



Briefrapport 330020002/2009

C.B.E.M. Reusken

Samenstelling vectorenbestand in Nederland in relatie tot West Nijl koorts verspreiding.

Samenstelling vectorenbestand in Nederland in relatie tot West Nijl koorts verspreiding.

RIVM Briefrapport 330020002/2009, bijlage bij briefnummer 164/06 MGB/CR.
Herdruk van briefrapport 164/06 MGB/LZO.

C.B.E.M. Reusken,

Contact:
C. Reusken
Centrum voor Infectieziektenbestrijding,
Laboratorium voor zoönosen en omgevingsmicrobiologie
Chantal.Reusken@RIVM.nl

Dit onderzoek is uitgevoerd door Cib-MGB van het RIVM in opdracht en ten laste van de Voedsel en Waren Autoriteit in het kader van project V/330020/06/WN, productnummer 9.05-06.2.8 E WN2.

Conclusies

In Nederland komen 9 muggensoorten voor die in potentie als WNV vector kunnen optreden.

Op basis van buitenlandse studies wordt verwacht dat van deze 9 soorten *Culex pipiens* en *Culex modestus* de belangrijkste brugvectoren zullen zijn.

Een eventuele permanente vestiging van *Aedes albopictus* in Nederland betekent de vestiging van een nieuwe efficiënte WNV vector met opportunistisch voedingsgedrag welke een belangrijke bijdrage aan de verspreiding van het virus zowel onder vogels als van vogels naar mens zou kunnen leveren.

Aanbevelingen

Een permanente surveillance van in Nederland voorkomende muggensoorten wordt aanbevolen zodat introductie van nieuwe potentiële arbovirus vectoren tijdig wordt gesignaleerd en hier adequaat op kan worden gereageerd

Om een goede inschatting te kunnen maken aangaande de risico's voor de volksgezondheid van het WNV vectoren bestand in Nederland is nader onderzoek naar de vectorcapaciteit van deze vectoren noodzakelijk.

Surveillance op aanwezigheid van WNV in in Nederland voorkomende vectoren verdient aanbeveling als additioneel onderdeel van de huidige WNV surveillance.

Het verwerven van kennis over WNV titers in inheemse of trekvogels in Nederland is noodzakelijk voor een goede inschatting van de risico's rond de introductie van WNV in Nederland.

Aanleiding:

West Nile virus (WNV) is een emerging virale zoönose in gematigde klimaatzones. De recente snelle opmars van West Nile virus in Noord-Amerika onderstreept de mogelijke risico's voor gematigde klimaatzones zoals Europa en benadrukt het belang van nader onderzoek naar deze risico's. In de afgelopen 40 jaar hebben er diverse uitbraken van WNV in Europa plaatsgevonden onder andere in Tsjechië, Roemenië, Rusland, Spanje, Portugal, Italië, Frankrijk en Polen (73;78). Gezien de regelmatigheid waarmee WNV in Europa opduikt en de algemene opvatting dat het virus herhaaldelijk in Europa geïntroduceerd wordt door trekvogels uit Afrika waar het virus endemisch is (21;123;130;171), is het niet uit te sluiten dat het virus ook in Nederland kan opduiken. Bovendien zouden ecologische veranderingen (bv. broeikas effect, verminderde fosfaatuitstoot) kunnen leiden tot uitbreiding van het verspreidingsgebied van overdragende muggen, een toename in hun aantallen en daarmee tot introductie van WNV in naïeve gebieden. Incidentele WNV uitbraken in gematigde gebieden zijn mogelijk het gevolg van geïnfecteerde trekvogels, introductie door geïnfecteerde reizigers of transport van geïnfecteerde muggen uit endemische gebieden.

Om een toename in WNV activiteit vroegtijdig te signaleren en het daarmee gepaard gaande risico voor de volksgezondheid tijdig te kunnen onderkennen worden "early warning" systemen opgezet. Naast surveillance op WNV bij mensen maakt surveillance bij dieren (vogels, paarden) een essentieel onderdeel uit van dit bewakingssysteem. Muggen vormen als overdrachtsvector een belangrijke factor in een WNV surveillance. Om de risico's voor de volksgezondheid bij introductie van WNV in Nederland goed te kunnen inschatten, is het noodzakelijk om te weten of het inheemse muggenbestand in staat is om het virus te handhaven en te verspreiden onder de Nederlandse vogelpopulatie en mensen. In dit rapport wordt een overzicht gegeven van in de literatuur beschikbare gegevens met betrekking tot WNV vectoren en worden de potentiële WNV vectoren van Nederland besproken. Daarnaast worden aanbevelingen gegeven voor nader vector-gerelateerd onderzoek als mogelijke aanzet tot een risico analyse betreffende de introductie van WNV in Nederland.

Introductie: West Nile virus.

West Nile koorts wordt veroorzaakt door een virus dat voor het eerst geïsoleerd is in 1937 uit het bloed van een patiënt met koorts in de West Nile regio in Uganda (151). West Nile virus (WNV) behoort tot de familie van de *Flaviviridae*, genus flavivirussen. Flavivirussen hebben envelopped, icosaedrische virions met een positief, enkelstrengs RNA genoom van 10-11 kb (27). Flavivirussen zijn zogenaamde arbovirussen; ze worden overgedragen door muggen en teken. Verticale transmissie is weliswaar mogelijk in zowel muggen als teken, vertebraten zijn echter essentieel als amplificatie gastheer in de levenscyclus van het virus. Humane flavivirussen van klinische betekenis zijn onder te verdelen in drie antigenen groepen, mede gebaseerd op hun vector en pathogeniciteit in vertebraten (92).

1). Tick-borne encephalitis groep.

Tot deze groep behoren ondermeer: TBE Europees subtype (CEE), TBE Oosters subtype (RSSE), Louping ill virus (LI) in Schotland, Powassan encephalitis virus (PE) en Modoc encephalitis virus in Noord-Amerika, Kyasanur Forest virus (KFD) in India, Alkhurma hemorrhagic fever virus in Saoedi Arabië, Omsk Hemorrhagic fever (OHF) in Siberië, Negishi encephalitis virus in Japan. Knaagdieren vormen de voornaamste vertebate gastheer, daarnaast kunnen subklinische infecties van onder andere egels, landbouwhuisdieren en herten optreden. Belangrijkste vectoren zijn *Ixodes*, *Dermacentor* en *Haemaphysalis* teken.

2). Japanese encephalitis groep.

Tot deze groep behoren ondermeer: Japanese encephalitis (JE) in ZuidOost-Azië, Murray Valley encephalitis virus (MVE) in Australië en Nieuw Guinea, Kunjin encephalitis virus in Australië, St Louis encephalitis virus (SLE) in Noord en Zuid Amerika, Rocio encephalitis virus (RE) in Zuid Amerika, West Nile virus in Afrika, Europa, Azië en Noord-Amerika, Usutu virus in Afrika en Europa. Vogels zijn de belangrijkste vertebate gastheer in deze groep maar ook varkens (JE) en paarden kunnen geïnfecteerd worden met klinische verschijnselen. Deze virussen worden overgedragen door muggen, met name *Culex* soorten.

3). Dengue virus en gele koortsvirus groep.

Tot deze groep behoren denguevirus (DEN) in Azië, Afrika, Centraal en Zuid Amerika, gele koortsvirus (YFV) in Centraal Afrika en Zuid-Amerika en Wesselsbron fever virus in Afrika. Mensapen en mensen vormen de belangrijkste gastheer. Transmissie vindt plaats door muggen, met name *Aedes* soorten.

Op basis van fylogenetische vergelijkingen van (delen van) het genoom van verschillende WNV isolaten worden 2 lijnen van WNV stammen onderscheiden. Lineage 1 isolaten komen wereldwijd voor zoals in West/Noord-Afrika, Europa, Midden-Oosten, Noord-Amerika, Azië en Australië (Kunjin virus). Lineage 2 isolaten circuleren in Midden/Zuid- Afrika en Madagaskar (99).

De primaire levenscyclus van WNV omvat enzootische en epizootische vermeerdering in aviaire gastheren en steekmuggen (Diptera: Culicidae). Daarnaast vindt incidentele introductie plaats in mensen en andere vertebraten waaronder paarden, honden, katten, eekhoorns, zeehonden, vleermuizen en rendieren. Deze vormen een zogenaamde “dead-end host” daar ze over het algemeen een te kort durende en onvoldoende viremie ontwikkelen om bij te dragen aan de verspreiding van het virus via muggen. Er zijn echter wel aanwijzingen dat WNV verspreid kan worden via bloedtransfusie, orgaantransplantatie, transplacentale overdracht en borstvoeding.

Transmissie door arthropoden: teken

Een aantal keren is de isolatie van WNV uit harde (Ixodidae) en zachte (Argasidae) tekensoorten in Europa, Azië en Afrika beschreven (tabel 1). Ook is in een aantal laboratorium studies gebleken dat teken WNV kunnen overdragen (1;8;82;100;172).

Gezien het feit dat er in de literatuur geen duidelijke rol voor teken in de WNV ecologie is vastgesteld, richt dit rapport zich uitsluitend op steekmuggen als vector voor WNV verspreiding.

Tabel 1. Overzicht tekensoorten waaruit WNV geïsoleerd is.

Tekensoort	Referentie
<i>Argas arboreus</i>	(118)
<i>Argas hermanni</i>	(149)
<i>Dermanyssus gallinae</i>	(118)
<i>Hyalomma marginatum</i>	(95)
<i>Ornithonyssus sylviarum</i>	(118)
<i>Ornithodoros capensis</i>	(75)
<i>Rhippicephalus turanicus</i>	(118)

Transmissie door arthropoden: steekmuggen

Muggensoorten. Een literatuurstudie is uitgevoerd naar muggensoorten waarin in veldstudies WNV is aangetroffen. Het resultaat hiervan is weergegeven in tabel 1*. WNV is tot op heden geïsoleerd uit 11 genera muggen in Amerika, Afrika, Europa en Azië, te weten *Aedeomomyia*, *Aedes*, *Anopheles*, *Coquilletidia*, *Culex*, *Culiseta*, *Mansonia*, *Mimomyia*, *Ochlerotatus*, *Psorophora* en *Uranoteania*. In totaal is in 101 verschillende muggensoorten WNV aangetroffen. In Europa is WNV gedetecteerd in 6 verschillende soorten, vertegenwoordigd door 3 genera (*Aedes*, *Anopheles* en *Culex*), in Frankrijk, Portugal, Roemenië, Slowakije, Tsjechië, Oekraïne en Rusland. De belangrijkste vectoren in Europa zijn *Cx. pipiens* en *Cx. modestus*. In het Middenlandsezee gebied is aanwezigheid van WNV in muggen gerapporteerd uit Algerije, Israël en Egypte, voornamelijk uit *Culex* soorten maar ook een enkele *Anopheles* en *Aedes* soort. In de Verenigde Staten is WNV aanwezig in muggen verspreid over 15 staten en er zijn isolaties gemeld uit 60 soorten. WNV-positieve *Culex pipiens* worden het meest verspreid aangetroffen, namelijk in grote delen van de Verenigde Staten, Tsjechië, Roemenië, Egypte, Israël, Zuid-Afrika, Canada, Rusland en Portugal.

* In dit briefrapport is de classificatie van muggen behorende tot de *Aedini* gebaseerd op Reinert, 2000 waarin een aantal soorten die voorheen in het genus *Aedes* geïsoleerd werden, zijn ondergebracht in het genus *Ochlerotatus* (131).

Transvariële transmissie. In laboratorium experimenten is voor een aantal WNV vectoren gebleken dat WNV transvarieel, d.w.z. via ei op nageslacht, kan worden overgedragen. Dit is aangetoond voor *Culex pipiens* (42), *Culex tarsalis*, *Culex quinquefasciatus* (64), *Aedes albopictus*, *Aedes aegypti*, *Culex tritaeniorhynchus* (17) en *Culex vishnui* (114). Miller et al. (2000) hebben de eerste veld isolatie van WNV uit mannetjes muggen beschreven, voor *Culex univittatus* in Kenya. Daar mannetjes muggen geen bloedmaaltijd nemen wordt er van uitgegaan dat zij uitsluitend transvarieel geïnfecteerd kunnen worden. Er zijn voor WNV tot nu toe geen studies bekend waaruit blijkt dat het virus tijdens de paring kan worden overgedragen. Verondersteld wordt dat verticale transmissie slechts minimaal bijdraagt aan de vermeerderingscyclus van WNV. Het is onbekend of het virus zich zouden kunnen handhaven zonder tussenkomst van een aviaire gastheer.

Vector capaciteit en competentie. Alleen muggensoorten waarin WNV repliceert en via het haemolymfatisch systeem getransporteerd wordt naar de speekselklieren, kunnen bijdragen aan de verspreiding van het virus door transmissie via beet naar vertebate gastheren. De vectorcompetentie is de efficiëntie waarmee het proces van infectie, replicatie en transmissie plaatsvindt (officiële definitie W.H.O. 1975: “the ability of hematophagous arthropods to become infected with an arbovirus after ingestion of an infective blood meal, and to transmit this virus subsequently while feeding on a vertebrate host”). Deze wordt bepaald door (intrinsieke) genetische factoren die per muggensoort en zelfs binnen een soort kunnen verschillen (18;63;164).

Er worden 3 potentiële barrières in de mug onderscheiden die de vectorcompetentie beïnvloeden (23):

Midgut infection barrier (MIB):

- infectie (aanhechting en binnenkomst) van het middendarm epitheel;
- replicatie in het middendarm epitheel;

Midgut escape barrier (MEB):

- passage van basale lamina en binnenkomst andere organen en weefsels;
- replicatie in andere organen en weefsels;

Transmission barrier (TB):

- infectie en replicatie in speekselklieren;
- uitscheiding in lumen van speekselklieren.

Gastheer specifieke (genetische) factoren spelen een rol bij de passage van de verschillende barrières door het virus zoals bij aanhechting van het virus aan de muggencellen, ontmanteling van het virion, vertaling/replicatie van het virale genoom en assemblage van nieuwe virusdeeltjes. Bovendien zullen genetische factoren van invloed zijn op de voedselpreferenties, tijdstip van voeding en vliegafstanden van de mug. De periode tussen de infectieuze maaltijd en het moment waarop de muggen zelf infectieus worden wordt de “extrinsic incubation” (EI) periode genoemd. De EI-periode is afhankelijk van een aantal factoren: naast de intrinsieke vectorcompetentie van de mug zijn ook de omgevingstemperatuur en de genetica van het virus bepalend. Daarnaast zal de virustiter van de ingenomen bloedmaaltijd van invloed zijn op de EI-periode: er bestaat een drempelwaarde voor de hoeveelheid virusdeeltjes om de diverse barrières te overkomen. Er bestaat grote variatie in EI-periodes; in feite varieert deze met iedere virus-mug combinatie. Doorgaans ligt de EI-periode tussen de 2-6 dagen (69).

De vector competentie is een onderdeel van de vector capaciteit. Bij inschattingen van de vector capaciteit van een bepaalde muggensoort wordt niet alleen de vectorcompetentie in

ogenschouw genomen maar ook variabelen als vectordichtheden, vectorlevensduur, vectoractiviteiten en omgevingsfactoren (18).

Om inzicht te krijgen in de vectorcompetentie van diverse WNV vectoren is een literatuurstudie uitgevoerd. Het resultaat hiervan is weergegeven in tabel 2.

In de tabel wordt (indien bekend) onderscheid gemaakt tussen:

- mate van infectie (I): percentage muggen dat positief is voor WNV, gebaseerd op analyse van lichaam insect. Muggen die positief zijn voor virus in hun lichaam maar niet in hun poten hebben een niet-dessiminerende infectie die beperkt is tot de middendarm (dus geen passage van de MEB) (162).
- mate van dessiminatie (D): percentage muggen dat positief is voor WNV in speekselklieren en/of poten. De aanwezigheid van virus in poten is ook indicatief voor transport via hemolymph naar speekselklieren. Muggen met een dessiminerende infectie hebben de potentie tot virus transmissie.
- mate van dessiminerende transmissie (T): percentage muggen met dessiminerende infectie dat ook daadwerkelijk virus overdraagt via beet.
- mate van transmissie (E): percentage muggen met dessiminerende infectie dat ook daadwerkelijk virus overdraagt via beet X percentage muggen dat positief is voor WNV in speekselklieren en/of poten.

Van 37 muggensoorten zijn kwantitatieve gegevens aangaande de vectorcompetentie voor WNV bekend (tabel 2). Een hogere virustiter in de bloedmaaltijd resulteert in een hogere mate van infectie en dessiminatie bij de vectoren. Directe vergelijking van de competenties die bepaald zijn in verschillende publicaties is veelal moeilijk daar de opzet van de experimenten over het algemeen te verschillend is. Uit een grote studie van Goddard *et al.* (63), waarin binnen eenzelfde proefopzet soorten met elkaar vergeleken zijn, blijkt dat *Ochlerotatus sierrensis* en *Culex quinquefasciatus* de minst efficiënte laboratorium vectoren zijn voor WNV. *Ochlerotatus*, *Aedes* en *Culiseta* species zijn over het algemeen matige WNV vectoren, terwijl diverse *Culex* soorten zoals *Culex tarsalis*, *Culex stigmatosoma*, *Culex erythrothorax* en *Culex pipiens pipiens* zeer efficiënte vectoren blijken te zijn. Een studie van Sardelis *et al.*, bevestigt dat de *Culex* soorten betere vectoren zijn dan *Culiseta* en *Coquillettidia* soorten. De vectorcompetentie blijkt ook binnen een taxonomische eenheid sterk te kunnen verschillen, bijvoorbeeld per regio waar de muggen uit afkomstig zijn (63;164). De meeste muggensoorten met een dessiminerende WNV infectie zijn in staat om het virus ook daadwerkelijk via beet over te dragen wat er op duidt dat de TB niet bepalend is voor de WNV vectorcompetentie en dat deze hoofdzakelijk bepaald wordt door de passage van de MIB en MEB door het virus.

Gastheervoorkeuren. De rol die de diverse muggensoorten spelen in de levenscyclus van WNV wordt niet alleen bepaald door de vectorcompetentie van de soorten maar hangt ook nauw samen met hun gastheerpreferenties. Zo kunnen soorten die hoofdzakelijk op vogels voeden een belangrijke rol hebben in de handhaving van het virus in de natuur in de enzootische vogel-mug-vogel cyclus terwijl ze nauwelijks van invloed zijn op de overdracht van het virus naar mensen en andere zoogdieren. Daarnaast kunnen soorten die een opportunistisch voedingspatroon hebben, nauwelijks een rol spelen in de vermeerderingscyclus van WNV via vogels daar ze te weinig van vogel op

vogel voeden. Daarentegen kunnen deze juist wel een belangrijke bijdrage leveren aan de overdracht van het virus naar zoogdieren. Om in kaart te brengen welke muggensoorten voornamelijk als maintenance (enzootic) vector (transmissie van en naar aviaire gastheren) een rol kunnen spelen in de WNV levenscyclus en welke als bridge vector (transmissie van aviaire gastheren naar zoogdieren) van betekenis kunnen zijn voor de volksgezondheid is een literatuurstudie uitgevoerd naar de voedselpreferenties van de verschillende WNV vectoren (tabel 3).

Er blijken een aantal voedingspatronen onderscheiden te kunnen worden:

1. vrijwel uitsluitend op vogels:

Cs. melanura, *Cs. morsitans*, *Cx. stigmatosoma*, *Cx. pipiens*,
Mn. metallica.

2. vrijwel uitsluitend op zoogdieren:

Ae. aegypti, *Ae. cantans*, *Ae. caspius*, *Ae. cinereus*, *Ae. circumluteolus*, *Ae. dorsalis*, *Ae. excrucians*, *Ae. fulvus pallens*, *Ae. infirmatus*, *Ae. melanimon*, *Ae. nigromaculus*, *Ae. sticticus*, *Ae. stimulans*, *Ae. trivittatus*, *Ae. vexans*, *An. crucians*, *An. franciscanus*, *An. freeborni*, *An. punctipennis*, *An. quadrimaculatus*, *Cs. inornata*, *Cx. antenatus*, *Cx. perexiguus*, *Cx. theileri*, *Cx. tritaeniorhynchus*, *Cx. vishnui*, *Mn. uniformis*, *Mn. titillans*, *Oc. atropalpus*, *Oc. dorsalis*, *Oc. japonicus*, *Oc. melanimon*, *Oc. sierrensis*, *Oc. sollicitans*, *Oc. taeniorhynchus*, *Oc. trivittatus*, *Oc. triseriatus*, *Ps. ciliata*, *Ps. columbiae*, *Ps. ferox*, *Ps. howardii*.

3. Vrijwel geen voorkeur tussen vogels en zoogdieren:

Cx. coronator, *Cx. modestus*, *Cx. quinquefasciatus*, *Cx. univittatus*.

4. vrijwel uitsluitend op amfibieën/reptielen:

Cx. territans, *Ur. sapphirina*.

5. opportunistisch:

Ae. albopictus, *Ae. cantator*, *Cq. perturbans*, *Cx. erraticus*, *Cx. erythrothorax*, *Cx. fatigans*, *Cx. restuans*, *Cx. salinarius*, *Oc. Canadensis*, *Oc. Cantator*,

6. vrijwel uitsluitend op vogels in voorjaar en vroege zomer daarna zowel vogels als zoogdieren in late zomer en herfst:

Cx. nigripalpus, *Cx. tarsalis*

7. wisselend afhankelijk van geografisch gebied:

An. punctipennis

De soorten die zowel regelmatig op vogels als op zoogdieren voeden en de soorten met een opportunistisch voedingspatroon, hebben de potentie om als bridge vector op te treden en zijn daarmee van belang voor de volksgezondheid. De soorten die vrijwel uitsluitend op vogels voeden zullen hoofdzakelijk van betekenis zijn voor de vermeederingscyclus van WNV. In een specifieke situatie zullen de daadwerkelijke voedingsactiviteiten nauw samenhangen met de beschikbaarheid van de verschillende gastheren.

WNV vectoren in Nederland. Om vast te stellen welke potentiële WNV vectoren in Nederland voorkomen is een inventarisatie gemaakt van in Nederland voorkomende muggensoorten (tabel 5). In Nederland zijn tot nu toe 36 verschillende muggensoorten aangetroffen behorende tot 5 verschillende genera, te weten *Aedes*, *Anopheles*, *Culiseta*, *Culex* en *Coquillettidia* (169).

In Nederland komen 9 muggensoorten voor die in potentie als WNV vector kunnen optreden op basis van gegevens uit buitenlandse veldstudies (tabel 6). Gebaseerd op de gegevens uit buitenlandse studies met betrekking tot experimenteel bepaalde vectorcompetenties (tabel 3) en gastheerpreferenties (tabel 4), is een overzicht gemaakt van de relevante eigenschappen van potentiële Nederlandse WNV vectoren en hun mogelijke bijdrage aan de verspreiding van het virus als enzootische of brugvector (tabel 6). Er zijn geen gegevens in de literatuur bekend met betrekking tot de dichtheden, habitats, voedingsactiviteiten en vectorcompetenties specifiek voor de Nederlandse isolaten van de vectoren. Het huidige overheidsbeleid zoals beschreven in het Natuurbeleidsplan van het ministerie van LNV in 1990, waarbij meer aandacht besteed wordt aan de versterking van de Nederlandse natuurgebieden en de tot standkoming van de Ecologische Hoofdstructuur (EHS) zal een uitbreiding van het muggenbestand bevorderen (W. Takken pers. comm.) De aanwezigheid van meer steekmuggen zal leiden tot een verhoogd risico voor de volksgezondheid.

Er vanuit gaande dat de introductie van WNV in Nederland via trekvogels verloopt, zouden *Cx. pipiens* en *Cx. modestus* de meest waarschijnlijke brugvectoren vormen waarbij deze soorten ook een belangrijke rol zullen hebben in de vermeerderingscyclus van het virus in de vogelpopulatie als enzootische vector. Een eventuele permanente vestiging van *Ae. albopictus* in Nederland wordt in 2006-2007 onderzocht (opdracht van VWS aan Cib; uitgevoerd door Takken *et al.*). Gezien de vectorcompetentie en het opportunistische voedingsgedrag van deze soort, zal vestiging van deze mug in Nederland in potentie een risico voor de volksgezondheid vertegenwoordigen bij introductie van WNV in Nederland.

Aanbevelingen voor nader onderzoek.

Om een goede inschatting te kunnen maken aangaande de risico's voor de volksgezondheid van het WNV vectoren bestand in Nederland is nader onderzoek noodzakelijk. De beschikbare gegevens blijken beperkt tot een zogenoemde checklist van in Nederland aanwezige muggensoorten.

Gegevens over de dichtheden, voedingsactiviteiten en vectorcompetenties van de Nederlandse varianten van de verschillende vectorensoorten ontbreken. Deze data zijn noodzakelijk voor een goede inschatting van de risico's voor de volksgezondheid van het Nederlandse vectoren bestand met betrekking tot WNV. Aanbevelingen:

- a). Zoals reeds hierboven aangegeven kunnen de vectorcompetenties sterk verschillen binnen een soort/per isolaat en zullen deze specifiek voor de in Nederland aanwezige soorten moeten worden bepaald.
- b). Daarnaast zullen gegevens verzameld moeten worden over de dichtheden van de vectoren in Nederland en hun voedingsgedrag zodat inzicht in hun vectorcapaciteit verkregen kan worden. Hiermee is, in opdracht van het ministerie van LNV, een begin gemaakt door Wageningen Universiteit en Research centrum (Dr. W. Takken): Onderzoek naar de geografische verspreiding en populatiedynamiek van potentiële vectoren van pathogene organismen in relatie tot ecosystemen.
- c). De recente import en mogelijke vestiging van *Aedes albopictus* (naast brugvector voor WNV ook vector voor een aantal andere arbovirussen waaronder Chikungunyavirus, Japanese encephalitisvirus en gele koortsvirus), in Nederland laat zien dat een permanente surveillance voor in Nederland aanwezige muggensoorten moet worden opgezet, zodat introductie van potentiële arbovirus vectoren tijdig wordt gesignaleerd en hier adequaat op kan worden gereageerd.
- d). Surveillance op aanwezigheid van WNV in in Nederland voorkomende vectoren verdient aanbeveling als onderdeel van de huidige WNV surveillance. Nederlandse deskundigen zijn tot de conclusie gekomen dat continuering van de WNV surveillance in Nederland absoluut noodzakelijk is. (briefrapport in voorbereiding naar aanleiding van opdracht VWA V/330020/06/WN, productnummer 9.05-062.8 E WN1). Alhoewel bij surveillance voor WNV activiteit in de Verenigde Staten het optreden van vogelsterfte en neurologische klachten bij paarden voorafgaan aan de detectie van WNV in muggen (*R. McLean pers. commun.*), betekent dit niet dat een surveillance in muggen voor Nederland niet opportuun zou zijn. In Europa circuleert tot nu toe een WNV variant die in tegenstelling tot de WNV variant die in de Verenigde Staten circuleert, minder virulent is en niet in massale vogelsterfte resulteert. Surveillance van relevante muggensoorten op aanwezigheid van WNV naast surveillance in vogels wordt dan ook aanbevolen.
- e). De literatuur laat zien dat een hogere virustiter in de bloedmaaltijd resulteert in een hogere mate van infectie en desimiatie bij de vectoren en daarmee in een hogere kans op verspreiding. In verband hiermee is verwerven van kennis over WNV titers in inheemse of trekvogels in Nederland noodzakelijk voor een goede inschatting van de risico's rond de introductie van WNV in Nederland.

Conclusies.

In Nederland komen 9 muggensoorten voor die in potentie als WNV vector kunnen optreden. Op basis van buitenlandse studies wordt verwacht dat van deze 9 soorten *Culex pipiens* en *Culex modestus* de belangrijkste brugvectoren zullen zijn.

Een eventuele permanente vestiging van *Aedes albopictus* in Nederland betekent de vestiging van een nieuwe efficiënte WNV vector met opportunistisch voedingsgedrag welke een belangrijke bijdrage aan de verspreiding van het virus zowel onder vogels als van vogels naar mens zou kunnen leveren.

Een permanente surveillance van in Nederland voorkomende muggensoorten wordt aanbevolen zodat introductie van nieuwe potentiële arbovirus vectoren tijdig wordt gesignaleerd en hier adequaat op kan worden gereageerd.

Om een goede inschatting te kunnen maken aangaande de risico's voor de volksgezondheid van het WNV vectoren bestand in Nederland is nader onderzoek naar de vectorcapaciteit van deze vectoren noodzakelijk.

Surveillance op aanwezigheid van WNV in in Nederland voorkomende vectoren verdient aanbeveling als additioneel onderdeel van de huidige WNV surveillance.

Dankbetuiging.

Met dank aan Dr. Willem Takken van Wageningen Universiteit en Research centrum voor het kritisch doorlezen van dit rapport.

Tabel 2. Overzicht muggensoorten waarin in veldstudies WNV is aangetroffen.

Muggensoort	Land	Referentie
<i>Aedes aegypti</i>	Madagascar	(116)
	USA	(28)
<i>Aedes africanus</i>	Centraal Afrika	(60)
<i>Aedes albocephalus</i>	Madagascar	(116)
<i>Aedes albopictus</i>	Pennsylvania, USA	(74)
	Ohio, USA	(107)
	Maryland, USA	(94)
	USA	(28)
<i>Aedes albothorax</i>	Kenya	(108)
<i>Aedes caballus</i>	Zuid Afrika	(110)
<i>Aedes cinereus</i>	USA	(28)
	Connecticut, USA	(6;13)
<i>Aedes circumluteolus</i>	Madagascar	(116)
<i>Aedes condolecens</i>	USA	(28)
<i>Aedes dupreei</i>	USA	(28)
<i>Aedes fitchii</i>	USA	(28)
<i>Aedes fulvus pallens</i>	USA	(28)
<i>Aedes grossbecki</i>	USA	(28)
	Ohio, USA	(107)
<i>Aedes infirmatus</i>	USA	(28)
<i>Ae. madagascarensis</i>	Madagascar	(116)
<i>Aedes melanimon</i>	USA	(28)
<i>Aedes nigromaculis</i>	USA	(28)
<i>Aedes provocans</i>	USA	(28)
<i>Aedes subpictus</i>	India	(60)
<i>Aedes squamiger</i>	USA	(28)
<i>Aedes stimulans</i>	USA	(28)
	Ohio, USA	(107)
<i>Aedes vexans</i>	Senegal	(21)
	USA	(28)
	Connecticut, USA	(6;13)
	Ohio, USA	(107)
	New York, USA	(20;93)
<i>Aedeomyia africana</i>	Senegal	(159)
<i>Anopheles atropos</i>	Florida, USA	(76)
	USA	(28)
<i>Anopheles barberi</i>	Ohio, USA	(107)
	USA	(28)
<i>Anopheles brunnupis</i>	Madagascar	(116)
<i>Anopheles coustani</i>	Israel	(124)
<i>Anopheles crucians</i>	USA	(28)
<i>Anopheles franciscanus</i>	USA	(28)
<i>Anopheles freeborni</i>	USA	(28)
<i>Anopheles hermsi</i>	USA	(28)
<i>Anopheles maculipalpis</i>	Madagascar	(116)
<i>An. maculipennis</i>	Portugal	(55)
<i>An. punctipennis</i>	Ohio, USA	(107)
	New York, USA	(20;93)
	USA	(28)
	Connecticut, USA	(6)
<i>An. quadrimaculatus</i>	Ohio, USA	(107)
	USA	(28)
<i>Anopheles walkeri</i>	USA	(28)
	Connecticut, USA	(13)

Tabel 2 (vervolg). Overzicht muggensoorten waarin in veldstudies WNV is aangetroffen.

<i>Coquillettidia perturbans</i>	Ohio, USA	(107)
	Louisiana, USA	(66)
	USA	(28)
<i>Culex antennatus</i>	Egypt	(81;152;163)
	Madagascar	(56;116)
	Senegal	(174)
<i>Culex coronator</i>	USA	(28)
<i>Culex decens</i>	Madagascar	(56;116)
<i>Culex ethiopicus</i>	Ethiopia	(77)
<i>Culex erraticus</i>	USA	(28)
<i>Culex erythrothorax</i>	USA	(28)
<i>Culex fatigans</i>	India	(126)
	Pakistan	(70)
<i>Culex guiarti</i>	Ivoorkust	(21)
<i>Culex modestus</i>	Frankrijk	(68;117)
	Rusland	(57;78)
<i>Culex molestus</i>	Israel	(124)
<i>Culex neavi</i>	Senegal	(21;159)
	Zuid Afrika	(176)
<i>Culex nigripalpus</i>	Georgia, USA	(65)
	Florida, USA	(65;141)
	USA	(28)
<i>Culex nigripes</i>	Centraal Afrika	(78)
<i>Culex perexiguus</i>	Israel	(142)
	Egypte	(163)
<i>Culex perfuscus</i>	Centraal Afrika	(61)
<i>Culex pipiens</i>	Connecticut, USA	(7;9;12;13)
	California, USA	(132)
	New York, USA	(20;93;119;121)
	New Jersey, USA	(54)
	Pennsylvania, USA	(26)
	Colorado, USA	(167)
	Virginia, USA	(103)
	Tsjechie	(79;80)
	Romania	(147;160)
	Israel	(142)
	Zuid Afrika	(43;71;79)
	Egypte	(110;152)
	Ontario, Canada	(32)
	Portugal	(53)
	USA	(57)
<i>Culex pipiens/restuans</i>	Wisconsin, USA	(112)
	Ohio, USA	(107)
	New York, USA	(20)
	Illinois, USA	(98)
<i>Culex poicilipes</i>	Senegal	(21;159)
<i>Culex pruína</i>	Centraal Afrika	(78)
<i>Culex quinquefasciatus</i>	Louisiana, USA	(66)
	Madagascar	(21;56;116)
	Georgia, USA	(65)
	Florida, USA	(65;141)
	California, USA	(132;134)
	New Mexico, USA	(39)
	USA	(28)
	Mexico	(52)

Tabel 2 (vervolg). Overzicht muggensoorten waarin in veldstudies WNV is aangetroffen.

<i>Culex restuans</i>	Connecticut, USA	(6;11;13)
	Ontario, Canada	(32)
	Illinois, USA	(98)
	USA	(28)
<i>Culex salinarius</i>	Connecticut, USA	(6;12;13)
	New York, USA	(20;93;119)
	Louisiana, USA	(66)
	Florida, USA	(65)
	Georgia, USA	(65)
	New Mexico, USA	(39)
	USA	(28)
<i>Culex stigmatosoma</i>	USA	(28)
	California, USA	(132)
<i>Culex scotii</i>	Madagascar	(78)
<i>Culex tarsalis</i>	North Dakota, USA	(19)
	Texas, USA	(25)
	California, USA	(132)
	New Mexico, USA	(39)
	Colorado, USA	(167)
	USA	(28)
<i>Culex territans</i>	USA	(28)
<i>Culex thriambus</i>	USA	(28)
<i>Culex theileri</i>	Zuid Afrika	(43;110)
<i>Culex tigripes</i>	Centraal Afrika	(21)
<i>Culex tritaeniorhynchus</i>	Madagascar	(116)
<i>Culex univittatus</i>	Madagsacar	(21;56;116)
	Zuid Afrika	(43;84;85;110)
	Portugal	(53)
	Egypt	(81;152)
	Israel	(124)
	Kenia	(113;147)
<i>Culex vishnui</i>	India	(60)
	Pakistan	(70)
<i>Culex weschei</i>	Centraal Afrika	(61)
<i>Culiseta impatiens</i>	USA	(28)
<i>Culiseta inornata</i>	USA	(28)
<i>Culiseta melanura</i>	Connecticut, USA	(11;13)
	Florida, USA	(65)
	Georgia, USA	(65)
	Virginia, USA	(103)
	USA	(28)
<i>Culiseta morsitans</i>	USA	(28)
<i>Culex sp.</i>	Algerije	(147)
<i>Deinocerites cancer</i>	Florida, USA	(76)
	USA	(28)
<i>Mansonia aurites</i>	Uganda	(173)
<i>Mansonia metallica</i>	Uganda	(175)
<i>Mansonia titillans</i>	USA	(28)
<i>Mansonia uniformis</i>	Ethiopia	(125)
<i>Mimomyia hispida</i>	Senegal	(159)
<i>Mimomyia lacustris</i>	Senegal	(21;159)
<i>Mimomyia splendens</i>	Senegal	(159)
<i>Oc.atlanticus/tormentor</i>	USA	(28)
<i>Oc. atropalpus</i>	USA	(28)
<i>Oc. canadensis</i>	USA	(28)
	Ohio, USA	(107)
	Connecticut, USA	(13)

Tabel 2 (vervolg). Overzicht muggensoorten waarin in veldstudies WNV is aangetroffen.

<i>Ochlerotatus cantans</i>	Slowakije	(97)
<i>Ochlerotatus cantator</i>	USA	(28)
	New York, USA	(20)
	Connecticut, USA	(13)
<i>Ochlerotatus caspius</i>	Ukraine	(78)
<i>Ochlerotatus dorsalis</i>	USA	(28)
	New Mexico, USA	(39)
<i>Oc. excrucians</i>	Ukraine	(78)
<i>Oc. japonicus</i>	USA	(28)
	Ohio, USA	(107)
	Maryland, USA	(94)
	New York, USA	(20)
<i>Ochlerotatus sollicitans</i>	USA	(28)
	Connecticut, USA	(6;13)
<i>Ochlerotatus sticticus</i>	USA	(28)
	Connecticut, USA	(13)
<i>Oc. taeniorhynchus</i>	USA	(28)
	Florida, USA	(76)
	Connecticut, USA	(13)
<i>Ochlerotatus triseriatus</i>	USA	(28)
	Ohio, USA	(107)
	New York, USA	(20;93)
	Connecticut, USA	(13)
<i>Ochlerotatus trivittatus</i>	USA	(28)
	Ohio, USA	(107)
	Connecticut, USA	(6;13)
<i>Orthopodomyia signifera</i>	Ohio, USA	(107)
	USA	(28)
<i>Psorophora ciliata</i>	USA	(28)
<i>Psorophora columbiae</i>	USA	(28)
<i>Psorophora ferox</i>	New York, USA	(20;93)
	Connecticut, USA	(13)
	USA	(28)
<i>Psorophora howardii</i>	USA	(28)
<i>Uranotaenia sapphirina</i>	Connecticut, USA	(13;84)
	USA	(28)

Tabel 3. Overzicht experimentele vectorcompetenties van WNV vectoren.

Muggensoort	Isolaat	Infectietiter	bron	I	D	T	E	Referentie
<i>Aedes aegypti</i>	Rockefeller	7,2±0,3log10 pfu/ml	kip	16%	16%	n.t.	≤16%	(165)
<i>Aedes albopictus</i>	FRED	5,7log10 pfu/ml	kip	27%	24%	n.t.	n.t.	(146)
	FRED	6,8log10 pfu/ml	kip	42%	38%	n.t.	n.t.	(146)
	CHEV	5,7log10 pfu/ml	kip	53%	49%	n.t.	n.t.	(146)
	CHEV	6,8log10 pfu/ml	kip	60%	58%	n.t.	n.t.	(146)
	OAHU	5,7log10 pfu/ml	kip	56%	49%	80%		(146)
	OAHU	6,8log10 pfu/ml	kip	67%	64%	67%		(146)
	TAMU	5,7log10 pfu/ml	kip	96%	87%	100%		(146)
	TAMU	6,8log10 pfu/ml	kip	93%	93%	91%		(146)
	OAHU	7,2±0,3log10 pfu/ml	kip	90%	85%	86%	73%	(165)
		4,25log10 SMICLD50	bloed	26,4%		56,7-83,3%		(3)
		4,5log10 CID50s/ml	kip	0%				(158)
		5,0log10 CID50s/ml	kip	0%				(158)
<i>Aedes atropalpus</i>	Rutgers	7,2±0,3log10 pfu/ml	kip	92%	92%	100%	92%	(165)
<i>Aedes dentatus</i>	Theobald	5,5log10 pfu/ml	hamster	4%	n.t.	0%		(83)
<i>Aedes indicus</i>		3,37log10 SMICLD50	bloed	0%				(3)
<i>Aedes lineatopennis</i>		3,37log10 SMICLD50	bloed	10%		56%		(3)
<i>Aedes sollicitans</i>	Assateague	5,2±0,2log10 pfu/ml	kip	11%	11%	67%	7%	(165)
	Assateague	7,2±0,3log10 pfu/ml	kip	70%	16%	67%	11%	(165)
	NYC	7,2±0,2log10 pfu/ml	kip	100%	100%	n.t.		(164)
<i>Aedes taeniorhynchus</i>	NYC	5,2±0,2log10 pfu/ml	kip	0	0%	n.t.	0	(164)
	NYC	7,2±0,2log10 pfu/ml	kip	0	0%	n.t.	0	(164)
	NYC	5,2±0,2log10 pfu/ml	kip	0	0%	n.t.	0	(165)
	NYC	7,2±0,3log10 pfu/ml	kip	12%	3%	93%	3%	(165)
<i>Aedes unidentatus</i>	McIntosh	5,5log10 pfu/ml	hamster	56%				(83)
		4,5log10 pfu/ml	hamster	0%				(83)
		3,7log10 pfu/ml	hamster	0%				(83)
<i>Aedes vexans</i>	Riverside	10e7,1 pfu/ml	bloed	32%	23%			(63)
	NYC	5,2±0,2log10 pfu/ml	kip	0	0%	n.t.	0	(165)
	NYC	7,2±0,2log10 pfu/ml	kip	46%	8%	100%	0	(165)
	Meigen	7,1±0,4log10 pfu/ml	kip	44%	19%	11%	0	(161)

Tabel 3 (vervolg). Overzicht experimentele vectorcompetenties van WNV vectoren.

Muggensoort	Isolaat	Infectietiter	bron	I	D	T	E	Referentie
<i>Coquillettidia perturbans</i>	Laurel	6,6±0,3log10 pfu/ml	kip	18%	9%	24%	2%	(145)
<i>Culex erythrothorax</i>	Orange	10e7,1 pfu/ml	bloed	100%	33-64%†			(63)
	Orange	10e4,9 pfu/ml	bloed	15-67%†	0-30%†			(63)
<i>Culex fatigans</i>		4,5log10 pfu/ml		22%				(86)
		5,5log10 pfu/ml		64%		22%		(86)
<i>Culex fuscocephala</i>		4,38log10 SMICLD50	bloed	95%		30%		(3)
<i>Culex neavei</i>	Natal	5,7log10 pfu/ml	hamster			100%*		(88)
<i>Culex nigripalpus</i>	Indian River	4,6log10 pfu/ml	kip	29%	0%	87%	0	(145)
	Indian River	5,7±0,5log10 pfu/ml	kip	78%	8%	87%	7%	(145)
	Indian River	6,8±0,4log10 pfu/ml	kip	84%	12%	87%	10%	(145)
<i>Culex pipiens</i>		7,7log10 pfu/ml	bloed	14%	7%	40%	2,80%	(45)
		4,5log10 CID50s/ml	kip	2%				(158)
		5,5log10 CID50s/ml	kip	15%				(158)
	Shasta	7,1log10 pfu/ml	bloed	100%	0-71%†			(63)
	Shasta	4,9log10 pfu/ml	bloed	23-36%	0-60%†			(63)
		6,6-7,3log10 pfu/ml	kip	30%-90%¶				(41)
	NYC	5,2±0,2log10 pfu/ml	kip	17%	2%	100%	2%	(164)
	NYC	5,2±0,2log10 pfu/ml	kip	17%	2%	88%	2%	(165)
	NYC	7,2±0,2log10 pfu/ml	kip	81%	16%	86%	14%	(164)
	NYC	7,2±0,3log10 pfu/ml	kip	81%	23%	88%	20%	(165)
			kip	82%	23%	88%	20%	(145)
		7±0.4 log10 pfu/ml	kip	79%	24%	88%	21%	(145)
<i>Culex restuans</i>		7,7log10 pfu/ml	bloed	11%	8%	59%	5%	(45)
	Maryland	6,6±0,3log10 pfu/ml	kip	100%	55%	100%	55%	(145)
<i>Culex quinquefasciatus</i>		7,9 log 10 TCID50/ml	bloed	100%	100%			(168)
	Kern	10e7,1 pfu/ml	bloed	58-86%	4-52%†			(63)
	Riverside	10e7,1 pfu/ml	bloed	8-23%	0-19%			(63)
	Orange	10e7,1 pfu/ml	bloed	66-80%	9-36%			(63)
	Kern	10e4,9 pfu/ml	bloed	10-58%	0%			(63)
	Riverside	10e4,9 pfu/ml	bloed	0%	0%			(63)
	Sebring	5,5log10 pfu/ml	kip	50%	6%	94%	6%	(145)

Tabel 3 (vervolg). Overzicht experimentele vectorcompetenties van WNV vectoren.

Muggensoort	Isolaat	Infectietiter	bron	I	D	T	E	Referentie	
<i>Culex quinquefasciatus</i>	Sebring	7,0±0,5log10 pfu/ml	kip	91%	22%	94%	20%	(145)	
	Vero Beach	5log10 pfu/ml	kip	46%	0%	n.t.	0	(145)	
	Vero Beach	6,3log10 pfu/ml	kip	94%	12%	n.t.		(145)	
	Bakersfield	5,7log10 pfu/ml	kip	40%		0%		(135)	
	Coachello-Indio	5,0log10 pfu/ml	kip	64%		0%		(135)	
	LA-metro	5,5log10 pfu/ml	kip	60%		0%		(135)	
	Bakersfield	4,8log10 pfu/ml	kip	4%		0%		(135)	
	Coachella	7,3log10 pfu/ml	bloed	44%		8%		(135)	
	LA-metro	7,3log10 pfu/ml	bloed	76%		8%		(135)	
	LA-Machado ke	7,3log10 pfu/ml	bloed	67%		8%		(135)	
	LA-S. Fernando	7,3log10 pfu/ml	bloed	44%		8%		(135)	
			4,25log10 SMICLD50	bloed	7%		52,6%		(3)
	<i>Culex pseudovishnui</i>		4,13log10 SMICLD50	bloed	73,3%		56,3		
				bloed	73%				(3)
<i>Culex salinarius</i>	Chambers	6,6±0,3log10 pfu/ml	kip	95%	60%	56%	34%	(145)	
<i>Culex stigmatosoma</i>	Dyar	5,8 log10 pfu/ml	bloed	90%		16%		(135)	
	San Bernardino	10e7,1 pfu/ml	bloed	67-77%†		0-19%†		(63)	
	San Bernardino	10e4,9 pfu/ml	bloed	69%		34%		(63)	
<i>Culex tarsalis</i>	Orange county,	6,5±0,1 log10 pfu/ml	kip	94%	81%	100%		(166)	
	Orange county	7,3±0,2 log10 pfu/ml	kip	97%	83%	100%		(166)	
	Yolo	10e7,1 pfu/ml	bloed	87-100%	60-100%†			(63)	
	Kern	10e7,1 pfu/ml	bloed	74-93%	40-60%			(63)	
	Riverside	10e7,1 pfu/ml	bloed	85-94%	10-62%			(63)	
	Yolo	10e4,9 pfu/ml	bloed	8-36%†	0-82%†			(63)	
	Kern	10e4,9 pfu/ml	bloed	7-30%	0-10%			(63)	
	Riverside	10e4,9 pfu/ml	bloed	0-13%	0%			(63)	
	Coachella	5,4 log10 pfu/ml	huisvink	90%		52%		(135)	
	LA-Panorama	5,9 log10 pfu/ml	huisvink	94%		25%		(135)	
	KNWR	5,4 log10 pfu/ml	huisvink	94%		65%		(135)	
	KNWR	7,3 log10 pfu/ml	huismus	100%		73%		(135)	
KNWR	6,0 log10 pfu/ml	huismus	20%		15%		(135)		

Tabel 3 (vervolg). Overzicht experimentele vectorcompetenties van WNV vectoren.

Muggensoort	Isolaat	Infectietiter	bron	I	D	T	E	Referentie
<i>Culex tarsalis</i>	Bakersfield	5,7 log ₁₀ pfu/ml	kip	13%		0%		(135)
	WWDC	6,8 log ₁₀ pfu/ml	bloed	68%		32%		(135)
	Coachella-Indio	6,3 log ₁₀ pfu/ml	bloed	36%		0%		(135)
	LA-Panorama	5,8 log ₁₀ pfu/ml	bloed	38%		4%		(135)
	Kern-KNWR	6,6 log ₁₀ pfu/ml	bloed	7%		0%		(135)
	Bakersfield	6,8 log ₁₀ pfu/ml	bloed	47%		33%		(135)
	Yolo	6,6 log ₁₀ pfu/ml	bloed	47%		16%		(135)
	COAV	6,6 log ₁₀ pfu/ml	bloed	89%		11%		(135)
	KNWR	6,6 log ₁₀ pfu/ml	bloed	56%		8%		(135)
<i>Culex theileri</i>	Theobald	1,5log ₁₀ pfu/ml	bloed	14%				(89)
	Theobald	2,5log ₁₀ pfu/ml	bloed	52%				(89)
	Theobald	3,5log ₁₀ pfu/ml	bloed	92%				(89)
	Theobald	4,5log ₁₀ pfu/ml	bloed	100%	0%			(89)
	Theobald	5,4log ₁₀ pfu/ml	bloed	100%	25%			(89)
<i>Culex tritaeniorhynchus</i>	Balloki	8,5log ₁₀ SMICLD50/ml	bloed	100%*				(72)
			bloed	90-100%		55-100%		(3)
<i>Culex univittatus</i>	Theobald	4,8-5,8log ₁₀ CPD50/ml	kip	92-98%		100%		(34)
		5,0-5,5 log ₁₀ pfu/ml	kip	100%	100%			(33)
		4,7log ₁₀ SMICLD50	bloed	56%		92%		(3)
	Theobald	4,7 log ₁₀ pfu/ml	bloed	93%		100%		(86)
		3,7 log ₁₀ pfu/ml	bloed	94%		89%		(86)
		2,7 log ₁₀ pfu/ml	bloed	80%		n.t		(86)
		1,7 log ₁₀ pfu/ml	bloed	40%		n.t		(86)
<i>Culiseta inornata</i>	Johannesburg	5,8-6,3log ₁₀ pfu/ml	kip			97%*		(88)
	Kern	10e7,1 pfu/ml	bloed	75%	21%			(63)
<i>Culiseta melanura</i>	Coquillet	6,3±0,3log ₁₀ pfu/ml	kip	0	0	24%	n.a.	(145)
		7,1±0,4log ₁₀ pfu/ml	kip	26%	11%	n.t.	n.a.	(161)
<i>Oc. canadensis</i>	Theobald	6,3±0,3log ₁₀ pfu/ml	kip	13%	0	0%	n.a.	(161)
		7,1±0,4log ₁₀ pfu/ml	kip	50%	13%	88%	11%	(161)
<i>Ochlerotatus cantator</i>	Coquillet	6,3±0,3log ₁₀ pfu/ml	kip	22%	18%	75%	13%	(161)

Tabel 3 (vervolg). Overzicht experimentele vectorcompetenties van WNV vectoren.

Muggensoort	Isolaat	Infectietiter	bron	I	D	T	E	Referentie
<i>Ochlerotatus caspius</i>		4,45log10 SMICLD50	bloed	66,7%		82%		(3)
<i>Ochlerotatus dorsalis</i>	Kern	10e7,1 pfu/ml	bloed	41-50%†	13-34%†			(63)
	Kern	10e4,9 pfu/ml	bloed	3-4%†	0-4%†			(63)
<i>Ochlerotatus japonicus</i>	Frederick ,MD	6 ± 0.5log10 pfu/ml	kip	57%	56%	94%	54%	(144)
		7±0.4 log10 pfu/ml	kip	80%	77%	94%	75%	(144)
	Rutgers	7,2±0,3log10 pfu/ml	kip	69%	64%	100%	64%	(165)
<i>Oc. melanimon</i>	S. Luis Obispo	10e7,1 pfu/ml	bloed	46-48%†	18-20%†			(63)
	S. Luis Obispo	10e4,9 pfu/ml	bloed	0-3%†	0-2%†			(63)
<i>Ochlerotatus sierrensis</i>	Lake	10e7,1 pfu/ml	bloed	5-14%†	3-6%†			(63)
	Lake	10e4,9 pfu/ml	bloed	0-4%†	0%†			(63)
<i>Ochlerotatus trivittatus</i>		4,5log10 CID50s/ml	kip	13%				(158)
		5,5log10 CID50s/ml	kip	43%				(158)
<i>Psorophora ferox</i>	Von Humboldt	6,3±0,3log10 pfu/ml	kip	29%	12%	0	0	(161)
	Von Humboldt	7,1±0,4log10 pfu/ml	kip	33%	0	0	0	(161)

I= percentage muggen met positief lichaam

D = percentage muggen met positief saliva en/of poten (dessiminerende infectie)

T= percentage muggen met dessiminerende infectie dat virus overdraagt door bijt

E= percentage muggen met dessiminerende infectie x percentage muggen met dessiminerende infectie dat virus overdraagt door bijt

†variatie tgv testen verschillende dagen post-infectie

¶variatie tgv verschillende incubatietemperaturen muggen

‡

*percentage muggen dat virus overdraagt door bijt.

Tabel 4. Gastheervoorkeuren WNV vectoren.

Muggensoort	Gastheervoorkeur	Referentie
<i>Aedes aegypti</i>	zoogdieren: mens 99%; anders incl. vogels 1%	(129)
	zoogdieren.	(154;154;161)
	zoogdieren 99% waaronder 97% mens en mens-hond 1%	(30)
	mens 77-98%; gemengd mens-kip/rund/varken/hond of kat 2-12%*	(150)
<i>Aedes albopictus</i>	zoogdieren 75%; reptielen 25%	(109)
	opportunistisch: zoogdieren 89% (sterke voorkeur voor mens); vogels 11%.	(62)
	mens 95%; mens-varken 3.8%; mens-kat/hond <1%	(129;129)
	opportunistisch	(161)
<i>Aedes atlanticus</i>	opportunistisch: zoogdieren 83% waarvan mens 24%; vogels 7%; amfibien 4%	(139)
	zoogdieren 94,2%; vogels 5,8%	(155)
<i>Aedes cinereus</i>	zoogdieren en amfibien	(36)
<i>Aedes circumluteolus</i>	zoogdieren 100% waarvan 0% mens	(14;15)
	zoogdieren 93,8% waarvan mens 0%; vogels 6,2%; amfibien 0%	(106)
	mens 100% (stedelijk gebied)	(57)
	zoogdieren	(154)
<i>Aedes fulvus pallens</i>	zoogdieren: switch tussen mens en vee	(29)
	100% antilooop	(87)
<i>Aedes infirmatus</i>	zoogdieren 96,3% waaronder mens 0% ; vogels 3,7%	(46)
<i>Aedes melanimon</i>	zoogdieren 96,7%; vogels 3,2%; reptielen 0,1%	(46)
<i>Aedes nigromaculus</i>	zoogdieren	(122)
	zoogdieren 92,9%; vogels 7,1%	(156)
<i>Aedes sticticus</i>	zoogdieren	(154)
<i>Aedes stimulans</i>	zoogdieren	(154)
	zoogdieren 100% waaronder mens 18,2%	(106)
<i>Aedes trivittatus</i>	zoogdieren	(44)
<i>Aedes vexans</i>	zoogdieren	(128)
	zoogdieren	(6;106;155;161)
	zoogdieren 97%; vogels 3%	(104)
	zoogdieren 91% (nauwelijks voorkeur voor mens); vogels 9%;	(173)
	zoogdieren 87,5% waarvan 0% mens; amfibien 12,5% (New York)	(15)
	zoogdieren 100% waarvan 33,3% mens (New Jersey)	(15)

Tabel 4 (vervolg). Gastheervoorkeuren WNV vectoren.

Muggensoort	Gastheervoorkeur	Referentie
<i>Aedes vexans</i>	zoogdieren 92,17%; mens 0%; kip 0,27%	(127)
	zoogdieren 96,8% waarvan mens 1,6%; vogels 3,2%	(106)
	zoogdieren 99,8%; vogels 0,2%	(46)
	zoogdieren 89,9% waaronder mens 42,4%; vogels 6,2% (stedelijk gebied)	(57)
	zoogdieren 94,9% waaronder mens 5,3%; vogels 5,3% (ruraal gebied)	(57)
	vee 62,5%; vogels 37,5% (veehouderijen)	(57)
<i>Anopheles crucians</i>	zoogdieren 87% waarvan 3% mens; vogels 6%; amfibien 2%	(139)
	zoogdieren 92% waarvan 2,4% mens; vogels 8%	(15)
	zoogdieren 96,8%; vogels 2,8%; amfibien 0,2%	(46)
<i>An. franciscanus</i>	zoogdieren	(148)
	zoogdieren	(154)
<i>An. freeborni</i>	zoogdieren 94,4%; vogels 2,8%; reptielen 2,8%	(156)
<i>An. maculipennis</i>	zoogdieren	(154)
<i>An. punctipennis</i>	zoogdieren 70%:	(96)
<i>An. quadrimaculatus</i>	waarvan 7,7% mens; vogels 15%; amfibien 5%; reptielen 10% (New Jersey)	(15;154)
	zoogdieren 100% (New York)	(15)
	zoogdieren 100%	(156)
	zoogdieren 92% (matige voorkeur voor mens); vogels 8%;	(16;62)
	zoogdieren 99%	(16;140)
	zoogdieren 97,6%:	
waarvan 1,6% mens; vogels 1,2%; amfibien 0,2%; reptielen 1% (New Jersey)	(15)	
<i>Coquillettidia perturbans</i>	zoogdieren 96,4%:	
	waarvan 2% mens; vogels 0,6%; amfibien 2,4%; reptielen 0,6% (Tennessee)	(15;15)
	zoogdieren 100%	(46;148)
	opportunistisch: 92% zoogdier (matige voorkeur voor mens); 8% vogels	(62)
	opportunistisch Tempelis, 1975; Turrell et al., 2005;	(111)
<i>Coquillettidia perturbans</i>	zoogdieren 96,6% waarvan 0% mens; vogels 3,4%	(15)
	zoogdieren 61,9% waaronder mens 9,5%; vogels 38,1%	(106)
	zoogdieren 90,8%; vogels 9,2%	(46)
	zoogdieren 79,1%; vogels 16,7%; amfibien 4,2%	(14)
<i>Culex antenatus</i>	zoogdieren	(29;58;59)
<i>Culex coronator</i>	kip en konijn	(4)

Tabel 4 (vervolg). Gastheervoorkeuren WNV vectoren.

Muggensoort	Gastheervoorkeur	Referentie
<i>Culex erraticus</i>	opportunistisch: zoogdieren 49%;vogels 31%; reptiel/amfibie 20%	(140)
	opportunistisch: zoogdieren 21%;vogels 44%; reptiel 1,5%	(37)
	zoogdieren 86% waarvan 2,4% mens; vogels 10%; amfibien 2%; reptielen 2%	(15)
<i>Culex erythrothorax</i>	zoogdieren 19%; vogels 79%; amfibien/reptielen 2%	(48)
	opportunistisch zoogdieren; vogels	(161) (122;154)
<i>Culex fatigans</i>	opportunistisch: winter vogels en runderen ; voorjaar mens en runderen zomer mens en vogels	(133)
	vogels; 10,3% mens	(170)
<i>Culex modestus</i>	zoogdieren 25% waaronder 0% mens; vogels 75% (stedelijk gebied)	(57)
	zoogdieren 57,2% waaronder mens 14,3%; vogels 42,9% (ruraal gebied)	(57)
	vogels 100% (veehouderijen)	(57)
<i>Culex nigripalpus</i>	opportunistisch#	(50;67;161)
	zoogdieren 580%; vogels 20-40% (isolaat Tampa)#	(47)
<i>Culex perexiguus</i>	zoogdieren	(58)
<i>Culex pipiens</i>	vogels 93%; gemengd 4%	(115)
	zoogdieren 25%; vogels 75%	(5)
	zoogdieren 2,8%; vogels 95,9%; amfibien 1,4%	(14)
	zoogdieren 69% (matige voorkeur voor mens); vogels 31%; vogels met switch naar mens later in seizoen	(58;59;62) (90)
	zoogdieren 31,1% waaronder mens 20,4%; vogels 58,1% (stedelijk gebied)	(57)
	zoogdieren 12,5% waaronder mens 0%; vogels 87,5% (ruraal gebied)	(57)
	mens 11,1%; vogels 86,7% (veehouderijen)	(57)
	zoogdieren 38%; waarvan 10,8% mens;	
	vogels 34,7%; amfibien 17,3%; reptielen 10% (New Jersey)	(15)
	vogels 84,6%; amfibien 7,7%; reptielen 7,7% (New York)	(15)
	ornithofiel, soms reptielen en amfibien	(111)
	zoogdieren 15% waarvan mens 0%; vogels 73%; amfibien 8%	(139)
	zoogdieren 30%; vogels 70%	(156)

Tabel 4 (vervolg). Gastheervoorkeuren WNV vectoren.

Muggensoort	Gastheervoorkeur	Referentie	
<i>Culex quinquefasciatus</i>	ornithofiel	(161)	
	zoogdieren	(40;67;154;157)	
	mens 74,6%; vee 1,5%; vogels 2,5%;	(143)	
	vogels met switch naar koeien	(132)	
	zoogdieren 51,6%; mens 12,9%; kip 32,3%	(127)	
	zoogdieren 45,1%; vogels 54,9% platteland	(136)	
	zoogdieren 16,3%; vogels 83,7% steden	(136)	
	zoogdieren 67%; vogels 33% (isolaat Vero Beach)	(47)	
	zoogdieren 27%; vogels 73% (isolaat Tampa)	(47)	
	zoogdieren 31%; vogels 69%	(155)	
	zoogdieren 11%; vogels 89%	(91)	
<i>Culex restuans</i>	zoogdieren 51%; vogels 49%	(104)	
	vogels	(6;106;115;161)	
	zoogdieren 32% waarvan 14,3% mens;		
	vogels 52%; amfibien8%; reptielen 8% (New Jersey)	(15)	
	zoogdieren 20%; vogels 80% (New York)	(15)	
	zoogdieren 90%; vogels 10%	(62)	
	opportunistisch: voorkeur voor zoogdieren, vogels en amfibien boven reptielen	(111)	
	zoogdieren 50%; vogels 50%	(47)	
	zoogdieren 10% waarvan 5% mens; vogels 83%; amfibien 1%	(139)	
	zoogdieren 13%; vogels 87%	(14)	
	<i>Culex salinarius</i>	opportunistisch: zoogdier 53%; vogels 36%; gemengd 11%	(115)
opportunistisch		(6;154;161)	
zoogdieren 79%(matige voorkeur voor mens); vogels 21%		(62)	
zoogdieren 71,9% waarvan 8,6% mens; vogels 24,6%; amfibien 3,5%		(15)	
zoogdieren 42%; vogels 53%; amfibien/reptielen 5% (isolaat Vero Beach)		(47)	
zoogdieren 93%; vogels 5%; amfibien/reptielen 2% (isolaat Tampa)		(47)	
zoogdieren 68,8%; vogels 18,8%; amfibien 12,5%		(14)	
zoogdieren > 99%		(148)	
<i>Culex stigmatosoma</i>		ornithofiel	(115;137;161)
		zoogdieren 5,6%; vogels 94,4% platteland	(136)
		vogels 100% steden	(136)

Tabel 4 (vervolg). Gastheervoorkeuren WNV vectoren.

Muggensoort	Gastheervoorkeur	Referentie
<i>Culex tarsalis</i>	opportunistic#	(156;161)
	vogels met switch naar zoogdieren later in seizoen	(90;105;122;154)
	zoogdieren > 80%; vogels <20%	(49)
	vogels 59,7%; mens 14,9%; zoogdieren 25,3%	(102)
	vogels 64%; konijnen 25%	(105)
	zoogdieren 61,3%; vogels 38,7%	(136)
<i>Culex territans</i>	zoogdieren 65%; vogels 35%	(104)
	vogels 12,5%; amfibien 75%; reptielen 7,5%	(15)
	zoogdieren 16,7%; amfibien 83,3%	(15)
	reptielen en amfibien	(35;111;154)
	zoogdieren 5%, vogels 5%; amfibien/reptielen 90% (isolaat Vero Beach)	(47)
	zoogdieren 25%, vogels 0%; amfibien/reptielen 75% (isolaat Tampa)	(47)
<i>Culex theileri</i>	zoogdieren 98%	(5)
<i>Culex tritaeniorhynchus</i>	mens 12,5%; vee 87,5%	(157;157;170)
	varkens 40%; mens 0,4%	(22)
	vee 83,2%; vogels, mens < 2%	(143;143)
	vee >90%; vogels <1%	(154)
	zoogdieren 93,73%; mens 0,02%; kip 0,25%	(127;127)
<i>Culex univittatus</i>	zoogdieren	(29)
	vogels	(24)
	hoofdzakelijk vogels, daarnaast zoogdieren	(5)
<i>Culex vishnui</i>	mens 1,9%; vee 98,1%	(157)
	varkens 35%; mens 0,4%	(22)
<i>Culex vishnui</i>	vee	(31)
<i>Culiseta inornata</i>	zoogdieren en vogels	(47;122)
	zoogdieren, soms vogels	(10;104;154;161)
	rund 83%; paard 15,8%; mens, varken, vogel 0,9%	(10)
	zoogdieren 100%	(51;156)

Tabel 4 (vervolg). Gastheervoorkeuren WNV vectoren.

Muggensoort	Gastheervoorkeur	Referentie
<i>Culiseta melanura</i>	vogels zoogdieren 0,3-0,7%; vogels 98,8-99,2%; reptielen 0,5% zoogdieren 10,3% waarvan 33,3% mens; vogels 89,7% (New Jersey) zoogdieren 50%; vogels 50% (New York) voornamelijk vogels, soms reptielen en amfibien	(6;10;106;154;161) (51) (15) (15) (111)
<i>Culiseta morsitans</i>	vogels	(106)(154;161)
<i>Mansonia metallica</i>	vogels	(154)
<i>Mansonia titillans</i>	zoogdieren 92,7%; vogels 7,3%	(46)
<i>Mansonia uniformis</i>	mens, vee zoogdieren 98,7%; mens 0,66%; kip 0%	(29) (127)
<i>Oc. atropalpus</i>	zoogdieren	(161)
<i>Oc. canadensis</i>	zoogdieren opportunistisch zoogdieren 86,5% waaronder mens 2%; vogels 8,1%; amfibien 5,4% zoogdieren 84%; reptielen, 16% zoogdieren en amfibieen	(15;161) (111) (106) (101) (38)
<i>Ochlerotatus cantans</i>	zoogdieren	(138;154)
<i>Ochlerotatus cantator</i>	zoogdieren 85,7% waaronder mens 10%; vogels 12,9%; amfibien 1,4 % zoogdieren	(106) (14;161)
<i>Ochlerotatus caspius</i>	zoogdieren zoogdieren 100% waaronder mens 40% (stedelijk gebied) zoogdieren 91,7% waaronder mens 12,5%; vogels 4,2% (ruraal gebied) vee 100% (veehouderijen)	(58;154) (57) (57) (57)
<i>Ochlerotatus dorsalis</i>	zoogdieren zoogdieren 98%; vogels 2%	(153;161) (104)
<i>Oc. excrucians</i>	zoogdieren 100% waaronder 0% mens	(44;106)
<i>Ochlerotatus japonicus</i>	zoogdieren	(15;15;161)
<i>Oc.melanimon</i>	zoogdieren	(154;161)
<i>Oc.sierrensis</i>	zoogdieren	(154;161)

Tabel 4 (vervolg). Gastheervoorkeuren WNV vectoren.

Muggensoort	Gastheervoorkeur	Referentie
<i>Oc. sollicitans</i>	zoogdieren	(14;148;154;161)
	zoogdieren 100% waarvan 25% mens	(15)
	zoogdier 77%; vogels 23%	(62)
	zoogdieren 100% waaronder 6,3% mens	(106)
<i>Oc. taeniorhynchus</i>	zoogdieren 97%; vogels 3%;	(46)
	zoogdieren	(161)
<i>Oc. taeniorhynchus</i>	zoogdieren 100% waarvan 14,3% mens	(15)
	zoogdieren 97,15% waaronder: mens 0,15%; vogels 2,4%; amfibien 0,3%; reptielen 0,15%	(46)
<i>Oc. triseriatus</i>	zoogdieren	(15;161)
	zoogdieren 50% waarvan 7,4% mens; vogels 50% (New Jersey)	(15)
	zoogdieren 100% waaronder mens 0%	(106)
	zoogdieren 100%	(46;46)
	zoogdieren 71% waarvan 8% mens; vogels 9%; amfibien 7%	(139)
<i>Oc. trivittatus</i>	zoogdieren 100%	(14)
<i>Oc. trivittatus</i>	zoogdieren waarvan 2,5% mens	(15)
<i>Psorophora ciliata</i>	konijn	(4)
	zoogdieren 100%	(46)
<i>Psorophora columbiae</i>	vee	(120)
<i>Psorophora ferox</i>	zoogdieren 93,8% waaronder mens 25%; vogels 6,2%	(106)
	zoogdieren	(15;154;161)
	zoogdieren 97,6%; vogels 2,4%	(46)
	zoogdieren 81% waarvan mens 2%; vogels 11%	(139)
<i>Psorophora howardii</i>	zoogdieren 99,5%; vogels 0,5%	(46;154)
<i>Uranotaenia sapphirina</i>	amfibieën	(37)

#hoofdzakelijk ornithofiel in voorjaar en vroege zomer; late zomer en najaar zowel ornithofiel als zoogdieren.

* variatie per maand

Tabel 5. Overzicht in Nederland voorkomende muggensoorten (Beuk, 2002)

<i>Aedes</i>	<i>albopictus*</i>	<i>Culex</i>	<i>modestus #</i>
	<i>annulipes</i>		<i>pipiens #</i>
	<i>cinereus #</i>		<i>ferritans #</i>
	<i>communis</i>		<i>torrentium</i>
	<i>detritus</i>	<i>Culiseta</i>	<i>alaskaensis</i>
	<i>flavescens</i>		<i>annulata#</i>
	<i>geniculatus</i>		<i>fumipennis#</i>
	<i>leucomelas</i>		<i>morsitans#</i>
	<i>nigrinus</i>		<i>ochroptera</i>
	<i>punctor</i>		<i>subochrea</i>
	<i>riparius</i>		
	<i>rusticus</i>	<i>Ochlerotatus</i>	<i>cantans</i>
	<i>sticticus</i>		<i>caspius</i>
<i>vexans #</i>	<i>dorsalis</i>		
<i>Anopheles</i>	<i>algeriensis</i>		<i>excrucians</i>
	<i>atroparvus</i>		
	<i>claviger #</i>		
	<i>maculipennis #</i>		
	<i>melanoon</i>		
	<i>messeae</i>		
	<i>plumbeus #</i>		
<i>richardii #</i>			

Ook gemeld door Takken *et al.*, 2005/2006

* waargenomen in Nederland in 2005 bij importbedrijven van sierplanten uit China. Daadwerkelijke vestiging wordt momenteel onderzocht.

Tabel 6. Overzicht eigenschappen potentiële Nederlandse WNV vectoren (voor zover bekend).

muggensoort	vector competentie	gastheervoorkeur	activiteiten	vliegafstand	potentieel tot	
					enzootic vector	bridge vector
<i>Aedes albopictus</i>	++++	opportunistisch	overdag/schemer	200 m	X	X
<i>Aedes cinereus</i>		zoogdieren				
<i>Aedes vexans</i>	++	zoogdieren en vogels	schemer/nacht	>25 km		X
<i>Anopheles maculipennis</i>		zoogdieren				
<i>Culex modestus</i>		zoogdieren en vogels			X	X
<i>Culex pipiens</i>	+++	vogels en zoogdieren	schemer/nacht	2 km	X	X
<i>Ochlerotatus cantans</i>		zoogdieren				
<i>Ochlerotatus caspius</i>		zoogdieren				
<i>Ochlerotatus dorsalis</i>	++	zoogdieren				
<i>Ochlerotatus excrucians</i>		zoogdieren				

Reference List

1. **Abbassy, M.M., M. Osman, and A.S. Marzouk.** 1993. West Nile virus (Flaviviridae:Flavivirus) in experimentally infected Argas ticks (Acari:Argasidae). *Am J Trop Med Hyg* **48**:726-37.
2. **Ahmed, T., C.G. Hayes, and S. Baqar.** 1979. Comparison of vector competence for West Nile virus of colonized populations of *Culex tritaeniorhynchus* from southern Asia and the Far East. *Southeast Asian J Trop Med Public Health* **10**:498-504.
3. **Akhter, R., C.G. Hayes, S. Baqar, and W.K. Reisen.** 1982. West Nile virus in Pakistan. III. Comparative vector capability of *Culex tritaeniorhynchus* and eight other species of mosquitoes. *Trans R Soc Trop Med Hyg* **76** :449-53.
4. **Almiron, W.R. and M.M. Brewer.** 1995. [Host preference of Culicidae (Diptera) collected in central Argentina]. *Rev Saude Publica* **29**:108-14.
5. **Anderson, D.** 1967. Ecological studies on Sindbis and West Nile viruses in South Africa. 3. Host preferences of mosquitoes as determined by the precipitin test. *S Afr J Med Sci* **32**:34-9.
6. **Anderson, J.F., T.G. Andreadis, A.J. Main, and D.L. Kline.** 2004. Prevalence of West Nile virus in tree canopy-inhabiting *Culex pipiens* and associated mosquitoes. *Am J Trop Med Hyg* **71**:112-9.
7. **Anderson, J.F., T.G. Andreadis, C.R. Vossbrinck, S. Tirrell, E.M. Wakem, R.A. French, A.E. Garmendia, and H.J. Van Kruiningen.** 1999. Isolation of West Nile virus from mosquitoes, crows, and a Cooper's hawk in Connecticut. *Science* **286**:2331-3.
8. **Anderson, J.F., A.J. Main, T.G. Andreadis, S.K. Wikel, and C.R. Vossbrinck.** 2003. Transstadial transfer of West Nile virus by three species of ixodid ticks (Acari: Ixodidae). *J Med Entomol* **40**:528-33.
9. **Anderson, J.F., C.R. Vossbrinck, T.G. Andreadis, A. Iton, W.H. Beckwith 3rd, and D.R. Mayo.** 2001. Characterization of West Nile virus from five species of mosquitoes, nine species of birds, and one mammal. *Ann N Y Acad Sci* **951**:328-31.
10. **Anderson, R.A. and W.J. Gallaway.** 1987. The host preferences of *Culiseta inornata* in southwestern Manitoba. *J Am Mosq Control Assoc* **3** :219-21.
11. **Andreadis, T.G., J.F. Anderson, L.E. Munstermann, R.J. Wolfe, and D.A. Florin.** 2001. Discovery, distribution, and abundance of the newly introduced mosquito *Ochlerotatus japonicus* (Diptera: Culicidae) in Connecticut, USA. *J Med Entomol* **38**:774-9.
12. **Andreadis, T.G., J.F. Anderson, and C.R. Vossbrinck.** 2001. Mosquito

surveillance for West Nile virus in Connecticut, 2000: isolation from *Culex pipiens*, *Cx. restuans*, *Cx. salinarius*, and *Culiseta melanura*. *Emerg Infect Dis* **7**:670-4.

13. **Andreadis, T.G., J.F. Anderson, C.R. Vossbrinck, and A.J. Main.** 2004. Epidemiology of West Nile virus in Connecticut: a five-year analysis of mosquito data 1999-2003. *Vector Borne Zoonotic Dis* **4**:360-78.
14. **Apperson, C.S., B.A. Harrison, T.R. Unnasch, H.K. Hassan, W.S. Irby, H.M. Savage, S.E. Aspen, D.W. Watson, L.M. Rueda, B.R. Engber, and R.S. Nasci.** 2002. Host-feeding habits of *Culex* and other mosquitoes (Diptera: Culicidae) in the Borough of Queens in New York City, with characters and techniques for identification of *Culex* mosquitoes. *J Med Entomol* **39**:777-85.
15. **Apperson, C.S., H.K. Hassan, B.A. Harrison, H.M. Savage, S.E. Aspen, A. Farajollahi, W. Crans, T.J. Daniels, R.C. Falco, M. Benedict, M. Anderson, L. McMillen, and T.R. Unnasch.** 2004. Host feeding patterns of established and potential mosquito vectors of West Nile virus in the eastern United States. *Vector Borne Zoonotic Dis* **4**:71-82.
16. **Apperson, C.S. and G.C. Lanzaro.** 1991. Comparison of host-feeding patterns between *Anopheles quadrimaculatus* sibling species A and B. *J Am Mosq Control Assoc* **7**:507-8.
17. **Baqar, S., C.G. Hayes, J.R. Murphy, and D.M. Watts.** 1993. Vertical transmission of West Nile virus by *Culex* and *Aedes* species mosquitoes. *Am J Trop Med Hyg* **48**:757-62.
18. **Beerntsen, B.T., A.A. James, and B.M. Christensen.** 2000. Genetics of mosquito vector competence. *Microbiol Mol Biol Rev* **64**:115-37.
19. **Bell, J.A., N.J. Mickelson, and J.A. Vaughan.** 2005. West Nile virus in host-seeking mosquitoes within a residential neighborhood in Grand Forks, North Dakota. *Vector Borne Zoonotic Dis* **5**:373-82.
20. **Bernard, K.A., J.G. Maffei, S.A. Jones, E.B. Kauffman, G. Ebel, A.P. Dupuis 2nd, K.A. Ngo, D.C. Nicholas, D.M. Young, P.Y. Shi, V.L. Kulasekera, M. Eidson, D.J. White, W.B. Stone, and L.D. Kramer.** 2001. West Nile virus infection in birds and mosquitoes, New York State, 2000. *Emerg Infect Dis* **7**:679-85.
Notes: CORPORATE NAME: NY State West Nile Virus Surveillance Team.
21. **Berthet, F.X., H.G. Zeller, M.T. Drouet, J. Raugier, J.P. Digoutte, and V. Deubel.** 1997. Extensive nucleotide changes and deletions within the envelope glycoprotein gene of Euro-African West Nile viruses. *J Gen Virol* **78 (Pt 9)**:2293-7.
22. **Bhattacharyya, D.R., R. Handique, L.P. Dutta, P. Dutta, P. Doloi, B.K. Goswami, C.K. Sharma, and J. Mahanta.** 1994. Host feeding patterns of *Culex vishnui* sub group of mosquitoes in Dibrugarh district of Assam. *J Commun Dis* **26**:133-8.
23. **Black, W. and Severson.** 2005. (Abstract)

24. **Boreham, P.F. and W.F. Snow.** 1973. Letter: Further information on the food sources of *Culex* (*Culex*) *decens* Theo. (Dipt., Culicidae). *Trans R Soc Trop Med Hyg* **67**:724-5.
25. **Bradford, C.M., M.A. Nascarella, T.H. Burns, J.R. Montford, E.J. Marsland, C.B. Pepper, and S.M. Presley.** 2005. First report of West Nile virus in mosquitoes from Lubbock County, Texas. *J Am Mosq Control Assoc* **21**:102-5.
26. **Bugbee, L.M. and L.R. Forte.** 2004. The discovery of West Nile virus in overwintering *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) mosquitoes in Lehigh County, Pennsylvania. *J Am Mosq Control Assoc* **20**:326-7.
27. **Burke, D.S. and T.P. Monath.** 2001. Flaviviruses. In: *Virology*, Fields B.N. 4th edition. Eds: Knipe D.M. *et al.* Lippincott, Williams and Wilkins, USA.
(Abstract)
28. **CDC.** 2006
. Centers for Disease Control and Prevention, Division of Vector-Borne Infectious Diseases, West Nile Virus, Entomology.
<http://www.cdc.gov/ncidod/dvbid/westnile/mosquitoSpecies.htm>.
(Abstract)
29. **Chandler, J.A., P.F. Boreham, R.B. Highton, and M.N. Hill.** 1975. Feeding habits of mosquitoes in the Kisumu area and their possible relationship to disease transmission. *East Afr Med J* **52**:413-7.
30. **Chow, E., R.A. Wirtz, and T.W. Scott.** 1993. Identification of blood meals in *Aedes aegypti* by antibody sandwich enzyme-linked immunosorbent assay. *J Am Mosq Control Assoc* **9**:196-205.
31. **Christopher, S. and R. Reuben.** 1971. Studies on the mosquitoes of North Arcot District, Madras State, India. 4. Host preferences as shown by precipitin tests. *J Med Entomol* **8**:314-8.
32. **Condotta, S.A., F.F. Hunter, and M.J. Bidochka.** 2004. West Nile virus infection rates in pooled and individual mosquito samples. *Vector Borne Zoonotic Dis* **4**:198-203.
33. **Cornel, A.J. and P.G. Jupp.** 1989. Comparison of three methods for determining transmission rates in vector competence studies with *Culex univittatus* and West Nile and Sindbis viruses. *J Am Mosq Control Assoc* **5**:70-2.
34. **Cornel, A.J., P.G. Jupp, and N.K. Blackburn.** 1993. Environmental temperature on the vector competence of *Culex univittatus* (Diptera: Culicidae) for West Nile virus. *J Med Entomol* **30**:449-56.
35. **Crans, W.J.** 1970. The blood feeding habits of *Culex territans* Walker. *Mosquito news* **30**:445-447.(Abstract)
36. **Crans, W.J. and E.G. Rockel.** 1968. The mosquitoes attracted to turtles. *Mosquito news* **28**:332-337.(Abstract)

37. **Cupp, E.W., D. Zhang, X. Yue, M.S. Cupp, C. Guyer, T.R. Sprenger, and T.R. Unnasch.** 2004. Identification of reptilian and amphibian blood meals from mosquitoes in an eastern equine encephalomyelitis virus focus in central Alabama. *Am J Trop Med Hyg* **71**:272-6.
38. **DeFoliart, G.R.** 1967. *Aedes canadensis* (Theobald) feeding on Blanding's turtle. *J Med Entomol* **4**:31
39. **DiMenna, M.A., R. Bueno Jr, R.R. Parmenter, D.E. Norris, J.M. Sheyka, J.L. Molina, E.M. LaBeau, E.S. Hatton, and G.E. Glass.** 2006. Emergence of West Nile virus in mosquito (Diptera: Culicidae) communities of the New Mexico Rio Grande Valley. *J Med Entomol* **43**:594-9.
40. **Dixit, V., A.K. Gupta, O.M. Kataria, and G.B. Prasad.** 2001. Host preference of *Culex quinquefasciatus* in Raipur city of Chattisgarh state. *J Commun Dis* **33**:17-22.
41. **Dohm, D.J., M.L. O'Guinn, and M.J. Turell.** 2002. Effect of environmental temperature on the ability of *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) to transmit West Nile virus. *J Med Entomol* **39**:221-5.
42. **Dohm, D.J., M.R. Sardelis, and M.J. Turell.** 2002. Experimental vertical transmission of West Nile virus by *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* **39**:640-4.
43. **Donaldson, J.M.** 1966. An assessment of *Culex pipiens quinquefasciatus* say as a vector of viruses in the Witwatersrand region of the Transvaal. I. West Nile virus. *S Afr J Med Sci* **31**:1-10.
44. **Downe, A.E.R.** 1960. Blood-meal sources and notes on host preferences of some *Aedes* mosquitoes (Diptera: Culicidae). *Can. J. Zool.* **38**:689-699.(Abstract)
45. **Ebel, G.D., I. Rochlin, J. Longacker, and L.D. Kramer.** 2005. *Culex restuans* (Diptera: Culicidae) relative abundance and vector competence for West Nile Virus. *J Med Entomol* **42**:838-43.
46. **Edman, J.D.** 1971. Host-feeding patterns of Florida mosquitoes. I. *Aedes*, *Anopheles*, *Coquillettidia*, *Mansonia* and *Psorophora*. *J Med Entomol* **8**:687-95.
47. **Edman, J.D.** 1974. Host-feeding patterns of Florida mosquitoes. 3. *Culex* (*Culex*) and *Culex* (*Neoculex*). *J Med Entomol* **11**:95-104.
48. **Edman, J.D.** 1979. Host-feeding patterns of Florida mosquitoes (Diptera: Culicidae) VI. *Culex* (*Melanoconion*). *J Med Entomol* **15**:521-5.
49. **Edman, J.D. and A.E.R. Downe.** 1964. Host-blood sources and multiple-feeding habits of mosquitoes in Kansas. *Mosquito news* **24**:154-160.(Abstract)
50. **Edman, J.D. and D.J. Taylor.** 1968. *Culex nigripalpus*: seasonal shift in the bird-mammal feeding ratio in a mosquito vector of human encephalitis. *Science* **161**:67-8.

51. **Edman, J.D., L.A. Webber, and H.W. Kale 2nd.** 1972. Host-feeding patterns of Florida mosquitoes. II. *Culiseta*. *J Med Entomol* **9**:429-34.
52. **Elizondo-Quiroga, D., C.T. Davis, I. Fernandez-Salas, R. Escobar-Lopez, D. Velasco Olmos, L.C. Soto Gastalum, M. Aviles Acosta, A. Elizondo-Quiroga, J.I. Gonzalez-Rojas, J.F. Contreras Cordero, H. Guzman, A. Travassos da Rosa, B.J. Blitvich, A.D. Barrett, B.J. Beaty, and R.B. Tesh.** 2005. West Nile Virus isolation in human and mosquitoes, Mexico. *Emerg Infect Dis* **11**:1449-52.
53. **Esteves, A., A.P. Almeida, R.P. Galao, R. Parreira, J. Piedade, J.C. Rodrigues, C.A. Sousa, and M.T. Novo.** 2005. West Nile virus in Southern Portugal, 2004. *Vector Borne Zoonotic Dis* **5**:410-3.
54. **Farajollahi, A., W.J. Crans, P. Bryant, B. Wolf, K.L. Burkhalter, M.S. Godsey, S.E. Aspen, and R.S. Nasci.** 2005. Detection of West Nile viral RNA from an overwintering pool of *Culex pipens pipiens* (Diptera: Culicidae) in New Jersey, 2003. *J Med Entomol* **42**:490-4.
55. **Filipe, A.R.** 1972. Isolation in Portugal of West Nile virus from *Anopheles maculipennis* mosquitoes. *Acta Virol* **16**:361
56. **Fontenille, D., F. Rodhain, J.P. Digoutte, C. Mathiot, J. Morvan, and P. Coulanges.** 1989. [Transmission cycles of the West-Nile virus in Madagascar, Indian Ocean]. *Ann Soc Belg Med Trop* **69**:233-43.
57. **Fyodorova, M.V., H.M. Savage, J.V. Lopatina, T.A. Bulgakova, A.V. Ivanitsky, O.V. Platonova, and A.E. Platonov.** 2006. Evaluation of potential West Nile virus vectors in Volgograd region, Russia, 2003 (Diptera: Culicidae): species composition, bloodmeal host utilization, and virus infection rates of mosquitoes. *J Med Entomol* **43**:552-63.
58. **Gad, A.M., H.A. Farid, R.R. Ramzy, M.B. Riad, S.M. Presley, S.E. Cope, M.M. Hassan, and A.N. Hassan.** 1999. Host feeding of mosquitoes (Diptera: Culicidae) associated with the recurrence of Rift Valley fever in Egypt. *J Med Entomol* **36**:709-14.
59. **Gad, A.M., I.B. Riad, and H.A. Farid.** 1995. Host-feeding patterns of *Culex pipiens* and *Cx. antennatus* (Diptera: Culicidae) from a village in Sharqiya Governorate, Egypt. *J Med Entomol* **32**:573-7.
60. **George, S., P.G. Jacob, and J.A. Rao.** 1987. Isolation of Japanese encephalitis & West Nile viruses from mosquitoes collected in Kolar district of Karnataka state during 1977-79. *Indian J Med Res* **85**:235-8.
61. **Georges, A.J., L.J. Lesbordes, D.M.Y. Meunier, C.J. Peters, M.C. Georges-Courbot, and J.P. Gonzales.** 1985. Fatal Hepatitis from West Nile Virus. Unpublished data (Abstract)
62. **Gingrich, J.B. and G.M. Williams.** 2005. Host-feeding patterns of suspected West Nile virus mosquito vectors in Delaware, 2001-2002. *J Am Mosq Control Assoc* **21**:194-200.
63. **Goddard, L.B., A.E. Roth, W.K. Reisen, and T.W. Scott.** 2002. Vector

competence of California mosquitoes for West Nile virus. *Emerg Infect Dis* **8**:1385-91.

64. **Goddard, L.B., A.E. Roth, W.K. Reisen, and T.W. Scott.** 2003. Vertical transmission of West Nile Virus by three California *Culex* (Diptera: Culicidae) species. *J Med Entomol* **40**:743-6.
65. **Godsey, M.S. Jr, M.S. Blackmore, N.A. Panella, K. Burkhalter, K. Gottfried, L.A. Halsey, R. Rutledge, S.A. Langevin, R. Gates, K.M. Lamonte, A. Lambert, R.S. Lanciotti, C.G. Blackmore, T. Loyless, L. Stark, R. Oliveri, L. Conti, and N. Komar.** 2005. West Nile virus epizootiology in the southeastern United States, 2001. *Vector Borne Zoonotic Dis* **5**:82-9.
66. **Godsey, M.S. Jr, R. Nasci, H.M. Savage, S. Aspen, R. King, A.M. Powers, K. Burkhalter, L. Colton, D. Charnetzky, S. Lasater, V. Taylor, and C.T. Palmisano.** 2005. West Nile virus-infected mosquitoes, Louisiana, 2002. *Emerg Infect Dis* **11**:1399-404.
67. **Gomes, A.C., N.N. Silva, G.R. Marques, and M. Brito.** 2003. Host-feeding patterns of potential human disease vectors in the Paraiba Valley region, State of Sao Paulo, Brazil. *J Vector Ecol* **28**:74-8.
68. **Hannoun, C., R. Panthier, J. Mouchet, and J.P. Eouzan.** 1964. [isolation in france of the west nile virus from patients and from the vector *Culex modestus ficalbi*.]. *C R Hebd Seances Acad Sci* **259**:4170-2.
69. **Hardy, J.L., E.J. Houk, L.D. Kramer, and W.C. Reeves.** 1983. Intrinsic factors affecting vector competence of mosquitoes for arboviruses. *Annu Rev Entomol* **28**:229-62.
70. **Hayes, C.C. and M.I. Burney.** 1981. Arboviruses of public health importance in Pakistan. *J Pak Med Assoc* **31**:16-26.
71. **Hayes, C.G.** 1989. West Nile Fever. In: *The arboviruses: Epidemiology and Ecology*. Vol. V. Monath, T.P. (ed.). CRC press, Boca Raton, FI, USA. 59-88.(Abstract)
72. **Hayes, C.G., A. Basit, S. Bagar, and R. Akhter.** 1980. Vector competence of *Culex tritaeniorhynchus* (Diptera: Culicidae) for West Nile virus. *J Med Entomol* **17**:172-7.
73. **Higgs, S., K. Snow, and E.A. Gould.** 2004. The potential for West Nile virus to establish outside of its natural range: a consideration of potential mosquito vectors in the United Kingdom. *Trans R Soc Trop Med Hyg* **98**:82-7.
74. **Holick, J., A. Kyle, W. Ferraro, R.R. Delaney, and M. Iwaseczko.** 2002. Discovery of *Aedes albopictus* infected with west nile virus in southeastern Pennsylvania. *J Am Mosq Control Assoc* **18**:131
75. **Hoogstraal, H., C.M. Clifford, J.E. Keirans, M.N. Kaiser, and D.E. Evans.** 1976. The *Ornithodoros* (*Alectorobius*) *capensis* group (Acarina: Ixodoidea: Argasidae) of the palearctic and oriental regions. *O. (A.) maritimus*: identity, marine bird hosts, virus infections, and distribution

in western Europe and northwestern Africa. *J Parasitol* **62**:799-810.

76. **Hribar, L.J., J.J. Vlach, D.J. Demay, L.M. Stark, R.L. Stoner, M.S. Godsey, K.L. Burkhalter, M.C. Spoto, S.S. James, J.M. Smith, and E.M. Fussell.** 2003. Mosquitoes infected with West Nile virus in the Florida Keys, Monroe County, Florida, USA. *J Med Entomol* **40**:361-3.
77. **Hubalek, Z.** 2000. European experience with the West Nile virus ecology and epidemiology: could it be relevant for the New World? *Viral Immunol* **13**:415-26.
78. **Hubalek, Z. and J. Halouzka.** 1999. West Nile fever--a reemerging mosquito-borne viral disease in Europe. *Emerg Infect Dis* **5**:643-50.
79. **Hubalek, Z., J. Halouzka, Z. Juricova, and O. Sebesta.** 1998. First isolation of mosquito-borne West Nile virus in the Czech Republic. *Acta Virol* **42**:119-20.
80. **Hubalek, Z., H.M. Savage, J. Halouzka, Z. Juricova, Y.O. Sanogo, and S. Lusk.** 2000. West Nile virus investigations in South Moravia, Czechland. *Viral Immunol* **13**:427-33.
81. **HURLBUT, H.S., F. RIZK, R.M. TAYLOR, and T.H. WORK.** 1956. A study of the ecology of West Nile virus in Egypt. *Am J Trop Med Hyg* **5**:579-620.
82. **Hutcheson, H.J., C.H. Gorham, C. Machain-Williams, M.A. Lorono-Pino, A.M. James, N.L. Marlenee, B. Winn, B.J. Beaty, and C.D. Blair.** 2005. Experimental transmission of West Nile virus (Flaviviridae: Flavivirus) by *Carios capensis* ticks from North America. *Vector Borne Zoonotic Dis* **5**:293-5.
83. **Jupp, P.G.** 1976. Laboratory studies on the vector capability of *Aedes* (neomelaniconion) unidentatus McIntosh and *Aedes* (Aedimorphus/dentatus) (Theobald) with West Nile and Sindbis viruses. *S Afr J Med Sci* **41**:265-9.
84. **Jupp, P.G.** 2001. The ecology of West Nile virus in South Africa and the occurrence of outbreaks in humans. *Ann N Y Acad Sci* **951**:143-52.
85. **Jupp, P.G., N.K. Blackburn, D.L. Thompson, and G.M. Meenehan.** 1986. Sindbis and West Nile virus infections in the Witwatersrand-Pretoria region. *S Afr Med J* **70**:218-20.
86. **Jupp, P.G. and B.M. McIntosh.** 1970. Quantitative experiments on the vector capability of *Culex* (*Culex*) pipiens fatigans Wiedemann with West Nile and Sindbis viruses. *J Med Entomol* **7**:353-6.
87. **Jupp, P.G. and B.M. McIntosh.** 1987. A bionomic study of adult *Aedes* (Neomelaniconion) circumluteolus in northern Kwazulu, South Africa. *J Am Mosq Control Assoc* **3**:131-6.
88. **Jupp, P.G., B.M. McIntosh, and N.K. Blackburn.** 1986. Experimental assessment of the vector competence of *Culex* (*Culex*) neavei Theobald with West Nile and Sindbis viruses in South Africa. *Trans R*

Soc Trop Med Hyg **80**:226-30.

89. **Jupp, P.G., B.M. McIntosh, and D.B. Dickinson.** 1972. Quantitative experiments on the vector capability of *Culex* (*Culex*) *theileri* Theobald with West Nile and Sindbis viruses. *J Med Entomol* **9**:393-5.
90. **Kilpatrick, A.M., L.D. Kramer, M.J. Jones, P.P. Marra, and P. Daszak.** 2006. West Nile virus epidemics in North America are driven by shifts in mosquito feeding behavior. *PLoS Biol* **4**:e82
91. **Kokernot, R.H., J. Hayes, C.H. Tempelis, D.H. Chan, K.R. Boyd, and R.J. Anderson.** 1969. Arbovirus studies in the Ohio-Mississippi Basin, 1964-1967. IV. Cache Valley virus. *Am J Trop Med Hyg* **18**:768-73.
92. **Krauss, H., A. Weber, A. Appel, B. Enders, H.D. Isenberg, H.G. Schiefer, W. Slenczka, and A.Z.H. von Graevenitz .** 2003. Viral zoonoses: zoonoses caused by Flaviviruses. In: *Zoonoses: infectious diseases transmissible from animals to humans*. 3rd edition. ASM press, Washington, D.C. 27-64.(Abstract)
93. **Kulasekera, V.L., L. Kramer, R.S. Nasci, F. Mostashari, B. Cherry, S.C. Trock, C. Glaser, and J.R. Miller.** 2001. West Nile virus infection in mosquitoes, birds, horses, and humans, Staten Island, New York, 2000. *Emerg Infect Dis* **7**:722-5.
94. **Kutz, F.W., T.G. Wade, and B.B. Pagac.** 2003. A geospatial study of the potential of two exotic species of mosquitoes to impact the epidemiology of West Nile virus in Maryland. *J Am Mosq Control Assoc* **19**:190-8.
95. **L'vov, D.K., A.F. Dzharckenov, D.N. L'vov, V.A. Aristova, A.I. Kovtunov, V.L. Gromashevskii, O.I. Vyshemirskii, I.V. Galkina, S.V. Al'khovskii, E.I. Samokhvalov, A.G. Prilipov, P.G. Deriabin, E.I. Odolevskii, and R.M. Ibragimov.** 2002. [Isolation of the West Nile fever virus from the great cormorant *Phalacrocorax carbo*, the crow *Corvus corone*, and *Hyalomma marginatum* ticks associated with them in natural and synanthropic biocenosis in the Volga delta (Astrakhan region, 2001)]. *Vopr Virusol* **47**:7-12.
96. **LAARMAN, J.J.** 1955. The host-seeking behaviour of the malaria mosquito *Anopheles maculipennis atroparvus*. *Acta Leiden* **25**:1-144.
97. **Labuda, M.O., O. Kozuch, and M. Gresikova.** 1974. Isolation of West Nile virus from *Aedes cantans* mosquitoes in West Slovakia. *Acta Virol.* **18**:429-433.(Abstract)
98. **Lampman, R.L., N.M. Krasavin, M. Szyska, and R.J. Novak.** 2006. A comparison of two West Nile virus detection assays (TaqMan reverse transcriptase polymerase chain reaction and VecTest antigen assay) during three consecutive outbreaks in northern Illinois. *J Am Mosq Control Assoc* **22**:76-86.
99. **Lanciotti, R.S., G.D. Ebel, V. Deubel, A.J. Kerst, S. Murri, R. Meyer, M. Bowen, N. McKinney, W.E. Morrill, M.B. Crabtree, L.D. Kramer, and J.T. Roehrig.** 2002. Complete genome sequences and

phylogenetic analysis of West Nile virus strains isolated from the United States, Europe, and the Middle East. *Virology* **298**:96-105.

100. **Lawrie, C.H., N.Y. Uzcategui, E.A. Gould, and P.A. Nuttall.** 2004. Ixodid and argasid tick species and west nile virus. *Emerg Infect Dis* **10**:653-7.
101. **LeDuc, J.W., W. Suyemoto, B.F. Eldridge, and E.S. Saugstad.** 1972. Ecology of arboviruses in a Maryland freshwater swamp. II. Blood feeding patterns of potential mosquito vectors. *Am J Epidemiol* **96**:123-8.
102. **Lee, J.H., H. Hassan, G. Hill, E.W. Cupp, T.B. Higazi, C.J. Mitchell, M.S. Godsey Jr, and T.R. Unnasch.** 2002. Identification of mosquito avian-derived blood meals by polymerase chain reaction-heteroduplex analysis. *Am J Trop Med Hyg* **66**:599-604.
103. **Loftin, K.C., A.A. Diallo, M.W. Herbert, P.G. Phaltankar, C. Yuan, N. Grefe, A. Flemming, K. Foley, J. Williams, S.L. Fisher, M. Elberfeld, J. Constantine, M. Burcham, V. Stallings, and D. Xia.** 2006. Five-year surveillance of West Nile and eastern equine encephalitis viruses in Southeastern Virginia. *J Environ Health* **68**:33-40.
104. **Loftin, K.M., R.L. Byford, M.J. Loftin, M.E. Craig, and R.L. Steiner.** 1997. Host preference of mosquitoes in Bernalillo County, New Mexico. *J Am Mosq Control Assoc* **13**:71-5.
105. **Lothrop, H.D. and W.K. Reisen.** 2001. Landscape affects the host-seeking patterns of *Culex tarsalis* (Diptera: Culicidae) in the Coachella Valley of California. *J Med Entomol* **38**:325-32.
106. **Magnarelli, L.A.** 1977. Host feeding patterns of Connecticut mosquitoes (Diptera: Culicidae). *Am J Trop Med Hyg* **26**:547-52.
107. **Mans, N.Z., S.E. Yurgionas, M.C. Garvin, R.E. Gary, J.D. Bresky, A.C. Galaitsis, and O.A. Ohajuruka.** 2004. West Nile virus in mosquitoes of Northern Ohio, 2001-2002. *Am J Trop Med Hyg* **70**:562-5.
108. **Manson-Bahr, P.E. and A.W. Downie.** 1973. Persistence of tanapox in Tana River valley. *Br Med J* **2**:151-3.
109. **McClelland, G.A. and B. Weitz.** 1963. Serological identification of the natural hosts of *aedes aegypti* (l.) and some other mosquitoes (diptera, culicidae) caught resting in vegetation in kenya and uganda. *Ann Trop Med Parasitol* **57**:214-24.
110. **McIntosh, B.M. and P.G. Jupp.** 1982. Ecological studies on West Nile Virus in South Africa, 1965-1980. In: *Proc. 3rd Symp. Arbovirus Research in Australia*, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization and Queensland Institute of Medical Research. St. George. T.D. and Kay, B.H. (eds.). Brisbane, Australia. 82(Abstract)
111. **Means, R.G.** 1968. Host preferences of mosquitoes (Diptera: culicidae) in Suffolk County, New York. *Ann Entomol Soc Am* **61**:116-9.

112. **Meece, J.K., J.S. Henkel, L. Glaser, and K.D. Reed.** 2003. Mosquito surveillance for West Nile virus in southeastern Wisconsin--2002. *Clin Med Res* **1**:37-42.
113. **Miller, B.R., R.S. Nasci, M.S. Godsey, H.M. Savage, J.J. Lutwama, R.S. Lanciotti, and C.J. Peters.** 2000. First field evidence for natural vertical transmission of West Nile virus in *Culex univittatus* complex mosquitoes from Rift Valley province, Kenya. *Am J Trop Med Hyg* **62**:240-6.
114. **Mishra, A.C. and D.T. Mourya.** 2001. Transovarial transmission of West Nile virus in *Culex vishnui* mosquito. *Indian J Med Res* **114**:212-4.
115. **Molaei, G., T.G. Andreadis, P.M. Armstrong, J.F. Anderson, and C.R. Vossbrinck.** 2006. Host feeding patterns of culex mosquitoes and west nile virus transmission, northeastern United States. *Emerg Infect Dis* **12**:468-74.
116. **Morvan, J., T. Besselaar, D. Fontenille, and P. Coulanges.** 1990. Antigenic variations in West Nile virus strains isolated in Madagascar since 1978. *Res Virol* **141**:667-76.
117. **Mouchet, J., J. Rageau, C. Laumond, C. Hannoun, D. Beytout, J. Oudar, B. Corniou, and A. Chippaux.** 1970. [Epidemiology of West Nile virus: study of a focus in Camargue. V. The vector: *Culex modestus* Ficalbi Diptera; Culicidae]. *Ann Inst Pasteur (Paris)* **118**:839-55.
118. **Mumcuoglu, K.Y., C. Banet-Noach, M. Malkinson, U. Shalom, and R. Galun.** 2005. Argasid ticks as possible vectors of West Nile virus in Israel. *Vector Borne Zoonotic Dis* **5**:65-71.
119. **Nasci, R.S., N. Komar, A.A. Marfin, G.V. Ludwig, L.D. Kramer, T.J. Daniels, R.C. Falco, S.R. Campbell, K. Brookes, K.L. Gottfried, K.L. Burkhalter, S.E. Aspen, A.J. Kerst, R.S. Lanciotti, and C.G. Moore.** 2002. Detection of West Nile virus-infected mosquitoes and seropositive juvenile birds in the vicinity of virus-positive dead birds. *Am J Trop Med Hyg* **67**:492-6.
120. **Nasci, R.S., R.E. McLaughlin, D. Focks, and J.S. Billodeaux.** 1990. Effect of topically treating cattle with permethrin on blood feeding of *Psorophora columbiae* (Diptera: Culicidae) in a southwestern Louisiana rice-pasture ecosystem. *J Med Entomol* **27**:1031-4.
121. **Nasci, R.S., D.J. White, H. Stirling, J.A. Oliver, T.J. Daniels, R.C. Falco, S. Campbell, W.J. Crans, H.M. Savage, R.S. Lanciotti, C.G. Moore, M.S. Godsey, K.L. Gottfried, and C.J. Mitchell.** 2001. West Nile virus isolates from mosquitoes in New York and New Jersey, 1999. *Emerg Infect Dis* **7**:626-30.
122. **Nelson, R.L., C.H. Tempelis, W.C. Reeves, and M.M. Milby.** 1976. Relation of mosquito density to bird: mammal feeding ratios of *Culex tarsalis* in stable traps. *Am J Trop Med Hyg* **25**:644-54.
123. **Nir, Y., R. Goldwasser, Y. Lasowski, and A. Avivi.** 1967. Isolation of arboviruses from wild birds in Israel. *Am J Epidemiol* **86**:372-8.

124. **Nir, Y., R. Goldwasser, Y. Lasowski, and J. Margalit.** 1968. Isolation of West Nile virus strains from mosquitoes in Israel. *Am J Epidemiol* **87**:496-501.
125. **Ota, W.K., H.M. Watkins, P. Neri, M.L. Schmidt, and J.R. Schmidt.** 1976. Arbovirus recoveries from mosquitoes collected in Gambela, Illubabor Province, Ethiopia, 1970. *J Med Entomol* **13**:173-8.
126. **PAVRI, K.M. and K.R. SINGH.** 1965. ISOLATION OF WEST NILE VIRUS FROM CULEX FATIGANS MOSQUITOES FROM WESTERN INDIA. *Indian J Med Res* **53**:501-5.
127. **Pennington, N.E. and C.A. Phelps.** 1968. Identification of the host range of *Culex tritaeniorhynchus* mosquitoes on Okinawa, ryukyu islands. *J Med Entomol* **5**:483-7.
128. **Pinger, R.R. and W.A. Rowley.** 1975. Host preferences of *Aedes trivittatus* (Diptera: Culicidae) in central Iowa. *Am J Trop Med Hyg* **24** :889-93.
129. **Ponlawat, A. and L.C. Harrington.** 2005. Blood feeding patterns of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in Thailand. *J Med Entomol* **42**:844-9.
130. **Rappole, J.H., S.R. Derrickson, and Z. Hubalek.** 2000. Migratory birds and spread of West Nile virus in the Western Hemisphere. *Emerg Infect Dis* **6**:319-28.
131. **Reinert, J.F.** 2000. New classification for the composite genus *Aedes* (Diptera: Culicidae: Aedini), elevation of subgenus *Ochlerotatus* to generic rank, reclassification of the other subgenera, and notes on certain subgenera and species. *J Am Mosq Control Assoc* **16**:175-88.
132. **Reisen, W., H. Lothrop, R. Chiles, M. Madon, C. Cossen, L. Woods, S. Husted, V. Kramer, and J. Edman.** 2004. West Nile virus in California. *Emerg Infect Dis* **10**:1369-78.
133. **Reisen, W.K. and P.F. Boreham.** 1979. Host selection patterns of some Pakistan mosquitoes. *Am J Trop Med Hyg* **28**:408-21.
134. **Reisen, W.K., Y. Fang, H.D. Lothrop, V.M. Martinez, J. Wilson, P. Oconnor, R. Carney, B. Cahoon-Young, M. Shafii, and A.C. Brault.** 2006. Overwintering of west Nile virus in Southern California. *J Med Entomol* **43**:344-55.
135. **Reisen, W.K., Y. Fang, and V.M. Martinez.** 2005. Avian host and mosquito (Diptera: Culicidae) vector competence determine the efficiency of West Nile and St. Louis encephalitis virus transmission. *J Med Entomol* **42** :367-75.
136. **Reisen, W.K., R.P. Meyer, C.H. Tempelis, and J.J. Spoehel.** 1990. Mosquito abundance and bionomics in residential communities in Orange and Los Angeles Counties, California. *J Med Entomol* **27**:356-67.
137. **Reisen, W.K., A.R. Pfuntner, M.M. Milby, C.H. Tempelis, and S.B. Presser.** 1990. Mosquito bionomics and the lack of arbovirus activity

in the Chino area of San Bernardino County, California. *J Med Entomol* **27**:811-8.

138. **Renshaw, M., M.W. Service, and M.H. Birley.** 1994. Host finding, feeding patterns and evidence for a memorized home range of the mosquito *Aedes cantans*. *Med Vet Entomol* **8**:187-93.
139. **Richards, S.L., L. Ponnusamy, T.R. Unnasch, H.K. Hassan, and C.S. Apperson.** 2006. Host-feeding patterns of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in relation to availability of human and domestic animals in suburban landscapes of central North Carolina. *J Med Entomol* **43**:543-51.
140. **Robertson, L.C., S. Prior, C.S. Apperson, and W.S. Irby.** 1993. Bionomics of *Anopheles quadrimaculatus* and *Culex erraticus* (Diptera: Culicidae) in the Falls Lake basin, North Carolina: seasonal changes in abundance and gonotrophic status, and host-feeding patterns. *J Med Entomol* **30**:689-98.
141. **Rutledge, C.R., J.F. Day, C.C. Lord, L.M. Stark, and W.J. Tabachnick.** 2003. West Nile virus infection rates in *Culex nigripalpus* (Diptera: Culicidae) do not reflect transmission rates in Florida. *J Med Entomol* **40** :253-8.
142. **Samina, I., J. Margalit, and J. Peleg.** 1986. Isolation of viruses from mosquitoes of the Negev, Israel. *Trans R Soc Trop Med Hyg* **80**:471-2.
143. **Samuel, P.P., N. Arunachalam, J. Hiriyan, V. Thenmozhi, A. Gajanana, and K. Satyanarayana.** 2004. Host-feeding pattern of *Culex quinquefasciatus* Say and *Mansonia annulifera* (Theobald) (Diptera: Culicidae), the major vectors of filariasis in a rural area of south India. *J Med Entomol* **41**:442-6.
144. **Sardelis, M.R. and M.J. Turell.** 2001. *Ochlerotatus j. japonicus* in Frederick County, Maryland: discovery, distribution, and vector competence for West Nile virus. *J Am Mosq Control Assoc* **17**:137-41.
145. **Sardelis, M.R., M.J. Turell, D.J. Dohm, and M.L. O'Guinn.** 2001. Vector competence of selected North American *Culex* and *Coquilletidia* mosquitoes for West Nile virus. *Emerg Infect Dis* **7**:1018-22.
146. **Sardelis, M.R., M.J. Turell, M.L. O'Guinn, R.G. Andre, and D.R. Roberts.** 2002. Vector competence of three North American strains of *Aedes albopictus* for West Nile virus. *J Am Mosq Control Assoc* **18**:284-9.
147. **Savage, H.M., C. Ceianu, G. Nicolescu, N. Karabatsos, R. Lanciotti, A. Vladimirescu, L. Laiv, A. Ungureanu, C. Romanca, and T.F. Tsai.** 1999. Entomologic and avian investigations of an epidemic of West Nile fever in Romania in 1996, with serologic and molecular characterization of a virus isolate from mosquitoes. *Am J Trop Med Hyg* **61**:600-11.
148. **Schaefer, R.E. and C.D. Steelman.** 1969. Determination of mosquito hosts in salt marsh areas of Louisiana. *J Med Entomol* **6**:131-4.

149. **Schmidt, J.R. and M.I. Said.** 1964. isolation of west nile virus from the african bird argasid, *argas reflexus hermanni*, in egypt. *J Med Entomol* **39**:83-6.
150. **Scott, T.W., E. Chow, D. Strickman, P. Kittayapong, R.A. Wirtz, L.H. Lorenz, and J.D. Edman .** 1993. Blood-feeding patterns of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) collected in a rural Thai village. *J Med Entomol* **30**:922-7.
151. **Smithburn, K.C., T.P. Hughes, A.W. Burke, and J.H. Paul.** 1940. A neurotropic virus isolated from the blood of a native of Uganda. *Am. J. Trop. Med.* **20**:471-492.(Abstract)
152. **Taylor, R.M., H.S. Hurlbut, H.R. Dressler, E.W. Spangler, And D. Thrasher.** 1953. Isolation of West Nile virus from *Culex* mosquitoes. *J Egypt Med Assoc* **36**:199-208.
153. **Tempelis, C.H.** 1970. Host preferences of mosquitoes. *Proc Pap Annu Conf Calif Mosq Control Assoc* **38**:25-8.
154. **Tempelis, C.H.** 1975. Host-feeding patterns of mosquitoes, with a review of advances in analysis of blood meals by serology. *J Med Entomol* **11**:635-53.
155. **Tempelis, C.H., R.O. Hayes, A.D. Hess, and W.C. Reeves.** 1970. Blood-feeding habits of four species of mosquito found in Hawaii. *Am J Trop Med Hyg* **19**:335-41.
156. **Tempelis, C.H. and R.K. Washino.** 1967. Host-feeding patterns of *Culex tarsalis* in the Sacramento Valley, California, with notes on other species. *J Med Entomol* **4**:315-8.
157. **Thapar, B.R., S.N. Sharma, R.K. Dasgupta, S.M. Kaul, A. Bali, K. Chhabra, and S. Lal.** 1998. Blood meal identification by using Microdot ELISA in vector mosquitoes. *J Commun Dis* **30**:283-7.
158. **Tiawsirisup, S., K.B. Platt, R.B. Evans, and W.A. Rowley.** 2004. Susceptibility of *Ochlerotatus trivittatus* (Coq.), *Aedes albopictus* (Skuse), and *Culex pipiens* (L.) to West Nile virus infection. *Vector Borne Zoonotic Dis* **4**:190-7.
159. **Traore-Lamizana, M., H.G. Zeller, M. Mondo, J.P. Hervy, F. Adam, and J.P. Digoutte.** 1994. Isolations of West Nile and Bagaza viruses from mosquitoes (Diptera: Culicidae) in central Senegal (Ferlo). *J Med Entomol* **31**:934-8.
160. **Tsai, T.F., F. Popovici, C. Cernescu, G.L. Campbell, and N.I. Nedelcu.** 1998. West Nile encephalitis epidemic in southeastern Romania. *Lancet* **352**:767-71.
161. **Turell, M.J., D.J. Dohm, M.R. Sardelis, M.L. Oguinn, T.G. Andreadis, and J.A. Blow.** 2005. An update on the potential of north American mosquitoes (Diptera: Culicidae) to transmit West Nile Virus. *J Med Entomol* **42** :57-62.

162. **Turell, M.J., T.P. Gargan 2nd, and C.L. Bailey.** 1984. Replication and dissemination of Rift Valley fever virus in *Culex pipiens*. *Am J Trop Med Hyg* **33**:176-81.
163. **Turell, M.J., J.C. Morrill, C.A. Rossi, A.M. Gad, S.E. Cope, T.L. Clements, R.R. Arthur, L.P. Wasieloski, D.J. Dohm, D. Nash, M.M. Hassan, A.N. Hassan, Z.S. Morsy, and S.M. Presley.** 2002. Isolation of west nile and sindbis viruses from mosquitoes collected in the Nile Valley of Egypt during an outbreak of Rift Valley fever. *J Med Entomol* **39**:248-50.
164. **Turell, M.J., M. O'Guinn, and J. Oliver.** 2000. Potential for New York mosquitoes to transmit West Nile virus. *Am J Trop Med Hyg* **62**:413-4.
165. **Turell, M.J., M.L. O'Guinn, D.J. Dohm, and J.W. Jones.** 2001. Vector competence of North American mosquitoes (Diptera: Culicidae) for West Nile virus. *J Med Entomol* **38**:130-4.
166. **Turell, M.J., M.L. O'Guinn, D.J. Dohm, J.P. Webb Jr, and M.R. Sardelis.** 2002. Vector competence of *Culex tarsalis* from Orange County, California, for West Nile virus. *Vector Borne Zoonotic Dis* **2**:193-6.
167. **Van Dyken, M., B.G. Bolling, C.G. Moore, C.D. Blair, B.J. Beaty, W.C. Black 4th, and B.D. Foy.** 2006. Molecular evidence for trypanosomatids in *Culex* mosquitoes collected during a West Nile virus survey. *Int J Parasitol*
168. **Vanlandingham, D.L., B.S. Schneider, K. Klingler, J. Fair, D. Beasley, J. Huang, P. Hamilton, and S. Higgs.** 2004. Real-time reverse transcriptase-polymerase chain reaction quantification of West Nile virus transmitted by *Culex pipiens quinquefasciatus*. *Am J Trop Med Hyg* **71**:120-3.
169. **Verdonschot, P.F.M.** 2002. Family Culicidae. In: Checklist of the Diptera in the Netherlands. Beuk, P.L.Th. (ed.). KNNV Uitgeverij, Utrecht, Nederland. 98-100.(Abstract)
170. **Wang, L.Y.** 1975. Host preference of mosquito vectors of Japanese encephalitis. *Zhonghua Min Guo Wei Sheng Wu Xue Za Zhi* **8**:274-9.
171. **Watson, G.E.S.R.E.K.M.N.** An ectoparasite and virus survey of migratory birds in the eastern Mediterranean. in: Transcontinental connections of migratory birds and their role in the distribution of arboviruses, Cherepanov, I.A. (ed.). Nauka, Novosibirsk 176-180.(Abstract)
172. **WHITMAN, L. and T.H. AITKEN.** 1960. Potentiality of *Ornithodoros moubata* Murray (Acarina, Argasidae) as a reservoir vector of West Nile Virus. *Ann Trop Med Parasitol* **54**:192-204.
173. **Williams, M.C., D.I. Simpson, A.J. Haddow, and E.M. Knight.** 1964. The isolation of west nile virus from man and of usutu virus from the bird-biting mosquito *mansonia aurites* (theobald) in the entebbe area of uganda. *Ann Trop Med Parasitol* **58**:367-74.
174. **Wilson, M.L., L.E. Chapman, D.B. Hall, E.A. Dykstra, K. Ba, H.G. Zeller, M.**

Traore-Lamizana, J.P. Hervy, K.J. Linthicum, and C.J. Peters.
1994. Rift Valley fever in rural northern Senegal: human risk factors
and potential vectors. *Am J Trop Med Hyg* **50**:663-75.

175. **WOODALL, J.P., J.D. GILLET, P.S. CORBET, M.P. WEINBREN, and M.C. WILLIAMS.** 1961. The isolation of West Nile virus from the bird-biting mosquito *Mansonia metallica* in Uganda. *Ann Trop Med Parasitol* **55**:398-402.
176. **WORTH, C.B., H.E. PATERSON, and DE MEILLON B.** 1961. The incidence of arthropod-borne viruses in a population of culicine mosquitoes in Tongaland, Union of South Africa (January, 1956, through April, 1960). *Am J Trop Med Hyg* **10**:583-92.

RIVM

Rijksinstituut
voor Volksgezondheid
en Milieu

Postbus 1
3720 BA Bilthoven
www.rivm.nl