

## La recherche sur les arbovirus en Amazonie.

Par A.P.A. Travassos da Rosa, N. Degallier, J.P.  
Hervé, G.C. Sa Filho.

### Introduction.

#### Situation géographique.

L'Amazonie, telle que nous l'entendrons dans la suite de l'exposé, est la région comprenant le bassin de l'Amazonne, de ses tributaires et des fleuves adjacents du Vénézuéla et des Guyanes (Orénoque, Maroni et Oyapock). Cette aire est couverte pour sa presque totalité de forêts sempervirentes et, sur la périphérie, de savanes plus ou moins arborées et de forêts galeries le long des cours d'eau (51: p.1-82).

#### Généralités sur les arbovirus.

Les arbovirus (arthropod - borne - virus) sont des agents transmis biologiquement par des arthropodes (Insectes, Acariens) à des Vertébrés (12). Ces virus se multiplient dans les tissus des Vertébrés et circulent dans le sang au cours de la "phase virémique".

Les arthropodes "vecteurs" s'infectent au moment où ils s'alimentent sur un animal virémique. Après un certain temps appelé "cycle extrinsèque", pendant lequel le virus se multiplie dans les tissus du vecteur, ce dernier est capable de transmettre le virus au cours d'un repas sanguin.

Sur un total de 490 arbovirus catalogués au 31-XII-84, 146 (30%) ont été isolés pour la première fois dans le monde, en Amérique du Sud (Tableau 1). Parmi ceux-ci, 128 ont été découverts en Amazonie.

Une trentaine d'arbovirus présents dans cette région sont la cause de maladies chez l'homme ou les animaux domestiques. Ces virus sont capables de se manifester selon

TABLEAU 1

## NOMBRE D'ARBOVIRUS CONNUS PAR CONTINENT

CONTINENTS	NOMBRE DE VIRUS	%
AFRIQUE	128	26
ASIE	102	21
AUSTRALASIE	61	12
EUROPE	42	9
AMÉRIQUE DU NORD	104	21
AMÉRIQUE DU SUD	146	30
T O T A L	490	

4 tableaux cliniques, à savoir: la fièvre avec céphalées et arthralgies, la fièvre avec en plus un exanthème plus ou moins développé, la fièvre de type hémorragique, et enfin une fièvre s'accompagnant d'un syndrome encéphalitique (49: tableau 2).

La première de ces manifestations cliniques est causée par la majorité des arbovirus pathogènes pour l'homme. Le virus Mayaro est considéré comme le seul arbovirus de la région amazonienne qui puisse causer un exanthème généralisé (46).

Trois arbovirus (EEE, WEE et SLE) peuvent provoquer des altérations neurologiques chez l'homme et chez le cheval au cours d'épizooties.

La fièvre jaune, malgré l'existence d'un vaccin efficace, cause annuellement plusieurs milliers de cas en Amazonie (31 cas recensés dont 12 décès dans l'Etat de Para au Brésil en 1984, 61).

La dengue, meurtrière sous sa forme hémorragique, provoque chaque année des épidémies atteignant des centaines de milliers de personnes. A Cuba, par exemple, en 1981, 344.200 cas ont été recensés parmi lesquels 158 fatals, dont 101 ont touché des enfants de moins de 15 ans (59).

### **Recherche arbovirologique.**

La recherche en arbovirologie vise à mettre en oeuvre les moyens de contrecarrer la dissémination des agents pathogènes parmi les populations sensibles.

Les études concernent d'une part la pathogénicité, la biochimie et la systématique des arbovirus, d'autre part la bioécologie des hôtes et la dynamique des cycles de transmission.

### **Historique.**

#### **Localisation des recherches.**

Durant la première moitié du siècle, les études ont concerné presque exclusivement la fièvre jaune (Finley, in Reed : 23, 56). Le concept d'arbovirus, la notion de vecteur

TABLEAU 2

ARBOVIRUS PATHOGÈNES POUR L'HOMME OU LES ANIMAUX DOMESTIQUES EN AMAZONIE.

	FIÈVRE HÉMORRAGIQUE	FIÈVRE DU TYPE "DENGUE"	FIÈVRE A ENCÉPHALITE
ALPHAVIRUS : ENCEPHALITE EQUINE DE L'EST			+
MAYARO		+(exanthème)	
MUCAMBO		+	
TONATE		+	
ENCÉPHALITE EQUINE DU VÉNÉZUELA			+
ENCÉPHALITE EQUINE DE L'OUEST			+
FLAVIVIRUS : BUSSUQUARA		+	
DENGUE 1, 3, 4	+	+	
ILHEUS		+	
ENCÉPHALITE DE SAINT LOUIS			+
FIÈVRE JAUNE	+		
BUNYAVIRUS : TACAUMA		+	
WYEMYIA		+	
APEU		+	
CARAPARU		+	
ITAQUI		+	
MARITUBA		+	
MURUTUCU		+	
NEPUYO		+	
ORIBOCA		+	
RESTAN		+	
GUAROA		+	
CATU		+	
GUAMA		+	
OROPOUCHE		+	
PHLEBOVIRUS : ALENQUER		+	
CANDIRU		+	
RHABDOVIRUS : PIRY		+	
NON GROUPÉS : COTIA		+	

et d'hôte vertébré, les techniques d'isolement, l'utilisation d'animaux de laboratoire et enfin la mise au point d'un vaccin sont le fait de chercheurs de l'Armée américaine, de l'Institut Pasteur, ou dépendant de la fondation Rockefeller.

A partir des années 50, les études sur les arbovirus en Amazonie se sont particulièrement développées grâce à la mise en place de laboratoires spécialisés financés par la Fondation Rockefeller. Ainsi ont été créés en 1953 le **Trinidad Regional Virus Laboratory** (Port of Spain) et le **Belem Virus Laboratory** (Instituto Evandro Chagas, Belém, 25). Ce n'est qu'en 1967 que s'est ouvert le **Laboratoire des Arbovirus** de l'Institut Pasteur de la Guyane française (Cayenne).

Il convient aussi de citer le **Gorgas Memorial Laboratory of Tropical and Preventive Medicine** (Panama) où de nombreux virus également présents en Amazonie ont été isolés pour la première fois et étudiés.

C'est principalement dans ces Instituts et aux U.S.A. qu'a lieu l'identification des virus isolés en Amazonie bolivienne, péruvienne, colombienne, vénézuélienne et guyanaise.

### **Ecologie des arbovirus.**

#### **Arbovirus nouveaux pour le monde.**

Au 31 Décembre 1984, 128 espèces nouvelles d'arbovirus ont été décrites d'Amazonie et officiellement enregistrées (Tableau 3). Le Brésil a, lui seul, permis la découverte de 86 (67%) types viraux nouveaux.

#### **Les cycles de transmission.**

La connaissance des cycles de transmission des arbovirus dépend en premier lieu de la démonstration de leur présence dans les tissus d'hôtes vertébrés et/ou invertébrés (isolements, infections et transmissions expérimentales) et de l'étude de la distribution de l'immunité dans les populations naturelles de vertébrés (enquêtes sérologiques).

TABLEAU 3

ARBOVIRUS NOUVEAUX POUR LE MONDE ISOLÉS EN AMAZONIE  
(ENREGISTRÉS AU 31 DECEMBRE 1984).

1930 - 1939 - VENEZUELA	: 1	1
1940 - 1949 - BRESIL	: 1	
COLOMBIE	: 3	4
1950 - 1959 - BRESIL	: 18	
COLOMBIE	: 2	33
TRINIDAD	: 13	
1960 - 1969 - BOLIVIE	: 1	
BRESIL	: 37	
COLOMBIE	: 2	
GUYANE FRANÇAISE	: 1	48
PEROU	: 1	
SURINAM	: 1	
TRINIDAD	: 5	
1970 - 1979 - BRESIL	: 22	
EQUATEUR	: 8	34
GUYANE FRANÇAISE	: 3	
VENEZUELA	: 1	
1980 - 1984 - BRESIL	: 8	8
T O T A L	128	

Pour le virus de la Fièvre Jaune, 10 espèces de moustiques ont été trouvées infectées naturellement tandis que 15 espèces (plus une espèce de tique) ont transmis expérimentalement le virus (56).

Le statut de vecteur ne peut être attribué à un arthropode après un seul isolement, ce qui est ici le cas pour Aedes (Och.) fulvus et Anopheles (Ker.) neivai. Par contre, on considère comme **vectrices possibles**, les espèces aptes à transmettre expérimentalement le virus, mais chez lesquelles il n'a jamais été isolé in natura (tableau 4). Les **vecteurs confirmés** sont des moustiques à partir desquels le virus a été isolé dans la nature généralement à plusieurs reprises et avec lesquels la transmission a été réalisée expérimentalement en laboratoire (tableau 4). Ces vecteurs doivent en outre entretenir des rapports étroits avec les hôtes vertébrés du virus.

Ces derniers sont classés par MacIntosh (42) de la manière suivante:

-**hôtes primaires** qui entrent dans le cycle de maintien du virus amaril au niveau du foyer naturel. Cela semble être le cas pour la totalité des singes amazoniens et peut-être de quelques marsupiaux (5) dont le virus a été isolé in natura et/ou chez lesquels il s'est multiplié après infection expérimentale. Tous les Callitrichidae (Ouistitis) testés se sont révélés sensibles au virus amaril, l'infection étant le plus souvent fatale (37). De plus, plusieurs isollements ont été réalisés à partir de Callithrix jaccus penicillata (38).

Les Cebidae montrent la même sensibilité vis-à-vis du virus de la fièvre jaune. Ce dernier a été isolé à plusieurs reprises à partir des Singes Hurlleurs (Alouatta sp.) (2). Les Sagouins (Saimiri sp.), Singes de nuit (Aotus sp.) et les Singes Araignées (Ateles sp.) sont également très sensibles et présentent des taux élevés de mortalité (4, 6, 17).

Les Capucins (Cebus sp.) s'infectent facilement mais présentent une faible mortalité tout en acquérant une immunité durable (18). C'est la raison pour laquelle cet animal est utilisé comme témoin de la circulation du virus en un endroit déterminé (animal sentinelle ou enquête sérologique).

- **Hôtes secondaires**: il s'agit d'hôtes vertébrés qui ne figurent pas habituellement dans le cycle naturel du virus.

Par contre, ils s'infectent accidentellement en y pénétrant ou en étant contaminés par des vecteurs qui sortent du foyer. C'est le cas de l'homme qui, comme les autres primates, est très sensible à ce virus.

Le rôle vecteur des moustiques dépend à la fois de leurs contacts avec les singes et de leur longévité. Les trois espèces forestières vectrices confirmées au Brésil sont en effet fortement primatophiles.

Elles sont actives principalement au niveau de la canopée et s'alimentent en milieu de journée pendant le repos diurne des singes (45). Les moustiques infectés le restent toute leur vie; ainsi, Haemagogus janthinomys transmet la fièvre jaune à chaque repas au moins jusqu'au soixantième jour après son repas infectant (7). La longévité des femelles de Sabethes chloropterus est d'au moins deux mois (27).

Les moustiques jouent également un rôle dans la dispersion du virus, car leurs déplacements sont importants. Des expériences de marquage-lâcher-recapture ont en effet montré qu' Haemagogus janthinomys pouvait parcourir 11,5 km (13).

A partir de cet ensemble de résultats a été établi un schéma concernant l'épidémiologie de la fièvre jaune qui est généralement accepté dans la littérature des années 1980 (48). On distingue deux cycles: un cycle urbain et un cycle selvatique. Dans le premier, la transmission du virus a lieu d'homme à homme par l'intermédiaire du moustique Aedes aegypti (fièvre jaune épidémique). Dans le second, la transmission s'effectue entre les singes par l'intermédiaire de moustiques selvatiques (fièvre jaune enzootique). La sortie et le transport du virus depuis la forêt jusqu'aux agglomérations se fait par l'intermédiaire de l'homme.

Faisant suite à ces études sur la fièvre jaune, de très nombreuses souches ont été isolées à Belém (Institut E. Chagas, plus de 30.000 souches, publié en partie), à Trinidad (TRVL, 829 souches) et à Cayenne (I.P., environ 400 souches, 63, 55, 20).

Ces données ont fourni des informations sur les cycles de quelques arbovirus (47). L'écologie du virus Mayaro est tout à fait semblable à celle du virus Fièvre Jaune (mêmes vecteurs, mêmes hôtes vertébrés). De plus, il y a presque toujours simultanéité entre les épidémies de ces deux virus (40).

Le virus Oroupouche, qui a touché plus de 250.000 personnes en Amazonie durant ces 20 dernières années, est transmis au cours de sa phase épidémique par un Ceratopogonidae (Culicoides paraensis) et par Culex quinquefasciatus (41).

Le cycle selvatique, encore hypothétique, ferait intervenir des singes, des paresseux et des oiseaux comme "réservoir" et Aedes serratus et Coquillettidia venezuelensis comme "vecteur".

En forêt amazonienne, les virus du complexe de l'encéphalite équine du Vénézuéla sont tous associés à des rongeurs ou des marsupiaux terrestres et des moustiques du genre Culex (Melanoconion) (35). Cependant, les oiseaux jouent également un rôle dans l'écologie du virus de Tonate (44) et très certainement dans celle du virus de Cabassou.

Les quelques cas humains enregistrés sont dûs à des infections par piqûre de Culex (Mel.) durant les heures crépusculaires. En zone déboisée, les épidémies et épizooties, dues à des sérotypes légèrement différents (64), font intervenir plus de 25 espèces de moustiques des genres Aedes, Culex, Mansonia, Psorophora, Anopheles et Deinocerites.

Elles ont atteint 30.000 humains (300 morts) au Vénézuéla de 1962 à 1964 et 3.000 humains (30 morts) en Colombie en 1952 (9). Les décès chez les équins se comptent par centaines de milliers à Trinidad, au Vénézuéla et en Colombie.

Le virus de la dengue n'est connu en Amérique du Sud que sous sa forme épidémique avec comme seul vecteur interhumain Aedes aegypti (59).

### Recherches actuelles.

Les résultats passés ont abouti à un inventaire conséquent des arbovirus présents en Amazonie et à la description du cycle de plusieurs d'entre eux.

La mise au point de techniques récentes dans les domaines biochimiques, physiologiques et entomologiques permet une analyse plus détaillée des mécanismes intervenant dans la transmission et le maintien des arbovirus. Autre-

ment dit, les cycles apparemment bien élucidés apparaissent aujourd'hui beaucoup plus complexes. Certains des arbovirus signalés d'Amazonie ont pu faire l'objet d'études détaillées récentes en dehors de cette région (Amérique Centrale et Caraïbes, ou même Ancien Monde en ce qui concerne la dengue et la fièvre jaune). Lorsque les résultats ainsi obtenus ont une certaine importance pour l'écologie des arbovirus amazoniens, ils sont mentionnés.

#### Isolement et sérologie.

Le tableau 4 énumère les arbovirus nouveaux pour le Brésil à partir de 1980 (actualisation au 31 juin 1985).

Ces isollements sont dus en partie à une exploration suivie de nouvelles localités et à la récolte de matériel jusqu'ici peu exploité (Phlebotominae et Ceratopogonidae au sol et en canopée; tortues, etc...). Certains virus ont vu leur aire de répartition augmenter:

- Le sérotype 4 du virus de la dengue est signalé pour la première fois en Amérique du Sud, au Brésil (60) et ensuite à Trinidad (34);
- Le sérotype 1 du virus de la dengue a été isolé pour la première fois au Brésil (60)

En ce qui concerne l'écologie du virus amaril, il convient de mentionner les faits suivants:

- Haemagogus celeste, vecteur probable de la fièvre jaune, a été récolté pour la première fois au Brésil (Roraima: 60);
- Haemagogus albomaculatus, autre espèce de Culicidé signalée pour la première fois au Brésil, a permis l'isolement de plusieurs souches du virus de la fièvre jaune et se trouve désormais classé comme vecteur de cette arbovirose (30);
- Chiropotes satanas, singe répandu en forêt amazonienne, est confirmé comme hôte naturel du virus amaril (non publié);

Des enquêtes sérologiques réalisées au Guatemala ont révélé la présence d'anticorps contre le virus V.E.E. (sérotype enzootique) chez presque 10% des chauve-souris, hôtes jusqu'à présent insoupçonnés pour ce virus. Ces

TABLEAU 4

ARBOVIRUS NOUVEAUX ISOLÉS AU BRÉSIL DEPUIS 1980. VIRUS NOUVEAUX POUR LE MONDE : +; VIRUS NOUVEAUX POUR LE BRÉSIL (AMAZONIE) : X.

SOURCE DES ISOLEMENTS

VIRUS	CULICIDAE	PHLEBOTOMINAE FEMELLES	PHLEBOTOMINAE MÂLES	CERATOPOGONIDAE	RONGEUR	EDENTÉS	CHIROPTÈRE	CARNIVORE	HOMME
CARAJAS		+	+						
MARABA		+							
DENGUE 2	X								X
DENGUE 4	X								X
ORIXIMINA		+							
MUNGUBA		+							
JARI						+			
MONTE DOURADO						+			
ALMEIRIM		+							
SARACA		+							
XIBUREMA	+								
AR 397370		+							
AR 397956		+							
AR 407981			+						
AR 408005		+							
AR 413570			+		+				
AR 415948		+							
AR 415962		+							
AR 421710		+							
AR 422431	+								
AR 422535	+								
AN 422840							+		
AR 423137	+								
AN 423380								+	
AR 425269		+							
AR 427036				+					
AN 428329					+				
AR 428812		+							
AR 428815		+							
AR 433317		+							
AR 433343		+							
AR 434201		+							
AR 434948		+							

résultats ont été confirmés par un isolement viral et par des inoculations expérimentales (52,53).

### Transmission et pathogénéicité des souches d'arbovirus.

La transmission des arbovirus dépend à la fois de la nature des souches virales et de celle des souches de moustiques impliquées. De même leur pathogénéicité est liée à leur origine.

Deux arbovirus ont fait l'objet d'études particulières à cet égard: le complexe V.E.E. et l'encéphalite de Saint Louis.

Dans le cas des virus du complexe V.E.E., l'origine épizootique ou enzootique des souches leur confère des différences importantes de pathogénéicité et d'aptitude à être transmises. Ainsi, **Mackensie & al.** (39) ont montré qu'une souche isolée sur cheval pouvait être environ cent millions de fois plus virulente pour les chevaux qu'une souche du même virus isolée à partir de moustiques en dehors de tout contexte épizootique.

Les souches d'origine épizootique sont également transmises par un vecteur "épizootique" (*Aedes taeniorhynchus*) à des taux plus élevés que celles d'origine enzootique (36). Inversement, les souches enzootiques infectent plus facilement les vecteurs "enzootiques" (*Culex taeniopus*) que les souches épizootiques (62).

Les études réalisées avec le virus de l'encéphalite de Saint Louis ont abouti à des conclusions similaires. Des souches isolées d'oiseaux et de moustiques ornithophiles sont très virulentes pour le souriceau tandis que d'autres isolées de rongeurs et de carnivores sont faiblement virulentes (43).

Treize souches d'*Aedes aegypti* d'origines différentes ont montré une capacité variable à s'infecter avec le virus de la dengue (1-4) (29). Des résultats analogues ont été obtenus avec la fièvre jaune et le même moustique (1).

La transmission transovarienne est le mécanisme qui permet le passage d'un virus d'une génération d'arthropode à la suivante sans qu'un vertébré ne serve d'hôte intermédiaire. Cette transmission pourrait expliquer la survie de certains virus durant l'hiver dans les pays tempérés où les

taux de transmission verticale peuvent être élevés.

En Amazonie, seuls des virus isolés de phlébotomes semblent se maintenir régulièrement selon le même mécanisme. Ainsi, 4 espèces virales différentes ont été isolées des mâles de phlébotomes au Brésil. Tesh (58) signale également de nombreux cas similaires au Panama.

La transmission transovarienne a été démontrée expérimentalement pour les principaux flavivirus. C'est le cas de la fièvre jaune avec Aedes aegypti (8) et Haemagogus equinus(26) et du virus de l'encéphalite de Saint Louis avec divers vecteurs nord américains (58). Le virus de la dengue a été non seulement transmis expérimentalement par Aedes aegypti (50) mais aussi isolé à partir d'adultes de ce moustique issus d'oeufs récoltés in natura à Trinidad (34).

### Bioécologie des vecteurs.

Les informations sur la bioécologie des vecteurs des principaux arbovirus sont nombreuses. Ces données concernent les cycles d'agressivité, la répartition verticale, les variations saisonnières de densité, la nature des gîtes larvaires, etc. (56, 3).

Cependant, certains aspects n'ont été étudiés que plus récemment grâce à l'utilisation de techniques de dissection des moustiques femelles mises au point par Detinova (22). Ces techniques permettent la détermination du taux de femelles pares au sein des populations de vecteurs, paramètre indispensable à l'évaluation de leur taux de survie et par là, du risque épidémiologique que ces vecteurs représentent.

Culex (Mel.) portesi, moustique à partir duquel ont été isolés au moins 28 types d'arbovirus dans le nord de l'Amérique du Sud (54), a été étudié à cet égard en Guyane française, au Brésil et à Trinidad (19, 16, 15). Les taux de parturité sont maximums en début et en fin de saison des pluies, période durant laquelle les virus du complexe V.E.E., des groupes Guama et C sont isolés plus fréquemment (21). La détermination de la durée du cycle gonotrophique (intervalle de temps séparant 2 repas consécutifs) de ce moustique, associée à la connaissance du taux de parturité, a permis d'estimer son taux de survie journalier. Durant les périodes envisagées ci-dessus, la valeur de ce dernier est égale à 0,98. De cette valeur élevée, on déduit qu'une forte proportion de moustiques infectés transmettront le virus

pendant une durée importante.

Chez Haemagogus janthinomys, vecteur majeur de la fièvre jaune en Amazonie, la durée du cycle gonotrophique établie en laboratoire a une valeur moyenne égale à 10 jours. Le taux de survie quotidien des femelles de cette espèce est estimé à 0,95 dans une forêt des environs de Belém. La courbe de mortalité théorique déduite de ces valeurs montre que, en cas d'épizootie amarile, plus d'un pour cent d'une population de femelles infectées sont encore vivantes au bout de trois mois (65).

### **L'écologie de la fièvre jaune en Amazonie: concepts actuels.**

La conception classique de l'épidémiologie de la fièvre jaune fait intervenir un cycle urbain et un cycle selvatique (v. ci-dessus).

Des données écologiques nouvelles sur ce virus ont réactualisé des concepts anciens qui n'avaient pas été largement acceptés (56, 31, 30):

-les singes infectés par le virus amaril font une virémie de courte durée (2-6 jours) durant laquelle un grand nombre de moustiques peuvent s'infecter. On parle alors du rôle amplificateur des singes;

-l'acquisition par le singe d'une immunité définitive (ou sa mort) lui fait perdre sa qualité d'hôte potentiel du virus et par conséquent, le singe ne peut en aucun cas être considéré comme réservoir. Par contre, le virus se maintient chez le moustique durant toute sa vie (1-3 mois) ou peut-être durant plusieurs générations, par transmission transovarienne. Il est donc logique de qualifier le moustique de "vecteur-réservoir" (28);

-le virus peut être transporté d'une localité à une autre (plusieurs km) à la fois par le singe et par le moustique qui jouent donc tous deux le rôle de disséminateur.

Cependant, ces concepts et le schéma épidémiologique qui en découle ne sont pas entièrement satisfaisants pour expliquer certains faits qui se sont produits au cours d'épidémies en Amazonie, plus précisément au Brésil.

Ainsi, au cours de l'épidémie de 1984 (Para), ont été notifiés des cas de fièvre jaune chez des personnes des deux sexes, de tous âges (61).

Lors d'épidémies antérieures, il s'agissait de personnes de sexe masculin, d'un âge moyen de 30 ans (généralement des forestiers ou des chasseurs). Le vecteur incriminé était Haemagogus janthinomys, moustique exclusivement forestier.

En 1984, Haemagogus albomaculatus, moustique récolté pour la première fois au Brésil, a permis l'isolement de deux souches du virus amaril. Capturée autour et à l'intérieur des habitations, cette espèce doit être considérée comme le vecteur péridomestique.

Il est aujourd'hui démontré que, à l'intérieur d'une localité déterminée, pour chaque cas diagnostiqué de fièvre jaune typique, il existe de nombreux cas asymptomatiques qui passent généralement inaperçus. Ainsi, au Brésil, les enquêtes sérologiques réalisées par l'Institut E. Chagas au cours d'épidémies selvatiques ont montré que 91% des atteintes amariles sont atypiques (57). Une hypothèse pouvant expliquer ce phénomène est qu'un passage répété chez l'homme est nécessaire aux souches pour leur expression sous une forme virulente (24).

Autrement dit, l'existence d'un cycle Haemagogus-Homme-Haemagogus est indispensable à l'apparition de cas susceptibles d'être diagnostiqués cliniquement. Les cas isolés de fièvre jaune selvatique, appelés "cas sporadiques", ne seraient en réalité que la manifestation de ce cycle inapparent (épidémie cryptique: 30).

Les enquêtes sérologiques réalisées parmi les populations indigènes révèlent des taux d'immunité croissants en fonction de l'âge (11, 10). Ces taux sont en général d'un niveau tel que des cas secondaires (fatals) sont peu probables. Néanmoins, cette situation peut exister exceptionnellement comme l'a montré l'isolement récent d'une souche à partir d'un indien Wayapi de l'Amapa (non publié).

Nos connaissances sur l'écologie de la fièvre jaune sont résumées ci-après.

Le virus amaril est présent en permanence dans la population culicidienne vectrice avec passage obligatoire chez le singe (fièvre jaune selvatique enzootique). Le cycle Haemagogus-singe-Haemagogus a lieu dans la canopée. Le passage du virus à l'homme se fait au niveau du sol le plus

TABLEAU 5

## VECTEURS DE LA FIEVRE JAUNE EN AMAZONIE

ESPÈCES	TRANSMISSION EXPERIMENTALE	ISOLEMENTS <u>IN NATURA</u>	IMPORTANCE DANS LA TRANSMISSION
<i>Aedes (Stegomyia) aegypti</i>	+	+	++++
<i>Haemagogus (Haemagogus) janthinomys</i>	+	+	++++
<i>Haemagogus (Haemagogus) albomaculatus</i>		+	+++
<i>Haemagogus (Haemagogus) equinus</i>	+	+	+++
<i>Haemagogus (Haemagogus) lucifer</i>	+	+	++
<i>Haemagogus (Conopostegus) leucoceleenus</i>	+	+	++
<i>Sabethes (Sabethoides) chloropterus</i>	+	+	++
<i>Haemagogus (Haemagogus) celeste</i>	+		+
<i>Aedes (Ochlerotatus) scapularis</i>	+		+
<i>Aedes (Ochlerotatus) fulvus</i>		+	+
<i>Aedes (Ochlerotatus) taeniorhynchus</i>	+		+
<i>Trichoprosopon (Runchomyia) frontosum</i>	+		+
<i>Amblyomma cajennense</i>	+		?
<i>Anopheles (Kerteszia) neivai</i>		+	-
<i>Culex (Culex) quinquefasciatus</i>			-

souvent en forêt et parfois en lisière (fièvre jaune selvatique épidémique et fièvre jaune selvatique sporadique. Son transport depuis la canopée est le fait du moustique.

Les épidémies urbaines de fièvre jaune sont uniquement dues à Aedes aegyptii (fièvre jaune épidémique urbaine).

C'est l'homme qui assure le transport du virus de la forêt à la ville.

### Discussions et perspectives.

Le seul arbovirus amazonien dont l'écologie semble bien connue est la fièvre jaune. Cependant, le devenir du virus en période inter-épizootique reste un problème non élucidé.

Si l'on admet qu'après une épizootie, une forte proportion des singes est immunisée, le virus ne dispose que de deux moyens pour se maintenir. Il peut soit se déplacer à la rencontre de populations de singes non immunisés, soit rester présent chez le moustique grâce à la transmission transovarienne et au phénomène de diapause des oeufs.

Nos connaissances en ce qui concerne les autres arbovirus évoqués précédemment sont au moins aussi incomplètes.

Alors que de récents travaux en Afrique ont montré l'existence d'un cycle selvatique de la dengue (14, 33), ce virus n'est connu en Amérique du Sud que par son cycle urbain.

Il en est de même pour le virus Oropouche qui semble disparaître durant les périodes inter-épizootiques.

Des isolements du virus Mayaro à partir de moustiques non vecteurs de la fièvre jaune laissent à penser que les cycles de ces virus diffèrent légèrement.

En ce qui concerne les encéphalites équines, la multitude des hôtes actuellement connus et l'existence de nombreux sérotypes rendent difficile la réalisation d'une synthèse épidémiologique.

Enfin, l'énorme majorité des autres arbovirus amazo-

niens ne sont connus que par des isollements occasionnels. Parmi ceux-ci, les virus de Phlébotomes sont souvent isolés à partir de mâles, ce qui suggère une intervention importante de la transmission transovarienne dans le cycle de ce virus (58, 32).

Il est évident que la mise en valeur et le développement des pays situés en zone intertropicale sont étroitement liés aux problèmes de santé publique. La lutte contre les arboviroses humaines et animales constitue une part importante des efforts à réaliser en ce domaine.

Seule une compréhension détaillée de l'écologie des arbovirus est à même de fournir les informations permettant de prévoir les épidémies (modélisation prévisionnelle), et d'organiser une lutte efficace au moindre coût.

Le bilan rapide des connaissances sur les arbovirus d'Amazonie a montré que les aspects ignorés de leur écologie sont nombreux.

## Bibliographie.

1. AITKEN T.H.G., DOWNS W.G. & SHOPE R.E., 1977.- Aedes aegypti strain fitness for yellow fever virus transmission. Amer. J. Trop. Med. Hyg., 26 (5): 985-989.
2. ANDERSON C.R. & DOWNS W., 1955.- The isolation of yellow fever virus from the livers of naturally infected red howler monkeys. Amer. J. Trop. Med. Hyg., 4: 662-664.
3. ARNELL J.H., 1973.- Mosquito studies (Diptera, Culicidae). XXXII. A revision of the genus Haemagogus. Contrib. Amer. Ent. Inst., 10 (2): 1-174.
4. BATES M., 1944.- The Saimiri monkey as an experimental host for the virus of Yellow Fever. Am. J. Trop. Med., 24 (2): 83-89.
5. BATES M., 1944.- Experiments with the virus of yellow fever in marsupials, with special reference to brown and grey masked Opossums. Am. J. Trop. Med., 24 (2): 91-103.
6. BATES M. & ROCA-GARCIA M., 1945.- The Douroucouli (Aotus) in laboratory cycles of yellow fever. Am. J. Trop. Med., 25 (5): 385-389.
7. BATES M. & ROCA-GARCIA M., 1946.- Experiments with various colombian marsupials and primates in laboratory cycles of yellow fever. Am. J. Trop. Med., 26 (4): 437-453.
8. BEATY B.J., TESH R.B. & AITKEN T.H.G., 1980.- Trans-ovarial transmission of yellow fever virus in Stegomyia mosquitoes. Amer. J. Trop. Med. Hyg., 29 (1): 125-132.
9. BERGE T.O., 1975.- International catalogue of arbovirus including certain other viruses of vertebrates, 2d ed., U.S. Dep. Health, Education and Welfare, Atlanta, Georgia, Publ. n° (CDC) 75-8301, 789 pp.
10. BLACK F.L., HIERHOLZER W. J., PINHEIRO F.P., EVANS A.S., WOODALL J.P., OPTON E.M., EMMONS J.E., WEST B.S., EDSALL G., DOWNS W.G., WALLACE G.D., 1974.- Evidence for persistence of infectious

agents in isolated human populations. Am. J. Epid., **100** (3): 230-250.

11. BLACK F.L., WOODALL J.P., EVANS A.S., LIEBHABER H., HENLE G., 1970.- Prevalence of antibody against viruses in the Tiriyo, an isolated amazon tribe. Amer. J. Epid., **91** (4): 430-438.
12. CASALS J., 1957.- Viruses: the versatile parasites. The arthropod - borne group of animal viruses. Trans. N.Y. Acad. Sc., ser. II, **19** (3): 219-235.
13. CAUSEY O.R., KUMM H.W., & LAEMMERT H.W. Jr., 1950.- Dispersion of forest mosquitoes in Brazil: further studies. Amer. J. Trop. Med., **30**: 301-312.
14. CORDELLIER R., BOUCHITE B., ROCHE J.C., MONTENY N., DIACO B., & AKOLIBA P., 1983.- Circulation selvatique du virus Dengue 2 en 1980, dans les savanes subsoudaniennes de Côte d'Ivoire. Cah. ORSTOM, Entom. Méd. et Parasitol. **21** (3): 165-179.
15. DAVIES J.B., 1975.- Studies on Culex (Melanoconion) portesi and Culex (Melanoconion) taeniopus, mosquitoes in Trinidad. Ph. D. Thesis, Univ. of London, multigr. 257 pp.
16. DAVIES J.B., CORBET P.S., GILLIES M.T. & Mc CRAE A.W.R., 1971.- Parous rates in some amazonian mosquitoes collected by three different methods. Bull. ent. Res. **61** (1): 125-132.
17. DAVIS N.C., 1930.- The transmission of Yellow Fever. Experiments with the "Woolly Monkey" (Lagothrix lagotricha Humboldt), the "Spider Monkey" (Ateles ater F. Cuvier) and the "Squirrel Monkey" (Saimiri sciureus Linnaeus). J. Exper. Med., **51** (5): 703-720.
18. DAVIS N., 1930.- Susceptibility of Capuchin (Cebus) monkeys to Yellow Fever virus. Am. J. Trop. Med. Hyg., **11** (2): 321-334.
19. DEGALLIER N., 1979.- Le cycle gonotrophique de Culex portesi Senevet et Abonnenc en Guyane française. Cah. ORSTOM, ser. Ent. med. et Parasitol., **17** (1): 13-17.
20. DEGALLIER N. 1982. Les arbovirus selvatiques en Guyane

française et leurs vecteurs. Thèse 3ème Cycle, Univ. Paris VI. ORSTOM, multigr., 74 pp.+ annexes 1-5.

21. DEGALLIER N., DIGOUTTE J.P. & PAJOT F.X., 1978.- Epidémiologie de deux arbovirus du complexe V.E.E. en Guyane française: données préliminaires sur les relations virus - vecteurs. Cah. ORSTOM, ser. Ent. med. et Parasitol., 16 (3): 209-221.
22. DETINOVA T.S., 1963.- Méthodes à appliquer pour classer par groupes d'âges les Diptères présentant une importance médicale. Org. Mond. Santé, ser. Monogr., 47, 220 pp.
23. DOWNS W.G., 1982.- History of epidemiological aspects of yellow fever. Yale J. Biol. Med., 55: 179-185.
24. DOWNS W.G., 1982.- The known and the unknown in yellow fever ecology and epidemiology. Ecology of Disease, 1 (2/3): 103-110.
25. DOWNS W.G., 1982.- The Rockefeller foundation virus program: 1951-1971 with update to 1981. Ann. Rev. Med., 33: 1-29.
26. DUTARY B.E. & LEDUC J.W., 1981.- Transovarial transmission of yellow fever virus by a sylvatic vector, Haemagogus equinus. Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg., 75 (1): 128.
27. GALINDO P., 1958.- Bionomics of Sabethes chloropterus Humboldt, a vector of sylvan yellow fever in middle America. Am. J. Trop. Med. Hyg., 7 (4): 429-440.
28. GERMAIN M., MOUCHET J., CORDELLIER R., CHIPPAUX A., CORNET M., HERVE J.P., SUREAU P., FABRE J. & ROBIN Y., 1978.- Epidémiologie de la fièvre jaune en Afrique. Med. Mal. infect., 2: 69-77.
29. GUBLER D.J., NALIM S., TAN R., SAIPAN H. & SAROSO J.S., 1979.- Variation in susceptibility to oral infection with Dengue viruses among geographic strains of Aedes aegypti. Am. J. Trop. Med. Hyg., 28 (6): 1045-1052.
30. HERVE J.P., DEGALLIER N., TRAVASSOS DA ROSA A.P.A. & SA FILHO G.C., 1985.- A febre amarela silvestre no

Brasil e os riscos de propagação urbana. Hiléia Médica, 7 (1): 31-40.

31. HERVE J.P. & TRAVASSOS DA ROSA A., 1983.- Ecologia da febre amarela no Brasil. Revista da Fundação SESP, 28 (1): 11-19.
32. HERVE J.P., TRAVASSOS DA ROSA A.P.A., SA FILHO G.C., TRAVASSOS DA ROSA J.F. & PINHEIRO F.P., 1984.- Mise en évidence du virus Pacui chez Lutzomyia flaviscutellata (Phlebotominae). Conséquences épidémiologiques. Cah. ORSTOM, ser. Ent. méd. et Parasitol., 12 (3): 207-212.
33. HERVY J.P., LEGROS F., ROCHE J.C., MONTENY N. & DIACO B., 1984.- Circulation du virus Dengue 2 dans plusieurs milieux boisés des savanes soudaniennes de la région de Bobo-Dioulasso (Burkina Faso). Considérations entomologiques et épidémiologiques. Cah. ORSTOM, sér. Ent. med. et Parasitol., 22 (2): 135-144.
34. HULL B., TIKASINGH E., SOUZA M. (de) & MARTINEZ R., 1984.- Natural transovarial transmission of Dengue 4 virus in Aedes aegypti in Trinidad. Amer. J. Trop. Med. Hyg., 33 (6): 1248-1250.
35. JONKERS A.H., SPENCE L., DOWNS W.G., AITKEN T.H.G. & WORTH C.B., 1968.- Arbovirus studies in Bush Bush forest, Trinidad, W.I., September 1959 - December 1964. VI. Rodent-associated viruses (VEE and agents of groups C and Guama): isolations and further studies. Am. J. Trop. Med. Hyg., 17 (2): 285-298.
36. KRAMER L.D. & SCHERER W.F., 1976.- Vector competence of mosquitoes as a marker to distinguish central american and mexican epizootic from enzootic strains of Venezuelan encephalitis virus. Amer. J. Trop. Med. Hyg., 25 (2): 336-346.
37. LAEMMERT H.W. Jr., 1944.- Susceptibility of marmosets to different strains of yellow fever virus. Am. J. Trop. Med., 24 (2): 71-81.
38. LAEMMERT H.W. Jr. & FERREIRA L. de C., 1945.- The isolation of Yellow Fever Virus from wild-caught marmosets. Am. J. Trop. Med., 25 (3): 231-232.

39. MACKENZIE R.M., SIGER J. de & PARRA D., 1976.- Venezuelan equine encephalitis virus: comparison of infectivity and virulence of strains V-38 and P 676 in Donkeys. Am. J. Trop. Med. Hyg., 25 (3): 494-499.
40. LEDUC J.W., PINHEIRO F.P. & TRAVASSOS DA ROSA A.P.A., 1981.- An outbreak of Mayaro virus disease in Belterra, Brazil. II: Epidemiology. Am. J. Trop. Med. Hyg., 30 (3): 682-688.
41. LINLEY J.R., HOCH A.L. & PINHEIRO F.P., 1983.- Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) and human health. J. Med. Ent., 20 (4): 347-364.
42. McINTOSH B.M., 1975.- Mosquitoes as vectors of viruses in Southern Africa. Entomology Mem. Dep. Agric. Techn. Serv. Rep. S. Afr., N° 43: 1-18, 2 pl.
43. MONATH T.P., CROPP C.B., BOWEN G.S., KEMP G.E., MITCHELL C.J. & GARDNER J.J., 1980.- Variation in virulence for mice and rhesus monkeys among St. Louis encephalitis virus strains of different origin. Am. J. Trop. Med. Hyg., 29 (5): 948-962.
44. MONATH T.P., LAZUICK J.S., CROPP C.B., RUSH W.A., CALISHER C.H., KINNEY R.M., TRENT D.W., KEMP G.E., BOWEN G.S. & FRANCY D.B., 1980.- Recovery of Tonate virus ("Bijou bridge" strain), a member of the Venezuelan Equine Encephalomyelitis virus complex, from Cliff swallow nest bugs (Oeciacus vicarius) and nestling birds in North America. Am. J. Trop. Med. Hyg., 29 (5): 969-983.
45. PANDAY R.S., 1974.- Mosquito ecology in relation to the transmission of pathogens in Surinam. Thèse, Paramaribo, Surinam, 203 pp.
46. PINHEIRO F.P., 1980.- Situação das arbovirozes na região amazônica. Rev. Fund. S.E.S.P., 25 (2): 37-58.
47. PINHEIRO F.P., 1981.- Arboviral zoonose in South America. Mayaro fever (159-164), Mucambo fever (164-168), Bussuquara fever (168-171), Oropuche fever (177-181), group C Bunyaviral fevers (182-187), Piry fever (187-190). In: CRC Handbook series in zoonoses: viral Zoonoses, Ed. G.W. Beran, Boca Raton.

48. PINHEIRO F. P. & MORAES M.A.P., 1978.- Febre amarela. In: Diagnostico e tratamento das Doencas Infectuosas e Parasitarias. Ed. J. Neves, Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, : 240-250.
49. PINHEIRO F.P., TRAVASSOS DA ROSA A.P.A. & TRAVASSOS DA ROSA J.F., 1978.- Arboviroses. In: Diagnostico e Tratamento das Doencas Infectuosas e Parasitarias. Ed. J. Neves, Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, : 231-239.
50. ROSEN L., SHROYER D.A., TESH R.B., FREIER J.E. LIEN J.C. 1983. Transovarial transmission of Dengue viruses by mosquitoes: Aedes albopictus and Aedes aegypti. Amer. J. Trop. Med. Hyg., 32 (5): 1108-1119.
51. RIZZINI C.T., 1979.- Tratado de fitogeografia do Brasil. Aspectos sociologicos e floristicos. 2° Vol. Ed. HUCITEC, Universidade de São Paulo, Brasil, 374 pp.
52. SEYMOUR C., DICKERMAN R.W. & MARTIN M.S., 1978.- Venezuelan Encephalitis virus infection in neotropical bats. I: Experimental infection. Am. J. Trop. Med. Hyg., 27 (2): 290-296.
53. SEYMOUR C., DICKERMAN R.W. & MARTIN M.S., 1978.- Venezuelan Encephalitis virus infection in neotropical bats. II: Natural infection in a Guatemalan Enzootic focus. Am. J. Trop. Med. Hyg., 27 (2): 297-306.
54. SIRIVANAKARN S. & DEGALLIER N., 1981.- Redescription of Culex (Melanoconion) portesi Sevenet et Abonnenc, 1941, with notes on synonymy. Mosquito Systematics, 13 (2): 153-167.
55. SPENCE L., JONKERS A.H. & GRANT L.S., 1968.- Arboviruses in the caribbean islands. In: Progress in Medical Virology, vol 10: 415-486. J.L. Melnick Ed. Houston, Texas.
56. STRODE G.K., 1951.- Yellow Fever. Mac Graw-Hill, New York, Toronto, London, 710 pp.
57. TAUIL P.L., 1982.- Febre amarela no Brasil, Estado actual e perspectiva. Rev. Ass. Med. Brasil, 28 (supl. n°1): 17-21.

58. TESH R.B., 1984.- Transovarial transmission of arboviruses in their invertebrate vectors. In: Current topics in vector research, vol 2: 57-76. K.F. Harris ed., New York, 277 pp.
59. TONN R.J., FIGUEREDO R. & URIBE L.J., 1982.- Aedes aegypti, yellow fever and dengue in the Americas. Mosq. News, 42 (4): 497-501.
60. TRAVASSOS DA ROSA A.P.A., ROCHA J.M., SILVA O.V. & LINS Z., 1982.- Surto de Dengue em Boa Vista, Território de Roraima, Brasil. Bol. Epidemiol., 14 (9): 93-100.
61. TRAVASSOS DA ROSA A.P.A., VASCONCELOS P. da C., HERVE J.P. & TRAVASSOS DA ROSA J.F.S.T., 1984.- Febre amarela silvestre no Estado do Para, Brasil. Bol. Epidemiol., 16 (15-16): 97-104.
62. WEAVER S.C., SCHERER W.F., CUPP E.W. & CASTELLO D.A., 1984.- Barriers to dissemination of Venezuelan Encephalitis viruses in the middle american enzootic vector mosquito, Culex (Melanoconion) taeniopus. Amer. J. Trop. Med. Hyg., 33 (5): 953-960.
63. WOODALL J.P., 1967.- Virus research in Amazonia. in: Atas do Simposio sobre a Biota amazônica, 6 (Pat.): 31-63. Rio de Janeiro, 297 p.
64. YOUNG N.A. & JOHNSON K.M., 1969.- Antigenic variants of Venezuelan Equine Encephalitis virus: their geographic distribution and épidémiologic significance. Am. J. Epidemiol., 89 (3): 286-307.
65. HERVE J.P., SA FILHO G.C., TRAVASSOS DA ROSA A.P.A. & DEGALLIER N., 1985.- Bio-écologie d'Haemagogus (Haemagogus) janthinomys Dyar au Brésil. Etablissement du cycle gonotrophique en laboratoire et estimation du taux de survie. Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol., 23 (3): 203-208.