

## LA FIÈVRE HÉMORRAGIQUE DE CRIMÉE-CONGO AU SÉNÉGAL

### Dernières données sur l'écologie du virus CCHF<sup>1</sup>

Par J. L. CAMICAS (2), J. P. CORNET (3), J. P. GONZALEZ (4),  
M. L. WILSON (4), F. ADAM (3) & H. G. ZELLER (5) (6)

#### Crimean-Congo hemorrhagic fever in Senegal: present status of the knowledge on the ecology of the CCHF virus.

**Summary:** The authors finalize the knowledge on the ecology of the CCHF virus in Senegal, West Africa. They specify two new major data for the understanding of the viral ecology in West Africa. The recognition of a bird species, common and widely distributed in Senegal (*Tockus erythrorhynchus*, Coraciiformes, Bucerotidae), that replicates the virus and infects the immature stages of its current parasite *Hyalomma marginatum rufipes* in more than 90 % of the cases, explains why the minimum infection rate of the adults of this species of tick is always very high. The implication of *Rhipicephalus evertsi evertsi* in the viral ecology and/or a high efficiency of the transovarial transmission of the virus in *Hy. m. rufipes* would help to explain the maintenance of the endemy in the sahelian area.

In the sahelian zone, *Hy. marginatum rufipes* must play the leading part, together with *Rh. e. evertsi* if vector, for the maintenance of the endemy. *Hy. truncatum*, the adults of which can readily bite man, ensures the vectorial transmission to him. In the sudanian zone, *Amblyomma variegatum* must play the same part as the *Hyalomma* and *Rh. e. evertsi* (if vector), and is surely the main vector to man, giving perhaps rise to less virulent strains (non hemorrhagic ones).

**Résumé :** Les auteurs font le point des connaissances sur l'écologie du virus CCHF, agent de la fièvre hémorragique de Crimée-Congo, présent au Sénégal, et précisent deux points nouveaux et majeurs pour la compréhension du cycle du virus en Afrique occidentale. Pour *Hyalomma marginatum rufipes* Koch, la reconnaissance d'une espèce d'oiseau, commune et largement distribuée au Sénégal, le petit calao à bec rouge *Tockus erythrorhynchus* qui réplique le virus et infecte les préimagos de la tique en train de se gorgier à plus de 90 %, explique le taux minimal d'infection observé des imagos toujours très élevé. L'implication de *Rhipicephalus evertsi evertsi* Neumann dans la circulation virale et/ou un rendement élevé de la transmission transovarienne du virus chez *Hy. m. rufipes* permettent d'expliquer l'entretien de l'endémie en zone sahélienne.

En zone sahélienne, *Hy. m. rufipes* doit jouer le principal rôle, avec peut-être *Rh. e. evertsi* s'il est effectivement vecteur, pour l'entretien de l'endémie. *Hy. truncatum*, dont les imagos piquent volontiers l'homme assure la transmission vectorielle du virus à ce dernier.

En zone soudanienne, *Am. variegatum* doit jouer un rôle aussi important que celui des *Hyalomma* et de *Rh. e. evertsi* (si vecteur), et représente sûrement le principal vecteur du virus à l'homme en raison de sa forte anthropophilie. De plus, cette espèce là sélectionne, peut être, des souches moins virulentes qui n'entraînent pas l'apparition de syndromes hémorragiques.

Dans un précédent article (CAMICAS *et al.*, 1990), nous avons considéré 5 espèces de tiques comme devant être les vecteurs majeurs du virus CCHF,

l'agent de la fièvre hémorragique de Crimée-Congo, au Sénégal, à savoir *Amblyomma variegatum* (Fabricius, 1794), *Hyalomma impeltatum* (Schulze & Schlottke, 1930), *Hy. marginatum rufipes* (Koch, 1844), *Hy. truncatum* (Koch, 1844) et *Rhipicephalus guilhoni* (Morel & Vassiliades, 1963). Deux années supplémentaires d'observations nous ont amenés à reconnaître le vecteur à l'homme (*Hy. truncatum*) (WILSON *et al.*, 1991), à éliminer de cette liste deux espèces (*Hy. impeltatum* et *Rh. guilhoni*), sans grande importance épidémiologique, et à en rajouter une qui nous semble devoir jouer un rôle important dans le

(1) Communication à la 8<sup>e</sup> Journée dakaroise de Parasitologie de la Société Ouest-Africaine de Parasitologie, LNERV, Dakar, Sénégal, 2 juillet 1992.

(2) Département Santé, Centre ORSTOM, BP 5045, 911, avenue Agropolis, 34032 Montpellier Cedex 01, France.

(3) Laboratoire ORSTOM de Zoologie médicale, Institut Pasteur, BP 220, Dakar, Sénégal.

(4) YARU, PO Box 3333, New Haven, Connecticut 06510-8034, USA.

(5) Laboratoire d'Écologie virale, Institut Pasteur, BP 220, Dakar, Sénégal.

(6) Manuscrit n° 1480. Accepté le 8 mars 1994.

17 JUL. 1995

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 41933 ed1

Cote : B M P15

maintien de l'endémie (*Rh. evertsi evertsi*, Neumann, 1897).

### *Hyalomma marginatum rufipes*

État des connaissances, en 1991, pour le virus CCHF dans ses rapports avec *Hy. marginatum rufipes*

Tous les éléments du cycle (fig. 1) ont été connus à la suite de travaux menés essentiellement au Nigéria (CAUSEY *et al.*, 1970; LEE ET KEMP, 1970; OKORIE ET FABIYI, 1980), puis en Afrique du Sud (SHEPHERD *et al.*, 1987; SHEPHERD *et al.*, 1989).

Le rôle des oiseaux, comme hôtes du virus en Afrique subsaharienne, a été contesté pendant longtemps. Dans sa monographie extrêmement documentée de 1979, HOOGSTRAAL écrivait : « En résumé, les oiseaux semblent être réfractaires à une virémie à virus CCHF bien que certaines espèces puissent héberger de grands nombres de tiques infectées par ce virus ». Plus récemment, Shepherd *et al.* (1987) ont mis en évidence des anticorps anti-CCHF chez des autruches et des pintades mais leurs résultats d'essais d'inoculation expérimentale du virus à ces oiseaux ont été inconstants et, tout en recommandant de poursuivre les recherches sur les oiseaux, ils ont conclu d'une façon plutôt négative en disant textuellement : « Apparemment tous les oiseaux n'ont pas été sensibles à l'infection et un des oiseaux adultes inoculé en SC n'a fait ni virémie ni anticorps. Il apparaît aussi que la plupart des jeunes oiseaux ont été réfractaires à l'infection. On peut douter que la faible virémie observée chez la pintade ait été d'un niveau suffisant pour infecter des tiques en train de se gorgier ».

### Données récentes d'observation au Sénégal

Le problème qui s'est posé à nous, au Sénégal, est que le taux minimal d'infection observé (TMIO) de cette espèce est toujours le plus élevé de tous les vecteurs potentiels présents au Sénégal ce qui ne peut pas s'expliquer par la seule infection des hérissons, lièvres et quelques autres petits mammifères, hôtes de *Hy. marginatum rufipes*, dont les populations ne sont pas assez nombreuses.

La mise en évidence d'un oiseau, abondant au Sénégal, qui réplique expérimentalement le virus CCHF et infecte les larves et/ou nymphes de *Hy. m. rufipes* fixées sur lui dans une proportion dépassant les 90 %, apporte une explication satisfaisante au fait que cette espèce ait le TMIO le plus élevé. Il s'agit du petit calao à bec rouge *Tockus erythrorhynchus* Temminck (ZELLER, CORNET ET CAMICAS, sous presse). A cet hôte vertébré majeur du virus, il convient peut-être d'ajouter deux autres espèces d'oiseaux, abondantes en région sahélo-soudanienne de la sous-région biogéographique afrotropicale occidentale : le merle métallique à longue queue *Lamprotornis caudatus* PLS Müller et la pintade com-

mune *Numida meleagris galeata* Pallas, chez lesquelles on a aussi trouvé des anticorps contre le virus CCHF (ZELLER, CORNET ET CAMICAS, soumis pour publication).

### *Hyalomma truncatum*

Les résultats sur le pouvoir vecteur de cette espèce, sont assez récents et commencent avec la publication de LOGAN *et al.* (1989) qui décrivent la capacité de la larve de *Hy. truncatum* à s'infecter sur un petit mammifère virémique, ainsi que l'infection transtasiale de la larve à la nymphe, puis de la nymphe à l'imago. Ils montrent aussi la possibilité de transmission du virus au cobaye par repas de l'imago infecté. De plus, ils démontrent la possibilité de transmission horizontale à une tique neuve par repas simultané [« cofeeding » de JONES, DAVIES, STEELE ET NUTTALL (1987) décrit pour le virus Thogoto].

En 1991, notre équipe (WILSON *et al.*, 1991) montre la possibilité d'infection des femelles par repas sur petit ruminant virémique, ainsi que l'existence de la transmission transovarienne. Une équipe associée (CHAPMAN *et al.*, 1991) observe que le fait d'être piqué par un imago de *Hy. truncatum* constitue un facteur de risque majeur de l'infection humaine à virus CCHF dans le nord du Sénégal.

WILSON *et al.* (loc. cit.) rapportent aussi l'observation très importante de tiques expérimentalement infectées sur des ongulés présentant des anticorps de classe IgG à la suite d'une infection ancienne et réinfectés expérimentalement. Ils ne font pas de virémie détectable par les méthodes classiques mais sont néanmoins capables d'infecter des vecteurs en cours de gorgement. La nature du repas des tiques permet leur infection avec des titres faibles dans le sang circulant. En effet, pendant la majeure partie de celui-ci, on a une alternance d'absorption de sang et de rejet de salive permettant une concentration du repas sanguin et donc une ingestion de liquide (sang et/ou lymphes) très supérieure au volume final de la tique. Cette observation semble devoir réduire à néant, pour les arboviroses à tiques tout au moins, la théorie assez classique voulant que les vertébrés une fois infectés deviennent « épidémiologiquement morts » comme on l'a suggéré pour les singes et le virus YF, agent de la fièvre jaune (CORDELLIER, 1991). En effet, la dynamique des anticorps neutralisants ne doit pas être confondue avec celle des autres anticorps qui n'empêchent pas une nouvelle virémie, tout au moins de titre faible.

En 1992, les travaux de notre équipe (GONZALEZ *et al.*, 1992) ont prouvé l'existence de deux modes de transmission horizontale du virus CCHF dans les populations de tiques vectrices :

— par repas simultané (= cofeeding des Anglo-Saxons), en confirmation des résultats de LOGAN *et al.* (1989);

— par transmission sexuelle du mâle infecté à une femelle neuve, sans doute par l'intermédiaire d'un spermatophore infecté.

De plus, ces travaux ont confirmé la réalité de la transmission transovarienne (transmission verticale) déjà signalée chez cette espèce (WILSON *et al.*, 1991) (fig. 1).

*Amblyomma variegatum*

En 1991, les données publiées concernant le pouvoir vecteur d'*Am. variegatum* sont assez limitées et remontent, pour l'essentiel à la publication d'OKORIE ET FABIYI (1980). Ces auteurs ont montré l'infection transtasiale de la larve à la nymphe, puis de la nymphe à l'imago. L'imago a transmis le virus CCHF à un ongulé au cours du repas. Ultérieurement, notre équipe a prouvé que le virus pouvait persister au moins 4 mois chez l'imago inoculé par voie intracelomique (GONZALEZ *et al.*, 1991).

Dans le troupeau de ruminants sentinelles de Bandia, station de terrain située à environ 70 km à l'est-sud-est de Dakar (fig. 1 in CAMICAS *et al.*, 1990),

nous avons pu assister à une importante circulation du virus CCHF, de novembre 1991 à janvier 1992, conduisant à l'isolement de 9 souches virales à partir de lots de tiques, auxquelles on peut rajouter une dixième provenant de la localité voisine de Nguékokh.

L'isolement d'une souche de virus CCHF d'un lot de 35 larves d'*Am. variegatum* récoltées en même temps que 3 lots de tiques restés négatifs (17 nymphes d'*Am. variegatum*, 11 mâles de *Rh. guilhoni*, 4 femelles de *Rh. guilhoni*), le 5 décembre 1991 sur une chèvre, née au mois de janvier précédent et présentant une sérologie négative le 25 novembre 1991, permet de penser qu'il y a de fortes chances pour que la larve infectée l'ait été par voie transovarienne (fig. 1).

*Rhipicephalus evertsi evertsi*

L'ensemble des données précédentes fait problème car, pour les vecteurs potentiels connus du virus CCHF, à l'exception d'*Am. variegatum* peu répandu au nord du Sénégal où, justement, la prévalence du virus semble maximale (WILSON *et al.*, 1990), la transmission transovarienne est nécessaire au maintien de

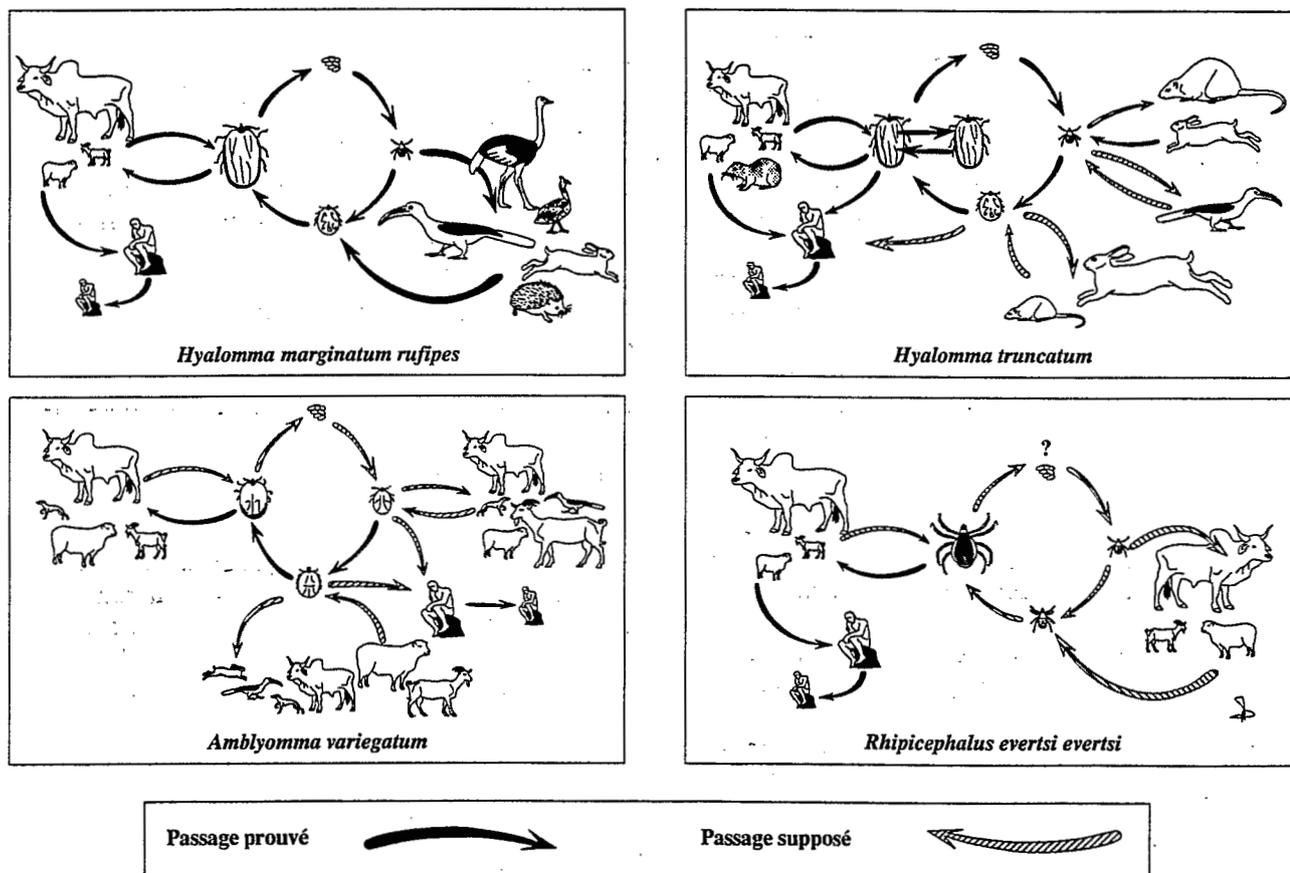


Fig. 1. — Écodiagramme de la transmission du virus CCHF par quatre espèces de tiques.

- Écodiagramme de la transmission du virus CCHF par *Hyalomma marginatum rufipes*.
- Écodiagramme de la transmission du virus CCHF par *Hyalomma truncatum*.
- Écodiagramme de la transmission du virus CCHF par *Amblyomma variegatum*.
- Écodiagramme de la transmission du virus CCHF par *Rhipicephalus evertsi evertsi*.

l'enzootie, en raison des préférences trophiques de leurs diverses stases. Cette transmission transovarienne ne se produisant que dans un pourcentage limité des cas (17 % pour *Hy. truncatum* d'après nos résultats; WILSON *et al.*, 1991), les foyers devraient se maintenir difficilement. Toutefois, les observations faites à Bandia, du 1<sup>er</sup> novembre 1991 au 31 janvier 1992, sur l'espèce *Rh. e. evertsi* que sa biologie nous rendait suspecte, ont permis l'isolement de 4 souches de virus CCHF. Le TMIO (taux minimal d'infection observé) de cette espèce, au cours de ce trimestre à Bandia a atteint le chiffre très élevé de 1,8 %, dépassant celui de *Hy. m. rufipes* qui était de 1,5 %.

L'isolement d'une souche à partir d'un lot de 8 mâles de *Rh. e. evertsi* récoltés le 16 décembre 1991 sur un bouc séronégatif le 25 novembre 1991, a été suivi d'une conversion sérologique IgM/IgG chez ce dernier dans le sérum du 26 décembre 1991. Cette observation permet de dater l'infection de l'animal au minimum 8/10 jours auparavant, ce qui est compatible avec le portage du virus CCHF par *Rh. e. evertsi*. L'infection naturelle de l'ongulé par l'imago de cette espèce paraît très vraisemblable et nous en étudions le pouvoir vecteur expérimental.

Les premiers résultats d'infection expérimentale de spécimens de cette espèce de tique, par repas sur vertébré virémique ou par inoculation intracœlomique, ont été négatifs. Ceci peut néanmoins s'expliquer par un titre viral trop faible dans l'ingestat ou dans l'inoculum. On connaît, avec le moustique *Aedes (Stegomyia) aegypti* (LINNÉ, 1758), un vecteur à la fois « mauvais » puisqu'il ne s'infecte que sur des vertébrés présentant de fortes virémies et néanmoins majeur dans l'écologie du virus de la fièvre jaune en raison de sa forte anthropophilie et de son habitat fréquemment péri-domestique (CORNET *in* DIGOUTTE, CORNET, DEUBEL *et al.*, 1985). En Afrique du Sud, SHEPHERD *et al.* (1989) ont montré que *Rh. evertsi mimeticus*, autre sous-espèce de *Rh. evertsi*, inoculé par voie intracœlomique est capable de transmettre le virus au mouton, mais n'ont pas obtenu de transmission transovarienne. A partir d'imagos de *Rh. e. evertsi* placés sur bovin virémique, le virus CCHF a été isolé de 1 femelle sur 11 et de 1 lot de mâles sur 2. *Rh. e. evertsi* n'a pas été infecté au stade larvaire ou nymphal sur lièvre virémique (SHEPHERD *et al.*, 1991).

Cette espèce présente l'intérêt majeur de se gorger, aux stases préimaginales et imaginale, sur les ongulés. Elle pourrait ainsi assurer la circulation du virus CCHF entre ces derniers sans qu'il y ait besoin d'une transmission transovarienne qui n'assure, au mieux, que 17 % de réussite (tout au moins chez *Hy. truncatum*), en supposant que toutes les larves d'une ponte positive soient infectées, ce qui n'est pas forcément le cas (fig. 1).

## CONCLUSION

Sur la deuxième planche (fig. 2), sont regroupées toutes les données actuellement connues sur la circulation du

virus CCHF dans la sous-région biogéographique afro-tropicale occidentale. On y voit le rôle central des ongulés, en particulier les zébus, dans la circulation de ce virus et le maintien de l'endémie dans la région sahélo-soudanienne. Le virus CCHF n'est pratiquement pas pathogène pour les ruminants domestiques chez lesquels il semble ne devoir entraîner qu'une poussée fébrile et, peut-être, des céphalées, symptôme qu'il est bien difficile d'apprécier chez des ongulés (JLC : observation non publiée). Sa pathogénicité pour l'homme varie d'un syndrome aigu fébrile bénin à un syndrome hémorragique grave à 30 % de mortalité (HOOGSTRAAL, 1979). En 1988, GONZALEZ *et al.* (1990) ont d'ailleurs isolé une souche de ce virus d'un cas humain fatal à l'hôpital de Rosso, à la frontière mauritano-sénégalaise.

En zone sahélienne, *Hy. m. rufipes* doit jouer le premier rôle avec, peut-être, *Rh. e. evertsi* pour l'entretien de l'endémie, *Hy. truncatum* assurant la transmission vectorielle du virus CCHF à l'homme.

En zone soudanienne, *Am. variegatum* doit participer au maintien de l'endémie au même titre que les *Hyalomma* et constitue sûrement le principal vecteur du virus à l'homme avec, peut-être, sélection de souches virales peu pathogènes (non hémorragigènes). S'il se révèle bon vecteur et en raison de son parasitisme des ongulés tant par les imagos que par les préimagos, *Rh. e. evertsi* doit jouer un rôle majeur dans la pérennisation des foyers de circulation virale.

Ce schéma général de la circulation du virus CCHF en Afrique occidentale ne prétend pas être exhaustif car il ne prend pas en compte la possible intervention de tiques telles que les *Boophilus* spp [essentiellement *Bo. decoloratus* (Koch, 1844)] qui peuvent assurer, en fonction du taux de réussite de la transmission transovarienne, à la fois un rôle amplificateur dans les populations d'ongulés et un rôle de réservoir de virus. L'existence d'un cycle secondaire domestique, faisant intervenir le chien et sa tique *Rh. sanguineus* (Latreille), a été étudiée expérimentalement avec des résultats peu encourageants mais insuffisants pour conclure par la négative (GONZALEZ, CORNET, SOMÉ et CAMICAS, non publié).

Si, finalement, les travaux expérimentaux montrent que *Rh. e. evertsi* ne peut pas jouer un rôle satisfaisant dans la transmission du virus, seul un taux élevé de réussite de la transmission transovarienne chez *Hy. marginatum rufipes* pourra expliquer l'installation de l'endémie dans la bande de savanes sahélo-soudanienne ouest et centre-africaine. En effet, cette zone est délimitée par les isohyètes des 150 mm de pluies annuelles, limite nord de l'habitat normal de *Hy. m. rufipes* d'après MOREL (1969, p. 197), et des 500 mm, limite nord de l'habitat normal d'*Am. variegatum* d'après MOREL (1969, p. 144). Les autres espèces (*Bo. decoloratus*, *Rh. sanguineus*) ont des populations trop réduites pour pouvoir jouer un rôle significatif dans l'écologie du virus CCHF.

Cette conclusion suggère la nature des travaux qui restent à accomplir pour avoir une connaissance assez

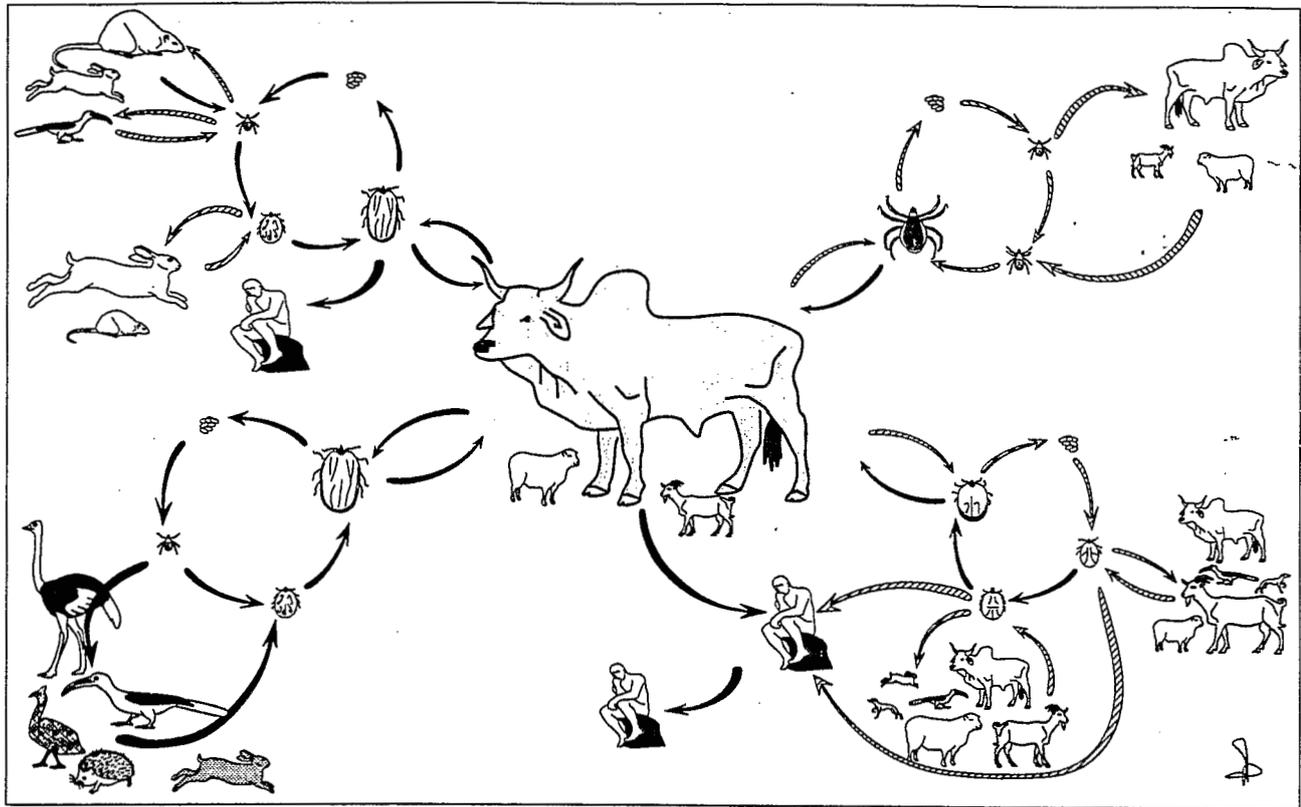


Fig. 2. — Le virus CCHF en Afrique occidentale.

Synthèse des voies de circulation du virus CCHF en Afrique occidentale : en haut à gauche : passage par *Hyalomma truncatum* dont l'imago mâle ou femelle peut transmettre le virus à l'homme par piqûre; en bas à gauche : passage par *Hyalomma marginatum rufipes*; en haut à droite : passage par *Rhipicephalus evertsi evertsi*; en bas à droite : passage par *Amblyomma variegatum*.

Nota 1 : Les modes de circulation prouvés du virus sont indiqués par des flèches pleines. Les modes probables sont représentés par des flèches hachurées.

Nota 2 : Sur les figures, la taille des vertébrés hôtes du virus est proportionnelle à leur importance épidémiologique.

satisfaisante de l'épidémiologie de la fièvre hémorragique de Crimée-Congo en Afrique de l'Ouest, à savoir :

1) appréciation expérimentale du pouvoir vectoriel de *Rh. e. evertsi*;

2) estimation du taux de réussite de la transmission transovarienne du virus chez *Hy. marginatum rufipes*.

## BIBLIOGRAPHIE

- CAMICAS (J.-L.), WILSON (M. L.), CORNET (J.-P.), DIGOUTTE (J.-P.), CALVO (M.-A.), ADAM (F.) & GONZALEZ (J.-P.). — Ecology of ticks as potential vectors of Crimean-Congo hemorrhagic fever virus in Senegal: epidemiological implications. *Arch. Virol.*, 1990, (Suppl. 1), 303-322.
- CAMICAS (J.-L.), FONTENILLE (D.), TRAORE-LAMIZANA (M.), CORNET (J.-P.) & ADAM (F.). — Activités du Laboratoire ORSTOM de Zoologie médicale, pp. 165-180 in : *Rapport sur le Fonct. techn. de l'Inst. Pasteur de Dakar, Année 1991* (J. P. DIGOUTTE éd.), pp. 1-291, Institut Pasteur de Dakar, 1992.
- CAUSEY (O.-R.), KEMP (G.-E.), MADBOULY (M.-H.) & DAVID-WEST (T.-S.). — Congo virus from domestic livestock, African hedgehogs and arthropods in Nigeria, *Amer. J. trop. Med. Hyg.*, 1970, 19, 846-850.
- CHAPMAN (L.-E.), WILSON (M. L.), HALL (D.-E.), LE GUENNO (B.), DYKSTRA (E.-A.), BA (K.) & FISHER-HOCH (S.-P.). — Risk factors for Crimean-Congo hemorrhagic fever in rural northern Senegal. *J. infect. Dis.*, 1991, 164, 686-692.
- CORNET (M.). — Les vecteurs, pp. 141-144, in : DIGOUTTE (J.-P.), CORNET (M.), DEUBEL (V.), HERVY (J.-P.) & SALUZZO (J.-F.). — Dengue et fièvre jaune en Afrique de l'Ouest. *Études médicales*, 1985, 3, 111-175.
- CORDELLIER (R.). — L'épidémiologie de la fièvre jaune en Afrique de l'Ouest. *Bull. OMS*, 1991, 69, 73-84.
- GONZALEZ (J.-P.), LE GUENNO (B.), GUILLAUD (M.) & WILSON (M. L.). — A fatal case of Crimean-Congo hemorrhagic fever in Mauritania: virological and serological observations suggest epidemic transmission. *Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, 1990, 84, 573-576.
- GONZALEZ (J.-P.), CORNET (J.-P.), WILSON (M. L.) & CAMICAS (J.-L.). — Crimean-Congo hemorrhagic fever virus replication in adult *Hyalomma truncatum* and *Amblyomma variegatum* ticks. *Res. Virol.*, 1991, 142, 483-488.
- GONZALEZ (J.-P.), CAMICAS (J.-L.), CORNET (J.-P.), FAYE (O.) & WILSON (M. L.). — Sexual and transova-

- rian transmission of Crimean-Congo hemorrhagic fever virus in *Hyalomma truncatum* ticks. *Res. Virol.*, 1992, 143, 23-28.
- HOOGSTRAAL (H.). — The epidemiology of tick-borne Crimean-Congo hemorrhagic fever in Asia, Europe and Africa. *J. med. Entomol.*, 1979, 15, 307-417.
- JONES (L.-D.), DAVIES (C.-R.), STEELE (G.-M.) & NUTTALL (P.-A.). — A novel mode of arbovirus transmission involving a nonviremic host. *Science*, 1987, 237, 775-777.
- LEE (V.-H.) & KEMP (G.-E.). — Congo virus: experimental infection of *Hyalomma rufipes* and transmission to a calf. *Bull. entomol. Soc. Nigeria*, 1970, 2, 133-135.
- LOGAN (T.-M.), LINTHICUM (K.-J.), BAILEY (C.-L.), WATTS (D.-M.) & MOULTON (J.-R.). — Experimental transmission of Crimean-Congo hemorrhagic fever virus by *Hyalomma truncatum* Koch. *Amer. J. trop. Med. Hyg.*, 1989, 40, 207-212.
- MOREL (P.-C.). — *Contribution à la connaissance de la distribution des tiques (Acariens, Ixodidae et Amblyomidae) en Afrique éthiopienne continentale*. Thèse Doct. Sc., Orsay, 1969 (n° AO 3885), 388 p. + annexe cartographique de 62 cartes.
- OKORIE (T.-G.) & FABIYI (A.). — The replication of Congo virus in *Hyalomma rufipes* Koch following intracelomic inoculation. *Vet. Parasit.*, 1980, 7, 369-374.
- SHEPHERD (A.-J.), SWANEPOEL (R.), LEMAN (P.-A.) & SHEPHERD (S.-P.). — Field and laboratory investigation of Crimean-Congo hemorrhagic fever virus (Nairovirus, family Bunyaviridae) infection in birds. *Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, 1987, 87, 1004-1007.
- SHEPHERD (A.-J.), SWANEPOEL (R.), CORNEL (A.-J.) & MATHEE (O.). — Experimental studies on the replication and transmission of Crimean-Congo hemorrhagic fever virus in some African tick species. *Amer. J. trop. Med. Hyg.*, 1989, 40, 326-331.
- SHEPHERD (A.-J.), SWANEPOEL (R.), SHEPHERD (S.-P.), LEMAN (P.-A.) & MATHEE (O.). — Viraemic transmission of Crimean-Congo hemorrhagic fever virus to ticks. *Epidemiol. Infect.*, 1991, 106, 373-382.
- WILSON (M. L.), LE GUENNO (B.), GUILLAUD (M.), DESOUTTER (D.), GONZALEZ (J.-P.) & CAMICAS (J.-L.). — Distribution of Crimean-Congo hemorrhagic fever virus antibody in Senegal: environmental and vectorial correlates. *Amer. J. trop. Med. Hyg.*, 1990, 43, 557-566.
- WILSON (M. L.), GONZALEZ (J.-P.), CORNET (J.-P.) & CAMICAS (J.-L.). — Transmission of Crimean-Congo hemorrhagic fever virus from experimentally infected sheep to *Hyalomma truncatum* ticks. *Res. Virol.*, 1991, 142, 395-404.
- ZELLER (H.-G.), CORNET (J.-P.) & CAMICAS (J.-L.). — Experimental transmission of Crimean-Congo hemorrhagic fever (CCHF) virus by West-African wild ground-feeding birds to *Hyalomma marginatum rufipes* ticks. *Amer. J. trop. Med. Hyg.*, 1994, sous presse.
- ZELLER (H.-G.), CORNET (J.-P.) & CAMICAS (J.-L.). — Soumis pour publication, Crimean-Congo hemorrhagic fever virus infection in birds: field investigations in Senegal.

#### Commentaire en séance : 9 mars 1994

##### INTERVENTION DE M. RODHAIN

Comment avez-vous eu l'idée d'orienter vos recherches, parmi les oiseaux, vers le petit calao? Est-ce parce que cette espèce est souvent au sol?

##### Réponse

Oui. Les études menées antérieurement nous avaient montré que cette espèce était très fréquemment parasitée par *Hyalomma marginatum rufipes*.