

# ÉDITORIAL

## La notion de réservoir naturel en arbovirologie.

**F. Rodhain**

Institut Pasteur, Paris.

Manuscrit n° 1930. "Virologie". Accepté le 4 août 1998.

**Summary:** The Concept of Natural Reservoir in Arbovirology.

Arboviruses usually have extremely complex epidemiological cycles since their circulation involves successively a susceptible vertebrate and an hematophagous arthropod acting as vector. Natural reservoirs for arboviruses can belong to two different categories of organisms:

- Vertebrate reservoirs, with as main characteristics: a susceptible population but showing no symptoms of disease or only a benign one, an abundant and prolific population, the infected animal must show an efficient viremia, a population with strong and frequent contacts with vector populations.

Two factors tend to oppose these characteristics: the pathogenicity of the virus and infection-induced immunity. Many groups of wild vertebrates (birds and mammals) act as usual reservoirs for arboviruses. Domestic or commensal mammals, as well as human beings, are rarely involved as reservoirs.

- Invertebrate reservoirs: arthropods are involved in the maintenance of many arboviruses for two main reasons: their longevity and the possibility of vertical transmission of the virus. An infected arthropod remains infected throughout its life, in spite of successive moultings. This lifetime can be long, especially for ticks. Vertical transmission is known in some virus-vector systems, but its frequency appears to be very variable. The epidemiological importance of the phenomenon is specially high in the case of cold-resistant or dry-resistant eggs.

These facts lead to a large variety of epidemiological situations according to virus and region. Studying epidemiological situations also shows up the evolution of these systems, as a response to environmental modifications, often resulting from human activities.

Furthermore, the repeated passages of an arbovirus in reservoir hosts could induce modifications of the viral genome, for example by facilitating the emergence of reassortants during coinfections.

Finally, for many different reasons, it seems difficult, for the moment, to imagine efficient preventive measures levelled at any kind of natural reservoirs.

**Résumé :**

Les arbovirus ont des cycles épidémiologiques généralement très complexes dans lesquels interviennent tour à tour un vertébré réceptif et un arthropode hématophage vecteur. Les réservoirs naturels des arbovirus peuvent appartenir à ces deux catégories d'organismes :

- réservoirs vertébrés, dont l'importance tient surtout à la biologie (abondance, contacts avec les vecteurs,...), à leur réceptivité et leur sensibilité au virus, et au niveau de la virémie qu'ils développent ;

- réservoirs invertébrés : certains arthropodes peuvent assurer la maintenance des arbovirus pour deux raisons majeures : leur longévité, qui peut être grande, surtout chez les tiques, et l'éventuelle transmission verticale du virus, connue dans certains systèmes virus-vecteurs, mais dont la fréquence est très variable.

L'étude des différentes situations épidémiologiques montre combien de tels systèmes peuvent évoluer dans le temps, en réponse, par exemple, à certaines modifications de l'environnement. D'autre part, il paraît probable que le passage répété d'un arbovirus chez un hôte réservoir pourrait avoir des conséquences sur le génome viral, par exemple en facilitant des réassemblages en cas de coinfection. Pour différentes raisons, il demeure difficile d'intervenir préventivement au niveau de ces réservoirs naturels.

**Key-words:** Arbovirus - Epidemiology - Ecology - Natural reservoir - Vector - Arthropod

**Mots-clés :** Arbovirus - Épidémiologie - Ecologie - Réservoir naturel - Vecteur - Arthropode

Nous avons tous besoin d'un refuge. Lorsque, de temps en temps, les conditions de vie à l'extérieur deviennent trop difficiles, lorsque notre survie même se trouve compromise, nous sommes heureux de pouvoir nous abriter en un lieu sûr, en attendant des jours meilleurs. De même, les arbovirus ont besoin d'un réservoir où ils puissent se maintenir, persister, lorsque leur mode habituel de transmission doit se ralentir ou même s'arrêter temporairement.

Un micro-organisme, quel qu'il soit, ne vit que par les relations qu'il entretient avec son environnement immédiat, en particulier l'organisme de l'hôte qui l'héberge et, pour certains d'entre eux, l'organisme du vecteur qui le transmet. Ensemble, le micro-

organisme, l'hôte et le vecteur constituent un système biologique complexe qui fonctionne dans un écosystème donné et qui doit être abordé comme un tout indissociable. De plus, ces systèmes biologiques sont en perpétuelle évolution par ajustements permanents en réponse aux modifications de l'environnement. Des équilibres se créent, d'autres disparaissent.

Le travail de l'épidémiologiste consiste à disséquer les systèmes en question pour en comprendre le fonctionnement. Cela signifie que le problème doit être abordé comme un naturaliste aborde une question de biologie évolutive. Si nous voulons réellement comprendre comment fonctionne un système épidémiologique, nous devons considérer en même

temps tous les éléments de ce système, et mettre à jour ce réseau si complexe de relations d'inter-dépendance qu'à travers les temps ils ont pu nouer entre eux.

Dès lors, l'étude du réservoir naturel de l'agent infectieux apparaît comme l'un des éléments-clés en la matière.

## Les particularités écologiques des arbovirus

On sait que, sous le terme "arbovirus", on désigne, de façon tout à fait arbitraire, un groupe de virus très différents les uns des autres, qui ne se trouvent ici rassemblés que parce qu'ils ont en commun leur mode habituel de transmission qui fait appel à un arthropode vecteur ; partant, cet ensemble est dépourvu de toute signification taxinomique. Par définition, la circulation des arbovirus dans la nature se déroule donc suivant un cycle impliquant tour à tour un vertébré réceptif et un arthropode hématophage vecteur. Ce caractère suppose de la part de ces virus une propriété très particulière, l'aptitude à se multiplier alternativement dans deux milieux extrêmement différents : les cellules d'un arthropode, à température ambiante d'une part, l'organisme d'un vertébré, généralement homéotherme, d'autre part.

On comprend dès lors combien leur écologie pourra apparaître complexe, d'autant plus que, pour chacun d'eux, le cycle impliquera habituellement plusieurs espèces de vertébrés, plusieurs vecteurs, et que ces hôtes noueront entre eux différents types de relations en fonction de leurs écologies respectives, les contacts qui en résultent étant eux-mêmes soumis à l'action des facteurs du milieu, variables suivant le lieu et, en un même lieu, suivant les saisons. C'est pourquoi beaucoup d'arboviroses présentent des modalités épidémiologiques très complexes, extrêmement difficiles à appréhender.

La plupart des arboviroses sont en réalité des zoonoses tropicales, c'est-à-dire des infections d'animaux, dans le cycle desquelles l'homme ne s'introduit qu'à la faveur de circonstances particulières, quasi-accidentelles, en pénétrant par inadvertance dans un foyer selvatique. C'est donc le plus souvent du côté de la faune sauvage qu'*a priori* il convient de se tourner pour rechercher les réservoirs naturels.

Quelques-uns de ces virus cependant paraissent, aujourd'hui du moins, spécifiques de l'homme ou presque. C'est ainsi que l'on peut considérer que, dans la plupart des régions où sévit la dengue, les quatre virus en cause ont aujourd'hui pour réservoir naturel des populations humaines urbanisées. Toutefois, sur le continent africain, on observe, au moins pour le virus de la dengue 2, un cycle selvatique impliquant des singes ; ici, les souches selvatiques et les souches urbaines épidémiques sont différentes et les deux types de cycles ne sont pas interconnectés, même s'ils fonctionnent, au moins par moments, en sympatrie. C'est là un cas assez exceptionnel.

Ceci conduit à considérer l'évolution génotypique de ces virus. Les techniques d'analyse moléculaire ont permis d'en préciser les modalités dans quelques cas, ceux des virus de la dengue et de la fièvre jaune notamment. C'est ainsi que l'on peut s'apercevoir qu'un virus donné est en réalité une "quasi-espèce" représentant un ensemble, en constante évolution, constitué d'une multitude de souches plus ou moins proches ; il est, dès lors, possible de distinguer des génotypes dont les caractères, notamment épidémiologiques, peuvent parfois grandement différer, par exemple pour ce qui est des vecteurs et des réservoirs. Les virologistes sont parfois amenés à distinguer, selon les zones géographiques, des topotypes, dont l'exemple sans doute le mieux connu aujourd'hui est constitué par les virus amarils d'Afrique de l'Ouest et d'Afrique orientale.

D'autre part, certaines arboviroses sont épidémiques. Ceci s'observe lorsque c'est le virus qui se trouve introduit dans une

population humaine dense, par exemple en milieu urbain où pullulent les moustiques domestiques. Dès lors, comme pour toutes les maladies épidémiques, se pose l'une des questions les plus passionnantes et les plus difficiles pour les épidémiologistes : quels sont les mécanismes de conservation de l'agent pathogène durant les intervalles inter-épidémiques ? Quels en sont les véritables réservoirs ? Dans les quelques cas où ils sont connus, ces mécanismes de maintenance apparaissent d'une variété déconcertante, et un même virus peut faire appel, simultanément ou successivement, à plusieurs d'entre eux.

## Les réservoirs naturels des arbovirus

Comme nous venons de le voir, il y a lieu de distinguer, pour les arbovirus, deux types d'hôtes et, par conséquent, deux types de réservoirs : vertébrés et invertébrés.

### Les réservoirs vertébrés

Un même arbovirus peut, dans un foyer naturel donné, circuler parmi plusieurs vertébrés. Les populations de ces animaux sont amenées à jouer des rôles différents dans l'épidémiologie de l'arbovirus en question ; les unes assureront la maintenance du virus et donc la pérennité du foyer : elles constitueront le réservoir ; d'autres vertébrés seront des amplificateurs du virus, alors que d'autres encore seront des culs-de-sac épidémiologiques (en anglais : dead-end hosts) ; certaines espèces, migratrices, joueront le rôle de disséminateurs ; d'autres animaux encore, non seulement réceptifs mais également sensibles à l'infection, serviront de détecteurs, de marqueurs biologiques signalant aux épidémiologistes les périodes d'activité du virus. Il résulte de tout ceci que tous les vertébrés impliqués ne sont pas nécessairement des réservoirs. En revanche, un même vertébré peut être à la fois un réservoir et, par exemple, un disséminateur.

D'autre part, un même virus peut admettre plusieurs réservoirs, par exemple dans différents environnements.

Il peut aussi arriver que, pour un même virus, une espèce animale donnée soit un bon réservoir dans un foyer et non dans un autre.

Si les vertébrés réceptifs vis-à-vis d'un arbovirus ne servent pas tous de réservoirs, c'est qu'il est nécessaire de posséder une aptitude particulière. Ce rôle, assurément difficile, n'est pas à la portée de tous. Quels sont donc les caractères d'un bon réservoir ? On peut en distinguer quatre :

- la population doit être réceptive au virus mais non, ou peu, sensible : une fois infecté, l'animal ne doit pas mourir, du moins pas rapidement, pas avant d'avoir développé sa virémie ;
- l'animal infecté doit présenter une virémie efficace, c'est-à-dire une virémie qui soit à la fois prolongée (ce qui conditionnera le nombre de vecteurs qui s'infecteront sur lui) et de titre élevé (ce qui déterminera la nature des vecteurs qui s'infecteront sur lui en fonction de leurs propres réceptivités). Il s'agit en fait des caractères d'un bon amplificateur de virus : un individu infecté sera à l'origine de l'infection d'un grand nombre de vecteurs et, par conséquent, remettra beaucoup de virus en circulation. Une mention spéciale doit ici concerner les animaux susceptibles d'entrer en hibernation : sont-ils capables de conserver un virus d'une saison à l'autre ? La question ne semble pas avoir reçu de réponse claire.

- La population doit être abondante et prolifique ; ce dernier caractère, la prolificité, assurant à la fois l'abondance et la disponibilité d'un nombre suffisant de jeunes individus réceptifs (car non immuns), au moins aux périodes d'activité des vecteurs.

- La population doit avoir des contacts suffisamment étroits et répétés avec les populations locales des arthropodes vecteurs potentiels ; ceci sera fonction des préférences trophiques des arthropodes en question, ainsi que des préférences écolo-

giques et des dynamiques saisonnières des populations. Il n'est sans doute pas inutile de s'arrêter quelques instants sur ce dernier caractère car c'est une question complexe. Les biologies des vertébrés et des invertébrés concernés doivent permettre les contacts nécessaires à la fois dans le temps et dans l'espace. "Dans le temps" signifie aussi bien dans l'année (saisonnalité) que dans le nyctémère : il s'agira, par exemple, pour la fièvre jaune, du niveau d'agressivité des *Aedes* des canopées africaines vis-à-vis des cercopithèques en début de nuit en fin de saison des pluies. "Dans l'espace" signifie que, parfois, ce contact se fera de manière privilégiée dans certains microhabitats ; c'est ainsi le cas de la transmission de *Phlebotomus* de rongeurs au sein même de leurs terriers par des phlébotomes eux-mêmes associés à ces terriers et à leurs habitants. D'autre part, ces contacts réservoirs-vecteurs seront d'autant plus faciles que les animaux n'opposent pas de comportement de défense vis-à-vis des piqûres des hématophages ou de grooming : animaux endormis aux heures d'activité des vecteurs, animaux malades, animaux jeunes n'ayant encore ni résistance comportementale ni immunité contre les salives d'arthropodes (exemple : les jeunes oisillons au nid à la période de reproduction).

En définitive, deux facteurs majeurs interviennent sur la capacité à constituer le réservoir naturel d'un arbovirus : le nombre des individus présentant une virémie efficace et le contact avec les vecteurs.

Deux facteurs tendent, en revanche, à s'y opposer : la pathogénicité du virus et l'immunité qui se développe chez les animaux infectés.

Les groupes de vertébrés qui, dans la nature, paraissent le plus souvent impliqués à cet égard sont des oiseaux et, parmi les mammifères, les primates, les chiroptères, les rongeurs, les marsupiaux. Les mammifères domestiques (bovidés) ou commensaux (les rats par exemple) sont parfois de bons amplificateurs (ex. : fièvre de la vallée du Rift), mais ne paraissent généralement pas être des réservoirs efficaces. Il en est de même pour l'homme, à de rares exceptions près.

## Les réservoirs invertébrés

En fonction de leurs préférences trophiques et de la dynamique de leurs populations, plusieurs arthropodes peuvent intervenir dans la circulation d'un arbovirus donné dans un même foyer. Les uns assureront la transmission parmi les vertébrés amplificateurs, les autres pourront faire passer le virus d'un groupe de vertébrés à un autre, par exemple d'une population aviaire vers des mammifères, ou encore d'espèces sauvages vers des animaux domestiques ; d'autres encore assureront la contamination des humains. Chacune de ces populations arthropodiennes a donc un rôle précis à jouer. Parmi les arthropodes ayant des contacts suffisants avec les vertébrés amplificateurs, certains peuvent être amenés à intervenir dans la maintenance du virus, et ceci pour deux raisons majeures : leur longévité et l'éventuelle transmission verticale du virus d'une génération à la suivante.

La longévité de l'arthropode est ici importante à considérer dans la mesure où, une fois infecté, celui-ci le restera toute sa vie durant. L'infection n'abrège pas sa vie et elle survit même aux métamorphoses grâce à la transmission trans-stadiale. Or, cette durée de vie peut être fort longue. Si, chez les moustiques, elle ne dépasse guère 6 à 8 semaines, souvent même moins, elle peut aller parfois largement au-delà de ces chiffres : c'est le cas, par exemple, des femelles hibernantes en pays tempérés, ou de celles qui passent, au repos, la saison sèche dans les pays tropicaux. Mais c'est parmi les tiques que l'on rencontre les plus grandes longévités : les Ixodides demandent souvent plusieurs années pour accomplir leur cycle biologique et les Ornithodores peuvent survivre plus de vingt ans. Particulièrement séden-

taires, ces derniers peuvent donc assurer une très longue persistance sur place des arbovirus qui leur sont associés.

Le second facteur décisif réside dans le phénomène de la transmission verticale, une particularité qui n'est pas propre aux arbovirus, mais qui se retrouve aussi chez d'autres microorganismes à transmission vectorielle. Il s'agit de la possibilité, pour une femelle infectée, de transmettre cette infection à sa descendance.

Mais, suivant les groupes d'arthropodes et suivant les familles de virus, la fréquence du phénomène apparaît extrêmement variable. Son mécanisme peut être également variable (passage trans-ovarien ou par le micropyle).

Connue de longue date chez les arbovirus à tiques ou à phlébotomes, l'existence de ce phénomène, longtemps suspectée chez les arbovirus à moustiques, ne fut prouvée chez eux qu'en 1973, dans le système *Aedes triseriatus*-virus La Crosse aux Etats-Unis. Très schématiquement, nous pouvons dire que :

- Chez les phlébotomes infectés par des Bunyaviridae du genre *Phlebotomus* et chez les Rhabdoviridae du genre *Vesiculovirus*, la transmission verticale est habituelle, avec un taux très élevé, souvent supérieur à 25 % mais atteignant parfois 100 % de la descendance, et ce durant plusieurs générations successives. Ainsi peut être assurée une longue persistance du virus dans la population phlébotomienne, notamment durant les saisons froides où la contamination des vertébrés s'arrête car les phlébotomes adultes disparaissent ; cette persistance ne paraît pas toutefois définitive, de sorte qu'un passage sur mammifère semble indispensable de temps à autre, même si ces animaux s'avèrent être des hôtes bien médiocres au vu de la virémie qu'ils présentent (virémie courte et de titre très faible, ce qui les fait même parfois considérer comme des culs-de-sac épidémiologiques). Doit-on en conclure qu'il s'agirait avant tout de virus de phlébotomes, comme le suggèrent certains, qui vont jusqu'à les considérer comme des symbiotes de ces insectes, secondairement adaptés (ou en voie d'adaptation) à des mammifères ?

- Chez les moustiques, les situations sont très variées ; longtemps niée, la transmission verticale des *Alphavirus* fut observée en 1993 : virus Ross River chez *Aedes vigilax*. Avec les *Flavivirus* (par exemple les virus de la fièvre jaune, de la dengue, de l'encéphalite japonaise, de celle de Saint Louis, etc.), les taux de transmission détectés sont irréguliers et habituellement faibles : 1/500 à 1/10 000. Il se pourrait toutefois que, dans certaines conditions naturelles, ils soient supérieurs. De plus, ces taux dépendent de nombreux facteurs ; ils tendent à diminuer lorsque la parité de la femelle augmente, ainsi qu'au fil des générations. En réalité, il est aujourd'hui difficile d'évaluer la signification épidémiologique réelle d'une transmission verticale de faible niveau dans la mesure où nos connaissances en matière de dynamique des populations de vecteurs demeurent généralement insuffisantes. Avec les *Bunyavirus* à moustiques (virus du groupe California), on peut observer, en revanche, des fréquences de transmission parfois très élevées chez leurs vecteurs naturels respectifs (moustiques du genre *Aedes*) : souvent de l'ordre de 20 à 50 %, parfois jusqu'à 100 %. Le phénomène existe aussi avec le virus de la fièvre de vallée du Rift, le seul (ou presque) *Phlebotomus* à moustiques.

- Chez les tiques Ixodides, la transmission verticale est habituelle avec des arbovirus variés : des *Flavivirus* comme ceux des encéphalites à tiques eurasiatiques (taux de transmission de l'ordre de 4 %), mais aussi des *Nairovirus* comme l'agent de la maladie du mouton de Nairobi ou celui de la fièvre hémorragique de Crimée-Congo, ou encore certains *Bunyavirus*.

- Chez les tiques Argasides enfin, dont la longévité est déjà si longue, ce phénomène a également été observé.

On notera que la transmission verticale suppose, à l'évidence, une transmission trans-stadiale, c'est-à-dire la persistance de

l'infection lorsqu'au cours de son cycle de développement, l'arthropode change de stade (ce qui entraîne souvent une chute temporaire du titre viral).

Quoiqu'il en soit, si cette transmission verticale se produit avec une régularité et une fréquence suffisantes, on conçoit que la population de l'arthropode puisse constituer, non seulement l'agent transmetteur du virus, mais aussi, au moins en partie, son réservoir naturel ; nous sommes alors en présence de véritables vecteurs-réservoirs. Ceci pourrait être particulièrement utile au virus lorsque, pour une raison ou une autre (une absence temporaire d'individus réceptifs par exemple), sa circulation parmi ses hôtes vertébrés habituels ne peut se faire. Il est bien évident que, chez des insectes dont les oeufs sont capables de supporter le froid ou la dessiccation durant plusieurs mois, comme c'est le cas chez les *Aedes*, le phénomène prend une importance toute particulière puisque le virus peut ainsi persister durant la saison défavorable à sa transmission aux vertébrés. D'autre part, ce phénomène permet au vecteur ainsi infecté de transmettre le virus dès son émergence, c'est-à-dire sans attendre d'avoir atteint le classique âge "épidémiologiquement dangereux" ; la durée de sa vie infectante est alors nettement plus longue et les possibilités de transmission s'en trouvent grandement accrues.

Au total, le rôle de la transmission verticale dans la maintenance d'un arbovirus dépend de plusieurs facteurs dont cinq apparaissent majeurs :

- le taux de transmission (pourcentage de descendants infectés issus d'une femelle infectée),
- la fertilité des femelles infectées,
- l'aptitude des oeufs à supporter la dessiccation (dans le cas des moustiques),
- l'efficacité de la transmission trans-stadiale,
- la survie des descendants infectés qui doit être suffisante pour qu'ils puissent eux-même transmettre.

On imagine la difficulté qu'il y a à prouver l'existence d'une telle transmission verticale dans la nature. Mais, une fois démontrée, elle a amené les virologistes à réviser entièrement leurs conceptions sur l'épidémiologie de maladies comme la fièvre jaune, la dengue ou la fièvre de la vallée du Rift.

D'autre part, le rôle de réservoir ainsi assuré par les tiques, dont les exigences écologiques sont assez strictes, est à l'origine de la répartition en foyers, souvent très stables, des arboviroses qu'elles transmettent, et qui ne sont généralement pas épidémiques : les vertébrés se contaminent individuellement en pénétrant dans le foyer en question ; les "épidémies" observées sont en réalité des anadémies, c'est-à-dire des juxtapositions de cas individuels indépendants les uns des autres, et dont l'émergence est souvent favorisée par des modifications écologiques créées par l'homme.

## Variété des situations épidémiologiques

Il existe donc, pour les arbovirus, deux grandes catégories de réservoirs. Dès lors, se posent plusieurs questions, dont l'importance est cruciale aux yeux des épidémiologistes :

- comment un arbovirus donné va-t-il utiliser efficacement ces deux types de réservoirs ? Comment le virus va-t-il choisir entre ces deux catégories ? Ou bien va-t-il les associer ?
- Comment un arbovirus peut-il, si nécessaire, changer de réservoir en cas de modification de l'environnement ?
- Quels sont les différents mécanismes de persistance utilisés par les arbovirus dans les intervalles inter-épidémiques ?

Compte tenu du nombre des arbovirus (on en connaît plus de 550 aujourd'hui) et de leur grande diversité, il est facile d'imaginer que les réponses à ces questions seront multiples. Cette variété montre aussi combien de tels systèmes épidémiologiques peuvent évoluer dans le temps, souvent en réponse à des modifications de l'environnement induites par les activités humaines.

## Action du réservoir sur le virus

Une dernière question, enfin, est intéressante à considérer : le passage d'un arbovirus chez un hôte réservoir peut-il avoir des conséquences sur les propriétés du virus, par exemple au niveau de son génome ? Nous n'avons pas la réponse. Mais nous pouvons néanmoins y réfléchir, à la lumière de certaines observations de laboratoire.

On sait, en effet, que tout passage d'un arbovirus sur un hôte, quel qu'il soit, entraîne une certaine modification de la population virale.

Si l'on considère le maintien d'un virus, par passages répétés, dans une population d'arthropodes, certains auteurs estiment qu'un taux élevé de transmission verticale, qui aboutit à une endémicité de haut niveau, pourrait contribuer à une évolution vers une diminution de l'aptitude à la transmission orale, c'est-à-dire à l'élimination progressive de l'hôte vertébré. A l'inverse, on peut aussi envisager que certains arbovirus soient, à l'origine, des virus d'arthropodes qui, grâce à l'hématophagie de leurs hôtes-réservoirs, se sont peu à peu adaptés à passer sur des vertébrés.

Mais surtout, une transmission verticale fréquente pourrait favoriser les infections multiples chez les vecteurs et, peut-être, des réassortiments aboutissant à des souches virales originales. Il est facile d'imaginer que, dans une région où la dengue est endémique, où les quatre sérotypes viraux circulent activement en même temps, un moustique a une chance non négligeable d'être co-infecté par deux sérotypes. Peut-il alors y avoir des échanges entre eux ? Expérimentalement, on a observé la possibilité de réassortiment entre les virus La Crosse et Jamestown Canyon dans des cellules de moustique en culture. A cet égard, il conviendrait sans doute de distinguer le cas des virus à génome non segmenté de celui des virus dont le génome est polysegmenté (Bunyaviridae), ce qui leur offre beaucoup plus de possibilités de réassortiments.

Peut-être le phénomène de la transmission par "co-feeding", décrit entre deux ixodides qui effectuent des repas prolongés sur le même hôte au même moment, pourrait-il également favoriser les co-infections chez ces acariens, d'autant plus que, par ailleurs, les transmissions trans-ovariennes sont assez fréquentes.

On sait encore que, parmi les *Alphavirus*, le virus de l'encéphalite équine de l'ouest est le résultat d'une recombinaison entre le virus de l'encéphalite équine de l'est (ou un virus proche) et le virus Sindbis (ou un virus proche). *A priori*, c'est au niveau d'un réservoir commun (un moustique du genre *Culex* ou un oiseau) qu'un tel phénomène a pu avoir lieu, il y a quelque 1600 ans selon certains (de telles estimations sont possibles lorsque l'on connaît les séquences génomiques et le taux moyen de divergence pour un intervalle de temps donné).

## Perspectives en matière de prophylaxie

Peut-on imaginer intervenir au niveau du réservoir naturel d'un arbovirus dans l'optique d'une prévention ? En théorie : oui, bien sûr. En pratique, cependant, ces perspectives paraissent quasi-nulles actuellement.

En effet, les réservoirs constitués par des vertébrés sauvages sont hors de notre portée ; toutefois, la disparition progressive de certains écosystèmes naturels à la suite des activités humaines tendra inévitablement à faire disparaître les cycles naturels de bien des arbovirus.

Les vertébrés domestiques seraient disponibles, mais ils paraissent être rarement en cause et on ne peut envisager de les supprimer. Tout au plus peut-on chercher à les vacciner s'ils sont des relais amplificateurs, mais, dans ce cas, on ne s'attaque pas au réservoir. Il en est de même pour les populations humaines, bien entendu.

Force est donc de constater notre impuissance à agir à ce niveau. Les arbovirus ont encore de beaux jours devant eux.