

**Arbovirus transmis par des Tiques et pathogènes
pour l'homme ou pour les animaux domestiques**

par Claude CHASTEL & Jean-Louis CAMICAS

INTRODUCTION

Par leur importance, les Tiques se situent immédiatement après les Moustiques en tant que vecteurs d'arbovirus (15). Leur rôle dans l'entretien et la diffusion de certains de ces virus est considérable : elles interviennent à la fois comme vecteurs et comme réservoirs.

En effet, les Tiques sont des Arthropodes rustiques, résistants aux conditions hostiles et doués d'une bonne longévité. Comme elles restent infectées toute leur vie, que l'infection se transmet à travers les divers stades et que, de plus,

21 DEC. 1984

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

N° : 16.232 ex 1

Cote B

la transmission transovarienne des arbovirus est assez répandue chez les Tiques, elles assurent efficacement l'entretien de ces agents. D'autre part, les Tiques infectées peuvent être véhiculées à distance par leurs hôtes et, lorsqu'il s'agit d'Oiseaux migrateurs, la diffusion intracontinentale et intercontinentale des virus est assurée (41, 44, 68).

A la fin de 1981, 446 virus étaient répertoriés au « Catalogue des Arbovirus et autres virus sélectionnés de Vertébrés » (20). Sur ce total, 98, soit 22 %, sont habituellement transmis par des Tiques ou ont été isolés occasionnellement de Tiques naturellement infectées. De plus, 19 à 23 de ces virus associés à des Tiques sont connus comme pathogènes pour l'homme, et 3 sont capables d'entraîner des épizooties extensives chez les animaux domestiques. Ces chiffres soulignent l'importance des arbovirus associés à des Tiques et justifient les nombreuses revues générales qui ont été consacrées à ces agents (15, 16, 43, 45, 47, 49, 50, 53).

Nous examinerons les virus associés à des Tiques sous un triple aspect :

1. leur structure, dans la mesure où elle peut expliquer leur transmissibilité par des Acariens ;
2. leur pouvoir pathogène pour l'homme ;
3. leur pouvoir pathogène pour les animaux domestiques.

I. — CLASSIFICATION STRUCTURALE DES ARBOVIRUS ASSOCIÉS A DES TIQUES

Les arbovirus constituent un vaste ensemble de virus réunis par un facteur écologique commun : l'aptitude à être transmis de façon active par un Arthropode vecteur hématophage chez lequel ils se multiplient. Mais d'un point de vue structural, ils sont très hétérogènes puisqu'ils se répartissent en 11 familles, une quinzaine de genres et 56 groupes sérologiques (20). Le terme d' « arbovirus » n'a donc aucun sens taxinomique, mais il reste commode sur le plan pratique pour désigner les agents qui sont sous revue.

En ce qui concerne les arbovirus associés à des Tiques, ils appartiennent à 8 familles, mais certains genres de ces familles ne sont pas du tout représentés, ce qui doit avoir une signification biologique fondamentale.

1. Famille des Togaviridae

Dans le genre *Alphavirus* qui comprend 25 virus transmis par des Moustiques et éventuellement par des Punaises (Fort Morgan, Tonate), seuls les virus Sindbis et Chikungunya ont été isolés occasionnellement de Tiques. Le virus Sindbis a été obtenu de *Hyalomma marginatum marginatum* en Sicile (39) et de *H. anatolicum anatolicum* au Tadjikistan (56), mais ces isollements n'ont probablement qu'une signification limitée dans la mesure où ce virus circule normalement entre des Oiseaux et des Moustiques, encore qu'il ait pu être isolé d'un autre Acarien, *Bdellonyssus bursa*, en Inde (5).

Le virus Chikungunya a été isolé au Sénégal d'*Ornithodoros (Theriodoros) sonrai* (86), mais il a été montré expérimentalement que cette Tique ne pouvait en aucun cas être considérée comme un vecteur, car la survie du virus n'y dépasse pas 11 jours (14).

Il s'agit donc probablement, dans les deux cas, d'une survie du virus chez des Acariens gorgés sur des hôtes virémiques, et les *Alphavirus* apparaissent peu aptes ou inaptes à la transmission par des Tiques.

Dans le genre *Flavivirus*, par contre, il existe de nombreux arbovirus associés à des Tiques, dont certains ont une importance médicale ou vétérinaire majeure. Certains de ces virus appartiennent au complexe des encéphalites transmises par des Tiques qui comprend 9 virus (20), dont ceux de l'encéphalite verno-estivale russe, de l'encéphalite européenne à Tiques, de la maladie de la forêt de Kyasanur, du louping ill, de la fièvre hémorragique d'Omsk, ainsi que les virus Powassan et Langat.

D'autres *Flavivirus* sont également transmis par des Tiques mais n'appartiennent pas au complexe. Ce sont les virus Kadam, Karshi, Kumlinge, Royal Farm, Tyuleny et Saumarez Reef. Seuls les deux derniers, tous deux liés à des Oiseaux de mer et transmis par *Ixodes uriae*, sont potentiellement pathogènes pour l'homme (21). Tyuleny est d'ailleurs proche du virus de l'encéphalite japonaise, un *Flavivirus* transmis par des Moustiques en Extrême-Orient.

Enfin, deux *Flavivirus* habituellement transmis par des Moustiques et tous deux pathogènes pour l'homme ont été également isolés de Tiques, ce qui peut avoir une importance épidémiologique considérable. Le virus West Nile, largement répandu en Afrique, au Moyen-Orient, en Europe méridionale et en Inde, est habituellement entretenu dans un cycle sauvage faisant intervenir des Oiseaux et des Moustiques (*Mansonia*, *Culex*). Mais ce même virus a été isolé de façon répétée à partir de Tiques: *Argas hermanni* en Egypte, *Hyalomma marginatum marginatum*, *H. detritum* et *Ornithodoros (Alectorobius) capensis* [en fait plutôt *O. (A.) maritimus*] en U.R.S.S. Toutes ces Tiques peuvent participer à des cycles courts et assurer la conservation prolongée du virus West Nile dans des conditions hostiles (hiver rigoureux, extrême sécheresse, etc.).

Mais, bien plus intéressants encore, sont les isollements récents du virus de la fièvre jaune à partir de Tiques *Amblyomma variegatum* récoltées sur du bétail en République Centrafricaine, ou de leur descendance (34). C'est la première fois qu'un Acarien se trouve impliqué dans le cycle de circulation selvatique du virus de la fièvre jaune (1).

2. Famille des Bunyaviridae

Avec plus de 200 virus décrits, c'est la plus vaste famille des arbovirus. Elle comprend quatre genres bien définis (6): *Bunyavirus*, *Nairovirus*, *Phlebovirus*, *Uukuvirus* et un genre d'attente, dit *Bunyavirus-like*.

Il est remarquable que le genre *Phlebovirus*, qui est constitué de 30 virus transmis par des Moustiques et/ou par des Phlébotomes, ne comprenne aucun virus associé à des Tiques. De même, le genre *Bunyavirus*, avec 112 virus, n'abrite que deux virus associés à des Tiques et appartenant tous les deux au groupe Tete: Bahig et Matruh (25, 67). La transmission transovarienne du virus Bahig a été observée chez *Hyalomma marginatum marginatum* (25). Par contre, les genres *Nairovirus* et *Uukuvirus* sont composés uniquement de virus activement transmis par des Tiques. Quant au genre *Bunyavirus-like*, il héberge

(1) Tout récemment, la transmission expérimentale du virus de la fièvre jaune par la Tique *A. variegatum* a été reproduite de singe à singe [Cornet (J.P.) et al., 1982, *Bull. Soc. Path. Ex.*, tome 75: 136-140].

une quinzaine de ces virus : ils font partie des groupes Kaisodi, Thogoto, Upolu, Bakau et quelques-uns ne sont pas groupés, dont Bhanja.

Dans le genre *Nairovirus*, on trouve deux virus redoutables : le virus de la fièvre hémorragique de Crimée-Congo et le virus de la maladie du Mouton de Nairobi. Le virus Dhori isolé initialement de *Hyalomma (H.) dromedarii* en Inde (5) puis retrouvé en Egypte, en U.R.S.S. et au Portugal, est classé pour le moment avec les *Nairovirus*, mais sa structure se rapprocherait plutôt de celle des *Paramyxovirus*. Dans le genre *Uukuvirus*, le prototype est le virus Uukuniemi qui est probablement le mieux connu de tous les virus de la famille des *Bunyaviridae*, sur le plan structural.

L'aptitude très différente des *Bunyaviridae* à être transmis par des Tiques n'est sûrement pas fortuite. Elle doit correspondre à des propriétés virologiques fondamentales, en fait à une inadaptation entre les récepteurs cellulaires des Tiques et les composants des virions, rendant la multiplication chez le vecteur impossible. On sait, en effet, que pour le virus La Crosse, un *Bunyavirus* du groupe California, l'aptitude à être transmis par son vecteur naturel *Aedes triseriatus* est sous la dépendance étroite d'un des trois segments ARN constituant le génome viral, le segment moyen (4).

Tableau I - Poids moléculaires des constituants du virion dans les quatre genres de la famille des *Bunyaviridae* et aptitude à être transmis par des tiques.

Genres	Bunyavirus	Phlebovirus	Uukuvirus**	Nairovirus
Constituants du virion:				
Polypeptides				
G ₁	108-120 000	55-70 000	75 000	78-84 000
G ₂	29-41 000	50-60 000	65 000	30-40 000
G ₃	19-25 000	20-30 000	25 000	48-54 000
Segments ARN				
L	2,7-3,1 × 10 ⁶	2,6-2,8 × 10 ⁶	2,4 × 10 ⁶	4,1-4,9 × 10 ⁶
M	1,8-2,3 × 10 ⁶	1,8-2,2 × 10 ⁶	1,1 × 10 ⁶	1,5-1,9 × 10 ⁶
S	0,28-0,5 × 10 ⁶	0,7-0,8 × 10 ⁶	0,5 × 10 ⁶	0,6-0,7 × 10 ⁶
Aptitude à être transmis par des tiques:	± (0)	0	+++	+++

**Informations limitées au seul virus Uukuniemi

Il n'est que de regarder attentivement les données du tableau I, tirées de Bishop *et al.* (5) et Clerx et Bishop (1981, résultats non publiés), pour constater que les quatre genres de la famille des *Bunyaviridae* ont des structures différentes qui se reflètent dans les poids moléculaires de leurs polypeptides structuraux et de leurs ARN. En particulier, les poids moléculaires des segments ARN moyens des *Bunyavirus* et des *Phlebovirus*, genres peu aptes ou inaptes à la transmission par des Tiques, sont très voisins et différents de ceux des deux autres genres qui ne comprennent que des virus activement transmis par des Tiques.

3. Famille des Reoviridae

Un seul genre de cette famille, le genre *Orbivirus*, comprend des virus transmis par des Arthropodes d'ailleurs très divers : Moustiques, Culicoïdes, Phlébotomes et Tiques. Deux groupes sérologiques sont transmis par des Tiques : le groupe de la fièvre à Tiques du Colorado, comprenant aussi Eyach⁽²⁾, isolé d'*Ixodes ricinus* en Allemagne fédérale (78) et le groupe Kemerovo. Récemment, on a montré que le génome du virus de la fièvre à Tiques du Colorado différait de celui des autres *Orbivirus* (54).

Le groupe Kemerovo, quant à lui, peut être scindé en quatre complexes sérologiques et écologiques bien définis (62) :

a. — Le complexe Kemerovo-Tribec-Lipovnik, comprenant plusieurs virus étroitement apparentés qui sont entretenus dans la région paléarctique, entre des Oiseaux et des petits Mammifères d'une part, et deux espèces de Tiques très voisines, *Ixodes persulcatus* en Sibérie et *I. ricinus* en Europe occidentale, d'autre part. Au moins un de ces virus est associé à une maladie humaine, l'encéphalite de Kemerovo.

b. — Le complexe Cape Wrath-Great Island-Bauline-Yakina Head-Okhostskiy-Nugget comprend des virus qui sont maintenus parmi les colonies d'Oiseaux de mer par la Tique *Ixodes uriae*, espèce circumpolaire largement dispersée dans les hémisphères Nord et Sud. Aucun de ces virus n'a d'importance médicale, mais leur vecteur peut se fixer sur l'homme lorsque ce dernier envahit l'habitat, généralement peu accessible, de cette Tique.

c. — Le complexe Chenuda-Mono Lake-Huacho-Baku-SixGunCity rassemble des virus qui sont entretenus parmi différents Oiseaux terrestres, aquatiques ou marins, par des *Argas* ou des *Ornithodoros*, dans les régions tropicales ou subtropicales. Le rôle pathogène éventuel de ces virus est inconnu.

d. — Le complexe Wad Medani-Seletar est associé à de grands Mammifères domestiques et à différents Ixodidae appartenant aux genres *Boophilus*, *Hyalomma*, *Amblyomma* et *Rhipicephalus* dans les régions tropicales et subtropicales. Le rôle pathogène éventuel de ces virus est inconnu.

Cette division du groupe Kemerovo en complexes a certainement un support moléculaire et les travaux menés actuellement par D.L. Knudson (Y.A.R.U.) à New Haven, U.S.A., ne pourront qu'être fructueux : ce chercheur est en train d'analyser les séquences oligonucléotiques des ARN des virus du groupe Kemerovo.

4. Famille des Rhabdoviridae

Peu de représentants de cette famille sont associés à des Tiques. On connaît trois virus américains formant le groupe Sawgrass : le virus Sawgrass, isolé de *Dermacentor variabilis* associé à un Raton laveur (*Procyon lotor*) en Floride (5), les virus New Minto et Connecticut. Ces deux derniers virus paraissent essentiellement inféodés à des Lagomorphes : New Minto a été isolé en Alaska d'*Haemaphysalis leporispalustris* récoltés sur *Lepus americanus* (81), et Connecticut d'*Ixodes dentatus* parasitant *Sylvilagus floridanus* (63).

(2) Ce virus vient d'être retrouvé en France, dans la Mayenne, à partir d'*Ixodes ricinus* et d'*I. ventralis* (Chastel et al. 1984, en préparation).

Le virus Barur est un autre membre de cette famille. Isolé initialement en Inde d'un Rongeur, *Rattus rattus wroughtoni*, et d'une Tique, *Haemaphysalis intermedia*, dans le foyer épidémique de la maladie de la forêt de Kyasanur (5), il a été retrouvé ensuite en Somalie à partir de Tiques adultes *Rhipicephalus pulchellus* infestant des Dromadaires, près de Mogadisho (12).

La classification des Rhabdoviridae, qui comptent des représentants chez les Invertébrés, les plantes et les Vertébrés, depuis les Poissons jusqu'aux grands Mammifères (10), est encore trop sommaire pour que l'on puisse attribuer à ces virus un ou des genres particuliers.

5. Famille des Iridoviridae

Un seul membre de cette famille est un authentique arbovirus, le virus de la peste porcine africaine, mais ce virus est surtout remarquable par le fait que c'est le seul arbovirus dont le génome soit constitué d'un ADN. Il a été isolé d'*Ornithodoros (Theiodoros) erraticus* en Espagne et d'*O. (O.) porcinus* en Afrique de l'Est (Ouganda, Tanzanie) (5). Ce virus pourrait représenter à lui tout seul un des cinq genres de la famille des Iridoviridae, genres qui restent à définir (64).

6. Famille des Picornaviridae

Trois virus associés à des Tiques appartiennent à cette famille. Le virus de l'encéphalo-myocardite a été isolé d'*Ixodes petauristae* et d'*Haemaphysalis spinigera* en Inde (69). On retiendra aussi le virus Sikhote-Alin, du groupe encéphalo-myocardite, isolé en Extrême-Orient russe d'*Ixodes persulcatus* (61) et la souche Argas 265, un des très rares virus jamais isolés d'*Argas persicus* (40). Il est douteux que ces agents, qui sont des *Cardiovirus* de Rongeurs, soient de « vrais » arbovirus.

7. Autres familles

Les virus qui nous restent à discuter posent surtout des problèmes de classification.

Ainsi, le virus Pichinde (*Arenavirus*, famille des Arenaviridae; non arbovirus), a été isolé de larves et de nymphes d'*Ixodes tropicalis* et d'Acariens: *Gigantolelaps* sp., *G. inca*, en Colombie (5). Mais ces isollements sont sans signification, car ils proviennent tous d'ectoparasites récoltés sur des hôtes virémiques (5).

Par contre, le virus Quarantil (87) semble aussi appartenir, par sa structure biochimique, à la famille des Arenaviridae, et c'est un véritable arbovirus. Il est entretenu, en Afrique et en Asie centrale, chez différentes espèces d'Oiseaux (*Bulbucus ibis*, Pigeons domestiques) par des Tiques ornithophiles: *Argas arboreus*, *A. hermanni*, *A. vulgaris*. Des Rongeurs pourraient également participer au cycle sauvage de ce virus (1) et cette hypothèse est confirmée par des isollements à partir d'adultes de *Hyalomma dromedarii* du Koweït (46), Tique dont les immatures se gorgent sur les Rongeurs.

Le virus Quaranfil peut déterminer chez les enfants des états fébriles indifférenciés (87), la contamination étant assurée soit par morsure de Tiques, soit par voie transcutanée lorsqu'ils escaladent des arbres dont les troncs et les branches sont couverts de Tiques infectées qu'ils écrasent accidentellement.

Le virus Runde (89) est un *Coronavirus*, famille des Coronaviridae, isolé à différentes reprises d'*Ixodes uriae*, en Norvège. Ce pourrait être un arbovirus lié à des Oiseaux de mer, mais il n'a pas encore été suffisamment caractérisé et il n'est d'ailleurs pas inscrit au Catalogue. Il conviendrait de le comparer soigneusement avec un pseudo-arbovirus, le soit-disant virus Tettnang (77) qui n'est autre que le virus de l'hépatite de la Souris (*Coronavirus*), et qui a été à l'origine de nombreux faux isolements, notamment à partir de Tiques (3).

A l'issue de cette revue virologique et structurale, il apparaît que les arbovirus transmis par des Tiques restent cantonnés à un nombre relativement restreint de genres viraux : *Flavivirus*, *Nairovirus*, *Uukuvirus*, quelques *Bunyavirus-like*, *Orbivirus*, *Rhabdovirus*, et enfin un *Iridovirus*. On peut penser que la biologie moléculaire permettra de préciser, dans l'avenir, pourquoi il en est ainsi.

II. — PRINCIPALES VIROSES HUMAINES TRANSMISES PAR DES TIQUES

Parmi les 19 à 23 virus associés à des Tiques et qui sont pathogènes pour l'homme, certains ont une importance plus grande en Santé publique, parce qu'ils sont responsables d'infections plus ou moins graves, pouvant entraîner une forte mortalité et/ou laissant à leur suite des séquelles paralytiques définitives. Leur épidémiologie a subi, au cours des dernières années, des modifications assez notables, sous l'effet de bouleversements écologiques dont l'homme est le premier responsable. Certaines de ces infections retiendront plus particulièrement notre attention.

1. Complexe des *Flavivirus* responsables des encéphalites à Tiques

Plusieurs de ces virus sont impliqués dans des viroses sévères : encéphalite à Tiques, maladie de la forêt de Kyasanur et fièvre hémorragique d'Omsk. D'autres virus du même complexe circulent en Amérique du Nord, dans l'Extrême-Orient russe ou au Japon : Powassan, Negishi, entraînant des encéphalites.

a — *Encéphalite à Tiques proprement dite*. Cette maladie se présente sous deux formes cliniques et géographiques : l'encéphalite verno-estivale russe, la première connue, intéresse la Sibérie et l'Extrême-Orient russe, où elle est transmise par *Ixodes persulcatus*. Le tableau clinique est généralement sévère, avec des paralysies intéressant les nerfs crâniens et les racines cervicales. L'encéphalite européenne à Tiques est présente en Europe occidentale, du Nord de la Scandinavie jusqu'à l'Italie (Toscane) et de la plaine d'Alsace jusqu'à l'Oural. Elle est transmise par une espèce voisine de la précédente, *I. ricinus*. Le tableau clinique est généralement bénin, souvent limité à une méningite aiguë.

La distinction entre le virus occidental et le virus oriental a fait l'objet

de maintes discussions : il est en fait possible de les différencier par des méthodes très sensibles, comme l'immunoprécipitation et l'absorption croisée des anticorps (24). Toutefois, beaucoup d'auteurs estiment qu'il s'agit de deux variants d'un même virus.

Dans les deux cas, la transmission à l'homme est assurée par la morsure des Tiques ; ce sont alors des forestiers, chasseurs, campeurs, agriculteurs, qui sont atteints et la maladie se voit surtout en été qui est aussi la période d'activité des vecteurs. L'homme peut aussi s'infecter par voie digestive après consommation de lait cru provenant de Chèvres, de Brebis ou de Vaches infectées par ces mêmes tiques. Des épidémies d'origine lactée ont été décrites aussi bien en Tchécoslovaquie (38) qu'en U.R.S.S. ou en Asie soviétique (55) ; elles ont un caractère familial et des enfants comme des vieillards sont frappés.

Le réservoir de virus est constitué essentiellement par des petits Mammifères sauvages, Rongeurs et Insectivores, qui servent de support nourricier aux Tiques. Ces animaux ont une durée de vie relativement brève, mais leur renouvellement rapide assure aux virus une masse importante d'hôtes disponibles pour relancer chaque année les cycles sauvages de l'infection. D'autres petits Vertébrés, Loirs, Hérissons, Taupes, lorsqu'ils entrent en hibernation, concourent à assurer la pérennité de l'infection pendant les plus rudes hivers. Dès le printemps, l'infection virale est réactivée et les vecteurs peuvent s'y contaminer.

C'est du moins le schéma épidémiologique classique (37, 42, 59), que certaines notions nouvelles sont venues cependant bouleverser :

Certains auteurs comme Kraminsky *et al.* (58) considèrent qu'en fait ce sont les Oiseaux qui seraient les réservoirs majeurs du virus : ils pourraient conserver le virus toute leur vie dans leurs tissus et même le transmettre à leur descendance par voie transovarienne.

D'autre part Korenberg (55) a réexaminé de façon critique le rôle prédominant classiquement accordé aux seuls petits Mammifères dans l'entretien du virus et celui des Mammifères de plus grande taille qui étaient considérés comme de simples « indicateurs » de la circulation du virus. Se basant sur des travaux expérimentaux réalisés chez la Chèvre ou des observations faites dans la nature sur des Cervidés, il admet que des virémies importantes peuvent survenir chez les grands Mammifères, même en présence d'anticorps spécifiques et peuvent même se répéter, assurant aux stades adultes ou à des nymphes d'*Ixodes* une source importante de virus.

Le même auteur (55) constate qu'on observe actuellement en U.R.S.S. une forte incidence de la maladie parmi la population urbaine, alors que les cas résultant de contacts strictement professionnels avec la forêt vont en diminuant. Ceci est dû à la généralisation des promenades familiales en forêt et au rapide développement de multiples formes de tourisme, amenant les populations urbaines complètement dépourvues d'anticorps, notamment des enfants, à pénétrer dans des foyers naturels d'infection. Ceci complique les problèmes de diagnostic et de prophylaxie. Plusieurs zones de récréation situées dans les environs de Prague sont également infestées de Tiques dont on a isolé à plusieurs reprises le virus de l'encéphalite à Tiques et le virus Uukuniemi (27).

Un autre aspect nouveau de la maladie vient d'être observé en Allemagne fédérale, à Fribourg, non loin de notre foyer alsacien : sur huit malades ayant présenté en 1979 une encéphalite à Tiques, quatre ont présenté une évolution

grave et l'on a déploré un décès (7). La notion de bénignité de la forme occidentale de la maladie est donc tout à fait relative. Parallèlement, les possibilités d'un diagnostic rapide de cette forme d'encéphalite, grâce à la mise en évidence des IgM spécifiques, se sont accrues (36, 82). Un vaccin hautement purifié vient d'être mis au point en Autriche (42 bis); il est bien supporté et semble efficace.

b — Maladie de la forêt de Kyasanur. Il s'agit d'une grave fièvre hémorragique apparue brutalement en 1956-1959 en forêt de Kyasanur, district de Shimoga, Etat de Mysore (actuellement Etat de Karnataka), en Inde. Elle atteignit simultanément un grand nombre de Singes forestiers et des humains vivant en contact avec la forêt. Bien que l'on ait pensé initialement à la fièvre jaune (qui n'a jamais été observée en Asie), il fut rapidement démontré que cette maladie était transmise par des Tiques du genre *Haemaphysalis* et, en particulier, par *H. spinigera* (51).

Les études épidémiologiques ultérieures ont précisé que le nombre des cas humains et simiens était plus élevé lors des mois secs, de janvier à mai, qui correspondent à la période de pullulation maximale des nymphes de *H. spinigera*. C'est aussi les nymphes de cette Tique qui ont fourni le plus grand nombre d'isolements positifs du virus et ce sont elles qui infectent l'homme.

Les hommes et les femmes sont également atteints par la maladie pour peu que leurs activités les conduisent en forêt. La mortalité atteint 5 à 10 %. Il y a une moyenne de 35 cas annuels authentifiés par les méthodes virologiques mais avec de grandes variations suivant les années.

Chez les deux espèces de Singes présents en forêt de Kyasanur, *Macaca radiata* et *Presbytis entellus*, la maladie se traduit par des épizooties extensives et meurtrières.

Pendant la mousson, période où ce sont les adultes de *H. spinigera* qui sont les plus abondants, le nombre de cas humains et simiens va en diminuant. Le virus semble alors se maintenir par l'intermédiaire de différentes espèces de Tiques, plusieurs *Haemaphysalis* non anthropophiles, des *Dermacentor*, *Ixodes*, *Hyalomma*, *Rhipicephalus*, etc., associées à toute une variété de petits Vertébrés sauvages : Rongeurs, Insectivores, Chéiroptères et Oiseaux, permettant l'existence d'un grand nombre de cycles d'entretien du virus.

La transmission transovarienne observée expérimentalement chez *H. spinigera* ne semble pas être un facteur épidémiologique important pour la conservation naturelle du virus. Le bétail qui paît régulièrement en forêt ou en lisière de forêt est massivement infesté par *H. spinigera*.

On a cherché à mettre au point un vaccin à usage humain pour protéger aussi bien les populations vivant dans le foyer épidémique que les travailleurs de laboratoire : les essais d'un vaccin formolé ont été plutôt décevants (51).

La question s'est posée de savoir si le virus avait été introduit en 1956-1957, par exemple par des Oiseaux migrateurs, ou s'il était déjà présent antérieurement. Il semble que ce soit plutôt la deuxième hypothèse qui doive être retenue. Ce sont, en effet, des bouleversements écologiques, en particulier le doublement de la population humaine de cette région entre 1951 et 1956, qui ont révélé une maladie forestière jusque-là silencieuse. Le virus devait être en équilibre avec son environnement et c'est l'homme qui, en pénétrant dans la forêt avec son bétail, a modifié cet équilibre (8). D'ailleurs des enquêtes sérologiques réalisées en Inde ont montré que la maladie est présente de façon discrète dans de

nombreuses régions très éloignées les unes des autres et caractérisées par des conditions écologiques variées (8). De nouveaux foyers épidémiques sont apparus récemment autour du foyer originel de Shimoga, les mêmes changements écologiques produisant les mêmes effets (50).

c — *Fièvre hémorragique d'Omsk*. Le virus responsable de cette fièvre hémorragique est proche de celui de la maladie de la forêt de Kyasanur, mais il est nettement différent. La maladie est apparue à partir de 1945 en Sibérie occidentale, dans les régions d'Omsk et de Novo-Sibirsk.

Classiquement, l'homme est infecté par la morsure de la Tique *Dermacentor reticulatus* ou par contact avec des Rats musqués (*Ondatra zibethica*). La maladie sévit du printemps à l'automne parmi des trappeurs et des chasseurs fréquentant les prairies inondées ou les zones marécageuses de cette région. La mortalité varie de 0,5 à 3 %.

Le virus serait entretenu dans la profondeur des terriers de certains Rongeurs (*Microtus gregalis*, *M. oeconomus*) par la Tique *Ixodes apronophorus* dont tout le cycle se déroule dans les terriers. Sur les mêmes Rongeurs, pourraient s'infecter les immatures de *D. reticulatus* et d'*I. persulcatus* qui, au stade adulte, seraient susceptibles d'infecter l'homme et les animaux domestiques (18). Toutefois, ce cycle de base ne permet pas d'expliquer comment s'infectent les Rats musqués qui sont rarement sinon jamais infestés par ces Tiques. On a incriminé la fréquentation des terriers de Rats musqués par des Campagnols amphibies (*Arvicola terrestris*) à partir desquels le virus a pu être isolé à plusieurs reprises (18).

Des développements épidémiologiques plus récents font ressortir que la contamination humaine est, en fait, rarement réalisée par morsure de Tiques. C'est plutôt le contact avec de l'eau souillée par les déjections des Rongeurs, voire sa consommation, ainsi que la manipulation de carcasses de Rats musqués infectés qui assurent la transmission (50). Les Moustiques qui ont été trouvés naturellement infectés, notamment *Mansonia richiardii*, *Aedes vexans*, *A. flavescens* (18), peuvent avoir été contaminés dans l'eau aux stades pré-imaginaux ; il en serait de même des Oiseaux aquatiques, des Poissons et des Batraciens chez lesquels on a trouvé des anticorps spécifiques (18). Ainsi, un cycle sauvage lié à l'eau pourrait se superposer au cycle Rongeurs-Tiques des terriers, pour extérioriser le virus vers les Rats musqués et les Rongeurs qui entrent en contact avec eux, vers les Moustiques, les Oiseaux, les Vertébrés aquatiques à sang froid et, accidentellement, vers l'homme (49). Le virus circule également entre des Corbeaux freux (*Corvus frugilegus*) nichant dans des arbres proches des collections d'eau et *Aedes beklemishevi* dont la larve s'infecte de la même façon (49). Le virus est capable de survivre 18 à 20 heures⁽³⁾ dans l'eau à un titre suffisant pour pouvoir infecter, par voie orale, de petits Mammifères (49).

2. Fièvre à Tiques du Colorado

C'est, avec la fièvre pourprée des Montagnes Rocheuses, l'une des deux infections transmises par des Tiques aux U.S.A. ayant une importance sur le plan de la Santé publique (11).

(3) Il peut paraître surprenant qu'un *Flavivirus* puisse survivre dans de l'eau. Cependant, les virus grippaux (*Myxovirus influenza A*) qui infectent des Oiseaux aquatiques comme les Canards, sont véhiculés par l'eau dans laquelle ils barbotent. Dans les deux cas, il s'agit de virus enveloppés à ARN, réputés « fragiles ».

Elle sévit de mars à octobre, dans les régions montagneuses du Nord-Ouest des U.S.A. et du Canada, parmi les bûcherons, forestiers, campeurs, touristes, enfants, etc., accidentellement mordus par les stades adultes de la Tique des bois *Dermacentor andersoni*.

L'*Orbivirus* qui en est responsable est très particulier parmi les virus puisqu'il se multiplie à l'intérieur des globules rouges (32), entraînant chez les malades des virémies prolongées pouvant durer 120 jours. Ceci facilite le diagnostic direct de cette infection, soit par isolement du virus, soit par mise en évidence de l'antigène viral intra-érythrocytaire par immunofluorescence, mais a aussi pour conséquence de pouvoir entraîner une contamination transfusionnelle (76).

Cliniquement, il s'agit d'un état fébrile indifférencié, généralement diphasique dans son évolution et le plus souvent bénin (35). Toutefois, des complications neurologiques ou hémorragiques peuvent être observées chez l'enfant, mais une évolution fatale est exceptionnelle (35).

Dans la nature, le virus se maintient entre des petits Mammifères sauvages et les formes immatures de *D. andersoni* qui s'y infectent. Comme il existe une transmission transstadiale chez cette Tique, c'est au stade adulte qu'elle est capable d'infecter l'homme. Il n'y a pas de transmission transovarienne.

Les petits Mammifères sauvages les plus importants dans la conservation du virus varient suivant les régions, mais il s'agit essentiellement d'Ecureuils terrestres (*Spermophilus lateralis*, *Eutamias minimus*) et d'une Souris forestière (*Peromyscus maniculatus*) (9, 11, 65). Dans le « Rocky Mountain National Park », les enfants s'amuse à nourrir à la main ces Ecureuils, ce qui peut les mettre facilement en contact avec des Tiques infectées (65).

Ainsi, une virose qui était autrefois essentiellement une maladie de chercheurs d'or et de pionniers, s'est transformée progressivement en une maladie des loisirs (47). Dans le Colorado, Etat où la déclaration de la maladie est obligatoire, on observe une moyenne annuelle de 174 cas (65).

3. Fièvre hémorragique de Crimée-Congo

C'est une des plus importantes parmi les viroses humaines transmises par des Tiques, du fait de sa gravité clinique, de sa très large répartition géographique et du fait de la très grande diversité des Tiques à partir desquelles le virus a été isolé (48). En 1979, Hoogstraal (48) a consacré à l'épidémiologie de cette redoutable infection une monographie exhaustive qui constitue une mine de renseignements non seulement sur cette maladie, mais aussi sur de nombreux virus transmis par des Tiques.

Cette fièvre hémorragique a tout d'abord été observée en Crimée, à la fin de la deuxième guerre mondiale, chez des militaires russes venus aider, dans leurs travaux, des agriculteurs de ces régions dévastées. Par la suite, plusieurs épidémies ont éclaté dans d'autres républiques de l'U.R.S.S., en Bulgarie et au Pakistan. En 1979, elle est apparue en Irak et dans les Emirats Arabes Unis. La découverte de l'identité du virus de la fièvre hémorragique de Crimée et du virus Congo (17, 23), isolé précédemment en Afrique centrale (84), a considérablement étendu l'aire de diffusion connue de ce dangereux virus qui est actif dans une grande partie de l'Afrique tropicale, du Moyen-Orient et de l'Inde (48).

Tout récemment, un cas mortel a été décrit en Afrique du Sud chez un

jeune garçon qui séjournait dans un camp de vacances (85) ; l'évolution fatale montre bien que la maladie peut être tout aussi sévère en Afrique qu'en Europe ou en Asie.

Le virus, un *Nairovirus*, est transmis essentiellement par des Tiques du genre *Hyalomma* qui sont capables d'infester des Oiseaux, des Insectivores, des Lagomorphes et des Artiodactyles, en particulier le bétail, ainsi que l'homme, au stade adulte. C'est surtout le cas des Tiques du complexe *Hyalomma marginatum* et de *H. anatolicum anatolicum* (48). L'homme peut aussi se contaminer directement par contact avec des carcasses infectées de grands Mammifères, par exemple dans les abattoirs.

La maladie a un caractère nettement rural et évolue dans les régions semi-désertiques, les savanes ou les steppes de l'Ancien Monde. Tout bouleversement agricole, surtout s'il s'accompagne de l'apport de sujets réceptifs, peut être à l'origine d'épidémies extensives.

Cliniquement, il s'agit d'une fièvre hémorragique de gravité variable, mais dont la mortalité peut atteindre 15 à 40 % et plus. Le traitement est purement symptomatique. Des infections intrahospitalières et de laboratoire ont été décrites, par contact direct avec le sang des malades. Il existe un vaccin inactivé préparé sur cerveau de souris et nécessitant quatre injections sous-cutanées : appliqué à des populations rurales, il semble doué d'une certaine efficacité (88).

Récemment, le diagnostic immunologique de la maladie a été amélioré par l'utilisation de la technique d'hémagglutination indirecte (33). L'immunoprécipitation en gel, souvent utilisée par les auteurs soviétiques pour des enquêtes épidémiologiques, semble par contre manquer de spécificité (48).

4. Infections diverses

D'autres virus transmis par des Tiques peuvent, bien sûr, infecter l'homme, mais il n'est pas possible de les étudier tous dans ce cadre restreint. Nous voudrions simplement mentionner deux virus ou groupe de virus dont l'importance a peut-être été négligée.

a — Le virus *Bhanja*, un *Bunyavirus-like*, est remarquable, tout comme celui de la fièvre hémorragique de Crimée, par la très grande diversité de ses vecteurs (au moins 10 espèces de Tiques différentes) et parce qu'il a été isolé de zones très diverses appartenant aux régions paléarctique, orientale et afrotropicale. Le virus *Bhanja* est pathogène pour le Singe dans les conditions expérimentales et des anticorps spécifiques ont été mis en évidence chez l'homme dans plusieurs pays méditerranéens (19, 90, 91). Bien plus, on a signalé une infection naturelle avec quadriparésie spastique chez une femme de Zaghreb (92) et le virus *Bhanja* peut aussi entraîner des infections de laboratoire (13, 92).

b — Les virus du complexe *Kemerovo-Tribec-Lipovnik* (groupe *Kemerovo*, *Orbivirus*) méritent également de s'y arrêter. Ils circulent dans toute la zone paléarctique parmi des Oiseaux (*Turdidae*), des petits Mammifères sauvages, du bétail, grâce à l'intervention active des Tiques *Ixodes persulcatus* et *I. ricinus*.

Le virus *Kemerovo*, prototype du groupe, est responsable en Sibérie d'une encéphalite chez l'homme (22) et le virus *Tribec* a été isolé du liquide céphalorachidien d'un malade atteint de méningite (37). Ces virus ont donc un tropisme affirmé pour le système nerveux central. Aussi, la présence d'anticorps neutralisants pour le virus *Lipovnik*, trouvés avec une fréquence importante en

Tchécoslovaquie chez des malades atteints de méningite aseptique, de polyradiculonévrite ou de sclérose en plaques (60), incite-t-elle à considérer les agents de ce complexe avec plus d'attention que cela n'a été le cas jusqu'à présent.

III. — PRINCIPALES VIROSES DES ANIMAUX DOMESTIQUES TRANSMISES PAR DES TIQUES

Les arbovirus transmis par des Tiques et d'intérêt vétérinaire majeur ne sont qu'au nombre de trois : louping ill (LI), Nairobi sheep disease/Ganjam (NSD/GAN) et peste porcine africaine (PPA).

1. Le virus du louping ill

C'est un Togaviridae du genre *Flavivirus*. Il est responsable d'une encéphalomyélite à pourcentage élevé de mortalité (de 10 à 50 ou 100 % chez les animaux nouvellement introduits dans une zone infectée), chez les Moutons, les Bovins et les Chevaux en Grande-Bretagne et en Irlande.

Chez l'homme, l'infection ressemble à l'encéphalite à Tiques transmise par *Ixodes ricinus* L. 1758, en Europe occidentale. Le maintien du virus LI dans les landes de Bruyères d'Ecosse et d'Angleterre est largement dépendant des Moutons, le Coq de bruyère (*Lagopus lagopus scoticus*) jouant occasionnellement le rôle d'amplificateur. En effet, seules ces deux espèces de Vertébrés font des virémies suffisamment fortes pour infecter les Tiques vectrices (*I. ricinus*) dans les conditions naturelles (79, 80). On n'a pas mis en évidence de transmission transovarienne du virus LI chez *I. ricinus*, dont les larves ne seront donc jamais infectantes, mais la lenteur du cycle de développement de l'espèce (de 2 à 4 ans d'œuf à œuf suivant la latitude) permet d'attribuer à la Tique un rôle de réservoir de virus pendant 1 à 3 ans suivant les cas. On n'a pas mis au point de vaccin contre cette maladie dont la prophylaxie sera assurée par le contrôle d'*I. ricinus* au moyen de traitements acaricides réguliers des animaux domestiques.

2. Le virus Nairobi sheep disease/Ganjam (NSD/GAN)

C'est un Bunyaviridae du genre *Nairovirus*. NSD/GAN est la nouvelle abréviation pour les virus de la maladie du Mouton de Nairobi (Nairobi sheep disease) et Ganjam qui se sont révélés être identiques (30). Ce virus est responsable d'une gastro-entérite hémorragique des petits Ruminants domestiques en Afrique orientale. Sur le plan anatomo-pathologique, la maladie est caractérisée, en plus des lésions très accusées du tractus digestif, par une néphrite glomérulotubulaire (53). Le Mouton fait une maladie grave avec 10 à 80 % de mortalité, alors que la Chèvre est moins sensible et fait, le plus souvent, une infection inapparente. Les autres animaux domestiques sont réfractaires au virus. La maladie humaine se manifeste par une courbature fébrile de 48 heures guérissant sans séquelles (26, 94, 95).

Le vecteur majeur sinon unique de la maladie du Mouton de Nairobi est *Rhipicephalus appendiculatus* Neumann 1901 (28, 66), Tique d'altitude dont

les populations disparaissent en dessous de 1 000 mètres. La répartition de la maladie coïncide parfaitement avec celle du vecteur comme l'ont montré les enquêtes sérologiques faites au Kenya (31). L'intervention d'autres vecteurs, comme *R. pulchellus* Gerstaecker 1873 (70) ou *Amblyomma variegatum* Fabricius 1794 (29, 52), est discutée quant à sa réalité et à son importance épidémiologique (31). Hoogstraal (49) pense que le virus NSD/GAN est responsable d'une infection zoonotique des Tiques et des Moutons et Chèvres sauvages de l'Inde qui a été introduite en Arabie et en Afrique orientale où le virus ne survit que par un cycle entre les petits Ruminants domestiques et les Tiques, et revêt une importance économique considérable. On ne connaît pas pour l'instant de vaccin utilisable et les seules mesures prophylactiques se réduisent à la lutte contre le vecteur par des traitements acaricides réguliers des animaux.

3. Le virus de la peste porcine africaine (PPA) ou maladie de Montgomery

C'est un *Iridovirus* responsable d'un syndrome hémorragique aigu du Porc domestique ; la plupart des animaux développent une pneumonie séro-hémorragique et une gastrite hémorragique (57). Les Suidés sauvages d'Afrique inter-tropicale (Phacochères, Potamochères et Hylochères) ne souffrent pas de l'infection et sont, avec certaines espèces d'*Ornithodoros* [*Ornithodoros* (O.) *porcinus* Walton 1962, du groupe d'O. (O.) *moubata* (72, 73, 74, 75), O. (*Theriodoros*) *sourai* Sautet, Marneffe et Witkowski 1944 selon toute vraisemblance], les agents de cycles naturels ou « sauvages » d'entretien de la maladie. Le Porc domestique est le révélateur de cette infection occulte (71).

Longtemps cantonnée dans l'Afrique centrale et orientale, cette maladie a fait, dès 1957, des incursions en Europe en commençant par le Portugal puis l'Espagne (57). En Espagne, *Ornithodoros* (*Theriodoros*) *erraticus* Lucas 1849 a été trouvé naturellement infecté (80) et pourrait y être responsable d'un cycle sauvage. Elle a été ensuite observée en France et en Italie, ainsi qu'à Cuba (71) et à Malte (93). Néanmoins, l'épizootologie de la PPA observée en Europe et à Cuba ressemble à celle de la peste porcine classique et ne fait généralement intervenir que les Porcs domestiques qui se contaminent au contact des animaux malades ou par ingestion de produits souillés par le virus qui résiste très longtemps dans le milieu extérieur : 7 ans à 5° C, 18 mois dans les conditions naturelles, 6 mois dans la viande congelée et fumée, 100 jours dans les fèces et 190 jours dans le sol (2).

On ne connaît pas encore de vaccin efficace et sans danger pour protéger les Porcs contre la PPA. Les seules mesures prophylactiques sont du ressort de la police sanitaire et visent à empêcher l'introduction du virus dans les territoires indemnes à partir de pays contaminés. L'importance économique de cette affection est considérable puisqu'on a pu chiffrer, pour la seule Espagne, un coût de 9 300 000 dollars pour l'épizootie de 1960 (57).

CONCLUSIONS. — Les arbovirus associés à des Tiques représentent près du quart de tous les arbovirus décrits à ce jour. Cette importance numérique s'accompagne, pour certains d'entre eux, d'un fort pouvoir pathogène pour l'homme ou pour les animaux domestiques.

Au cours des dernières années, l'étude des viroses correspondantes a fait apparaître des modifications souvent profondes de leur épidémiologie, dues à

des bouleversements écologiques créés par l'homme ; par ailleurs, les victimes de ces infections ne sont plus les mêmes : il s'agit moins de forestiers isolés, comme par le passé, que de la masse de plus en plus envahissante de vacanciers en quête de dépaysement.

Sur le plan virologique, certains de ces virus ont fait l'objet d'études structurales très approfondies. Elles ont fait progresser nos connaissances générales et elles permettent d'espérer que, dans l'avenir, nous serons en mesure d'expliquer certaines de leurs propriétés écologiques sur des bases moléculaires.

En Entomologie médicale, enfin, l'étude des virus associés à des Tiques est également à l'origine de progrès considérables, précisant la nature, la répartition géographique, la biologie et la taxonomie des Tiques vectrices dont certaines étaient très mal ou peu connues. En ce qui concerne les études taxonomiques, la microscopie électronique à balayage, par exemple, est devenue un outil de recherche irremplaçable.

REFERENCES

- 1 ABDEL-WAHAB (K.S.E.) & IMAN (I.Z.E.), 1970. — Antibodies to arboviruses in rodent sera (*J. Egypt. Health*, tome 15 : 370-375).
- 2 ANONYME, (1974). — Report of the USSR Ministry of Agriculture (*Veterinariya*, tome 51 : 43-45) [trad. anglais : NAMRU-3, T 1097].
- 3 BARDOS (V.), SCHWANZER (V.) & PESKO (J.), 1980. — Identification of Tettang virus (« Possible Arbovirus ») as mouse hepatitis virus (*Intervirology*, tome 13 : 275-283).
- 4 BEATY (B.J.), HOLTERMAN (M.), TABACHNICK (W.), SHOPE (R.E.), ROZHON (E.J.) & BISHOP (D.H.L.), 1981. — Molecular basis of bunyavirus transmission by mosquitoes : role of the middle-sized RNA segment (*Science*, tome 211 : 1433-1435).
- 5 BERGE (T.O.), 1975. — International Catalogue of arboviruses, U.S. Dep. Health, Educ. Welfare, 789 p.
- 6 BISHOP (D.H.L.), CALISHER (C.H.), CASALS (J.), CHUMAKOV (M.P.), GAIDAMOVICH (S.Ya.), HANNOUN (C.), LVOV (D.K.), MARSHALL (I.D.), OKER-BLOM (N.), PETTERSSON (R.F.), PORTERFIELD (J.S.), RUSSEL (P.K.), SHOPE (R.E.) & WESTAWAY (E.G.), 1980. — Bunyaviridae (*Intervirology*, tome 14 : 125-143).
- 7 BODEMANN (H.), HOPPE-SEYLER (P.), BLUM (H.) & HERKEL (L.), 1980. — Schwere und ungünstige verlaufsformen der Zeckenzephalitis (FSME) 1979 in Freiburg (*Deut. Med. Wochenschrift*, tome 105 : 921-924).
- 8 BOSHELL-M (J.), 1969. — Kyasanur forest disease ; ecologic considerations (*Am. J. trop. Med. Hyg.*, tome 18 : 67-80).
- 9 BOWEN (G.S.), MC LEAN (R.G.), SHRINER (R.B.), FRANCY (D.B.), POKORNY (K.S.), TRIMBLE (J.M.), BOLIN (R.A.), BARNES (A.M.), CALISHER (C.H.) & MUTH (D.J.), 1981. — The ecology of Colorado tick fever in Rocky Mountain National Park in 1974. II. Infection in small mammals (*Am. J. trop. Med. Hyg.*, tome 30 : 490-496).
- 10 BROWN (F.), BISHOP (D.H.L.), CRICK (J.), FRANCKI (R.I.B.), HOLLAND (J.J.), HULL (R.), JOHNSON (K.), MARTELLI (G.), MURPHY (F.A.), OBJESKI (J.F.), PETERS (D.), PRINGLE (C.R.), REICHMANN (M.E.), SCHNEIDER (L.G.), SHOPE (R.E.), SIMPSON (D.I.H.), SUMMERS (D.F.) & WAGNER (R.R.), 1979. — Rhabdoviridae (*Intervirology*, tome 12 : 1-7).
- 11 BURGDORFER (W.), 1977. — Tick-borne diseases in the United States ; Rocky Mountain spotted fever and Colorado tick fever : a review (*Acta trop.*, tome 34 : 103-126).
- 12 BUTENKO (A.M.), GROMASHEVSKY (V.L.), LVOV (D.K.) & POPOV (V.F.), 1981. — First isolations of Barur virus (Rhabdoviridae) from ticks (Acari ; Ixodidae) in Africa (*J. Med. Ent.*, tome 18 : 232-234).

- 13 CALISHER (C.H.) & GOODPASTURE (H.C.), 1975. — Human infection with Bhanja virus (*Am. J. trop. Med. Hyg.*, tome 24: 1040-1042).
- 14 CAMICAS (J.L.), ROBIN (Y.), CALVO (M.A.) & HEME (G.), 1978. — Etude écologique et nosologique des arbovirus transmis par les tiques (*Acarida, Ixodida*) au Sénégal. I. Non-intervention des ornithodores (*Alectorobius sonrai*) dans l'écologie du virus Chikungunya (*Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, tome 16: 95-98).
- 15 CAMICAS (J.L.), 1978. — Tiques et arbovirus [Revue bibliographique] (*Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, tome 16: 165-180).
- 16 CAMICAS (J.L.), 1980. — Les arbovirus à tiques en zone tropicale (*Méd. trop.*, tome 40: 499-508).
- 17 CASALS (J.), 1969. — Antigenic similarity between the virus causing Crimean hemorrhagic fever and Congo virus (*Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, tome 131: 233-236).
- 18 CASALS (J.), HENDERSON (B.E.), HOOGSTRAAL (H.), JOHNSON (K.M.) & SHELOKOV (A.), 1970. — A review of Soviet viral hemorrhagic fevers, 1969 (*J. Infect. Dis.*, tome 122: 437-453).
- 19 CASTRO (A.), TEMPERA (G.) & GUGLIELMINO (S.), 1976. — Incidence of arbovirus antibodies in bovine, ovine and human sera collected in Eastern Sicily (*Acta Virol.*, tome 20: 76-79).
- 20 C.D.C. ATLANTA, 1982. — Annual Report on the Catalogue of arthropod-borne and selected vertebrate viruses of the world (*Arthropod-borne Virus Information Exchange*, année 1981, N° 42: 6-83).
- 21 CHASTEL (C.), 1980. — Arbovirus transmis par des tiques et associés à des oiseaux de mer; une revue générale (*Méd. trop.*, tome 40: 535-548).
- 22 CHUMAKOV (M.P.), KARPOVICH (L.G.), SARMANOVA (E.S.), SERGEEVA (G.I.), BYCHKOVA (M.B.), TAPUPERE (V.O.), LIBIKOVA (H.), MAYER (V.), REHACEK (J.), KOZUCH (O.) & ERNEK (E.), 1963. — Report of the isolation from *Ixodes persulcatus* ticks and from patients in Western Siberia of a virus differing from the agent of tick-borne encephalitis (*Acta Virol.*, tome 7: 82-83).
- 23 CHUMAKOV (M.P.), SMIRNOVA (S.E.) & TKACHENKO (E.A.), 1970. — Relationship between strains of Crimean hemorrhagic fever and Congo viruses (*Acta Virol.*, tome 14: 82-85).
- 24 CLARKE (D.H.), 1964. — Further studies on antigenic relationships among the viruses of the group B tick-borne complex (*Bull. O.M.S.*, tome 31: 45-56).
- 25 CONVERSE (J.D.), HOOGSTRAAL (H.), MOUSSA (M.I.), STEK (M.) & KAISER (M.N.), 1974. — Bahig virus (Tete group) in naturally and transovarially infected *Hyalomma marginatum* ticks from Egypt and Italy (*Arch. Ges. Virusforsch.*, tome 46: 29-35).
- 26 DANDAWATE (C.N.), WORK (T.H.), WEBB (J.K.G.) & SHAH (K.V.), 1969. — Isolation of Ganjam virus from a human case of febrile illness: a report of laboratory infection and serological survey of human sera of three different states of India (*Indian J. med. Res.*, tome 57: 975-982).
- 27 DANIELOVA (V.) & MALKOVA (D.), 1980. — Tick-borne arboviruses in recreation areas. [in] M. LABUDA & C.H. CALISHER « Proc. Int. Symp. New Aspects in Ecology of arboviruses », Smolenice, June 11-15, 1979. Institute of Virology, Bratislava: 445-449.
- 28 DAUBNEY (R.) & HUDSON (J.R.), 1931. — Nairobi sheep disease (*Parasitology*, tome 23: 507-524).
- 29 DAUBNEY (R.) & HUDSON (J.R.), 1934. — Nairobi sheep disease; natural and experimental transmission by ticks other than *Rhipicephalus appendiculatus* (*Parasitology*, tome 26: 496-511).
- 30 DAVIES (F.G.), CASALS (J.), JESSET (D.M.) & OCHIENG (P.), 1978. — The serological relationships of Nairobi sheep disease virus (*J. comp. Path.*, tome 88: 519-523).
- 31 DAVIES (F.G.), 1978. — A survey of Nairobi sheep disease antibody in sheep and goats, wild ruminants and rodents within Kenya (*J. of Hyg.*, tome 81: 251-258).
- 32 EMMONS (R.W.), OSHIRO (L.S.), JOHNSON (H.N.) & LENNETTE (E.H.), 1972. — Intra-erythrocytic location of Colorado tick-fever virus (*J. gen. Virol.*, tome 17: 185-195).

- 33 GAIDAMOVICH (S.), KLISENKO (G.), SHANOYAN (N.), OBUKHOVA (V.) & MELNIKOVA (E.), 1973/74. — Indirect hemagglutination for diagnosis of Crimean hemorrhagic fever (*Intervirology*, tome 2: 181-185).
- 34 GERMAIN (M.), SALUZZO (J.F.), CORNET (J.P.), HERVÉ (J.P.), SUREAU (P.), CAMICAS (J.L.), ROBIN (Y.), SALAUN (J.J.) & HEME (G.), 1979. — Isolement du virus de la fièvre jaune à partir de la ponte et de larves d'une tique *Amblyomma variegatum* (*C.R. Acad. Sc.*, Paris, D, tome 289: 635-637).
- 35 GOODPASTURE (H.C.), POLAND (J.D.), FRANCY (D.B.), BOWEN (G.S.) & HORN (K.A.), 1978. — Colorado tick-fever; clinical, epidemiologic, and laboratory aspects of 228 cases in Colorado in 1973-1974 (*Ann. Int. Med.*, tome 88: 303-310).
- 36 GRANDSTRÖM (M.), GRANDIEN (M.) & SAIKKU (P.), 1970. — Early diagnosis of tick-borne encephalitis by demonstration of specific IgM antibodies (*Scand. J. Infect. Dis.*, tome 10: 97-100).
- 37 GRESIKOVA (M.), 1972. — Studies on tick-borne arboviruses isolated in Central Europe (*Biologické Prace*, tome 18: 5-111).
- 38 GRESIKOVA (M.), SEKEYOVA (M.), STUPALOVA (S.) & NEGAS (N.), 1975. — Sheep milk-borne epidemic of tick-borne encephalitis in Slovakia (*Intervirology*, tome 5: 57-61).
- 39 GRESIKOVA (M.), SEKEYOVA (M.), TEMPERA (G.), GUGLIELMINO (S.) & CASTRO (A.), 1978. — Identification of a Sindbis virus strain isolated from *Hyalomma marginatum* ticks in Sicily (*Acta Virol.*, tome 22: 231-232).
- 40 GRESIKOVA (M.), NOSEK (J.), SEKEYOVA (M.), RAJCANI (J.) & CASALS (J.), 1979. — Isolation of a virus strain from Argas persicus ticks (*Acta Virol.*, tome 23: 82-85).
- 41 HANNOUN (C.), CORNIOU (B.) & MOUCHET (J.), 1972. — Role of migrating birds in arbovirus transfer between Africa and Europe (*Transcontinental Nauka*, Novosibirsk: 167-172).
- 42 HANNOUN (C.), 1980. — Les encéphalites à tiques en Europe (*Méd. trop.*, tome 40: 509-519).
- 42 bis HEINZ (F.X.), KUNZ (C.) & FAUMA (H.), 1980. — Preparation of highly purified vaccine against TBE by continuous flow zonal ultracentrifugation (*J. Medical Virol.*, tome 6: 213-219).
- 43 HOOGSTRAAL (H.), 1966. — Ticks in relation to human diseases caused by viruses (*Ann. Rev. Ent.*, tome 11: 261-308).
- 44 HOOGSTRAAL (H.), 1972. — Birds as tick hosts and as reservoirs and disseminators of tick-borne infections agents (*Wiadomosci. Parasit. Sek. III. Ekologia, bionomia, faunistyka, taksonomia*, tome 18: 703-706).
- 45 HOOGSTRAAL (H.), 1973. — Viruses and ticks, [in] A.J. GIBBS « Viruses and invertebrates », North-Holland publ., The Hague: 351-390.
- 46 HOOGSTRAAL (H.), CONVERSE (J.D.) & KAISER (M.N.), 1974. — Recent findings on the natural history of bird tick and virus interrelationships, [in] *Proc. 3rd Int. Congr. Parasit.*, Munich, Aug. 1974, Vol. 3: 1671-1672.
- 47 HOOGSTRAAL (H.), 1978. — Tick-borne diseases of humans; a history of environmental and epidemiological changes (*Symp. Proc. Med. Ent. Cent.*, 23-25 nov. 1977, Royal Soc. Trop. Med. Hyg. London: 48-55).
- 48 HOOGSTRAAL (H.), 1979. — The epidemiology of tick-borne Crimean-Congo hemorrhagic fever in Asia, Europe and Africa (*J. Med. Ent.*, tome 15: 307-417).
- 49 HOOGSTRAAL (H.), 1980. — Established and emerging concepts regarding tick-associated viruses, and unanswered questions, [in] J. VESENJAK-HIRJAN *et al.* « Arboviruses in the Mediterranean countries », Zbl. Bakt. Suppl. 9, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-New York: 49-63.
- 50 HOOGSTRAAL (H.), 1981. — Changing patterns of tick-borne diseases in modern society (*Ann. Rev. Ent.*, tome 26: 75-99).
- 51 Indian Council of Medical Research, 1964. — Kyasanur forest disease 1957-1964. Cambridge Print. Works, Delhi, 1 volume, 30 pages.

- 52 JOHNSON (B.K.), CHANAS (A.C.), SQUIRES (E.J.), SHOCKLEY (P.), SIMPSON (D.I.H.), PARSON (J.), SMITH (D.H.) & CASALS (J.), 1980. — Arbovirus isolations from ixodid ticks infesting livestock, Kano Plain, Kenya (*Trans. Roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, tome 74 : 732-737).
- 53 KEMP (G.E.), 1978. — Tick-borne viruses, [in] Proc. Int. Conf. held in Edinburgh by Centre Trop. Vet. Med. (27 Sept.-1 Oct. 1976), J.K.H. WILDE Ed., U.S. Depart. Hlth Educ. Welfare : 409-432.
- 54 KNUDSON (D.L.), 1981. — Genome of Colorado tick fever virus (*Virology*, tome 112 : 361-364).
- 55 KORENBERG (E.I.), 1976. — Some contemporary aspects of natural focality and epidemiology of tick-borne encephalitis (*Folia Parasitol.*, tome 23 : 357-366).
- 56 KOSTYUKOV (M.A.), DANIYAROV (O.), SKVORTSOVA (T.M.), KONDRASHINA (N.G.), BEREZINA (L.K.), GORDEEVA (Z.E.), PAK (T.P.) & L'Vov (D.K.), 1981. — Sindbis virus isolation from *Hyalomma anatolicum* Kock 1844 ticks in Tadzhikistan (*Med. Parazitol., Moskva*, tome 50 : 34-35) [trad. anglais : NAMRU-3, T 1556].
- 57 KOVALENKO (Ya.R.), IVANOV (V.G.), BAKHTIN (A.G.) & ISAENKO (E.P.), 1961. — Experimental infection of a swine with African swine fever virus (*Trudy Vses Inst. Eksp. Vet.*, tome 24 : 53-61) [trad. anglais : NAMRU-3, T 1367].
- 58 KRAMINSKY (V.A.), KRAMINSKAYA (N.N.) & PEREVOZNIKOV (V.A.), 1971. — The role of birds in tick-borne encephalitis foci in Eastern Siberia (*Mater. 6 Simp. Izuch. Virus Ekol. Svyazan. Ptits.*, Omsk, 1971 : 62-63) [trad. anglais : NAMRU-3, T 724].
- 59 KRAMS (S.), SALIOU (P.) & NICOLLE (R.), 1972. — L'encéphalite d'Europe centrale et ses réservoirs de virus (*Soc. Méd.-Chir. Hop. Form. Sanit. Armées*, tome 4 : 201-206).
- 60 LIBIKOVA (H.), HEINZ (F.), UJHAZYOVA (D.) & STÜNZNER (D.), 1978. — Orbiviruses of the Kemerovo complex and neurological diseases (*Med. Microbiol. Immunol.*, tome 166 : 255-263).
- 61 L'Vov (D.K.), LEONOVA (G.N.), GROMASHEVSKY (V.L.), SHESTAKOV (V.L.), GOFMAN (Yu.P.), SKVORTSOVA (T.M.), KLIMENKO (S.M.), BEREZINA (L.K.), KAKARYAN (V.A.), SAFRONOV (A.V.) & BELOUSOVA (R.V.), 1978. — Sikhote-Alin virus, a new member of the cardiovirus group (*Picornaviridae*) isolated from *Ixodes persulcatus* ticks in Primorie region (*Acta Virol.*, tome 22 : 458-463).
- 62 MAIN (A.J.), SHOPE (R.E.) & WALLIS (R.C.), 1976. — Cape Wrath : a new Kemerovo group orbivirus from *Ixodes uriae* (Acari; Ixodidae) in Scotland (*J. Med. Ent.*, tome 13 : 304-308).
- 63 MAIN (A.J.) & CAREY (A.B.), 1980. — Connecticut virus : a new Sawgrass group virus from *Ixodes dentatus* (Acari; Ixodidae) (*J. Med. Ent.*, tome 17 : 473-476).
- 64 MATTHEWS (R.E.F.) & MAURIN (J.), 1981. — Classification et nomenclature des virus ; résumé des décisions du Comité International de Taxonomie des Virus (*Ann. Virol. (Inst. Pasteur)*, 132 E : 563-573).
- 65 MC LEAN (R.G.), FRANCY (D.B.), BOWEN (G.S.), BAILEY (R.E.), CALISHER (C.H.) & BARNES (A.M.), 1981. — The ecology of Colorado tick fever in Rocky Mountain National Park in 1974. I. Objectives, study design, and summary of principal findings (*Am. J. trop. Med. Hyg.*, tome 30 : 483-489).
- 66 MONTGOMERY (R.E.), 1917. — On a tick-borne gastro-enteritis of sheep and goats occurring in British East Africa (*J. comp. Path.*, tome 30 : 28-57).
- 67 MOUSSA (M.I.), IMAM (I.Z.E.), CONVERSE (J.D.) & EL-KARAMANY (B.E.), 1974. — Isolation of Matruh virus from *Hyalomma marginatum* ticks in Egypt (*J. Egypt Publ. Hlth Ass.*, tome 89 : 341-348).
- 68 NOSEK (J.) & FOLK (C.), 1977. — Relationships of birds to arboviruses and their vectors (*Acta Sc. Nat.*, Brno, tome 11 : 1-61).
- 69 PAUL (S.D.), PAVRI (K.M.), D'LIMA (L.V.), RAJAGOPALAN (P.K.), GOVERDHAN (M.) & SINGH (K.R.P.), 1968. — Isolation of encephalomyocarditis (E.M.C.) virus strains in India (*Indian J. Med. Res.*, tome 56 : 264-274).

- 70 PELLEGRINI (D.), 1950. — La gastro-enterite emorragica delle pecore. Esperimenti di trasmissione col *Rhipicephalus pulchellus* (Bull. Soc. Ital. Med. Ig. trop., tome 10: 164-170) [trad. anglais: NAMRU-3, T 907].
- 71 PERREAU (P.), 1973. — Maladies tropicales du bétail; prophylaxie médicale et sanitaire des grandes épizooties en élevage tropical. Collection « Techniques vivantes », Section agronomie tropicale, Presses univ. France, Paris, 1 volume, 220 p.
- 72 PLOWRIGHT (W.), PARKER (J.) & PEIRCE (M.A.), 1969. — African swine fever virus in ticks (*Ornithodoros moubata* Murray) collected from animal burrows in Tanzania (Nature, tome 221: 1071-1073).
- 73 PLOWRIGHT (W.), PERRY (C.T.) & PEIRCE (M.A.), 1970. — Transovarial infection with African swine fever virus in the argasid tick, *Ornithodoros moubata porcinus* Walton (Res. Vet. Sci., tome 11: 582-584).
- 74 PLOWRIGHT (W.), PERRY (C.T.), PEIRCE (M.A.) & PARKER (J.), 1970. — Experimental infection of the argasid tick, *Ornithodoros moubata porcinus*, with African swine fever virus (Arch. Ges. Virusforsch., tome 31: 33-50).
- 75 PLOWRIGHT (W.), PERRY (C.T.) & CREIG (A.), 1974. — Sexual transmission of African swine fever virus in the tick *Ornithodoros moubata porcinus* Walton (Res. Vet. Sci., tome 17: 106-113).
- 76 RANDALL (W.H.), SIMMONS (J.), CASPER (E.A.) & PHILIP (R.N.), 1975. — Transmission of Colorado tick fever virus by blood transfusion, Montana (Morb. Mort. Wkly Rep., tome 24: 422-427).
- 77 REHSE-KÜPPER (B.), DANIELOVA (V.) & ACKERMANN (R.), 1973. — Isolierung eines für Mäuse pathogenen Virus aus *Ixodes ricinus* (L.) in Nordrhein-Westfalen und Oberschwaben (Zbl. Bakt. I. Orig., tome A 224: 168-177).
- 78 REHSE-KÜPPER (B.), CASALS (J.), REHSE (E.) & ACKERMANN (R.), 1976. — Eyach, an arthropod-borne virus related to Colorado tick fever virus in the Federal Republic of Germany (Acta Virol., tome 20: 339-342).
- 79 REID (H.W.), DUNCAN (J.S.), PHILLIPS (J.D.P.), MOSS (R.) & WATSON (A.), 1978. — Studies on louping-ill virus (Flavivirus group) in wild red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*) (J. of Hyg., tome 81: 321-329).
- 80 REID (H.W.), 1978. — The epidemiology of louping ill, [in] J.K.H. WILDE « Tick-borne diseases and their vectors », [in] Proc. Int. Conf. Edinburgh (Sept.-Oct. 1976), Centre for Trop. Vet. Med., University of Edinburgh: 501-507.
- 81 RITTER (D.G.), CALISHER (C.H.), MUTH (D.J.), SHOPE (R.E.), MURPHY (F.A.) & WHITFIELD (S.G.), 1978. — New Minto virus; a new Rhabdovirus from ticks in Alaska (Can. J. Microbiol., tome 24: 422-426).
- 82 ROGGENDORF (M.), HEINZ (F.), DEINHARDT (F.) & KUNZ (C.), 1981. — Serological diagnosis of acute tick-borne encephalitis by demonstration of antibodies of the IgM class (J. Med. Virology, tome 7: 41-50).
- 83 SANCHEZ BOTIJA (C.), 1963. — Reservorios del virus de la Peste Porcina Africana; investigacion del virus de la P.A.A. en los arthropodos mediante prueba de la hemoadsorcion (Bull. Off. Int. Epiz., tome 60: 895-899).
- 84 SIMPSON (D.I.H.), KNIGHT (E.M.), COURTOIS (G.), WILLIAMS (M.C.), WEINBREN (M.P.), KIBUKAMUSOKE (J.W.) & WOODALL (J.P.), 1967. — Congo virus; a hitherto undescribed virus occurring in Africa. I. Human isolations, clinical notes (East Afr. Med. J., tome 44: 87-92).
- 85 SWANDEPOEL (R.), STRUTHERS (J.K.) & Mc GILLIVRAY (G.M.), 1981. — Report from the special pathogens Unit, National Institute for Virology, Sandringham 2131; Crimean-Congo haemorrhagic fever (Arthropod-borne virus Information Exchange, N° 41: 92-93).
- 86 TAUFFLIEB (R.), CORNET (M.) & CAMICAS (J.L.), 1968. — Les vecteurs d'arbovirus au Sénégal (Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd., tome 6: 221-223).
- 87 TAYLOR (R.M.), HURLBUT (H.S.), WORK (T.H.), KINGSTON (R.J.) & HOOGSTRAAL (H.), 1966. — Arboviruses isolated from Argas ticks in Egypt: Quarantif, Chenuda and Nyamanini (Am. J. trop. Med. Hyg., tome 15: 76-86).

- 88 TKACHENKO (E.A.), BUTENKO (A.M.), BUTENKO (S.A.), ZAVODOVA (T.I.) & CHUMAKOV (M.P.), 1970. — Characteristics of prophylactic vaccine against Crimean hemorrhagic fever (*Mater. 3 oblast. Nauchn. Prak. Konf.*: 136-138) [trad. anglais: NAMRU-3, T 541].
- 89 TRAAVIK (T.), MEHL (R.) & KJELDSBERG (E.), 1977. — «Runde» virus, a Coronavirus-like agent associated with seabirds and ticks (*Arch. Virol.*, tome 55: 25-38).
- 90 VERANI (P.), BALDUCCI (M.) & LOPES (M.C.), 1970. — Isolation of Bhanja virus in Italy and serologic evidence of its distribution in man and animals of different Italian regions (*Folia Parasit.*, tome 17: 367-374).
- 91 VESENJAK-HIRJAN (J.), CALISHER (C.H.), BRUDNJAK (Z.), TOVORNIK (D.), SKRTIC (N.) & LAZVICK (J.S.), 1977. — Isolation of Bhanja virus from ticks in Yugoslavia (*Am. J. trop. Med. Hyg.*, tome 26: 1003-1008).
- 92 VESENJAK-HIRJAN (J.), CALISHER (C.H.), BEUS (I.) & MARTON (E.), 1980. — First natural clinical human Bhanja virus infection, [in] J. VESENJAK-HIRJAN *et al.* «Arboviruses in the Mediterranean countries», Zbl. Bakt. Suppl. 9, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-New York: 297-301.
- 93 WILKINSON (P.J.), LAWMAN (M.J.P.) & JOHNSTON (R.S.), 1980. — African swine fever in Malta, 1978 (*Vet. Rec.*, tome 106: 94-97).
- 94 WOODALL (J.P.), 1961. — (*East Afr. Virus Res. Inst.*, Entebbe, ann. Report, N° 11: 21).
- 95 WOODALL (J.P.), 1962. — (*East Afr. Virus Res. Inst.*, Entebbe, ann. Report, N° 12: 24).

(Cl. Ch.: Laboratoire de Virologie, Faculté de Médecine, B.P. 815, 29279 Brest Cedex, France.
J.L. C.: Centre ORSTOM, B.P. 1386, Dakar, Sénégal).

BULLETIN
DE LA
SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE DE FRANCE

EXTRAIT

16.292 ex 1

B