. (49) avec le virus La Crosse (bunyavirus du groupe California) chez *Aedes triseriatus* (SAY). Après plusieurs autres expérimentations positives, toujours à partir de bunyavirus et chez d'autres espèces d'*Aedes*, c'est en 1976 que COZ et coll. (12) parviennent pour la première fois à isoler un flavivirus, le virus Koutango, d'œufs d'*Aedes aegypti* (Linné) pondus par des femelles infectées. Depuis, ROSEN et coll. (41) en 1978 ont montré le passage transovarier expérimental du virus de l'encéphalite japonaise chez *Aedes albopictus* (Skuse) et *A. togoi* (Theo.), tandis que AITKEN et coll. (1) réussissaient celui du virus amaril chez *A. aegypti*. Enfin, CORNET et coll. (11) ont isolé trois souches de virus amaril de mâles d'*A. furcifer-taylori* capturés dans la nature. Le passage transovarier, dit encore transmission verticale, semble donc bien établi chez plusieurs espèces de moustiques, avec divers virus. Il est particulièrement important chez le genre *Aedes* puisque les œufs de beaucoup d'espèces de ce genre peuvent survivre longtemps malgré les conditions défavorables du milieu. Cependant, les taux de transmission chez les moustiques de la génération infectée à la suivante varient suivant les virus. Ils sont souvent élevés en ce qui concerne les bunyavirus mais faibles pour les flavivirus. Dans tous les cas, l'intervention de l'hôte vertébré qui joue le rôle d'amplificateur est indispensable à intervalles plus ou moins rapprochés, car sans lui la quantité de virus dans une population de moustiques diminuerait de génération en génération pour finalement disparaître. Par contre, il n'est pas exclu que certains virus du groupe des fièvres à phlébotomes puissent se passer de la présence de vertébrés sensibles et se maintenir uniquement chez l'arthropode par transmission transovarienne (TESH et coll., 47).

Dans les régions tempérées, le virus pourrait être maintenu aussi par des moustiques hibernants, eux-

mêmes peut-être dans certains cas infectés par voie transovarienne*.

Quoiqu'il en soit du mode de conservation du virus, on peut dire que le moustique qui reste infecté et infectant pendant au moins une grande partie de sa vie et qui de surcroît peut faire franchir au virus le cap de la période défavorable constitue le véritable réservoir de virus dans le foyer selvatique.

Dans certains cas, la pérennité du virus pourrait être assurée aussi par l'intervention d'hôtes arthropodes non culicidiens ainsi qu'en témoignent en Centrafrique l'isolement du virus de la fièvre jaune de la tique *Amblyomma variegatum* (Fabr.) et sa transmission transovarienne (GERMAIN et coll., 17).

II. - LES VECTEURS

En Afrique, des arbovirus ont été isolés d'un grand nombre d'espèces de diptères hématophages, surtout de moustiques, ce qui n'implique pas que ces espèces en constituent les vecteurs. En effet, le virus peut n'être qu'en survie momentanée dans les restes d'un repas de sang ou bien l'arthropode qui s'est infecté et a multiplié le virus dans ses tissus peut se révéler incapable de le transmettre. En fait, un arthropode n'est un véritable vecteur que s'il est habituellement infecté dans la nature, entretient avec l'hôte vertébré du virus des rapports trophiques étroits et est capable de transmettre expérimentalement le virus d'un animal infecté à un animal sain après une incubation extrinsèque dont la durée est compatible avec sa longévité dans les conditions naturelles. Si ces trois conditions ne sont pas réunies, l'arthropode ne peut être considéré que comme un vecteur probable ou possible.

On distingue des vecteurs primaires et secondaires. Les premiers assurent avec le concours des hôtes vertébrés sauvages du virus dits également hôtes primaires, le cycle selvatique du virus, c'est-à-dire son maintien à long terme dans le foyer naturel. Les seconds sont responsables du cycle épidémique en assurant la transmission temporaire du virus dans une population d'hôtes vertébrés secondaires, en général l'homme ou l'animal domestique.

Les vecteurs amplificateurs sont ceux qui ont la meilleure capacité vectorielle et augmentent donc la quantité de virus en circulation. Enfin les vecteurs de liaison présentent un intérêt épidémiologique tout particulier car ce sont eux qui font passer le virus du cycle primaire au cycle secondaire.

La plupart des virus isolés de diptères hématophages l'ont été des Culicidae, mais un certain nombre aussi de phlébotomes ou de Ceratopogonidae.

Culicidae

ANOPHELES

A. gambiae Giles s.l. et *A. funestus* Giles qui sont les principaux vecteurs du paludisme et de la filariose de Bancroft en Afrique tropicale sont aussi vecteurs d'arbovirus parmi les populations humaines. Leur biologie a fait l'objet d'une abondante littérature résumée par GILLIES et DE MEILLON (19). Leur endophilie et leur anthropophilie en ont fait les agents de la grande épidémie de fièvre o'nyong-nyong d'Afrique orientale en 1960 (CORBET et coll., 6). Le virus Tataguine, agent de fièvres exanthématiques chez l'homme a été isolé à plusieurs reprises d'*A. gambiae* qui en constitue probablement le vecteur en Afrique tropicale (HERVÉ et coll., 23; RICKENBACH et coll., 38; CORNET et coll., 10; MONATH, 32). Les deux virus n'ont comme hôte vertébré connu que l'homme et on ignore tout de leur cycle primaire.

A. gambiae est un complexe de 6 espèces jumelles : *A. gambiae* Giles s. str. (espèce A) occupe les savanes humides et la forêt où il ne se développe toutefois que dans les clairières. *A. arabiensis* Patton (espèce B) est savanicole et sahélien. *A. quadriannulatus* Theo. (espèce C) est limité à l'Afrique occidentale et australe et est zoophile. Les espèces *A. melas* Theo. et *A. merus* Doenitz occupent les eaux saumâtres du littoral, la première à l'ouest du continent, la seconde à l'est. La sixième espèce (D) n'est connue que des sources thermominérales d'Uganda.

A. funestus est répandu dans toute l'Afrique où ses larves peuplent les collections d'eau semi-permanentes, quelquefois permanentes, à végétation dressée abondante. Alors qu'*A. gambiae* atteint sa pullulation à l'acmé de la saison des pluies, *A. funestus* apparaît plus tard et ses populations restent abondantes pendant une partie plus ou moins longue de la saison sèche.

Il y a une succession dans le temps de l'activité des deux espèces. Il faut souligner que dans les régions de savanes et de moyenne montagne, *A. funestus* est souvent l'espèce la plus abondante des deux.

AEDES

Dans ce genre, le sous-genre *Stegomyia* occupe une place privilégiée parmi les vecteurs d'arboviroses.

(*) M. CORNET, M. GERMAIN, J.-P. HERVÉ et J. MOUCHET. *Virus-mosquitoes relationships*, Communication au Symposium international de Smolenice : *New aspects in Ecology of Arboviruses*, juin 1979.

A. aegypti, espèce cosmopolitique, est le principal vecteur interhumain de la fièvre jaune, de la dengue et de la fièvre chikungunya. Sa forme domestique, inféodée à l'habitat humain, occupe les gîtes domestiques et péri-domestiques (créés par l'homme). Son développement est tributaire des précipitations atmosphériques et des modalités de ravitaillement en eau. Elle atteint des densités maximum, à la fois dans les régions de savanes où le stockage de l'eau est une nécessité, et dans les villes où l'urbanisation rapide et anarchique amène avec elle une accumulation des déchets de la civilisation tels que récipients hors d'usage, pneus, boîtes de conserves et bouteilles vides. Sa pullulation au milieu d'une population humaine réceptive peut amener l'épidémisation de l'une ou l'autre de ces arboviroses. En Afrique, *A. aegypti* a été le responsable des épidémies "historiques" de fièvre jaune du Sénégal et de celles de Diourbel en 1965 (BRÈS et coll., 4) et de Gambie en 1978-1979 (GERMAIN et coll., 16) et celui des épidémies de chikungunya en Rhodésie (MCINTOSH et coll., 31), et au Sénégal (ROCHE et ROBIN, 40). Par contre, aucune épidémie de dengue n'a encore été signalée avec certitude en Afrique (épidémie supposée de Durban en 1926-1927) malgré les isolements des sérotypes 1 et 2 faits surtout à partir de cas humains. Une souche a cependant été isolée d'*A. aegypti* par CAUSEY (*in* CORNET et coll., 10).

La forme sauvage d'*A. aegypti* dont les larves se développent dans les creux d'arbres ne paraît pas être un bon vecteur d'arbovirus car aucune souche ne fut isolée des quelques 5.000 *A. aegypti* sauvages capturés au Sénégal oriental (CORNET et coll., 10).

A. africanus (Theo.) est le vecteur selvatique reconnu de la fièvre jaune dans la zone forestière et dans la ceinture de galeries denses qui la bordent (HADDOW, 20; GERMAIN et coll., 18; SALUZZO et coll., 43). Il y assure le cycle du virus parmi les singes. Ses larves se développent dans les creux d'arbres. Les femelles piquent surtout au crépuscule dans la voûte forestière. Cependant, une fraction de la population effectue des migrations verticales quotidiennes entre la voûte et le sol (HADDOW et SSENKUBUGE, 21; RICKENBACH et coll., 37) où son activité diurne la met en contact avec l'homme qui peut ainsi occasionnellement contracter la fièvre jaune (SIMPSON et coll., 45).

Des différences dans le comportement de l'espèce selon les zones écologiques : existence ou non d'un effet d'intrusion (GERMAIN et coll., 15), proportion plus ou moins importante de l'agressivité diurne au sol (GERMAIN et coll., 14; RICKENBACH et coll., 37; HADDOW et SSENKUBUGE, 21), effet de lisière" plus ou moins marqué (CORNET et coll., 9) laissent penser qu'on pourrait avoir affaire à un complexe d'espèces jumelles.

A. africanus intervient également dans le cycle selvatique du virus chikungunya (HADDOW et coll., 1961; McCRAE et coll., 1971 *in* CORNET et coll., 10; SALUZZO et coll., 42) moins bien connu que celui de la fièvre jaune mais dont on sait qu'il fait intervenir les singes (MCINTOSH et coll., 1964 *in* CORNET et coll., 10).

Rappelons pour mémoire qu'*A. africanus* est également un vecteur habituel de deux virus peu ou pas pathogènes pour l'homme : Zika (HADDOW et coll., 1964 *in* CORNET et coll., 10) et Bouboui (HERVÉ et coll., 23) et qu'on en a isolé aussi en Centrafrique le virus Orungo associé à un syndrome fébrile chez l'homme au Nigeria (HERVÉ et coll., 23; TOMORI et FABIYI, 48).

D'une espèce nouvellement décrite, *A. neoafricanus* Cornet, très proche morphologiquement d'*A. africanus*, une souche de virus amaril a été isolée au Sénégal (CORNET et coll., 11) sans qu'on puisse dire s'il s'agit d'un véritable vecteur.

A. opok Corbet et Van Someren, autre espèce très proche d'*A. africanus* a sensiblement la même éthologie que ce dernier, mais il ne semble pas être présent dans la grande forêt. Bien que la transmission expérimentale du virus amaril n'ait pas été tentée avec cette espèce, il semble bien qu'elle intervienne, là où elle existe, dans le cycle selvatique de la fièvre jaune comme en témoignent les isolements réalisés en Centrafrique (GERMAIN et coll., 18; HERVÉ et coll., 23). Il en est vraisemblablement de même pour le virus chikungunya (HERVÉ et coll., 23).

A. luteocephalus (Newst.) est un des vecteurs selvatiques de la fièvre jaune dans la zone soudanienne. Il était connu depuis longtemps comme vecteur expérimental, mais ce n'est qu'à partir de 1977 que plusieurs isolements réalisés chez des moustiques capturés dans la nature ont confirmé, au Sénégal oriental et en Haute-Volta, sa qualité de véritable vecteur (CORNET et coll., 11; HERVÉ et coll., 24). Ses larves comme celles d'*A. africanus* vivent dans les creux d'arbres. Les adultes n'apparaissent qu'en mai et disparaissent en janvier, mais c'est en juillet-août qu'ils sont le plus abondants. L'espèce comme chez tous les *Stegomyia* possède des œufs résistant à la sécheresse qui lui permettent de passer le cap de la saison sèche. *A. luteocephalus* est très abondant dans la voûte des galeries forestières, mais il pique également au sol en nombre appréciable. Il sort peu des galeries et seuls quelques individus gagnent les villages voisins. Son activité est surtout péricrépusculaire, mais couvre néanmoins tout le nyctémère (CORDELLIER, 7; CORNET et coll., 9). On vient tout récemment d'en isoler le virus de la dengue 2 au Sénégal (ROBIN et coll., 39). On en a isolé aussi le virus chikungunya à plusieurs reprises (CORNET et coll.,

10). Il intervient enfin dans le cycle selvatique du virus Zika.

A. simpsoni (Theo.) est reconnu depuis près de 40 ans comme vecteur du virus amaril. On savait depuis longtemps que cette espèce n'est anthropophile que dans certaines parties de son aire de répartition. HUANG (26) vient de montrer qu'on avait rassemblé sous ce nom trois espèces distinctes. *A. simpsoni* s. str. décrit d'Afrique du sud n'est en fait présent que là. Les deux autres espèces, *A. lilii* (Theo.) et *A. bromeliae* (Theo.) sont réparties dans le reste de l'Afrique tropicale. Les formes anthropophiles décrites de l'ouest du Cameroun à l'Afrique orientale n'appartiennent donc pas à l'espèce *A. simpsoni*, mais à l'une ou l'autre des deux autres espèces ou aux deux. Les larves du complexe *A. simpsoni* se développent à l'aisselle des feuilles engainantes. Les formes anthropophiles ont une activité diurne. Elles constituent un excellent vecteur de la fièvre jaune et jouent le rôle de vecteur de liaison entre le cycle selvatique et l'homme en Uganda (HADDOW, 20). Elles se sont comportées comme le vecteur interhumain péridomestique lors de la grande épidémie d'Ethiopie de 1960-1962 (SERIE et coll., 44).

A. furcifer (Edw.) et *A. taylori* (Edw.) dont les femelles sont morphologiquement indifférenciables, appartiennent au sous-genre *Diceromyia*. On les réunit sous le nom d'*A. furcifer-taylori*. Connu depuis longtemps comme vecteur expérimental de la fièvre jaune, on sait maintenant que ce complexe constitue l'un des vecteurs selvatiques de fièvre jaune dans les régions soudanaises et guinéennes (CORNET et coll., 11). Très abondantes dans la voûte forestière des galeries, ces deux espèces contribuent avec *A. luteocephalus* à assurer la transmission chez le singe. Leur activité présente un pic au crépuscule, se poursuit à un moindre degré pendant la nuit et cesse le jour. Les larves vivent dans les creux d'arbres. Leurs œufs comme ceux des *Stegomyia* sont résistants à la sécheresse. Des mâles ont été trouvés infectés dans la nature, ce qui est peut-être une indication de transmission transovarienne. Les deux espèces sortent volontiers des galeries forestières et on les retrouve en nombre appréciable dans les villages avoisinants (CORDELLIER, 7 ; CORNET et coll., 9). Elles jouent donc aussi un rôle de vecteurs de liaison entre le cycle selvatique et l'homme et pourraient intervenir ainsi dans le processus d'épidémisation (GERMAIN et coll., 16 ; PORT et WILKES, 34).

A. furcifer-taylori est également un vecteur selvatique du virus chikungunya parmi les populations simiennes (CORNET et coll., 10 ; MCINTOSH et coll., 1964 in CORNET et coll., 10). Il doit constituer aussi pour ce virus un excellent vecteur de liaison. Il intervient enfin dans le cycle selvatique des virus Zika et Bouboui (CORNET et coll., 10).

De nombreux arbovirus ont été isolés du sous-genre *Aedimorphus*. La caractéristique de ce sous-genre est la diversité des virus isolés de chaque espèce, bien que chacun ne soit représenté que par un petit nombre de souches. Ce phénomène est vraisemblablement en relation avec la faible spécificité trophique des espèces qui leur permet d'entrer en contact avec de nombreux hôtes vertébrés différents possédant chacun leur virus. Ces espèces ne sont donc pas pour la plupart de véritables vecteurs. Citons néanmoins celles qui ont donné le plus grand nombre d'isollements : *A. dalzieli* (Theo.) : 12 virus, *A. vittatus* (Bigot) : 7 virus (CORNET et coll., 10) ; *A. cummingsi* (Theo.) : 7 virus (HERVÉ et coll., 23 ; MCINTOSH, 30 ; RICKENBACH et coll., 38) ; *A. gr. tarsalis* (Newst.) : 4 virus (HERVÉ et coll., 23 ; RICKENBACH et coll., 38). Seul *A. vittatus* dont on a isolé au Sénégal une souche de virus amaril (CORNET et coll., 11) et qui est connu depuis longtemps comme vecteur expérimental de fièvre jaune présente une importance pour l'homme (CORDELLIER, 7) et pourrait intervenir comme vecteur occasionnel et localisé.

Dans le sous-genre *Neomelaniconion*, une espèce au moins est un vecteur reconnu et important. Il s'agit d'*A. circumluteolus* (Theo.), moustique de savane dont les larves vivent dans les gîtes de grandes dimensions, en particulier dans les plaines d'inondation. Il se nourrit avidement sur l'homme et les bovidés. C'est le vecteur épizootique en Afrique du sud du virus Wesselsbron très pathogène pour les moutons (MCINTOSH, 30). On a isolé de cette espèce 10 autres virus peu ou pas pathogènes pour l'homme et les animaux domestiques, à l'exception du virus de la Rift Valley Fever, isolé aussi durant l'épizootie de Rhodésie en 1969 de l'espèce voisine *A. lineatopennis* (Ludl.) vecteur possible du fait de son extrême agressivité pour l'homme et le bétail. De nombreux isollements du virus Wesselsbron font aussi de cette espèce un vecteur probable de ce virus (MCINTOSH, 30).

En Afrique du sud, une espèce appartenant au sous-genre *Ochlerotatus*, *A. caballus* (Theo.) est un important vecteur. Elle est très agressive pour l'homme et le bétail et pendant une épizootie de Rift Valley Fever dans l'Etat d'Orange, on isola à partir de cette espèce six souches de ce virus dont, cependant, au laboratoire, elle ne paraît pas être un bon vecteur. Par contre, c'est un excellent vecteur de Wesselsbron expérimentalement et dans la nature (MCINTOSH, 30).

CULEX

De ce genre, on a isolé au moins 27 virus différents (RICKENBACH et coll., 38 ; HERVÉ et coll., 23 ; MCINTOSH, 30). La plupart des espèces sont ornithophiles et les oiseaux sont les hôtes vertébrés primaires d'un grand nombre d'arbovirus qu'il n'est pas

étonnant de retrouver chez elles, mais cela n'implique en rien, au moins dans la majorité des cas, que les espèces porteuses d'un ou plusieurs virus en soient les véritables vecteurs.

C. univittatus Theo. est une espèce des plateaux d'altitude. Elle est, en Afrique du sud au moins, le vecteur primaire incontestable chez les oiseaux des virus West Nile et Sindbis, ce dernier peu ou pas pathogène pour l'homme et les animaux domestiques. Ce rôle serait tenu dans les régions basses et chaudes par *C. neavei* Theo. qui y remplace *C. univittatus*. Cependant, la faible anthrophilie de ces deux espèces a incité à chercher ailleurs le vecteur pour l'homme de ces virus. Il s'agit vraisemblablement de *C. theileri* Theo. qui pique à la fois l'homme et les oiseaux, est infecté naturellement et transmet expérimentalement les deux virus (MCINTOSH, 30). Cette espèce est également infectée dans la nature par le virus de la Rift Valley Fever qu'elle transmet au laboratoire. Il est possible qu'elle soit un des vecteurs de cette maladie en Afrique du sud (MCINTOSH, 30).

C. pipiens quinquefasciatus Say (ex *fatigans* Wied.) est le moustique nuisant par excellence des zones urbaines d'Afrique tropicale où ses larves occupent les eaux polluées. Il pourrait constituer également un vecteur de liaison des virus West Nile et Sindbis entre les oiseaux et l'homme (MCINTOSH, 30), car bien que largement anthrophile, il se nourrit aussi sur les oiseaux dans des proportions non négligeables (SERVICE, 1963 et 1965 in RICKENBACH et coll., 36).

Lors de la grande épidémie de Rift Valley Fever de 1977-1978 en Egypte, le vecteur incriminé a été *C. pipiens pipiens* Linné (HOOGSTRAAL et coll., 25). Bien que cette espèce transmette le virus au laboratoire, l'unique isolement réalisé dans la nature alors que les cas humains et animaux se comptaient par milliers n'est pas concluant. La transmission à l'homme s'est faite certainement au moins en partie par contact direct avec les animaux malades ou la viande contaminée. Le fait qu'on ait reconnu des affinités certaines de ce virus avec le groupe des fièvres à phlébotomes* devrait inciter à rechercher des liaisons avec ce groupe de diptères.

AUTRES GENRES

De nombreux virus ont été isolés des genres *Mansonia*, *Coquillettidia* et *Eretmapodites* (MCINTOSH, 30; HERVÉ et coll., 23; WOODALL, 50; RICKENBACH et coll., 38). Aucune espèce cependant n'a été jusqu'à présent reconnue comme vecteur certain de l'un de ces virus. On a cependant soupçonné *M. afri-*

cana (Theo.) qui est une nuisance certaine dans les régions où la végétation aquatique est abondante, de participer au cycle primaire du virus chikungunya chez les singes forestiers (MCINTOSH, 30). Par ailleurs, un isolement du virus amaril dont la signification est incertaine a été obtenu de *C. fuscopennata* (Theo.), espèce est-africaine de la voûte forestière (KIRYA et coll., 27).

Signalons enfin que des *Eretmapodites* du groupe *chrysogaster* Grah. sont vecteurs expérimentaux de la Rift Valley fever (SMITHBURN et coll., 1949 in MCINTOSH, 30), et de la fièvre jaune (BAUER, 1928 in CORDELLIER et coll., 8).

Phlebotomidae

Cette famille contient le genre *Phlebotomus* dont les espèces sont surtout connues comme vecteurs de leishmanioses.

Cependant, *P. papatasi* Scop. est également vecteur de la fièvre à pappataci, ou fièvre à phlébotomes napolitaine, dans tout le bassin méditerranéen, l'U.R.S.S. et jusqu'au Moyen-Orient. Les auteurs russes et américains ont montré la transmission transovarienne du virus chez le phlébotome (PETRISCHEVA et ALYMOV, 1939 in DOLMATOVA et DEMINA, 13; TESH et CHANIOTTS, 46). Cette espèce transmet aussi expérimentalement la fièvre à phlébotomes sicilienne qui appartient au même groupe (BERGE, 2) et a la même répartition géographique.

En une occasion, le virus amaril a été isolé d'un lot de phlébotomes indéterminés en Uganda (WOODALL, 50).

Ceratopogonidae

Les larves saprophages de ces diptères hématophages se développent dans la boue et le sable au bord des eaux douces et salées ainsi que dans les matières végétales en décomposition. Les femelles des espèces anthrophiles constituent de sérieuses nuisances.

En Afrique orientale et australe, le virus de la blue tongue, maladie grave et souvent fatale des ruminants domestiques, du mouton en particulier, a été souvent isolé du genre *Culicoides*. Deux espèces sont les vecteurs probables de ce virus, *C. pallidipennis* en Afrique du sud et en Afrique orientale, *C. milnei* en Afrique orientale (BERGE, 2).

De nombreux isolements du virus de la peste équine africaine qui provoque des épizooties dévastatrices chez les équidés domestiques, de l'Afrique au Moyen-

(*) Communication de R.E. SHOFFE au Symposium de Bélem sur les arbovirus, les fièvres hémorragiques et la fièvre jaune (14 au 22 avril 1980).

Orient, ont été réalisés en Afrique du sud à partir de lots plurispécifiques de *Culicoides*. Expérimentalement cependant, plusieurs espèces de moustiques assurent la transmission de ce virus (BERGE, 2).

L'importance potentielle des *Culicoides* dans la transmission des arbovirus est illustrée par le travail effectué récemment au Nigéria (LEE, 28) au cours duquel 70 souches appartenant à 16 virus différents ont été isolées de lots plurispécifiques de ces insectes. Certains de ces virus étaient inconnus, d'autres, connus, n'avaient jamais été isolés en Afrique. Plusieurs sont pathogènes pour l'homme ou les animaux domestiques : blue tongue, Rift Valley fever, fièvre hémorragique de Crimée-Congo. Rappelons que les seuls vecteurs connus de ces deux derniers sont jusqu'à présent respectivement les moustiques et les tiques.

L'identification et la manipulation difficiles des individus vivants a beaucoup gêné la constitution de lots monospécifiques et l'étude du rôle exact de ces insectes dans l'épidémiologie des arboviroses.

III. - SPECIFICITE DU COUPLE VIRUS - VECTEUR

S'il semble bien que dans la plupart des cas il y ait une spécificité certaine entre le virus et le vecteur, sinon au niveau de l'espèce, au moins à celui du groupe d'espèces, du sous-genre ou du genre (virus amaril et sous-genres *Stegomyia* et *Diceromyia*, chikungunya et sous-genre *Stegomyia*, West Nile et sous-genre *Culex*, blue tongue et genre *Culicoides*, etc.), il arrive qu'un virus soit retrouvé incidemment dans un taxon zoologiquement éloigné. Les exemples en Afrique n'en sont pas très nombreux. Nous en avons vu cependant quelques-uns dans les chapitres précédents : fièvre jaune isolée de *Coquillettidia fuscopennata*, de phlébotomes, de la tique *Amblyomma variegatum*, Rift Valley fever isolée de *Culicoides*. D'autre part, West Nile a été isolé d'*Argas hermanni* Audoin en Egypte (BERGE, 2) et Chikungunya d'*Alectorobius sonrai* (Sautet, Marn. et Witk.) au Sénégal (BRÈS et coll., 3).

Ces isolements n'ont certainement pas la plupart du temps de signification épidémiologique. Quand, cependant, la transmission expérimentale a été réalisée chez l'un de ces arthropodes — c'est le cas du virus amaril avec *A. variegatum* (GERMAIN et coll., 17) ou de West Nile avec *Argas reflexus* (Fabr.), espèce proche d'*A. hermanni* (HANNOUN et RAU, 22)

— on peut se demander s'il ne représente pas un hôte vecteur alternatif du virus qui interviendrait dans un cycle parallèle et pourrait ainsi contribuer au maintien de ce dernier dans la nature, surtout lorsqu'il est prouvé qu'il y a transmission transovarienne (GERMAIN et coll., 17).

IV. - VARIABILITE DU VIRUS EN FONCTION DU VECTEUR

Des travaux récents ont montré que l'encéphalite verno-estivale russe et l'encéphalite à tiques d'Europe centrale sont dues au même virus dont la pathogénicité plus ou moins grande est liée au vecteur, *Ixodes persulcatus* Schulze pour la première, *I. ricinus* (Linné) pour la seconde (CHUNIKHIN et coll., 5).

Ce phénomène serait le résultat de mutations suivies de sélection (CHUNIKHIN et coll., 5) ou celui de "l'influence exercée sur la synthèse du virus par les matériaux empruntés à la cellule qui supporte et alimente cette reproduction" (LEPINE, 29).

On a mis en évidence un phénomène analogue chez les moustiques vecteurs de fièvre jaune. Ainsi, la pathogénicité pour le souriceau des souches de virus amaril récemment isolées en Afrique est clairement liée au vecteur. Les souches isolées en Côte-d'Ivoire et en Centrafrique d'*A. africanus* tuent le souriceau en cinq jours alors que celles isolées d'*A. furcifer-taylori* au Sénégal ne le tuent qu'en neuf jours. De plus, aucun cas humain sérieux n'apparut pendant la flambée de fièvre jaune selvatique de 1977 au Sénégal oriental dont les vecteurs étaient *A. furcifer-taylori* et *A. luteocephalus*. Cependant, l'enquête sérologique prouva que 16 p. 100 des enfants avaient été atteints*. Par contre, l'épidémie de Diourbel en 1965, propagée par *A. aegypti*, fut meurtrière. On peut penser qu'*A. aegypti*, vecteur médiocre qui ne s'infecte qu'en présence de fortes quantités de virus, sélectionne les souches qui produisent les plus hautes virémies et ainsi peut-être les plus sérieuses affections*.

Cette interprétation cependant demande confirmation car on ne peut exclure le rôle des passages humains répétés dans l'accroissement de la virulence du virus. Ce phénomène est peut-être à l'origine des cas mortels apparus au cours de l'épidémie de fièvre jaune de Gambie de 1978 à l'époque — saison des pluies — où le principal vecteur présent, *A. furcifer-taylori*, a dû probablement, selon GERMAIN et coll. (5) et PORT et WILKES (34), se comporter en vecteur interhumain.

(*) CORNET et al., Communication au Symposium international de Smolenice.

CONCLUSION

De très nombreux virus ont été isolés d'Afrique dont seuls quelques-uns ont fait leurs preuves d'arbovirus. Peu d'entre eux ont une incidence pathogène importante.

La recherche systématique de nouveaux virus chez les arthropodes et les vertébrés qui a constitué jusqu'à présent une part importante des travaux effectués en Afrique en arbovirologie, devrait donc maintenant laisser la place à l'étude approfondie des virus pathogènes en axant les recherches sur la meilleure connaissance ou la mise en évidence des cycles selvatiques, sur l'étude des facteurs qui sont à l'origine de l'épidémisation, enfin sur les relations virus-arthropode où l'application des techniques biochimiques modernes permettrait de trouver l'explication de certains aspects de l'écologie virale.

RÉSUMÉ

Après un exposé des facteurs généraux qui conditionnent l'épidémiologie des arbovirus et des différentes modalités du maintien de ceux-ci dans le foyer selvatique, les auteurs abordent l'étude des diptères vecteurs des arboviroses largement pathogènes pour l'homme et les animaux domestiques en Afrique, ou susceptibles de le devenir. Les vecteurs des fièvres o'nyong-nyong et chikungunya, de la fièvre jaune, de la dengue, des virus Wesselsbron, Sindbis et West Nile, de la fièvre de la vallée du Rift, de la fièvre à pappataci, de la blue tongue du mouton et de la peste équine africaine sont ainsi passés en revue. Un aperçu est donné des particularités de leur bioécologie qui interviennent dans l'épidémiologie de ces affections. Les auteurs terminent par quelques considérations sur la spécificité des couples virus-vecteur et sur les variations de la virulence du virus selon les vecteurs.

BIBLIOGRAPHIE

- 1 — AITKEN T.H.G., TESH R.B., BEATY B.J. et ROSEN L. — Transovarial transmission of Yellow Fever virus by mosquitoes (*Aedes aegypti*) — *Am. J. trop. Med. Hyg.*, 1979, 28, 1, 119-121.
- 2 — BERGE T.O. ed. — International catalogue of arboviruses - 2^e éd., U.S. Dept of Health, Education and Welfare, n° 1760, Atlanta, 1975, 789 p.
- 3 — BRES P., CAMICAS J.-L., CORNET M., ROBIN Y. et TAUFFLIEB R. — Considérations sur l'épidémiologie des arboviroses au Sénégal — *Bull. Soc. Path. exot.*, 1969, 62, 2, 253-259.
- 4 — BRES P., CAUSSE G., ROBIN Y., CORNET M. et OUDART J.-L. — L'épidémie de fièvre jaune de 1965 au Sénégal — *Méd. trop.*, 1966, 26, 1, 21-38.
- 5 — CHUNIKHIN S.P., DZHIVANYAN T.I., BANNOVA G.G. et BABENKO L.V. — Experimental investigation of the role of ixodid ticks in variability of tick-borne encephalitis virus in the D.S.-marker — *Med. Parazit.*, 1975, 44, 3, 344-347.
- 6 — CORBET P.S., WILLIAMS M.C. et GILLET J.D. — O'nyong-nyong fever: an epidemic virus disease in east Africa. IV. Vector studies at epidemic sites — *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 1961, 55, 5, 463-480.
- 7 — CORDELLIER R. — Les vecteurs potentiels sauvages dans l'épidémiologie de la fièvre jaune en Afrique de l'ouest — *Trav. et Doc. de l'O.R.S.T.O.M.*, n° 81, Paris, 1978, 258 p.
- 8 — CORDELLIER R., GERMAIN M. et MOUCHET J. — Les vecteurs de fièvre jaune en Afrique — *Cab. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasit.*, 1974, 12, 1, 57-75.
- 9 — CORNET M., CHATEAU R., VALADE M., DIENG P.L., RAYMOND H. et LORAND A. — Données bioécologiques sur les vecteurs potentiels du virus amaril au Sénégal oriental. Rôle des différentes espèces dans la transmission du virus — *Cab. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. Parasit.*, 1978, 16, 4, 315-341.
- 10 — CORNET M., ROBIN Y., CHATEAU R., HEME G., ADAM C., VALADE M., LE GONIDEC G., JAN C., RENAUDET J., DIENG P.L., BANGOURA J.-F. et LORAND A. — Isolements d'arbovirus au Sénégal oriental à partir de moustiques (1972-1977) et notes sur l'épidémiologie des virus transmis par les *Aedes*, en particulier du virus amaril — *Cab. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. Parasit.*, 1979, 17, 3, 149-163.
- 11 — CORNET M., ROBIN Y., HEME G., ADAM C., RENAUDET J., VALADE M. et EYRAUD M. — Une poussée épizootique de fièvre jaune selvatique au Sénégal oriental. Isolement du virus de lots de moustiques adultes mâles et femelles — *Méd. Mal. infect.*, 1979, 9, 2, 63-66.
- 12 — COZ J., VALADE M., CORNET M. et ROBIN Y. — Transmission transovarienne d'un flavivirus, le virus Koutango chez *Aedes aegypti* L. — *C.R. Ac. Sciences*, Paris, 1976, 283 D, 1, 109-110.
- 13 — DOLMATOVA A.V. et DEMINA N.A. — Les phlébotomes et les maladies qu'ils transmettent - Initiations — *Docum. techn. n° 18, O.R.S.T.O.M.*, Paris, 1971, 168 p.
- 14 — GERMAIN M., EOZAN J.-P., FERRARA L. et BUTTON J.-P. — Observations sur l'écologie et le comportement particuliers d'*Aedes africanus* (Theobald) dans le nord du Cameroun occidental — *Cab. O.R.S.T.O.M. sér. Ent. Méd. Parasit.*, 1972, 10, 2, 119-126.
- 15 — GERMAIN M., EOZAN J.-P., FERRARA L. et BUTTON J.-P. — Données complémentaires sur le comportement et l'écologie d'*Aedes africanus* (Theobald) dans le nord du Cameroun occidental — *Cab. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. Parasit.*, 1973, 11, 2, 127-146.
- 16 — GERMAIN M., FRANCY D.B., FERRARA L., SANYANG Y., MONATH T.P., ADAM C. et SALAUN J.-J. — Yellow fever in the Gambia, 1978-1979: a complementary entomological survey done in october 1979 — *Cab. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. Parasit.*, 1980, 18, 1, 3-12.
- 17 — GERMAIN M., SALUZZO J.-F., CORNET J.-P., HERVE J.-P., SUREAU P., CAMICAS J.-L., ROBIN Y., SALAUN J.-J. et HEME G. — Isolement du virus de la fièvre jaune à partir de la ponte des larves d'une tique *Amblyomma*

- variegatum* — C.R. Ac. Sciences, Paris, 1979, 289 D, 8, 635-637.
- 18 — GERMAIN M., SUREAU P., HERVE J.-P., FABRE J., MOUCHET J., ROBIN Y. et GEOFFROY B. — 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 — *Cab. O.R.S.T.O.M.*, sér. Ent. méd. Parasit., 1976, 14, 2, 125-139.
- 19 — GILLIES M.T. et DE MEILLON B. — The Anophelinae of Africa South of the Sahara - 2^e éd., The South African Institute for medical Research, Johannesburg, 1968, 343 p.
- 20 — HADDOW A.J. — The natural History of yellow fever in Africa — *Proc. R. Soc. Edinburg*, 1967-68, 70 B, 3, 191-227.
- 21 — HADDOW A.J. et SSENKUBUGE Y. — Entomological studies from a high steel tower in Zika forest, Uganda. 1. The biting activity of mosquitoes and Tabanids as shown by twenty-four hour catches — *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 1965, 177, 7, 215-243.
- 22 — HANNOUN C. et RAU U. — Experimental transmission of certain arboviruses by *Argas reflexus reflexus* (Fabricius) 1794 — *Folia Parasit.*, 1970, 17, 365-366.
- 23 — HERVE J.-P., GONZALEZ J.-P., GEOFFROY B., CORNET J.-P. et GERMAIN M. - II. Service d'entomologie médicale et d'étude des réservoirs de virus — Rapp. ann. Inst. Past. Bangui, 1978.
- 24 — HERVY J.-P., COURTOIS B., COURET D., HEME G., MONTENY VANDERVOEST N., SOULOUMIAC-DEPREZ D., SALAUN J.-J. et CHIPPAX A. — Isolement de virus amaril et d'autres arbovirus à partir d'*Aedes* (*Stegomyia*) capturés en savane soudanienne près de Bobo-Dioulasso (Haute-Volta) — Rapp. final 19^e Conf. O.C.C.G.E., Bobo-Dioulasso, 1979.
- 25 — HOOGSTRAAL H., MEEGAN J.M., KHALIL G.M. et ADHAM — The Rift Valley fever epizootic in Egypt, 1977-1978. 2. Ecological and entomological studies — *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 1979, 73, 6, 624-629.
- 26 — HUANG Y.M. — *Aedes* (*Stegomyia*) *simpsoni* complex in the Ethiopian region with lectotype designation for *simpsoni* (Theobald) (Diptera : Culicidae) — *Mosq. Syst.*, 1979, 11, 3, 221-234.
- 27 — KIRYA B.G., MUKWAYA L.G. et SEMPALA S.D.K. — A yellow fever epizootic in Zika forest, Uganda, during 1972. 1. Virus isolation and sentinel monkeys — *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 1977, 71, 3, 254-260.
- 28 — LEE V.H. — Isolation of viruses from field populations of *Culicoides* (Diptera : Ceratopogonidae) in Nigeria — *J. Med. Entomol.*, 1979, 16, 1, 76-79.
- 29 — LEPINE P. — Les virus - Coll. "Que sais-je ?", n° 945, Presses Universitaires de France, Paris, 1961, 123 p.
- 30 — MCINTOSH B.M. — Mosquitoes as vectors of viruses in southern Africa — Dept of Agric. Techn. Services, Entom. Memoir n° 43, Pretoria, 1975, 19 p.
- 31 — MCINTOSH B.M., HARWIN R.M., PATERSON H.E. et WESTWATER M.L. — An epidemic of chikungunya in south eastern southern Rhodesia — *Centr. Afr. J. Med.*, 1963, 9, 351-359.
- 32 — MONATH T.P. — Emergent virus diseases. Clinical and epidemiological features of some little-known diseases with increasing public health importance — *Publ. Health Rev.*, 1975, 4, 1, 39-68.
- 33 — PAVLOVSKY E.N. — The theory on natural focality of transmissible diseases of man — Rukovodstvo po parazitologiyi cheloveka, 1948, 2, 915-938.
- 34 — PORT G.R. et WILKES T.J. — *Aedes* (*Diceromyia*) *furcifer-taylori* and a yellow fever outbreak in the Gambia — *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 1979, 73, 3, 341-344.
- 35 — PORTERFIELD J.S. — Arbovirus : structures et classification — *Méd. trop.*, 1980, 40, 5, 493-498.
- 36 — RICKENBACH A., BOREHAM P.F.L., WEITZ B., GERMAIN M. et EOZAN J.-P. — Etude des préférences trophiques des moustiques (Diptera, Culicidae) de la région de Yaoundé (Cameroun) par la méthode des tests de précipitines — *Cab. O.R.S.T.O.M.*, sér. Ent. méd. Parasit., 1974, 12, 3, 179-189.
- 37 — RICKENBACH A., FERRARA L., EOZAN J.-P., GERMAIN M. et BUTTON J.-P. — Cycles d'agressivité et répartition verticale de quelques espèces de moustiques forestiers de la région de Yaoundé (Cameroun) — *Cab. O.R.S.T.O.M.*, sér. Ent. méd. Parasit., 1972, 10, 4, 309-325.
- 38 — RICKENBACH A., LE GONIDEC G. et RAVISSE P. — L'incidence des arbovirus isolés des moustiques dans une région forestière du sud Cameroun, la région de Yaoundé — *Bull. Soc. Path. exot.*, 1976, 69, 4, 372-381.
- 39 — ROBIN Y., CORNET M., HEME G. et LE GONIDEC G. — Isolement du virus de la dengue au Sénégal — *Ann. Microbiol.*, Paris, 1980, sous presse.
- 40 — ROCHE S. et ROBIN Y. — Infections humaines par le virus chikungunya à Rufisque (Sénégal), octobre-novembre 1966 — *Bull. Soc. méd. Afr. noire*, 1967, 12, 490-496.
- 41 — ROSEN L., TESH R.B., LIEN J.-C. et CROSS J.H. — Transovarial transmission of Japanese encephalitis virus by mosquitoes — *Science*, 1978, 199, 909-911.
- 42 — SALUZZO J.-F., GONZALEZ J.-P., HERVE J.-P. et GEORGES A.J. — Contribution à l'étude épidémiologique des arbovirus en Centrafrique : manifestation du virus chikungunya au cours des années 1978 et 1979 — *Bull. Soc. Path. exot.*, 1980, sous presse.
- 43 — SALUZZO J.-F., HERVE J.-P., GERMAIN M., GEOFFROY B., HUARD M., FABRE J., SALAUN J.-J., HEME G. et ROBIN Y. — Seconde série d'isolements du virus de la fièvre jaune, à partir d'*Aedes africanus* (Theobald), dans une galerie forestière des savanes semi-humides du sud de l'Empire centrafricain — *Cab. O.R.S.T.O.M.*, sér. Ent. méd. Parasit., 1979, 17, 1, 19-24.
- 44 — SERIE C., ANDRAL L., POIRIER A., LINDREC A. et NERI P. — Etudes sur la fièvre jaune en Ethiopie. 6. Etude épidémiologique — *Bull. Org. mond. Santé*, 1968, 38, 6, 879-884.
- 45 — SIMPSON D.I.H., HADDOW A.J., WILLIAMS M.C. et WOODALL J.P. — Yellow fever in central Uganda, 1964. 4 : Investigations on blood-sucking diptera and monkeys — *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 1965, 59, 4, 449-458.
- 46 — TESH R.B. et CHANIOTTS B.N. — Transovarial transmission of viruses by phlebotomine sandflies — *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 1975, 266, 125-134.
- 47 — TESH R.B., SAIDI S., JAVADIAN E. et NADIM A. — Studies on the epidemiology of sandfly fever in Iran — *Am. J. trop. Med. Hyg.*, 1977, 26, 2, 282-287.
- 48 — TOMORI O. et FABIYI A. — Orungo virus : a new agent from mosquitoes and man in Uganda and Nigeria — *Nig. med. J.*, 1977, 7, 1, 5-8.
- 49 — WATTS D.M., PANTUWATANA S., DE FOLIART G.R.,

YULL T.M. et THOMPSON W.H. — Transovarial transmission of La Crosse virus (California encephalitis group) in the mosquito *Aedes triseriatus* — *Science*, 1973, 182, 1140-1141.

50 — WOODALL J.P. — The viruses isolated from arthropods at the East African Virus Research Institute in the 26 years ending december 1963 — *Proc. E. Afr. Acad.*, 1964, 2, 141-146.