



HAL
open science

Virus hébergés par les rongeurs en Guyane française

Anne Lavergne, Séverine Matheus, Francois Catzeflis, Damien Donato,
Vincent Lacoste, Benoît de Thoisy

► **To cite this version:**

Anne Lavergne, Séverine Matheus, Francois Catzeflis, Damien Donato, Vincent Lacoste, et al..
Virus hébergés par les rongeurs en Guyane française. *Virologie*, 2017, 21 (3), pp.130-146.
10.1684/vir.2017.0698 . hal-01836325

HAL Id: hal-01836325

<https://hal.umontpellier.fr/hal-01836325>

Submitted on 31 Jan 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Virus hébergés par les rongeurs en Guyane française

Anne Lavergne¹
Séverine Matheus²
François Catzeflis³
Damien Donato¹
Vincent Lacoste¹
Benoît de Thoisy¹

¹ Laboratoire des interactions virus-hôtes, Institut Pasteur de la Guyane, 23, avenue Pasteur, BP 6010, 97306 Cayenne cedex, Guyane française
<alavergne@pasteur-cayenne.fr>

² Laboratoire de virologie, CNR Hantavirus Laboratoire associé, Institut Pasteur de la Guyane, Cayenne, Guyane française

³ Institut des Sciences de l'évolution, CNRS UMR-5554, Faculté des Sciences, Université de Montpellier, 34095 Montpellier, France

Résumé. Les rongeurs sont décrits comme des réservoirs privilégiés de nombreuses zoonoses. Du fait de leur forte abondance, de leur dynamique et, pour plusieurs espèces, de leur capacité à coexister avec les populations humaines, les rongeurs jouent un rôle clé dans le maintien et la transmission de pathogènes. En Guyane, 36 espèces de rongeurs ont été recensées et sont présentes aussi bien en forêt primaire et secondaire qu'en savane et en zones urbaines. Certaines populations de rongeurs font face, aujourd'hui, à des perturbations de leurs habitats, du fait des pressions anthropiques. Ces perturbations engendrent des changements dans la dynamique des populations et des communautés pouvant avoir un impact sur la circulation et l'émergence des pathogènes. Nous avons récemment identifié des virus appartenant à deux familles virales, *Bunyaviridae* et *Arenaviridae*, dans leurs réservoirs potentiels ainsi que des hantavirus (*Bunyaviridae*) chez l'homme. De plus, la caractérisation des habitats les plus favorables des espèces réservoirs d'hantavirus a permis de mettre en évidence les zones à plus fort risque d'émergence. Le rôle des communautés de rongeurs doit maintenant être étudié afin de mieux appréhender les mécanismes d'émergence en milieu amazonien.

Mots clés : zoonoses, rongeurs, hantavirus, arénavirus, Guyane

Abstract. Among mammals, rodents play a key role in the emergence of viral diseases. In French Guiana, with 36 rodent species recorded in various ecosystems (pristine forests, savannas, anthropized environments), some natural habitats today encounter anthropogenic perturbations that induce changes in community structure and population dynamics. These modifications are sometimes associated with the circulation and emergence of viral pathogens. For 10 years, investigations on the circulation of two rodent-borne viruses, *Hantavirus* and *Mammarenavirus*, are underway in rodent populations as well as in humans for hantavirus. These investigations identified viruses from both genera in their potential reservoirs and allow describing the most favourable habitats for the reservoirs of hantavirus where the risk of viral emergence may be higher. We suggest to investigate how anthropic perturbations in rodent communities can drive the emergence of viruses that are currently confined to a small scale and search for evidence of infection in the human population.

Key words: zoonoses, rodents, hantavirus, arenavirus, French Guiana

Diversité et émergence de virus transmis par les rongeurs

À une échelle globale, les perturbations environnementales issues des pressions anthropiques sur les écosystèmes natu-

rels, l'appauvrissement de la biodiversité et l'accroissement des contacts entre la faune sauvage et l'homme ont un impact majeur sur l'émergence ou la ré-émergence des maladies infectieuses humaines [1]. Une corrélation étroite entre la diversité des hôtes et la prévalence des maladies zoonotiques a souvent été rapportée [2-4]. Cela vient étayer l'hypothèse de l'effet de dilution [5], selon laquelle plus faible est la biodiversité plus forte est la

transmission de maladies. La validité de ce postulat est d'ailleurs renforcée dans les environnements néotropicaux où la diversité des habitats et des espèces procure une infinité de niches écologiques pour des virus à ARN [6].

En Amérique du Sud, plus de 1300 espèces de mammifères ont été décrites, ce qui représente 23 % de la diversité des mammifères à l'échelle mondiale [7]. Comme dans d'autres zones tropicales, l'Amazonie est le théâtre d'émergence de maladies infectieuses directement en lien avec les perturbations environnementales et les déséquilibres écologiques caractérisés par les multiples changements dans la richesse, la diversité, l'abondance et la dynamique des communautés, hôtes de pathogènes [8]. Ces modifications altèrent profondément les dynamiques écologiques aux frontières des habitats naturels et colonisés par l'homme, avec, comme variable supplémentaire, l'hétérogénéité des espèces compétentes comme réservoirs. Deux caractéristiques majeures des régions néotropicales accroissent le risque d'épidémies de maladies virales émergentes : leur biodiversité extrême et la pression croissante exercée par l'homme.

La Guyane française, un département français d'outre-mer localisé sur la côte nord-est du sous-continent sud-américain, est caractérisée, comme la plupart des régions amazoniennes par une faible densité humaine et une couverture sanitaire limitée et hétérogène ; de plus, elle est confrontée à une expansion démographique rapide associée à une pression accrue sur les écosystèmes consécutivement à la déforestation, l'exploitation forestière ou minière, et la fragmentation de l'habitat. Tous ces facteurs contribuent directement à l'émergence de maladies infectieuses. La Guyane française se distingue cependant par un impact écologique à développement moins rapide avec seulement 0,6 % de perte forestière lors des dernières décennies contre 3,8 % en moyenne dans le reste de l'Amazonie [9]). Cela explique la fréquence plus faible de phénomènes d'émergence enregistrés jusqu'à présent.

L'objectif de cette revue est :

- de recenser les espèces de rongeurs identifiées comme espèces réservoirs de deux genre viraux Hantavirus et Mammarenavirus, en zone néotropical ;
- de décrire la circulation des virus transmis par les rongeurs en Guyane française et leurs relations avec des variables environnementales et la probabilité d'infection de leurs hôtes ;
- et de suggérer de futurs axes de recherche et de suivi des interactions virus/hôtes dans une région géographique où le contexte environnemental rend possible l'investigation de la distribution et de la persistance des virus en amont de leur émergence possible chez l'homme.

Les rongeurs : réservoirs privilégiés de virus

Avec 43 % des espèces vivantes de mammifères, les rongeurs en sont l'ordre le plus abondant et le plus diversifié au monde [7]. Ils sont décrits pour héberger ou disséminer plus de 60 pathogènes humains dont au moins 20 virus [10]. Plusieurs caractéristiques biologiques et écologiques expliquent leur rôle de réservoirs et de vecteurs privilégiés de microorganismes. En effet, de nombreuses espèces sont très opportunistes. De plus, leur fécondité élevée, la grande dynamique et la grande densité de leurs populations favorisent leur rôle d'amplification et de dispersion de pathogènes. Les Rodentia sont un « clade » ancien qui a divergé des autres mammifères il y a environ 62 millions d'années (MYA), et qui s'est diversifié au niveau intra-ordinal à partir de 58 MYA environ [11]. Cette longue histoire évolutive a permis aux rongeurs de co-évoluer avec les micro-organismes hébergés pendant une très longue période et de s'adapter ainsi aux infections dont ils sont responsables. Parallèlement, les virus hébergés par les rongeurs peuvent utiliser des récepteurs cellulaires conservés au cours de l'évolution des mammifères, favorisant ainsi la possibilité d'une transmission à d'autres mammifères, homme inclus. Une longue histoire co-évolutive similaire est proposée pour l'ordre des chiroptères ou chauves-souris, un autre réservoir majeur de virus qui partage certaines caractéristiques bio-écologiques avec les rongeurs [4, 12]. Des espèces de rongeurs sauvages sont capables de vivre en étroite interaction avec les humains, *e.g.* [13] ; conséquemment, ils peuvent transmettre efficacement des pathogènes depuis l'environnement naturel jusqu'aux aires péri-urbaines [10]. Parmi les pathogènes hébergés par les rongeurs, ceux associés à des fièvres hémorragiques (FHs) [14] font partie de deux familles de virus à ARN : les Hantavirus de la famille des *Bunyaviridae* et les Mammarenavirus de la famille des *Arenaviridae*.

Les hantavirus sont les agents étiologiques de fièvres hémorragiques avec syndrome rénal (FHSR) en Europe et en Asie, et des syndromes pulmonaires (SPH) et cardiopulmonaires à hantavirus (SCPH) sur le continent américain [15]. Les hantavirus ont un génome à ARN négatif segmenté comportant les segments génomiques « large » (L), « medium » (M) et « small » (S). À ce jour, 24 espèces d'hantavirus sont recensées par le Comité international de taxonomie des virus (International Committee on Taxonomy of Viruses, ICTV). En Amérique, des études sérologiques ont identifié les premiers cas d'infection humaine en Argentine au début des années 1980 [16]. En 1993, l'agent étiologique du SPH a été reconnu au sud-ouest des États-Unis lors de l'épidémie d'un syndrome de détresse respiratoire sévère [17]. Depuis, des cas de SPH

Tableau 1 Espèces d'Hantavirus selon leur origine géographique (Ancien ou Nouveau Monde). Les souches d'Hantavirus et de Rio Mamore les plus représentatives du Nouveau Monde sont indiquées, ainsi que leurs hôtes associés et les maladies que ces virus provoquent.

Hantavirus	Maladie associée	Hôte associé	Distribution géographique	Références
Hantaan (HTNV)	FHSR (sévère)	<i>Apodemus agrarius</i>	Asie/Russie	[23]
Dobrava-Belgrade (DOBV)	FHSR (légère à sévère)	<i>Apodemus flavicollis</i> / <i>A. agrarius</i> / <i>A. ponticus</i>	Europe centrale et de l'Est/Russie	[24, 25]
Khabarovsk (KHAV)	Indéterminé	<i>Microtus maximowiczii</i> / <i>M. fortis</i>	Asie/Chine	[26]
Puumala (PUUV)	NE (léger)	<i>Myodes glareolus</i>	Europe centrale et de l'Ouest	[27]
Saaremaa (SAAV)	FHSR (léger)	<i>Apodemus agrarius</i>	Europe/Danemark, Hollande	[28, 29]
Seoul (SEOV)	FHSR (léger)	<i>Rattus norvegicus</i> / <i>R. rattus</i>	Mondiale	[30]
Thailand (THAIV)	Indéterminé	<i>Bandicota indica</i> / <i>Rattus</i> <i>rattus</i> / <i>R. tanezumi</i>	Asie du Sud-Ouest/ Madagascar/Mayotte	[31-33]
Topografov (TOPV)	Indéterminé	<i>Lemmus sibiricus</i>	Europe du Nord/Sibérie	[34]
Tula (TULV)	FHSR (légère)	<i>Microtus arvalis</i> / <i>Microtus</i> <i>rossiae-meridionalis</i>	Europe	[35]
Sangassou (SANGV)	Indéterminé	<i>Hylomyscus simus</i>	Afrique	[36]
Alto Paraguay (ALPV)*	Indéterminé	<i>Holochilus chacarius</i>	Amérique du Sud/ Paraguay	[37]
Anajatuba (ANAJV)*	SPH	<i>Oligoryzomys fornesi</i>	Amérique du Sud/Brésil, Maranhao	[38]
Andes (ANDV)	SPH (sévère)	<i>Oligoryzomys</i> <i>longicaudatus</i>	Amérique du Sud/nord de l'Argentine, Chili	[39]
Araraquara (ARAV)*	SPH	<i>Necomys lasiurus</i>	Amérique du Sud/Brésil, Sao Paulo	[40]
Araucaria (ARAU)*	SPH	<i>Oligoryzomys</i> <i>nigripes</i> / <i>Oxymycterus</i> <i>judex</i> / <i>Akodon montensis</i>	Amérique du Sud/Brésil	[41]
Bayou (BAYV)	SPH	<i>Oryzomys palustris</i>	Amérique du Nord/États-Unis	[42]
Bermejo (BMJV)	SPH	<i>Oligoryzomys chacoensis</i>	Amérique du Sud/nord-ouest de l'Argentine	[39]
Black Creek Canal (BCCV)	SPH	<i>Sigmodon hispidus</i>	Amérique du Nord/États-Unis	[43]
Cano Delgadito (CADV)	Indéterminé	<i>Sigmodon alstoni</i>	Amérique du Sud/Venezuela, Brésil central et de l'Ouest	[44]
Castelo dos Sonhos (CASV)*	SPH	<i>Oligoryzomys utiaritensis</i>	Amérique du Sud/Brésil : Campo Novo dos Parecis	[45]
Catacamas (CATV)*	Indéterminé	<i>Oryzomys couesi</i>	Amérique centrale/Honduras	[46]
Choclo (CHOV)*	SPH	<i>Oligoryzomys fulvescens</i>	Amérique du Sud/Panama	[22]
El Moro Canyon (ELMCV)	Indéterminé	<i>Reithrodontomys</i> <i>megalotis</i>	Amérique du Nord/ouest des USA, Mexique	[47]

Tableau 1 (Suite)

Hantavirus	Maladie associée	Hôte associé	Distribution géographique	Références
Isla Vista (ISLAV)	Indéterminé	<i>Microtus californicus</i>	Amérique du Nord/États-Unis	[48]
Itapua (ITAV)*	Indéterminé	<i>Oligoryzomys nigripes/Akodon montensis</i>	Amérique du Sud/Paraguay	[37]
Laguna Negra (LANV)	SPH	<i>Calomys laucha/C. callosus/C. callidus</i>	Amérique du Sud/Brésil, Paraguay, Bolivie	[49-51]
Lechiguanas (LECV)	SPH	<i>Oligoryzomys flavescens</i>	Amérique du Sud/centre de l'Argentine	[52]
Maciel (MCLV)	Indéterminé	<i>Necomys obscurus</i>	Amérique du Sud/centre de l'Argentine	[52]
Monongahela (MGLV)	SPH	<i>Peromyscus maniculatus</i>	Amérique du Nord/est des États-Unis, Canada	[53]
Mulshoe (MULV)	SPH	<i>Sigmodon hispidus</i>	Amérique du Nord/États-Unis	[54]
New York (NYV)	SPH	<i>Peromyscus leucopus</i>	Amérique du Nord/États-Unis	[55]
Oran (ORNV)	SPH	<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	Amérique du Sud/Argentine du Nord-Ouest	[39]
Pergamino (PRGV)	Indéterminé	<i>Akodon azarae</i>	Amérique du Sud/centre de Argentine	[52]
Prospect Hill (PHV)	Indéterminé	<i>Microtus pennsylvanicus</i>	Amérique du Nord/États-Unis, Canada	[56]
Rio Mamore (RIOMV)	SPH	<i>Oligoryzomys microtis</i>	Amérique du Sud/Brésil	[19]
Rio Mamore (RIOMV)	Indéterminé	<i>Oligoryzomys microtis</i>	Amérique du Sud/Bolivie, Pérou	[57]
Rio Mamore (RIOMV-3)	Indéterminé	<i>Oligoryzomys microtis</i>	Amérique du Sud/Brésil : Itacoatiara	[58]
Rio Mamore (RIOMV-4)	Indéterminé	<i>Oligoryzomys sp. RT-2012</i>	Amérique du Sud/Brésil : Alto Paraiso	[58]
Rio Mamore (Maripa)	SPH (sévère)	<i>Oligoryzomys delicatus</i>	Amérique du Sud/Guyane française	[59]
Rio Mearim (RIMEV)*	Indéterminé	<i>Holochilus sciureus</i>	Amérique du Sud/Brésil du Nord-Est	[38]
Rio Segundo (RIOSV)	Indéterminé	<i>Reithrodontomys mexicanus</i>	Amérique du Sud/Costa Rica	[60]
Sin Nombre (SNV)	SPH (sévère)	<i>Peromyscus maniculatus</i>	Amérique centrale et du Nord/États-Unis, Canada, Mexique	[61]

FHSR : fièvre hémorragique avec syndrome rénal ; SPH : syndrome pulmonaire à Hantavirus ; NE : *nephropathia*.

* Espèce non reconnue par l'ICTV.

ont été identifiés dans de nombreux pays à travers tout le continent américain [18-22] (*tableau 1*). Ce syndrome est caractérisé par un épisode de fièvre aiguë avec myalgies, maux de têtes, hypotension et thrombocytopenie suivies d'une infiltration pulmonaire bilatérale se dégradant rapidement en détresse respiratoire, d'où une mortalité très élevée

comprise entre 30 et 40 % pour les sérotypes les plus fréquents [18]. Plus de 40 espèces d'hantavirus ont été décrites sur le continent américain dont certaines responsables de cas de SPH.

En Amérique du Sud, les espèces de rongeurs appartenant à la tribu des Oryzomyini (*Sigmodontinae*, *Cricetidae*)

vivent dans une grande diversité d'habitat et sont décrites comme réservoirs majeurs d'hantavirus. En particulier, *Oligoryzomys fulvescens* [22], *Oligoryzomys microtis* [19, 21], *Oligoryzomys nigripes* [62], *Calomys laucha* [49], *Akodon montensis* et *Akodon paranaensis* [62] ont un rôle clé dans le cycle biologique de ces virus.

La famille des *Arenaviridae* possède un génome bisegmenté d'ARN ambisens (segments L et S) et comporte deux genres, les *Reptarenavirus*, incluant les arénavirus des reptiles, et les *Mammarenavirus*, qui ciblent les mammifères [63]. Ce dernier genre comprend 25 espèces d'après l'ICTV dont 22 des 30 taxa ont été identifiés dans le Nouveau Monde (tableau 2). La plupart de ces virus ont été observés soit en Europe, soit en Eurasie, soit en Afrique, soit en Amérique à l'exception de ceux qui sont hébergés par des rongeurs ayant une distribution géographique planétaire (*Mus* et *Rattus*). Par exemple, la répartition mondiale du virus prototypique Lymphocytic Choriomeningitis Mammarenavirus (LCMV) reflète la distribution mondiale de son hôte (*Mus* sp.). Deux nouveaux mammarenavirus ont été récemment identifiés en Asie :

- le virus Loei river hébergé par des rongeurs en Thaïlande [91] ;

- et le virus Wenzhou hébergés chez quatre espèces de genre *Rattus*, chez *Niviventer niviventer* et chez la musaraigne *Suncus murinus* dans la province du Zhejiang en Chine [92]. Ce virus a également été identifié chez des rongeurs et chez l'homme au Cambodge [91].

Le genre *Mammarenavirus* comprend deux groupes principaux selon des critères phylogénétiques et des propriétés antigéniques :

- les arénavirus de l'Ancien Monde appartiennent au séro-complexe Lassa-Lymphocytic Choriomeningitis avec des virus comme le LCMV considéré présentement comme un pathogène humain mais qui avait été auparavant négligé pour son importance clinique [93]. Le LCMV a été aussi isolé de l'espèce *Mus musculus* introduite en Argentine [94] ;

- les arénavirus du Nouveau Monde comme les virus Tacaribe, Junin et Machupo, constituent le sérocomplexe taracibe. Plusieurs mammarenavirus sont responsables de FH chez l'homme et représentent un problème de santé publique. Le virus Junin cause la « FH Argentine », une maladie endémique de la pampa argentine caractérisée par des hémorragies et des manifestations neurologiques avec un taux de mortalité de 15-30 %. Les virus Machupo identifié en Bolivie [95] et Guanarito identifié au Venezuela [96] sont également responsables de FH. Le sérocomplexe Tacaribe inclut de nombreux virus ayant une forte diversité génétique [87, 96-99], sans lien cependant avec la sévérité ou la symptomatologie clinique observée chez l'homme [100]. À ce jour, plus de 30 souches de mammarenavirus

ont été identifiées sur le continent américain, en Argentine, Bolivie, Brésil, Colombie, Paraguay, Trinidad, Venezuela et le sud des États-Unis [101].

À l'exception du mammarenavirus Tacaribe décrit à Trinidad, initialement chez des chauves-souris du genre *Artibeus*, et du virus Wenzhou [92], les mammarenavirus sont hébergés par des rongeurs. Les arénavirus de l'Ancien Monde sont associés aux rongeurs *Muridae* de la sous-famille des *Murinae*, alors que ceux du Nouveau Monde sont hébergés par des *Sigmodontinae*. La distribution géographique et les relations phylogénétiques des arénavirus corrént avec la distribution de leurs réservoirs [102]. Cette corrélation suggère un mécanisme de co-évolution entre les Arenavirus et des espèces de rongeurs [77, 102]. En effet, la plupart des espèces d'arénavirus semblent hébergées par une espèce réservoir unique ou par des espèces très proches appartenant à un même genre et sont distribuées dans des zones géographiques circonscrites [102]. Néanmoins, les arénavirus hébergés par les Rattini tribe ont une distribution plus large, sur l'ensemble des continents, au même titre que la répartition géographique de leurs hôtes [91, 92].

Les principaux réservoirs connus des mammarenavirus du Nouveau Monde sont *Sigmodon alstoni*, *Sigmodon hispidus*, *Zygodontomys brevicauda* [73, 96, 97], *Oecomys* spp. [64] et *Calomys musculus* [98]. Des preuves sérologiques de leur présence dans d'autres espèces ont été rapportées chez *Necomys obscurus*, *Oryzomys* spp. et *Neacomys guianae*. Ces espèces sont communément localisées dans les zones de savane, les forêts primaires exploitées ou non, les forêts secondaires et les terres agricoles.

Les hantavirus et les arénavirus sont considérés comme étant associés à une espèce-hôte unique chez laquelle ils établissent une infection chronique persistante avec libération de grandes quantités de virus dans l'environnement par excréation salivaire, urinaire et fécale et ce, pendant de longues périodes.

Les hantavirus et au moins certains arénavirus sont transmis chez les rongeurs lors de rencontres agressives et par morsure [103]. Certains hantavirus [104] et mammarenavirus peuvent aussi être transmis par inhalation de particules infectieuses. Une transmission verticale de mammarenavirus chez le rongeur existe également [105, 106]. La contamination humaine est probablement consécutive à une inhalation d'aérosol de virus libérés initialement dans les urines et persistant dans l'environnement.

Comme indiqué ci-dessus, les virus de ces deux familles sont considérés depuis longtemps comme évoluant principalement sous l'effet d'une co-évolution. Cependant, dans le cas des hantavirus, la description récente de virus chez les *Chiroptera* et les *Soricomorpha* [107, 108] et le nombre croissant de virus identifiés chez les rongeurs remettent en cause cette assertion. De même des analyses des

Tableau 2 Espèces de *Mammarenavirus* du Nouveau Monde selon leur origine géographique d'après [63]. Leurs hôtes et les maladies associées sont indiqués. Le rattachement des mammarenaviruses à un « clade » phylogénétique est indiqué.

<i>Mammarenavirus</i>	Clade	Maladie associée	Hôte associé	Distribution Géographique	Références
Alpahuayo (ALLV)	A	Indéterminé	<i>Oecomys bicolor</i> / <i>Oecomys paricola</i>	Amérique du Sud/Pérou	[64]
Flexal (FLEV)	A	Febril illness Associated with nonfatal laboratory-acquired infection	<i>Oryzomys albigularis</i> / <i>Oryzomys angouya</i> / <i>Oryzomys buccinatus</i>	Amérique du Sud/Brésil	[65]
Paraná (PARV)	A	Indéterminé	<i>Oryzomys buccinatus</i> / <i>Oryzomys angouya</i>	Amérique du Sud/Paraguay	[66]
Pichindé (PICV)	A	Indéterminé	<i>Oryzomys albigularis</i>	Amérique du Sud/Colombie	[67]
Piritai (PIRV)	A	Indéterminé	<i>Sigmodon alstoni</i> / <i>Zygodontomys brevicauda</i>	Amérique du Sud/Venezuela	[68]
Patawa virus*	A	Indéterminé	<i>Oecomys rutilus</i> / <i>Oecomys auyantepui</i>	Amérique du Sud/ Guyane française	[69]
Amaparí (AMAV)	B	Indéterminé	<i>Oryzomys goeldii</i> / <i>Neacomys guianae</i>	Amérique du Sud/ Brésil, Amapá	[70]
Chapare (CHPV)	B	Fièvre hémorragique	Unknown	Amérique du Sud/Bolivie	[71]
Cupixi (CPXV)	B	Indéterminé	<i>Hylaeamys megacephalus</i>	Amérique du Sud/Brésil	[72]
Guanarito (GTOV)	B	Fièvre hémorragique	<i>Sigmodon alstoni</i> / <i>Zygodontomys brevicauda</i>	Amérique du Sud/Venezuela	[73, 74]
Junín (JUNV)	B	Fièvre hémorragique	<i>Calomys musculinus</i> / <i>Akodon azarae</i> / <i>Bolomys obscurus</i> / <i>Calomys laucha</i>	Amérique du Sud/Argentine	[75, 64]
Machupo (MACV)	B	Fièvre hémorragique	<i>Calomys callosus</i>	Amérique du Sud/Bolivie	[76]
Sabiá (SABV)	B	Fièvre hémorragique	Unknown (suspected rodent)	Amérique du Sud/Brésil	[77]
Tacaribe (TCRV)	B	Associé seulement avec un cas isolé non fatal d'infection accidentelle au laboratoire	<i>Artibeus</i> sp. (bat)	Mer Caraïbe, Trinidad	[78]

Tableau 2 (Suite)

Mammarenavirus	Clade	Maladie associée	Hôte associé	Distribution Géographique	Références
Ocozacoautla de Espinosa (OCEV)*	B	Indéterminé	<i>Peromyscus mexicanus</i>	Amérique centrale/Mexico	[79]
Latino (LATV)	C	Indéterminé	<i>Calomys callosus</i>	Amérique du Sud/Bolivie, Brésil	[76]
Oliveros (OLVV)	C	Indéterminé	<i>Bolomys obscurus/Necromys benefactus</i>	Amérique du Sud/Argentine	[80]
Bear Canyon (BCNV)	D	Indéterminé	<i>Peromyscus californicus/Neotoma macrotis</i>	Amérique du Nord/Californie	[81]
Tamiami (TAMV)	D	Indéterminé	<i>Sigmodon hispidus/Sigmodon aisoni/Oryzomys palustris</i>	Amérique du Nord/Floride	[82]
Whitewater Arroyo (WWAV)	D	Infection fébrile/ Syndrome de détresse respiratoire	<i>Neotoma albigula</i>	Amérique du Nord/New Mexico	[83]
Big Brushy Tank (BBTV)	D	Indéterminé	<i>Neotoma albigula</i>	Amérique du Nord/Arizona	[84]
Catarina (CTNV)	D	Indéterminé	<i>Neotoma micropus</i>	Amérique du Nord/Texas	[85]
Skinner Tank (SKTV)	D	Indéterminé	<i>Neotoma mexicana</i>	Amérique du Nord/Arizona	[86]
Tonto Creek (TTCV)	D	Indéterminé	<i>Neotoma albigula</i>	Amérique du Nord/Arizona	[84]
Black Mesa virus*	D	Indéterminé	<i>Neotoma albigula</i>	Amérique du Nord/Oklahoma	non publié
Middle Pease River (MPPRV)*		Indéterminé	<i>Neotoma micropus</i>	Amérique du Nord/Texas	[87]
Orogrande virus H0380005*		Indéterminé	<i>Neotoma micropus</i>	Amérique du Nord/Californie	non publié
Pinhal virus*		Indéterminé	<i>Calomys tener</i>	Amérique du Sud/Brazil	[88]
Real de Catorce H0030026*		Indéterminé	<i>Neotoma leucodon</i>	Amérique du Nord/Nouveau Mexique	[89]
New World arenavirus 96010025*		Indéterminé	<i>Neotoma cinerea</i>	Amérique du Nord/Utah	[90]
Amérique du Nord arenavirus 96010024*		Indéterminé	<i>Neotoma mexicana</i>	Amérique du Nord/Utah	[86]
Amérique du Nord arenavirus 96010151*		Indéterminé	<i>Neotoma mexicana</i>	Amérique du Nord/Nouveau Mexique	[86]
Amérique du Nord arenavirus D1240007*		Indéterminé	<i>Neotoma mexicana</i>	Amérique du Nord/Colorado	[86]

* Espèce non reconnue par l'ICTV.

relations phylogénétiques d'espèces d'arénavirus indiquent une absence d'exclusivité de leur co-évolution [109]. Pour les deux familles virales, il a été proposé que parallèlement à des processus de co-évolutions anciens, un changement d'hôte, favorisé par une proximité géographique, joue également un rôle critique dans leur évolution [109, 110], et que ce potentiel de transfert d'hôte a aussi une grande importance dans la circulation d'un virus et la probabilité de son émergence chez l'homme.

Hantavirus et Mammarenavirus en Guyane française

De nombreuses études ont été conduites pour déterminer la distribution et la dynamique de ces deux genres viraux au sein de populations de rongeurs tout particulièrement dans des régions dominées par un habitat de type savane. En Guyane française, une région dominée par la forêt, la circulation des hantavirus et des arénavirus a été suivie pendant dix ans dans des populations de rongeurs sauvages et commensaux et celle des hantavirus dans des populations humaines [59, 69, 111-114].

Identification et prévalence des hantavirus dans des populations humaines et de rongeurs

En Guyane française, des infections à hantavirus ont été suspectées chez des patients souffrant de pneumonie atypique et de part la présence d'espèces de rongeur décrites comme réservoirs au Brésil, pays limitrophe. En effet, la présence en Guyane française de rongeurs du genre *Oligoryzomys* ou *Zygodontomys*, réservoirs majeurs d'hantavirus, suggérait la circulation de ces virus (*tableau 1*). La circulation du virus Seoul (déjà détecté en Amérique du Sud) et le virus Thailand qui sont hébergés par *Rattus rattus* et *Rattus norvegicus* pouvait également être suspectée (*tableau 1*).

La circulation d'Hantavirus a d'abord été établie sur la base d'une séroprévalence d'IgG spécifiques d'hantavirus de 1,42 % (6/420) chez des patients ayant présenté des signes compatibles avec un SPH lors d'une étude sérologique rétrospective [111]. Cette prévalence est plus faible que celle observée au Brésil qui varie de 2 % à 13 % selon les périodes et les environnements analysés [18]. Une seconde analyse sérologique systématique de patients présentant des signes cliniques suggestifs associant fièvre, myalgie, toux, et dyspnée a permis d'identifier un premier cas de SPH en 2008 [112]. Il fut identifié dans la municipalité de Macouria, dans un habitat rural, proche d'un environnement agricole et forestier. La présence d'IgM et IgG dirigées contre le virus Sin Nombre Virus indiquait une infection récente. Le séquençage d'ARN d'une biopsie pulmonaire a

permis l'identification d'une nouvelle souche d'hantavirus proche des souches Rio Mamore décrites précédemment dans l'ouest du Paraguay, en Bolivie, au Pérou et dans la région du Maranhão au Brésil. Cette souche de la Guyane française a été dénommée virus « Maripa » [113].

Parallèlement, la circulation d'hantavirus a été étudiée dans des populations de rongeurs par des analyses sérologiques et moléculaires [59]. Pendant quinze années (2001-2016), plus de 500 rongeurs de 19 espèces différentes ont été piégés dans divers habitats (forêts, savanes, aires urbaines et péri-urbaines) et dans l'environnement immédiat de cas humains. Aucun rongeur positif ne fut détecté dans l'environnement du premier cas humain en 2008. Un an plus tard, en décembre 2009, un deuxième cas de SPH chez un homme de 56 ans avec une issue fatale fut enregistré dans la municipalité de Rémire-Montjoly. Le virus fut identifié par séquençage comme étant la même souche Maripa [113]. Dans le voisinage de ce cas, trois rongeurs, deux *Z. brevicauda* et un *Oligoryzomys delicatus* (précédemment appelé *O. fulvescens* en Guyane française [115] et révisé selon [116]), piégés pendant la même période se révélèrent porteurs du même virus d'après des analyses moléculaires (*figure 1*) [59].

En 2010 et 2013, deux autres cas ont affecté deux hommes âgés de 49 et 67 ans dans la municipalité de Macouria, celle-là même dans laquelle avait été identifié le premier cas localisé dans un environnement rural proche d'une zone de culture. Dans les deux cas, l'issue de l'infection fut fatale. Un animal (*O. delicatus*), capturé près du quatrième cas humain, a été détecté positif par analyse moléculaire.

La présence de virus chez *O. delicatus* et *Z. brevicauda* dans l'environnement de cas humains décédés suite à leur infection suggérait que ces deux espèces représentaient des réservoirs potentiels de la souche Maripa. Comme seul *Oligoryzomys* fut trouvé porteur d'hantavirus aux alentours de deux cas humains, on ne peut exclure une transmission accidentelle depuis *O. delicatus* vers *Z. brevicauda*. Ainsi, le virus Maripa pourrait circuler dans des espèces de rongeurs divergeant par leur compétence à héberger ce virus. Les capacités de réservoir pour le virus Maripa et l'écologie de *Z. brevicauda* et *O. delicatus* devront davantage être analysées, compte tenu que ces deux espèces ont déjà été identifiées comme des réservoirs compétents pour différents hantavirus.

Ensuite, les habitats les plus favorables pour ces deux réservoirs potentiels ont été prédits en fonction de la présence de l'espèce selon une série de critères environnementaux dont le couvert végétal (*figure 2*). Les habitats du nord de la Guyane française, caractérisés par une mosaïque de végétation plus ouverte, sont proposés comme étant les plus favorables pour *Z. brevicauda* et *O. delicatus*. Les

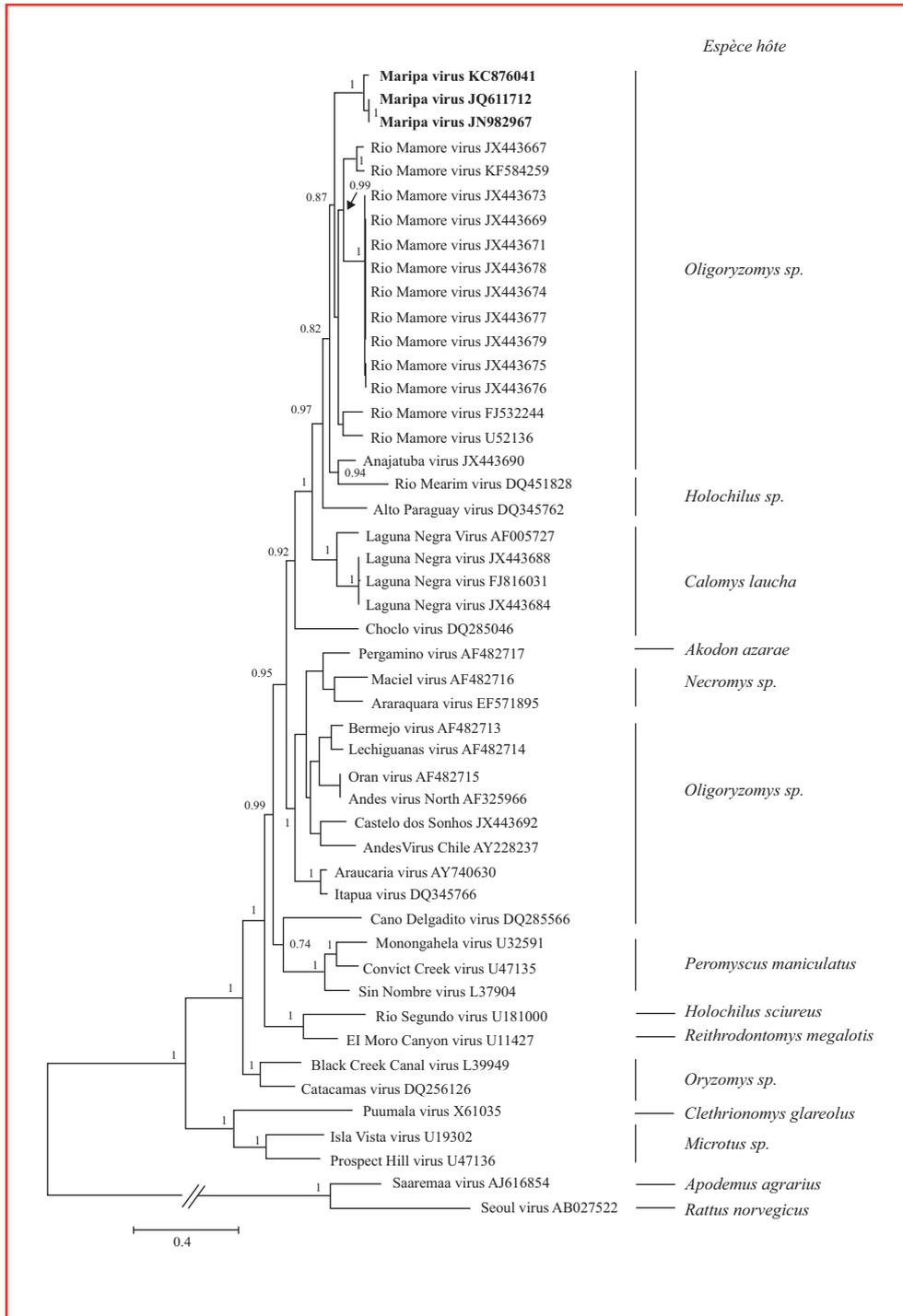


Figure 1. Phylogénie des Hantavirus du « clade » du Nouveau Monde avec en gras la souche « Maripa » isolée en Guyane française. L'arbre phylogénétique a été construit par méthodes bayésiennes à partir des séquences partielles du segment S. Les rongeurs associés (espèce ou genre) sont indiqués devant chaque virus. La robustesse des regroupements entre chaque souche est indiquée à chaque nœud.

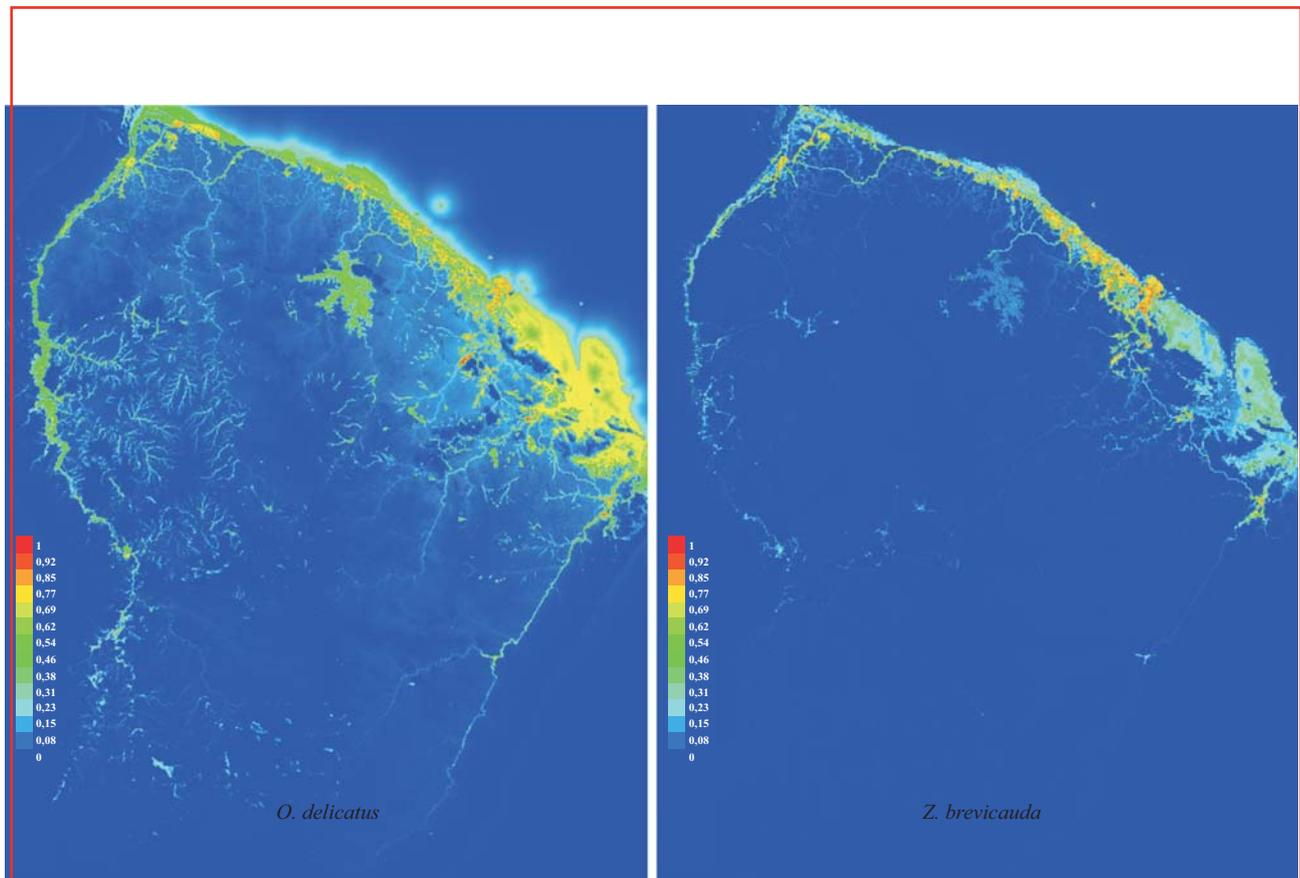


Figure 2. Zone géographique prédite pour être la plus favorable comme habitat pour *Zygodontomys brevicauda* et *Oligoryzomys delicatus* selon la procédure d'entropie maximale [117] et les variables environnementales suivantes : précipitation annuelle (variable BIO12 Bioclim), le modèle d'élévation digitale (*Digital Elevation Model*) acquis lors de la mission de topographie par radar à partir de la navette spatiale (*Shuttle Radar Topography Mission*) (SRTM), forêts hautes dérivées de la cartographie de l'habitat [118] et deux variables construites manuellement, la « distance à la forêt » et la « densité du réseau de routes et pistes » (M. Dewynter, données non publiées). Les gradients d'habitat, du moins au plus favorable, sont illustrés par un gradient de couleur du bleu vers le rouge.

préférences écologiques de ces espèces plutôt que leur parenté phylogénétique et, subséquent, le partage ou non de facteurs génétiques favorables au portage du virus pourraient expliquer leur statut d'hôte du virus Maripa et l'hypothèse d'un possible portage accidentel pour l'une des espèces. Globalement, la dynamique de co-spéciation au sein du genre *Oligoryzomys* et de l'espèce Rio Mamore n'est pas strictement respectée (figure 3). Cependant, la dynamique évolutive d'*Oligoryzomys* vient d'être profondément ré-analysée [116]. Le suivi de ces deux espèces devra être poursuivi et les rongeurs devront être assignés plus clairement au niveau taxonomique afin de mieux détecter la présence et le rôle d'autres espèces qui serviraient de réservoirs principaux et secondaires. La circulation des virus Seoul et Thaïlande dans la population humaine et chez les rongeurs introduits par l'homme comme *R. rattus* et *R. norvegicus* devra également être analysée.

Identification de mammarénavirus chez des rongeurs sauvages

Comme pour les Hantavirus, la présence de mammarénavirus en Guyane française a pu être suspectée compte tenu de la présence d'hôtes connus d'arénavirus comme les différentes espèces d'*Oecomys*, de *Z. brevicauda* et d'*Oryzomys* sp. (tableau 2). De même, la présence de *Mus musculus* suggérerait une circulation du LCMV dans ce département (tableau 2).

Lors de l'analyse de plus de 400 rongeurs appartenant à 19 espèces déjà sus-mentionnées [69], de l'ARN de mammarénavirus a été détecté en 2010 chez deux animaux du genre *Oecomys* (*O. auyantepui* et *O. rutilus*) capturés sur un même site de forêt primaire proche d'une zone agricole dans la municipalité de Cacao, et chez un troisième animal de l'espèce *O. rutilus* capturé en 2012 à 50 m du lieu de

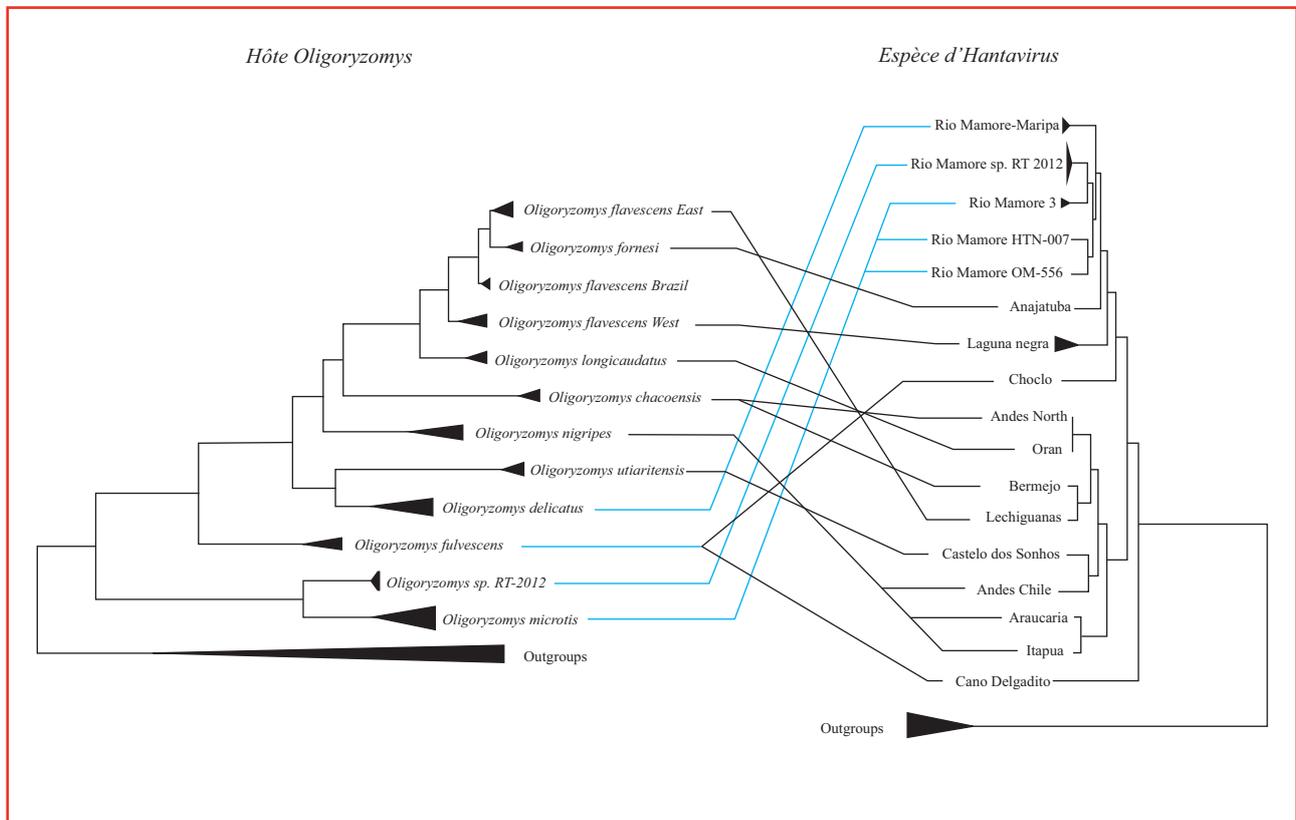


Figure 3. Tanglegram de l'association entre l'espèce *Oligoryzomys*, comme elle est définie dans [119], et les hantavirus associés. Une ligne noire joint chaque virus à son hôte. Les lignes bleues relient les souches Rio Mamore y compris le virus Maripa à leurs hôtes suspectés. La phylogénie des hôtes est basée sur les séquences partielles du gène du cytochrome *b* et celle des hantavirus sur les séquences partielles du segment S.

capture des deux autres. Ces deux espèces d'*Oecomys* sont trouvées dans les forêts primaires, bien que *O. auyantepui* ne soit pas rare dans les forêts secondaires ou primaires perturbées et qu'ils puissent être trouvés dans de petits habitats humains isolés [13]. D'après les analyses phylogénétiques, le mammarénavirus identifié chez ces trois rongeurs par séquençage représente probablement une nouvelle espèce dénommée provisoirement « Patawa » du « clade » A du Nouveau Monde, un « clade » qui comprend des virus non pathogènes pour l'homme (figure 4) [69]. Le virus Patawa est proche du virus Allpahuayo qui est également hébergé par le genre *Oecomys*. La diversité génétique observée entre les trois séquences de virus Patawa, soit 10 % de la séquence protéique partielle du segment S entre les souches de 2010 et 2012, pourrait refléter la diversité des rongeurs-hôtes en relation avec la dynamique de leurs populations. Une étude prospective de séroprévalence traduisant une exposition au mammarénavirus Patawa dans des populations humaines voisines des lieux de capture des rongeurs infectés, ou centrée sur les aires potentielles d'occurrence telle que celle qui fut identifiée par l'approche de modélisation de niche

(*Niche Modelling approach*) [59], pourrait permettre de mieux comprendre la circulation de ce virus en Guyane française et d'établir son impact possible en santé publique. Dans ce territoire et par étude moléculaire chez des souris *Mus musculus* capturées, la circulation du LCMV a été attestée dans la zone urbaine de Cayenne, mais non retrouvée dans un petit village amérindien sur la rive gauche du fleuve Oyapock, face au Brésil [114]. La séquence du génome complet a révélé un fort pourcentage d'identité de 91,5 % en nucléotides avec une souche de LCMV isolée aux États-Unis [114]. L'analyse phylogénétique du gène de la glycoprotéine a permis de classer cette souche nommée « Comou » dans le « clade » I, « clade » de LCMV retrouvé dans différentes zones géographiques et associé à des cas d'infections humaines sévères (figure 4). L'introduction de *M. musculus* dans le nord de l'Amérique du Sud est corrélée avec l'arrivée des premiers colons [120]. Sa distribution est probablement en expansion en relation avec l'accroissement des mouvements de populations humaines, l'urbanisation, le développement économique, le tourisme et la présence de chercheurs d'or dans la région.

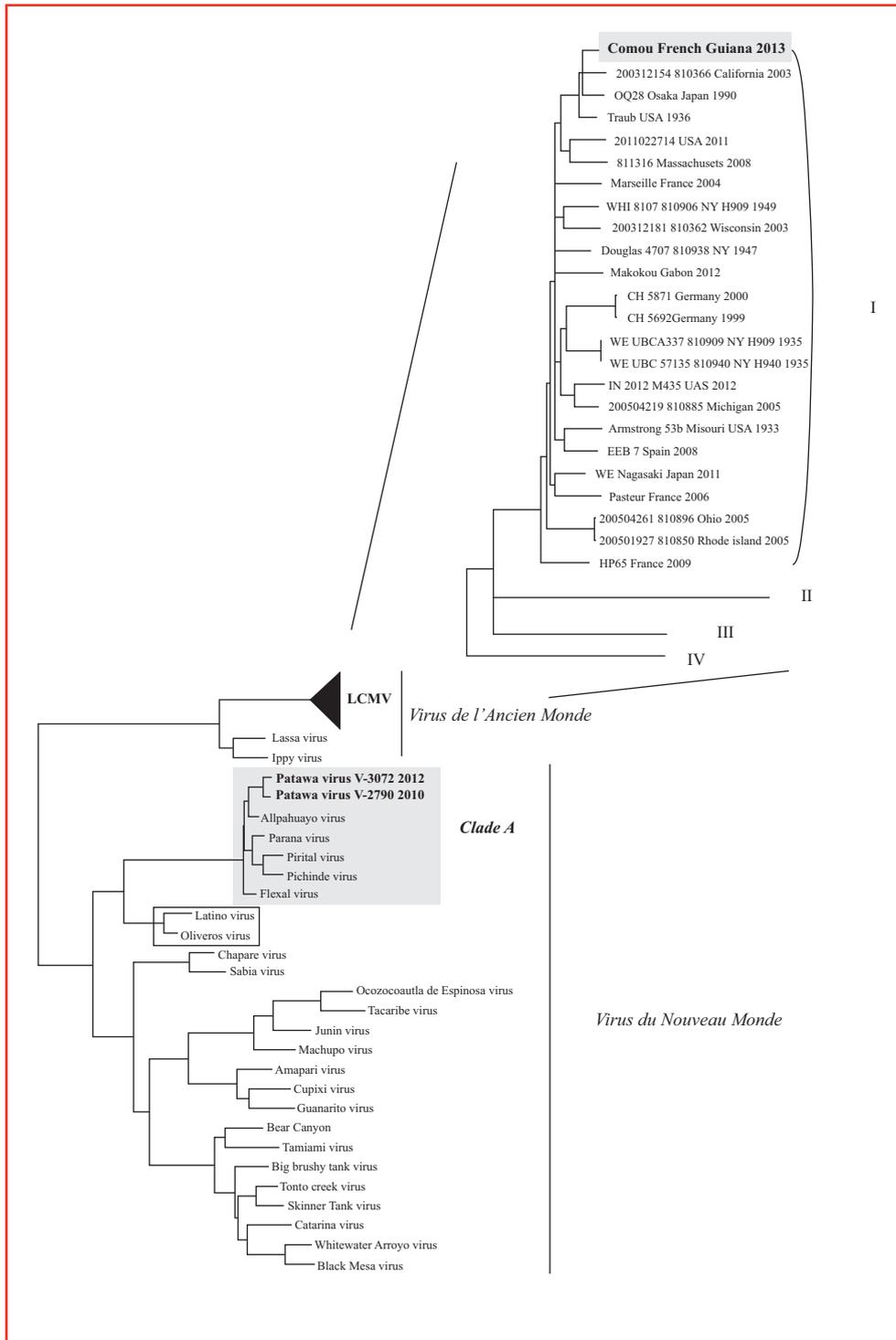


Figure 4. Phylogénie des Arenavirus du « clade » du Nouveau Monde dont le virus Patawa. La figure est centrée sur les souches LCMV pour illustrer la relation phylogénétique du virus Comou avec d'autres représentants de l'espèce. Les souches isolées en Guyane française sont en gras. L'arbre phylogénétique a été construit par méthodes bayésiennes à partir des séquences partielles du segment S.

Ainsi, l'incidence de contamination par le LCMV devra être mesurée dans la population humaine de la Guyane française. En effet, de nombreuses zones urbaines consistent en un habitat précaire propice à la circulation de *Mus musculus* en zone urbaine et péri-urbaine avec un risque accru de transmission du LCMV à l'homme.

Conclusion et perspectives

L'Amazonie est soumise à une pression démographique sévère et à des perturbations grandissantes d'habitats naturels complexes et l'homme a la responsabilité de conserver la biodiversité unique de cette région. Cependant, en dépit de menaces croissantes, l'est des Guyanes (l'état de l'Amapá au Brésil et la Guyane française) conserve des taux de déforestations faibles qui ont empêché, jusqu'à aujourd'hui, une modification à grande échelle des communautés d'hôtes et de vecteurs de virus. Dans l'ensemble, cette région peut donc être considérée comme une aire de non-émergence, où l'écologie et les interactions hôtes-pathogènes peuvent être étudiées dans un contexte de base. Cela offre une rare opportunité d'investigation de la triade environnement-hôte-microbe dans des habitats primaires et perturbés, et d'identifier les mécanismes qui permettraient de comprendre les processus dynamiques mis en œuvre dans les habitats frontiers. L'existence d'une variable sauvage de cycles viraux, avec des étapes de circulation animale libre, que ce soit d'un réservoir ou l'association d'un réservoir et d'un vecteur, accroît grandement la complexité des cycles épidémiologiques et le nombre de paramètres impliqués imprévisibles ou mal compris, avec, de temps à autre, des déséquilibres résultant de l'émergence de maladies infectieuses.

La présence d'Hantavirus et de Mammarenavirus chez plus d'une espèce hôte/réservoir en Guyane française est un bon exemple de la complexité de la circulation de virus dans un contexte des perturbations d'une zone géographique de grande diversité. En effet, les deux virus Maripa et Patawa identifiés chez des rongeurs semblent circuler dans des espèces allopatriques, avec possiblement des compétences d'hôte différentes. Ces observations soulignent aussi le rôle critique que peuvent jouer des espèces « cryptiques » dans les cycles épidémiologiques de pathogènes, et renforcent le besoin de mieux caractériser le statut taxonomique des espèces réservoirs [121, 122]. La circulation de ces deux virus est probablement aussi le résultat de processus co-évolutifs avec leurs espèces hôtes comme observé pour le virus Rio Mamore et son hôte *Oligoryzomys*.

Cette revue souligne l'importance de caractériser la diversité virale chez des populations de rongeurs sauvages à l'échelle des espèces et des communautés, et celle de

comprendre les contraintes ou facteurs environnementaux ainsi que la dynamique et l'évolution des espèces en réponse aux changements de leur habitat.

Les dernières techniques de télédétection de sensibilité accrue offrant des informations d'une grande finesse et en temps réel sur l'utilisation des terres et la distribution du couvert végétal [123, 124], associée à une modélisation optimisée des niches écologiques (*Ecological Niche Modeling*) [125] seront des outils de grande valeur pour dépeindre finement des relations entre les opportunités écologiques, l'abondance et la distribution des rongeurs selon l'évolution des contraintes anthropogéniques, météorologiques et climatiques. Celles-ci peuvent influencer la structure des communautés et leur richesse [126], avec comme conséquence des effets d'amplification et/ou de dilution [127] favorables ou défavorables à l'émergence de pathogènes viraux. Comme exemple, les perturbations environnementales et la perte d'habitats consécutifs à la déforestation et à l'agriculture extensive induisent une perte de la biodiversité des communautés de petits mammifères [128, 129]. Chez les rongeurs, les perturbations peuvent favoriser des espèces opportunistes ou spécialistes qui peuvent être des réservoirs pour des Hantavirus, ce qui accroît la densité de ces populations réservoirs. Cela peut accroître la transmission du virus parmi les rongeurs, avec, consécutivement, un risque accru de transmission du virus à l'homme dans le cadre des activités humaines à leur contact. [15, 130, 131]. La variabilité du climat est aussi décrite pour modifier la prévalence d'hantavirus au sein de populations de rongeurs. En effet les variations régionales de climat et, plus spécifiquement, les oscillations dans l'hémisphère sud de La Niña ou d'El Niño gouvernent la variabilité des pluies et la couverture de la végétation. Ces variations induisent quelquefois un accroissement des ressources en nourriture qui peut être corrélé avec l'accroissement du nombre d'animaux hôtes, et donc favoriser des épisodes épidémiques dans les populations humaines [132, 133].

Des approches de métagénomique permettent maintenant de caractériser la diversité globale des virus dans divers environnements et communautés. La connaissance des cycles des pathogènes, des communautés virales et de la diversité virale dans des habitats primaires, modifiés ou à leur interface à l'échelle de chaque espèce et au niveau communautaire est également une étape essentielle : elle devrait faciliter la compréhension et, potentiellement, la prédiction de phénomènes d'émergence. Enfin, l'expansion récente de trois espèces de rongeurs introduits par l'homme, *M. musculus*, *R. norvegicus* et *R. rattus* doit recevoir une attention particulière. La diversité virale chez ces espèces commensales et le potentiel de ces espèces à diffuser des pathogènes parmi les populations de rongeurs sauvages méritent une surveillance.

Dans le contexte global d'émergences de maladies infectieuses, le concept d'une seule santé *One Health concept* souligne que « les santés des humains, des animaux et des écosystèmes sont interconnectées ». C'est une approche innovante et essentielle pour nos objectifs de santé. Une telle approche multidisciplinaire couvrant l'écologie, la gestion de l'habitat et les sciences médicales et sociales [134, 135] devrait apporter une vue intégrée de la circulation des pathogènes avec l'objectif de réduire le risque d'émergence qui pourrait survenir à l'interface entre les populations humaines, la faune sauvage et son habitat [136]. À cet effet, le déroulement du programme de surveillance des rongeurs et des maladies véhiculées par ceux-ci à l'échelle continentale aux États-Unis grâce au Réseau national d'observation écologique (National Ecological Observatory Network) permet la récolte d'échantillons et le traitement des données au cours du temps. Il apporte des informations de valeur pour suivre les « changements dans la dynamique des infections et des maladies » [137]. La mise en place d'une initiative similaire dans le néotropique et en particulier dans le bassin amazonien pourrait fournir des données de grand intérêt.

Remerciements. Les travaux présentés dans cette revue ont été supportés par des fonds européens (Feder), l'aide de la Région Guyane et de la Direction régionale pour la recherche et la technologie dans le cadre des programmes VIRUSES ET RESERVOIRS, un contrat du programme FP7 de la Commission européenne « REGPOT-CT-2011-285837-STRonGer » et un contrat « Investissement d'Avenir » géré par l'Agence nationale de la recherche (CEBA, ref. ANR-10-LABEX-25-01).

Liens d'intérêts : les auteurs déclarent ne pas avoir de liens d'intérêts en rapport avec cet article.

Références

1. Young HS, Dirzo R, Helgen KM, *et al.* Declines in large wildlife increase landscape-level prevalence of rodent-borne disease in Africa. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2014; 111: 7036-41.
2. Civitello DJ, Cohen J, Fatima H, *et al.* Biodiversity inhibits parasites: broad evidence for the dilution effect. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2015; 112: 8667-71.
3. Keesing F, Ostfeld RS. Ecology. Is biodiversity good for your health? *Science* 2015; 349: 235-6.
4. Han BA, Schmidt JP, Bowden SE, Drake JM. Rodent reservoirs of future zoonotic diseases. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2015; 112: 7039-44.
5. Ostfeld RS, Keesing F. Biodiversity and disease risk: the case of Lyme disease. *Conserv Biol* 2000; 14: 722-8.
6. Just MG, Norton JF, Traud AL, *et al.* Global biogeographic regions in a human-dominated world: the case of human diseases. *Ecosphere* 2014; 5: 1-21.

7. Wilson DE, Reeder DM. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*, 3rd edition. Baltimore, Maryland: John Hopkins University Press, 2005.
8. Confalonieri UEC, Margonari C, Quintão AF. Environmental change and the dynamics of parasitic diseases in the Amazon. *Acta Trop* 2014; 129: 33-41.
9. Hansen MC, Potapov PV, Moore R, *et al.* High-resolution global maps of 21st century forest cover change. *Science* 2013; 342: 850-3.
10. Meerburg BG, Singleton GR, Kijlstra A. Rodent-borne diseases and their risks for public health. *Crit Rev Microbiol* 2009; 35: 221-70.
11. Wu S, Wu W, Zhang F, *et al.* Molecular and paleontological evidence for a post-cretaceous origin of rodents. *PLoS One* 2012; 7: e46445.
12. Luis AD, Hayman DT, O'Shea TJ, *et al.* Comparison of bats and rodents as reservoirs of zoonotic viruses: are bats special? *Proc Biol Sci* 2013; 280: 20122753.
13. Catzeffis F. A survey of small non-volant mammals inhabiting Wayampi Amerindian houses in Guyane Française. *Mammalia* 2012; 76: 327-30.
14. Mills JN, Childs JE. Rodent-borne hemorrhagic fever viruses. In: Williams ES, Barker IK, eds. *Infectious diseases of wild mammals*. Iowa, 3rd ed. Ames, IA: Iowa State University Press, 2001. p. 254-270.
15. Jonsson CB, Figueiredo LT, Vapalahti O, *et al.* A global perspective on hantavirus ecology, epidemiology, and disease. *Clin Microbiol Rev* 2010; 23: 412-41.
16. Lee PW, Gibbs CJ, Gadjusek DC, Svedmyr A. Antibody to Korean haemorrhagic fever virus in man in parts of the world where haemorrhagic fever with renal syndrome is not known. *Lancet* 1981; 318: 256.
17. Nichol ST, Spiropoulou CF, Morzunov S, *et al.* Genetic identification of a hantavirus associated with an outbreak of acute respiratory illness. *Science* 1993; 262: 914-7.
18. Figueiredo LT, Souza WM, Ferrés M, Enria DA. Hantaviruses and cardiopulmonary syndrome in South America. *Virus Res* 2014; 187: 1-10.
19. Bharadwaj M, Botten J, Torrez-Martinez N, Huelle B. Rio Mamore virus: genetic characterization of a newly recognized *Hantavirus* of the pigmy rat *Oligoryzomys microtis*, from Bolivia. *Am J Trop Med Hyg* 1997; 57: 368-74.
20. Williams RJ, Bryan RT, Mills JN, *et al.* An outbreak of Hantavirus pulmonary syndrome in western Paraguay. *Am J Trop Med Hyg* 1997; 57: 274-82.
21. Powers AM, Mercer DR, Watts DM, *et al.* Isolation and genetic characterization of a *Hantavirus* (Bunyaviridae, Hantavirus) from a rodent, *Oligoryzomys microtis* (Muridae) collected in northeastern Peru. *Am J Trop Med Hyg* 1999; 61: 92-8.
22. Vincent MJ, Quiroz E, Gracia F, *et al.* Hantavirus pulmonary syndrome in Panama: identification of novel hantaviruses and their likely reservoirs. *Virology* 2000; 277: 14-9.
23. Lee HW, Lee PW, Johnson KM. Isolation of the etiologic agent of Korean hemorrhagic fever. *J Infect Dis* 1978; 137: 298-308.
24. Avsic-Zupanc T, Xiao SY, Stojanovic R, *et al.* Characterization of Dobrava virus: a Hantavirus from Slovenia, Yugoslavia. *J Med Virol* 1992; 38: 132-7.
25. Klempa B, Avsic-Zupanc T, Clement J, *et al.* Complex evolution and epidemiology of Dobrava-Belgrade hantavirus: definition of genotypes and their characteristics. *Arch Virol* 2013; 158: 521-9.
26. Hörling J, Lundkvist A, Jaarola M, *et al.* Distribution and genetic heterogeneity of Puumala virus in Sweden. *J Gen Virol* 1996; 77: 2555-62.
27. Brummer-Korvenkontio M, Vaheri A, Hovi T, *et al.* Nephropathia epidemica: detection of antigen in bank voles and serologic diagnosis of human infection. *J Infect Dis* 1980; 141: 131-4.
28. Plyusnin A, Vapalahti O, Vasilenko V, Henttonen H, Vaheri A. Dobrava hantavirus in Estonia: does the virus exist throughout Europe? *Lancet* 1997; 349: 1369-70.

29. Nemirov K, Vapalahti O, Lundkvist A, *et al.* Isolation and characterization of Dobrava hantavirus carried by the striped field mouse (*Apodemus agrarius*) in Estonia. *J Gen Virol* 1999; 80: 371-9.
30. Elwell MR, Ward GS, Tingpalapong M, LeDuc JW. Serologic evidence of Hantaan-like virus in rodents and man in Thailand. *Southeast Asian J Trop Med Public Health* 1985; 16: 349-54.
31. Xiao SY, Leduc JW, Chu YK, Schmaljohn CS. Phylogenetic analyses of virus isolates in the genus Hantavirus, Bunyaviridae family. *Virology* 1994; 198: 205-17.
32. Hugot JP, Plyusnina A, Herbreteau V, *et al.* Genetic analysis of Thailand hantavirus in *Bandicota indica* trapped in Thailand. *Virol J* 2006; 5: 72.
33. Reynes JM, Razafindralambo NK, Lacoste V, *et al.* Anjzorobe hantavirus, a new genetic variant of Thailand virus detected in rodents from Madagascar. *Vector Borne Zoonotic Dis* 2014; 14: 212-9.
34. Plyusnin A, Vapalahti O, Lundkvist A, Henttonen H, Vaehri A. Newly recognised hantavirus in Siberian lemmings. *Lancet* 1996; 347: 1835.
35. Plyusnin A, Vapalahti O, Lankinen H, *et al.* Tula virus: a newly detected hantavirus carried by European common voles. *J Virol* 1994; 68: 7833-9.
36. Klempa B, Fichet-Calvet E, Lecompte E, *et al.* Hantavirus in African Wood Mouse, Guinea. *Emerg Infect Dis* 2006; 12: 838-40.
37. Chu YK, Milligan B, Owen RD, Goodin DG, Jonsson CB. Phylogenetic and geographical relationships of hantavirus strains in eastern and western Paraguay. *Am J Trop Med Hyg* 2006; 75: 1127-34.
38. Travassos da Rosa ES, Mills JN, Padula PJ, *et al.* Newly recognized hantaviruses associated with hantavirus pulmonary syndrome in northern Brazil: partial genetic characterization of viruses and serologic implication of likely reservoirs. *Vector Borne Zoonotic Dis* 2005; 5: 11-9.
39. Levis S, Morzunov SP, Rowe JE, *et al.* Genetic diversity and epidemiology of hantaviruses in Argentina. *J Infect Dis* 1998; 177: 529-38.
40. Suzuki A, Bisordi I, Levis S, *et al.* Identifying rodent hantavirus reservoirs, Brazil. *Emerg Infect Dis* 2004; 10: 2127-134.
41. Raboni SM, Hoffmann FG, Oliveira RC, *et al.* Phylogenetic characterization of hantaviruses from wild rodents and hantavirus pulmonary syndrome cases in the state of Parana (southern Brazil). *J Gen Virol* 2009; 90: 2166-71.
42. Torrez-Martinez N, Hjelle B. Enzootic of Bayou hantavirus in rice rats (*Oryzomys palustris*) in 1983. *Lancet* 1995; 346: 780-1.
43. Rollin PE, Ksiazek TG, Elliott LH, *et al.* Isolation of black creek canal virus, a new hantavirus from *Sigmodon hispidus* in Florida. *J Med Virol* 1995; 46: 35-9.
44. Fulhorst CF, Monroe MC, Salas RA, *et al.* Isolation, characterization and geographic distribution of Caño Delgadito virus, a newly discovered South America hantavirus (Bunyaviridae family). *Virus Res* 1997; 51: 159-71.
45. Travassos da Rosa ES, Medeiros DB, Nunes MR, *et al.* Pygmy rice rat as potential host of Castelo dos Sonhos Hantavirus. *Emerg Infect Dis* 2011; 17: 1527-30.
46. Milazzo ML, Cajimat MN, Hanson JD, *et al.* Catacamas virus, a hantaviral species naturally associated with *Oryzomys couesi* (Coues' oryzomys) in Honduras. *Am J Trop Med Hyg* 2006; 75: 1003-10.
47. Hjelle B, Chavez-Giles F, Torrez-Martinez N, *et al.* Genetic identification of a novel hantavirus of the harvest mouse *Reithrodontomys megalotis*. *J Virol* 1994; 68: 6751-4.
48. Song W, Torrez-Martinez N, Irwin W, *et al.* Isla Vista virus: a genetically novel hantavirus of the California vole *Microtus californicus*. *J Gen Virol* 1995; 76: 3195-9.
49. Johnson AM, Bowen MD, Ksiazek TG, *et al.* Laguna Negra virus associated with HPS in western Paraguay and Bolivia. *Virology* 1997; 238: 115-27.
50. Levis S, Garcia J, Pini N, *et al.* Hantavirus pulmonary syndrome in northwestern Argentina: circulation of Laguna Negra virus associated with *Calomys callosus*. *Am J Trop Med Hyg* 2004; 71: 658-63.
51. Travassos da Rosa ES, Medeiros DB, Nunes MR, *et al.* Molecular epidemiology of Laguna Negra virus, Mato Grosso state, Brazil. *Emerg Infect Dis* 2012; 18: 982-5.
52. Levis S, Rowe JE, Morzunov S, Enria DA, St Jeor S. New hantaviruses causing hantavirus pulmonary syndrome in central Argentina. *Lancet* 1997; 349: 998-9.
53. Song JW, Baek LJ, Nagle JW, Schlitter D, Yanagihara R. Genetic and phylogenetic analyses of hantaviral sequences amplified from archival tissues of deer mice (*Peromyscus maniculatus nubiterrae*) captured in the eastern United States. *Arch Virol* 1996; 141: 959-67.
54. Rawlings JA, Torrez-Martinez N, Neill SU, *et al.* Cocirculation of multiple hantaviruses in Texas, with characterization of the small (S) genome of a previously undescribed virus of cotton rats (*Sigmodon hispidus*). *Am J Trop Med Hyg* 1996; 55: 672-9.
55. Hjelle B, Lee SW, Song W, *et al.* Molecular linkage of hantavirus pulmonary syndrome to the white-footed mouse, *Peromyscus leucopus*: genetic characterization of the M genome of New York virus. *J Virol* 1995; 69: 8137-41.
56. Lee PW, Amyx HL, Yanagihara R, *et al.* Partial characterization of Prospect Hill virus isolated from meadow voles in the United States. *J Infect Dis* 1985; 152: 826-9.
57. Hjelle B, Torrez-Martinez N, Koster FT. Hantavirus pulmonary syndrome-related virus from Bolivia. *Lancet* 1996; 6: 347-57.
58. Firth C, Tokarz R, Simith DB, *et al.* Diversity and distribution of hantaviruses in South America. *J Virol* 2012; 86: 13756-66.
59. de Thoisy B, Matheus S, Catzeffis F, *et al.* Maripa hantavirus in Guyane Française: phylogenetic position and predicted spatial distribution of rodent hosts. *Am J Trop Med Hyg* 2014; 90: 988-92.
60. Hjelle B, Anderson B, Torrez-Martinez N, *et al.* Prevalence and geographic variation of hantaviruses of New World harvest mice (*Reithrodontomys*): identification of a divergent genotype from a Costa Rican *Reithrodontomys mexicanus*. *Virology* 1995; 207: 100-10.
61. Childs JE, Ksiazek TG, Spiropoulou CF, *et al.* Serologic and genetic identification of *Peromyscus maniculatus* as the primary rodent reservoir for a new hantavirus in the southwestern United States. *J Infect Dis* 1994; 169: 1271-80.
62. Raboni SM, Delfraro A, de Borba L, *et al.* Hantavirus infection prevalence in wild rodents and human anti-hantavirus serological profiles from different geographic areas of South Brazil. *Am J Trop Med Hyg* 2012; 87: 371-8.
63. Radoshitzky SR, Bào Y, Buchmeier MJ, *et al.* Past, present, and future of arenavirus taxonomy. *Arch Virol* 2015; 160: 1851-74.
64. Moncayo AC, Hice CL, Watts DM, *et al.* Allpahuayo virus: a newly recognized Arenavirus (*Arenaviridae*) from arboreal rice rats (*Oecomys bicolor* and *Oecomys paricola*) in northeastern Peru. *Virology* 2001; 284: 277-86.
65. Pinheiro FP, Woodall JP, Travassos Da Rosa AP. Studies of Arenaviruses in Brazil. *Medicina (Buenos Aires)* 1977; 37: 175-81.
66. Webb PA, Johnson KM, Hibbs JB, Kuns ML. Parana, a new Tacaribe complex virus from Paraguay. *Arch Gesamte Virusforsch* 1970; 32: 379-88.
67. Trapido H, Sanmartín C. Pichindé virus, a new virus of the Tacaribe group from Colombia. *Am J Trop Med Hyg* 1971; 20: 631-41.
68. Fulhorst CE, Bowen MD, Salas RA, *et al.* Isolation and characterization of pirital virus, a newly discovered South American arenavirus. *Am J Trop Med Hyg* 1997; 56: 548-53.
69. Lavergne A, de Thoisy B, Donato B, *et al.* Patawa virus, a new arenavirus hosted by forest rodents in Guyane Française. *Ecohealth* 2015; 12: 339-46.
70. Pinheiro F, Shope R, Paes de Andrade A, *et al.* Amapari, a new virus of the tacaribe group from rodents and mites of amapa territory, Brazil. *Proc Soc Exp Biol Med* 1966; 122: 531-5.

71. Delgado S, Erickson BR, Agudo R, *et al.* Chapare virus, a newly discovered arenavirus isolated from a fatal hemorrhagic fever case in Bolivia. *PLoS Pathog* 2008 ; 4 : e1000047.
72. Charrel RN, Feldmann H, Fulhorst CF, *et al.* Phylogeny of new world arenaviruses based on the complete coding sequences of the small genomic segment identified an evolutionary lineage produced by intra-segmental recombination. *Biochem Biophys Res Commun* 2002 ; 296 : 1118-24.
73. Tesh RB, Wilson ML, Salas R, *et al.* Field studies on the epidemiology of Venezuelan hemorrhagic fever: implication of the cotton rat *Sigmodon alstoni* as the probable rodent reservoir. *Am J Trop Med Hyg* 1993 ; 49 : 227-35.
74. Fulhorst CF, Bowen MD, Salas RA, *et al.* Natural rodent host associations of Guanarito and Pirital viruses (*Arenaviridae* family) in central Venezuela. *Am J Trop Med Hyg* 1999 ; 61 : 325-30.
75. Mills JN, Ellis BA, Childs JE, *et al.* Prevalence of infection with Junin virus in rodent populations in the epidemic area of Argentine hemorrhagic fever. *Am J Trop Med Hyg* 1994 ; 51 : 554-62.
76. Webb PA, Johnson KM, Peters CJ, Justines G. Behavior of Machupo and Latino viruses in *Calomys callosus* from two geographic areas of Bolivia. In : Lehmann-Grube F, ed. *Lymphocytic choriomeningitis virus and other arenaviruses*. Berlin, Heidelberg, New-York : Springer-Verlag, 1973, p. 313-322.
77. Bowen MD, Peters CJ, Nichol ST. Phylogenetic analysis of the *Arenaviridae*: patterns of virus evolution and evidence for cospeciation between Arenaviruses and their rodent hosts. *Mol Phylogenet Evol* 1997 ; 8 : 301-16.
78. Downs WG, Anderson CR, Spence L, Aitken TH, Greenhall AH. Tacaribe virus, a new agent isolated from artibeus bats and mosquitoes in Trinidad, west Indies. *Am J Trop Med Hyg* 1963 ; 12 : 640-6.
79. Cajimat MN, Milazzo ML, Bradley RD, Fulhorst CF. Ocozocoautla de espinosa virus and hemorrhagic fever, Mexico. *Emerg Infect Dis* 2012 ; 18 : 401-5.
80. Mills JN, Barrera Oro JG, Bressler DS, *et al.* Characterization of Oliveros virus, a new member of the Tacaribe complex (*Arenaviridae*: Arenavirus). *Am J Trop Med Hyg* 1996 ; 54 : 399-404.
81. Fulhorst CF, Bennett SG, Milazzo ML, *et al.* Bear canyon virus: an arenavirus naturally associated with the californian mouse (*Peromyscus californicus*). *Emerg Infect Dis* 2002 ; 8 : 717-21.
82. Calisher CH, Tzianabos T, Lord RD, Coleman PH. Tamiami virus, a new member of the Tacaribe group. *Am J Trop Med Hyg* 1970 ; 19 : 520-6.
83. Fulhorst CF, Bowen MD, Ksiazek TG, *et al.* Isolation and characterization of Whitewater Arroyo virus, a novel North American arenavirus. *Virology* 1996 ; 224 : 114-20.
84. Milazzo ML, Cajimat MN, Haynie ML, *et al.* Diversity among tacaribe serocomplex viruses (*arenaviridae* family) naturally associated with the white-throated woodrat (*Neotoma albigula*) in the southwestern United States. *Vector Borne and Zoonotic Dis* 2008 ; 8 : 523-40.
85. Cajimat MN, Milazzo ML, Bradley RD, Fulhorst CF. Catarina virus, an arenaviral species principally associated with *Neotoma micropus* (southern plains woodrat) in Texas. *Am J Trop. Med Hyg* 2007 ; 77 : 732-6.
86. Cajimat MN, Milazzo ML, Borchert JN, *et al.* Diversity among tacaribe serocomplex viruses (*arenaviridae* family) naturally associated with the Mexican woodrat (*Neotoma mexicana*). *Virus Res* 2008 ; 133 : 211-7.
87. Cajimat MN, Milazzo ML, Mauldin MR, Bradley RD, Fulhorst CF. Diversity among Tacaribe serocomplex viruses (*arenaviridae* family) associated with the southern plains woodrat (*Neotoma micropus*). *Virus Res* 2013 ; 178 : 486-94.
88. Bisordi I, Levis S, Maeda AY, *et al.* Pinhal virus, a new arenavirus isolated from *Calomys tener* in Brazil. *Vector Borne Zoonotic Dis* 2015 ; 15 : 694-700.
89. Inizan CC, Cajimat MN, Milazzo ML, *et al.* Genetic evidence for a Tacaribe serocomplex virus, Mexico. *Emerg Infect Dis* 2010 ; 16 : 1007-10.
90. Cajimat MN, Milazzo ML, Haynie ML, *et al.* Diversity and phylogenetic relationships among the North American Tacaribe serocomplex viruses (*Arenaviridae* family). *Virology* 2011 ; 421 : 87-95.
91. Blasdel KR, Duong V, Eloit M, *et al.* Evidence of human infection by a new mammarenavirus endemic to Southeastern Asia. *eLife* 2016 ; 5 : e13135.
92. Li K, Lin X D, Wang W, *et al.* Isolation and characterization of a novel arenavirus harbored by Rodents and Shrews in Zhejiang province, China. *Virology* 2015 ; 476 : 37-42.
93. Palacios G, Druce J, Du L, *et al.* A new arenavirus in a cluster of fatal transplant-associated diseases. *N Engl J Med* 2008 ; 358 : 991-8.
94. Riera L, Castillo E, Saavedra MC, *et al.* Serological study of the lymphochoriomeningitis virus (LCMV) in an inner city of Argentina. *J Med Virol* 2005 ; 76 : 285-9.
95. Salazar-Bravo J, Dragoo JW, Bowen D, *et al.* Natural nidality in Bolivian hemorrhagic fever and the systematics of the reservoir species. *Infect Genet Evol* 2002 ; 1 : 191-9.
96. Salas R, de Manzione N, Tesh RB, *et al.* Venezuelan haemorrhagic fever. *Lancet* 1991 ; 338 : 1033-6.
97. Fulhorst CF, Bowen MD, Salas RA, *et al.* Natural rodent hosts association of Guanarito and Pirital viruses (*arenaviridae* family) in central Venezuela. *Am J Trop Med Hyg* 1999 ; 61 : 325-30.
98. Weaver SC, Salas RA, de Manzione N, *et al.* Guanarito virus (*arenaviridae*) isolates from endemic and outlying localities in Venezuela: sequence comparisons among and within strains isolated from Venezuela hemorrhagic fever patients and rodents. *Virology* 2000 ; 266 : 189-95.
99. Weaver SC, Salas RA, de Manzione N, *et al.* Extreme genetic diversity among Pirital virus (*arenaviridae*) isolates from western Venezuela. *Virology* 2001 ; 285 : 110-8.
100. Garcia JB, Morzunov SP, Levis S, *et al.* Genetic diversity of the Junin virus in Argentina: geographic and temporal patterns. *Virology* 2000 ; 272 : 127-36.
101. Fernandes J, de Oliveira RC, Guterres A, *et al.* Co-circulation of Clade C new world arenaviruses: new geographic distribution and host species. *Infect Genet Evol* 2015 ; 33 : 242-5.
102. Charrel RN, de Lamballerie X, Emonet S. Phylogeny of the genus arenavirus. *Curr Opin Microbiol* 2008 ; 11 : 362-8.
103. Mills JN. Biodiversity loss and emerging infectious disease: an example from the rodent-borne hemorrhagic fevers. *Biodiversity* 2006 ; 1 : 9-17.
104. Mills JN, Amman BR, Glass GE. Ecology of hantaviruses and their hosts in North America. *Vector Borne Zoonotic Dis* 2010 ; 10 : 563-74.
105. Milazzo ML, Cajimat MN, Duno G, *et al.* Transmission of Guanarito and Pirital viruses among wild rodents, Venezuela. *Emerg Infect Dis* 2011 ; 17 : 2209-15.
106. Fulhorst CF, Milazzo ML, Bradley RD, Peppers LL. Experimental infection of *Neotoma albigula* (Muridae) with Whitewater Arroyo virus (*arenaviridae*). *Am J Trop Med Hyg* 2001 ; 65 : 147-51.
107. Guo W-P, Lin X-D, Wang W, *et al.* Phylogeny and origins of hantaviruses harbored by bats, insectivores, and rodents. *PLoS Pathog* 2013 ; 9 : e1003159.
108. Gu SH, Lim BK, Kadjo B, *et al.* Molecular phylogeny of hantaviruses harbored by insectivorous bats in Côte d'Ivoire and Vietnam. *Viruses* 2014 ; 6 : 1897-910.
109. Irwin NR, Bayerlová M, Missa O, Martínková N. Complex patterns of host switching in new world arenaviruses. *Mol Ecol* 2012 ; 21 : 4137-50.
110. Zapata JC, Salvato MS. Arenavirus variations due to host-specific adaptation. *Viruses* 2013 ; 5 : 241-78.
111. Matheus S, Meynard JB, Rollin P, Maubert B, Morvan J. New world hantavirus in humans, Guyane Française. *Emerg Infect Dis* 2006 ; 12 : 1294-5.
112. Matheus S, Djossou F, Moua D, *et al.* Hantavirus pulmonary syndrome, Guyane Française. *Emerg Infect Dis* 2010 ; 16 : 739-41.

- 113.** Matheus S, Lavergne A, de Thoisy B, Dussart P, Lacoste V. Complete genome sequence of a novel hantavirus variant of Rio Mamoré virus, Maripa virus, from Guyane Française. *J Virol* 2012; 86: 5399.
- 114.** Lavergne A, de Thoisy B, Tirera S, *et al.* Identification of lymphocytic choriomeningitis mammarenavirus in house mouse (*Mus musculus*, Rodentia) in Guyane Française. *Infect Genet Evol* 2016; 37: 225-30.
- 115.** Voss RS, Lunde DP, Simmons NB. The mammals of Paracou Guyane Française: a Neotropical lowland rainforest fauna. Part II: nonvolant species. *Bull Am Mus Nat Hist* 2001; 263: 1-236.
- 116.** Weksler M, Bonvicino C. Genus *Oligoryzomys* bangs, 1900. In : Patton JL, Pardinas UFJ, D'Elia G, eds. *Mammals of South America*, 2. Rodents. Chicago: The University of Chicago Press, 2015, p. 417-436.
- 117.** Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Model* 2006; 190: 231-59.
- 118.** Guitet S, Hérault B, Molto Q, Brunaux O, Couteron P. Spatial structure of above-ground biomass limits accuracy of carbon mapping in rainforest but large scale forest inventories can help to overcome. *PLoS One* 2015; 10: e0138456.
- 119.** Gonzalez-Ittig RE, Rivera PC, Levis SC, Calderon GE, Gardenal CN. The molecular phylogenetics of the genus *Oligoryzomys* (Rodentia : cricetidae) clarifies rodent host-hantavirus associations. *Zool J Linn Soc* 2014; 171: 457-74.
- 120.** Husson AM. In : Brill EJ, ed. *The mammals of Surinam*. Netherlands : Leiden, 1978.
- 121.** Blasdell K, Bordes F, Chaisiri F, *et al.* Progress on research on rodents and rodent-borne zoonoses in South-east Asia. *Wildl Res* 2015; 42: 98-107.
- 122.** Gryseels S, Baird SJ, Borremans B, *et al.* When viruses don't go viral: the importance of host phylogeographic structure in the spatial spread of arenaviruses. *PLoS Pathog* 2017; 13: e1006073.
- 123.** Bayouhd M, Roux E, Richard G, Nock R. Structural knowledge learning from maps for supervised land cover/use classification: application to the monitoring of land cover/use maps in Guyane Française. *Comput Geosci* 2015; 76: 31-40.
- 124.** Avtar R, Kumar P, Oono A, *et al.* Potential application of remote sensing in monitoring ecosystem services of forests, mangroves and urban areas. *Geocarto Int* 2016: 1-12.
- 125.** Shcheglovitova M, Anderson RP. Estimating optimal complexity for ecological niche models: a jackknife approach for species with small sample sizes. *Ecol Model* 2013; 269: 9-17.
- 126.** Cosson JF, Ringuet S, Claessens O, *et al.* Ecological changes in recent land-bridge islands in Guyane Française, with emphasis on vertebrate communities. *Conserv Biol* 1999; 91: 213-22.
- 127.** Zargar UR, Chishti MZ, Ahmad F, Rather MI. Does alteration in biodiversity really affect disease outcome? - A debate is brewing. *Saudi J Biol Sci* 2015; 22: 14-8.
- 128.** de Oliveira TG, Mazim FD, Vieira OQ, *et al.* Nonvolant mammal megadiversity and conservation issues in a threatened central Amazonian hotspot in Brazil. *Trop Conserv Sci* 2016; 9: 1-16.
- 129.** Borges-Matos C, Aragón S, da Silva MNF, Fortin MJ, Magnusson WE. Importance of the matrix in determining small-mammal assemblages in an Amazonian forest-savanna mosaic. *Biol Conserv* 2016; 204: 417-25.
- 130.** Suzán G, Marcé E, Giermakowski JT, *et al.* The effect of habitat fragmentation and species diversity loss on hantavirus prevalence in Panama. *Ann N Y Acad Sci* 2008; 1149: 80-3.
- 131.** Suzán G, Marcé E, Giermakowski JT, *et al.* Experimental evidence for reduced rodent diversity causing increased hantavirus prevalence. *PLoS One* 2009; 4: e5461.
- 132.** Engelthaler DM, Mosley DG, Cheek JE, *et al.* Climatic and environmental patterns associated with hantavirus pulmonary syndrome, four corners region, United States. *Emerg Infect Dis* 1999; 5: 87-94.
- 133.** Wu X, Lu Y, Zhou S, Chen L, Xu B. Impact of climate change on human infectious diseases: empirical evidence and human adaptation. *Environ Int* 2016; 86: 14-23.
- 134.** Murray TP, Sanchez-Choy J. Health, biodiversity, and natural resource use on the Amazon frontier: an ecosystem approach. *Cad Saude Publica* 2001; 17: 181-91.
- 135.** Walter-Toews D. An ecosystem approach to health and its applications to tropical and emerging diseases. *Cad Saude Publica* 2001; 17: 7-36.
- 136.** Johnson PTJ, de Roode JC, Fenton A. Why infectious disease research needs community ecology. *Science* 2015; 349: 1259504.
- 137.** Springer YP, Hoekman D, Johnson PTJ, *et al.* Tick-, mosquito-, and rodent-borne parasite sampling designs for the National Ecological Observatory Network. *Ecosphere* 2016; 7: pe01271.