



Летучие мыши субтропической зоны Краснодарского края России как возможный резервуар зоонозных вирусных инфекций

Леншин С.В.¹, Ромашин А.В.², Вышемирский О.И.¹, Львов Д.К.³, Альховский С.В.³

¹ФГБНУ «Научно-исследовательский институт медицинской приматологии» Министерства науки и высшего образования (Минобрнауки) России, 354376, Сочи, Россия;

²ФГБУ «Сочинский национальный парк» Министерства природных ресурсов и экологии (Минприроды) России, 354002, Сочи, Россия;

³Институт вирусологии им. Д.И. Ивановского, ФГБУ «Национальный центр эпидемиологии и микробиологии имени почётного академика Н.Ф. Гамалеи» Минздрава России, 123098, Москва, Россия

Новые и возвращающиеся инфекции представляют серьёзную угрозу для мирового здравоохранения. Появление вируса SARS-CoV-2 и вызванная им пандемия COVID-19 продемонстрировали важность изучения и контроля зоонозных вирусных агентов непосредственно в природных очагах. Для SARS-подобных коронавирусов, а также множества других возбудителей зоонозов, включая геморрагические лихорадки и бешенство, основным резервуаром являются подковоносые летучие мыши (ЛМ) (*Rhinolophus* spp.), широко распространённые в Евразии и Африке. Ареал их захватывает также южные регионы России, включая Северный Кавказ и Крым. Большие колонии этих животных располагаются на территории Сочинского национального парка (СНП; субтропическая зона Краснодарского края, район Большого Сочи, Северный Кавказ). Всего по данным многолетних наблюдений здесь насчитывается до 23 видов ЛМ, включая большого (*Rh. ferrumequinum*), малого (*Rh. hipposideros*) и южного (*Rh. euryale*) подковоносов.

В настоящем обзоре приведены сведения о зоонозных вирусах, которые ассоциированы с видами ЛМ, обитающих на территории субтропической зоны Краснодарского края Российской Федерации, и проведён анализ возможной роли представителей семейства рукокрылых (*Chiroptera*) как природного резервуара новых и возвращающихся инфекций. Изучение циркуляции зоонозных вирусов в популяциях ЛМ служит важным элементом мониторинга вирусных популяций в естественных очагах.

Ключевые слова: летучие мыши; новые и возвращающиеся инфекции; зоонозные вирусы; коронавирус SARS-CoV-2; COVID-19; Сочинский национальный парк

Для цитирования: Леншин С.В., Ромашин А.В., Вышемирский О.И., Львов Д.К., Альховский С.В. Летучие мыши субтропической зоны Краснодарского края как возможный резервуар зоонозных вирусных инфекций. Вопросы вирусологии. 2021; 66(2): 112-122. DOI: <https://doi.org/10.36233/0507-4088-41>

Для корреспонденции: Альховский Сергей Владимирович, д-р биол. наук, руководитель лаборатории биотехнологии, Институт вирусологии им. Д.И. Ивановского, ФГБУ «Национальный центр эпидемиологии и микробиологии имени почётного академика Н.Ф. Гамалеи» Минздрава России, 123098, Москва, Россия. E-mail: salkh@ya.ru; s_alkhovsky@gamaleya.org

Участие авторов: Леншин С.В. – написание текста (включая вирусологические разделы), сбор и анализ литературных данных; Вышемирский О.И. – обобщение данных по климатическим условиям региона, анализ вирусологических разделов; Ромашин А.В. – написание разделов зоологического профиля, а также разделов, посвящённых Сочинскому национальному парку, обобщение данных по рукокрылым в регионе; Львов Д.К. – критический анализ материала, обобщение вирусологических данных; Альховский С.В. – написание текста, планирование и организация исследования, анализ литературных данных.

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) (проект № 20-04-60154).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила 26.01.2021

Принята в печать 27.03.2021

Bats of the subtropical climate zone of the Krasnodar Territory of Russia as a possible reservoir of zoonotic viral infections

Sergey V. Lenshin¹, Alexey V. Romashin², Oleg I. Vyshemirsky¹, Dmitry K. Lvov³, Sergey V. Alkhovskiy³

¹FSBRI «Research Institute of Medical Primatology» of the Ministry of Higher Education and Science of Russia, 354376, Sochi, Russia;

²FSBI «Sochi National Park» of the Ministry of Natural Resources and Environment of Russia, 354002, Sochi, Russia;

³D.I. Ivanovsky Institute of Virology, FSBI «National Research Centre for Epidemiology and Microbiology named after honorary academician N.F. Gamaleya» of the Ministry of Health of Russia

Emerging and reemerging infections pose a grave global health threat. The emergence of the SARS-CoV-2 virus and the resulting COVID-19 pandemic have demonstrated the importance of studying of zoonotic viruses directly

in natural foci. For SARS-like coronaviruses, as well as for many other zoonotic pathogens (including hemorrhagic fevers and rabies agents), the main reservoir are horseshoe bats (*Rhinolophus* spp.), which are widely distributed in Eurasia and Africa. Their range also covers the southern regions of Russia, including the North Caucasus and Crimea. Large colonies of these animals are located on the territory of Sochi National Park (SNP; subtropical zone of Krasnodar Territory, Greater Sochi region, North Caucasus). In total, according to long-term observations, up to 23 species of bats were registered here, including the great (*Rh. ferrumequinum*), the lesser (*Rh. hipposideros*), and the Mediterranean (*Rh. euryale*) horseshoe bats.

This review provides information on zoonotic viruses associated with species of bats distributed in the subtropical zone of Krasnodar Territory of Russia, and analyzes their possible role as a natural reservoir of emerging and reemerging infections. Studying the circulation of zoonotic viruses in bats is an important element of monitoring viral populations in natural foci.

Key words: *bats; Chiroptera; emerging and reemerging infection; zoonotic viruses; coronavirus SARS-CoV-2; COVID-19; Sochi national park;*

For citation: Lenshin S.V., Romashin A.V., Vyshemirsky O.I., Lvov D.K., Alkhovsky S.V. Bats of the subtropical climate zone of the Krasnodar Territory of Russia as a possible reservoir of zoonotic viral infections. *Problems of Virology (Voprosy Virusologii)*. 2021; 66(2): 112-122 (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.36233/0507-4088-41>

For correspondence: Alkhovskiy Sergey Vladimirovich, D.Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Biotechnology, D.I. Ivanovsky Institute of Virology, FSBI «National Research Centre for Epidemiology and Microbiology named after honorary academician N.F. Gamaleya» of the Ministry of Health of Russia, 123098, Moscow, Russia. E-mail: salkh@ya.ru; s_alkhovskiy@gamaleya.org

Information about the authors:

Lenshin S.V., <https://orcid.org/0000-0001-6815-2869>

Romashin A.V., <https://orcid.org/0000-0003-4751-1484>

Vyshemirsky O.I., <https://orcid.org/0000-0002-5345-8926>

Lvov D.K., <https://orcid.org/0000-0001-8176-6582>

Alkhovsky S.V., <https://orcid.org/0000-0001-6913-5841>

Contribution: Lenshin S.V. – writing of the text (including virological sections), collecting and analyzing literature data; Vyshemirsky O.I. – generalization of data on the climatic conditions of the region, analysis of virological sections; Romashin A.V. – writing of sections of the zoological profile and ones devoted to Sochi National Park, generalization of data on bats in the region; Lvov D.K. – critical analysis of the material, generalization of virological data; Alkhovsky S.V. – writing of the text, planning and organization of research, analysis of literature data.

Acknowledgement. The work was funded by Russian Foundation for Basic Research (RFBR), project No. 20-04-60154.

Conflict of interest. The authors declare no conflicts of interest.

Received 26 January 2021
Accepted 27 March 2021

Введение

К отряду рукокрылых (*Chiroptera*), сформировавшемуся в позднем эоцене – раннем плейстоцене, относятся 17 современных семейств, сгруппированных в подотряды собственно летучих мышей (ЛМ) (*Microchiroptera*) и крыланов (*Pteropodidae*). Это единственный отряд млекопитающих (*Mammalia*), освоивших активный (машущий) полёт, и вторая по разнообразию их группа после грызунов (*Rodentia*), насчитывающая до 1270 видов [1]. Рукокрылые обладают рядом биологических особенностей, таких как способность к элокации (у ЛМ), отдых в положении вниз головой, возможность впадать в сезонное и суточное оцепенение. Температура тела некоторых видов может изменяться (в условиях эксперимента) в пределах 39 °C (от +7 до +48,5 °C). Для представителей отряда характерно длительное (до 6–7 мес с осени до весны) выживание сперматозоидов в семенных каналах самцов и половых путях самок [2]. Следует отметить также некоторые не до конца изученные характеристики иммунитета и значительную продолжительность жизни для животных подобных размеров [3–5]. К экологическим особенностям можно отнести высокую численность и плотность популяций во вре-

мя днёвок и зимовок, а также перемешивание популяций во время ежегодных сезонных миграций и при впадении животных в спячку в местах зимовок [5–7].

Рукокрылые распространены повсеместно за исключением Арктики, Антарктики и некоторых океанических островов; наиболее многочисленны и разнообразны они в тропиках и субтропиках. Популяции активно контактируют с человеком; фруктоядные виды кормятся на фруктовых плантациях и часто используются в пищу [8]. Многие виды ЛМ поселяются непосредственно вблизи человеческих жилищ, в подвалах и на чердаках. Выделяемые ими с фекалиями и мочой вирусы могут напрямую инфицировать людей и животных-компаньонов (либо поедающих летучих мышей животных) с последующей передачей человеку.

Рукокрылые – важный природный резервуар зоонозных и зооантропонозных вирусов, обладающих эпидемическим и пандемическим потенциалом [9]. Первые данные о значении представителей этого отряда как резервуара вирусных инфекций появились в 1950-х гг. после выделения от них нескольких новых агентов, принадлежащих к различным родам и семействам. Первым был «вирус слюнных желёз

летучих мышей Букалазы» (Букалаза – населённый пункт в Уганде), впоследствии названный вирусом Рио-Браво (Rio-Bravo virus (RBV), *Flaviviridae: Flavivirus*). Он изолирован от бразильского складчатогуба (*Tadarida brasiliensis*) в Калифорнии в 1954 г. [10]. Новый рабдовирус (Lagos bat virus, *Rhabdoviridae: Lyssavirus*) выделен от крылана (*Eidolon helvum*) в Нигерии в 1958 г. [10]. Вирус Такарибе (Tacaribe virus (TCRV), *Arenaviridae: Mammarenavirus*), родственной возбудителю лихорадки Ласса, обнаружен у крыланов в Тринидаде и Тобаго в 1963 г. [10].

Последующие исследования показали, что рукокрылые являются природным резервуаром практически всех известных семейств зоонозных вирусов, включая возбудителей особо опасных геморрагических лихорадок Эбола, Марбург, Ниппах, Хендра, а также бешенства и др. [11–14]. Появление нового коронавируса SARS-CoV-2 и вызванной им пандемии COVID-19 продемонстрировало особую актуальность вирусов ЛМ и необходимость их углублённого изучения.

На территории бывшего Союза Советских Социалистических Республик (СССР) от ЛМ изолированы несколько вирусов. В частности, вирус Сокулук (*Flaviviridae: Flavivirus*) выделен от нетопыря-карлика (*Vespertilio pipistrellus*) в Киргизии в 1973 г. [15]. Близкородственные наировирусы Иссык-Куль (возбудитель Иссык-Кульской лихорадки) и Узун-Агач (*Nairoviridae: Orthonairovirus*) изолированы от рыжей вечерницы (*Nyctalus noctula*) в Киргизии и остроухой ночницы (*Myotis blythii*) в Казахстане соответственно [16, 17]. Циркуляция родственного вирусу бешенства рабдовирусов выявлена в популяциях ЛМ на Северном Кавказе и в Средней Азии. Так, Западно-Кавказский лиссавирус летучих мышей (West Caucasian bat virus (WCBV)) обнаружен у обыкновенного длиннокрыла (*Miniopterus schreibersii*). Ещё 2 рабдовируса – Араван (Aravan virus (ARAV)) и Худжанд (Khujand virus (KHUV)) – изолированы от остроухой ночницы и усатой ночницы (*Myotis mystacinus*) соответственно на юге Киргизии [18]. В целом же зоонозные вирусы, циркулирующие в популяциях ЛМ на территории Российской Федерации, и их эпидемический потенциал остаются практически не изученными.

Значение летучих мышей как природного резервуара и источника новых коронавирусных инфекций

ЛМ рассматриваются как природный резервуар и источник многих видов альфа- и бетакоронавирусов. В частности, подковоносы (*Rhinolophus* spp.) выступают в подобном качестве для SARS-подобных агентов, включая предшественников вирусов SARS-CoV и SARS-CoV-2 [19]. Всего в циркуляцию зоонозных альфа- и бетакоронавирусов вовлечено не менее 30 видов из 11 семейств отряда [20]. Коронавирусы (*Coronaviridae*) – это семейство РНК-вирусов из отряда *Nidovirales*. Их вирион покрыт липидной оболочкой и имеет размер 120–160 нм; геном представлен одноцепочечной РНК положительной поляр-

ности (плюс-цепь) длиной ~27–32 т.п.н. (крупнейший среди всех РНК-содержащих вирусов), кодирующей до 37 белков. В семейство входят 2 подсемейства, 5 родов, 26 подрода и 46 видов [21]. Подсемейство *Orthocoronavirinae* включает 4 рода, из которых *Alphacoronavirus* и *Betacoronavirus* вызывают заболевания млекопитающих, а *Deltacoronavirus* и *Gammatocoronavirus* в основном ассоциированы с птицами [22]. Формирование популяционного генофонда коронавирусов, вероятно, началось десятки миллионов лет назад и продолжается до сих пор [23].

Коронавирусы являются этиологическим фактором сезонных острых респираторных (ОРВИ) и желудочно-кишечных вирусных инфекций у людей и животных, протекающих в разных формах – от бессимптомной до среднетяжёлой. Ветеринарное значение имеют возбудители, вызывающие инфекционный бронхит птиц (*Aves*) (IBV); трансмиссивный гастроэнтерит (TGEV); эпидемическую диарею (PEDV) и синдром острой диареи свиней (*Suidae*) (SADS-CoV)), а также коронавирусные инфекции собак (*Canis familiaris*), кошек (*Felis catus*), хорьков (*Mustela*), лошадей (*Equus*), альпака (*Vicugna pacos*). Для домашних животных наиболее значимыми являются кишечный коронавирус (FECV) и вирус инфекционного перитонита кошек (FIPV); кишечный (CCoV) и респираторный коронавирус собак (CRCoV). На хорьковых зверофермах важное значение имеет кишечный (FRECv) и системный коронавирус хорьков (FRSCV). Известны также кишечный коронавирус лошадей (ECoV) и респираторный коронавирус альпака.

Клинически коронавирусные заболевания животных могут проявляться как в бессимптомных/локализованных формах с благоприятным исходом (например, FECV, FRECV, FECV, CRCoV, ECoV), так и тяжёлым течением и практически 100%-ной летальностью (FIPV, FRSCV) [24–26]. В РФ за последние 5 лет доля коронавирусов в сезонных ОРВИ человека составила от 2,6 до 13,7% [27, 28]. Всего известны 4 «сезонных» коронавируса, принадлежащих родам *Alphacoronavirus* (HCoV-229E и HCoV-NL63) и *Betacoronavirus* (HCoV-OC43 и HCoV-NKU1) [29].

В 2002 г. в провинции Гуандун (Китайская Народная Республика, КНР) зарегистрирована вспышка заболевания, вызванного новым коронавирусом SARS-CoV и получившего название «тяжёлый острый респираторный синдром» (ТОРС, SARS – severe acute respiratory syndrome). На протяжении более чем 8 мес заболели 8089 человек и 774 погибли (смертность 9%) [30]. В результате эпидемиологического расследования выяснилось, что наиболее вероятным источником первичного заражения были пальмовые цвететы (*Nandinia binotata*) и енотовидные собаки (*Nyctereutes procyonoides*) [31]. Однако при изучении местных популяций подковоносов *Rhinolophus* spp. у них были выявлены различные штаммы SARS-CoV-подобных вирусов. Установлено, что именно подковоносы являются природным резервуаром и источником возбудителя, вызвавшего вспышку ТОРС. В ряде исследований показано, что

защитные антитела к этому патогену обнаруживались у здоровых доноров в некоторых регионах ещё в 2001 г., т.е. до возникновения вспышки [32].

Начиная с 2012 г. в Ближневосточном регионе начали регистрировать случаи новой инфекции, этиологическим агентом которой был ещё один новый коронавирус MERS-CoV, а сама болезнь названа Ближневосточным респираторным синдромом (БВРС, MERS – Middle East respiratory syndrome). На 30 сентября 2019 г. органы здравоохранения по всему миру сообщили о 2494 случаях MERS-CoV и 912 летальных исходах (37%) [33]. Практически все они были зарегистрированы в странах Ближнего Востока; отмечена также госпитальная вспышка в Республике Корея в 2015 г. [33, 34]. Природный резервуар MERS-CoV – одногорбые верблюды (*Camelus dromedarius*). На Аравийском полуострове и в Северной Африке серопревалентность среди этих животных составляет от 70 до 100% [35, 36]. У 55% заболевших выявлены контакты с верблюдами, их выделениями и/или продуктами связанных с ними производств; в остальных случаях источник инфекции установить не удалось [30]. Около половины работников из Саудовской Аравии, ухаживающих за верблюдами, имеют антитела к MERS-CoV без серьёзных респираторных заболеваний в анамнезе, что свидетельствует о перенесении ими болезни в лёгкой и бессимптомной формах [37]. Несмотря на то что основным источником инфицирования людей являются одногорбые верблюды, в качестве главного природного резервуара коронавирусов – предшественников MERS-CoV рассматриваются гладконосые летучие мыши (семейство *Vespertilionidae*). Данный возбудитель филогенетически связан с близкородственными коронавирусами (BatCoV HKU4, BatCoV HKU5, NeoCoV), обнаруженными у различных видов гладконосых мышей [38]. Результаты ретроспективного анализа сывороток животных показали, что широкое распространение MERS-CoV на Ближнем Востоке началось приблизительно с 1980-х гг. [32, 39, 40].

В конце ноября – декабре 2019 г. в Ухане (провинция Хубэй, КНР) зарегистрирована вспышка респираторного заболевания. Оно оказалось вызванным ранее неизвестным коронавирусом – SARS-CoV-2 [41–43]. Позднее инфекцию назвали COVID-19 (от англ. *Coronavirus infectious disease*, или *Coronavirus infectious disease*). Наиболее близкий (96,2%) её возбудителю штамм (BatCoV RaTG13) обнаружен у азиатского подковоноса (*Rhinolophus affinis*) в китайской провинции Юньнань. Структура рецептор-связывающего домена белка S, который ответствен за связывание рецептора ACE2 (angiotensin-converting enzyme 2, ангиотензинпревращающий фермент 2) на поверхности клеток человека, у SARS-CoV-2 существенно отличается от таковой SARS-подобных вирусов ЛМ (до 75% схожести). С вирусом же RaTG13 схожесть данного участка составляет 93,1% [44]. Таким образом, ЛМ – естественный резервуар и источник новых зооантропонозных коронавирусов, послуживших за последние 20 лет причиной крупных эпидеми-

ческих вспышек и пандемии тяжёлых респираторных заболеваний [45, 46].

Летучие мыши субтропической зоны Краснодарского края

Всего в РФ зарегистрировано не менее 45 видов ЛМ [6]. В субтропической зоне Краснодарского края вследствие климатических и географических особенностей наблюдается значительное разнообразие этих животных [47]. На территории Сочинского национального парка Минприроды России (СНП) на протяжении многих лет проводятся наблюдения за популяциями рукокрылых, обитающих как в самом парке, так и в сопредельных районах. СНП расположен на южном макросклоне Главного Кавказского хребта, который местами сложен известняками юрского и мелового периодов, изобилующими карстовыми полостями. Всего здесь насчитывается свыше 300 подобных образований – пещер, гротов, колодцев, шахт, вклюдков (карстовых источников воды) и т.д.; крупнейшей пещерой является Воронцовская система с длиной всех разведанных в настоящее время ходов >11 720 м. Все они являются естественными убежищами для ЛМ и других троглофильных (тяготеющих к пещерам) видов. Климат региона влажный субтропический; средняя температура января +5 °С, июля +22–24 °С при среднегодовом показателе +14,1 °С. На Черноморском побережье снижение температуры воздуха зимой до отрицательных значений фиксируется в течение нескольких дней. Годовое количество осадков в предгорьях составляет до 600–800 мм, а в горах – 800–3200 мм и более.

Всего по данным многолетних наблюдений с применением различных методов регистрации (отлов, визуальное наблюдение, аудиорегистрация посредством бэт-детекторов) в регионе насчитывается до 23 видов ЛМ (включая несколько видов подковоносов (*Rhinolophus* spp.)), которые служат основным резервуаром SARS-подобных коронавирусов. Троглофильные животные обитают в первую очередь в карстовых полостях – пещерах. На территории парка большинство их расположено в зоне выхода на поверхность известняковых отложений вдоль рек Хоста, Кудепста, Псеуапсе, Аше и др. Троглофильные виды ЛМ в летний период проводят днёвку также в дуплах деревьев, на чердаках домов (табл. 1). Некоторые весьма многочисленны и часто встречаются в убежищах (пещерах, чердаках и подвалах домов), другие зарегистрированы только при помощи специальных акустических детекторов. Ниже приведена информация о 5 самых многочисленных и широко распространённых в регионе видах (см. также табл. 1). Приведены семейства вирусов, которые были найдены в их популяциях в различных частях ареала. Сведения о вирусах, циркулирующих среди ЛМ на территории России в целом, в настоящее время отсутствуют.

Подковонос малый (*Rhinolophus hipposideros* (Bechstein, 1800)). Распространён от северо-востока Африки, Южной и Западной Европы до Средней Азии и северо-западных Гималаев. Встречается в пустынях

Таблица 1. Список видов летучих мышей, распространённых в субтропической зоне Краснодарского края России (северное побережье Чёрного моря) с указанием способа их регистрации*

Table 1. Bat species distributed in the subtropical zone of Krasnodar Territory of Russia (northern coast of the Black sea) with indicating the method of their registration*

Семейство Family	Род Genus	Вид Species	Масса тела, г Body weight, g	Размах кры- льев, см/длина предплечий, см Wingspan, cm/ forearm length, cm	Частота эхо- локационного сигнала, кГц Echolocation signal frequency, kHz	Способ регистрации Registration method		
						Встреча в убе- жище/отлов Meeting in the shelter/ Trapping	Акусти- ческий метод Acoustic method	
Подковоносые летучие мыши Horseshoe bats <i>Rhinolophidae</i> , (Lesson, 1827)	Подковоносы Horseshoe bats <i>Rhinolophus</i> (Lacépède, 1799)	Подковонос большой The greater horseshoe bat <i>Rh. ferrumequinum</i> (Schreber, 1774)	13–27	35–40/5,5–6,0	77–81	+	+	
		Подковонос малый The lesser horseshoe bat <i>Rh. hipposideros</i> (Bechstein, 1800)	3,6–8,0	19–25/3,5–4,0	105–111	+	+	
		Подковонос южный The Mediterranean horseshoe bat <i>Rh. euryale</i> (Blasius, 1853)	7–12	30–32/4,5–5,0	101–108	+	+	
Гладконосые летучие мыши Smooth-nosed bats <i>Vespertilionidae</i> (Gray, 1821)	Ночницы Mouse-eared bats <i>Myotis</i> (Kaup, 1829)	Ночница усатая Whiskered bat <i>M. mystacinus</i> (Kuhl, 1817)	3,3–8,0	19–23/3,0–4,0	45–50	–	+	
		Ночница трёхцветная Geoffroy's bat <i>M. emarginatus</i> (E. Geoffroy, 1806)	5–10	22–28/4,0–4,5	~55	+	+	
		Ночница остроухая** The lesser mouse-eared bat** <i>M. blythii</i> (Tomes, 1857)	15–30	38–40/5,5–6,0	32–33	+	+	
		Ночница Брандта Brandt's bat <i>M. brandtii</i> (Eversmann, 1845)	5,5–10	19–24/3,3–3,9	45–50	+	+	
		Ночница водяная Daubenton's myotis <i>M. daubentoniid</i> (Kuhl, 1817)	6–10	25–27/3,5–4,0	~45	+	+	
		Ночница Наттерера Natterer's bat <i>M. nattereri</i> (Kuhl, 1817)	6–12	24–30/3,5–5,0	~50	+	+	
		Ночница Алкифои Alcathoe bat <i>M. alcathoe</i> (Von Helversen & Heller, 2001)	3,2–5,8	~17/3,0–3,3	н.д. n.d.	+	+	
		Нетопыри Pipistrelles <i>Pipistrellus</i> (Kaup, 1829)	Нетопырь-карлик The common pipistrelle <i>P. pipistrellus</i> (Schreber, 1774)	4–8	19–22/3,0–3,5	52–58	–	+
			Нетопырь-пигмей Soprano pipistrelle <i>P. pygmaeus</i> (Leach, 1825)	3–7	18–21/2,8–3,0	~55	–	+
			Нетопырь лесной Nathusius' pipistrelle <i>P. nathusii</i> (Blasius, 1839)	5–12	23–25/3,5–3,7	35–40	+	+
Нетопырь средиземноморский (Куля) Kuhl's pipistrelle <i>P. kuhlii</i> (Kuhl, 1817)	5–10		21–24/3,3–3,7	~40	–	+		
Вечерницы Noctule bats <i>Myctalus</i> (Bowdich, 1925)	Вечерница малая (Лейслера) The lesser noctule <i>N. leisleri</i> (Kuhl, 1817)	12–20	26–32/3,8–4,5	~25	–	+		
	Вечерница рыжая The common noctule <i>N. noctula</i> (Schreber, 1774)	18–40	32–40/5,0–6,0	~20	+	+		
	Вечерница гигантская The greater noctule <i>N. lasiopterus</i> (Schreber, 1780)	41–76	41–46/6,5–7,0	18–19	+	+		

Продолжение табл.1 см. на стр. 117.

Продолжение табл. 1 со стр. 116.

Семейство Family	Род Genus	Вид Species	Масса тела, г Body weight, g	Размах кры- льев, см/длина предплечий, см Wingspan, cm/ forearm length, cm	Частота эхо- локационного сигнала, кГц Echolocation signal frequency, kHz	Способ регистрации Registration method	
						Встреча в убе- жище/отлов Meeting in the shelter/ Trapping	Акусти- ческий метод Acoustic method
	Двухцветные кожаны Vesper bats <i>Vespertilio</i> (Linnaeus, 1758)	Кожан двухцветный The parti-coloured bat <i>V. murinus</i> (Linnaeus, 1758)	8–20	27–31/4,0–5,0	25–30	–	+
	Кожаны Serotine bats <i>Eptesicus</i> (Rafinesque, 1820)	Кожан поздний The serotine bat <i>E. serotinus</i> (Schreber, 1774)	15–30	32–38/5,0–5,5	25–30	+	+
	Кожановидные нетопыри Pipistrelle bats <i>Hypsugo</i> (Kolenati, 1856)	Нетопырь кожановидный Savi's pipistrelle <i>H. savii</i> (Bonaparte, 1837)	6–10	22–24/3,0–4,0	33–35	–	+
	Длиннокрылы Bent-wing bats <i>Miniopterus</i> (Bonaparte, 1837)	Длиннокрыл обыкновенный The common bent-wing bat <i>M. schreibersii</i> (Kuhl, 1817)	9–17	30–35/4,5–5,0	45–98	+	+
	Широкоушки Barbastelles <i>Barbastella</i> (Gray, 1821)	Широкоушка европейская The western barbastelle <i>B. barbastellus</i> (Schreber, 1774)	6–15	26–31/3,5–4,0	31–32	+	+
	Ушаны Long-eared bats <i>Plecotus</i> (E. Geoffroy, 1818)	Ушан бурый Brown long-eared bat <i>P. auritus</i> (Linnaeus, 1758)	5–11	24–28/3,5–4,5	~50	+	+

Примечание. * По данным наблюдений А.В. Ромашина и С.В. Газаряна, 1968–2015 гг.; ** В настоящее время европейский подвид выделяют в самостоятельный вид – *M. blythii oxygnathus* (Monticelli, 1885); н.д. – нет данных.

Note. * According to the observations of A.V. Romashin and S.V. Gazaryan in 1968–2015; ** At present, the European subspecies is identified as an independent species *M. blythii oxygnathus* (Monticelli, 1885); n.d. – no data available.

(по предгорьям), лиственных лесах, парках и сельскохозяйственных угодьях; в горах – до 2000 м над уровнем моря. Ведёт преимущественно оседлый образ жизни, зимует в различных подземных убежищах (пещеры, штольни, гроты, заброшенные постройки); совершает миграции. Охотится в сумерках на небольшой высоте на мелких ночных насекомых (двукрылых (*Diptera*), бабочек (*Lepidoptera*), ручейников (*Trichoptera*) и др.), а также на пауков (*Araneae*), которых ловит как в воздухе, так и на субстрате. Спаривание происходит осенью либо на зимовках. Беременность протекает ~75 дней, роды происходят в начале лета; лактация длится ~40 дней. Выводковые колонии обычно включают несколько десятков самок, тогда как самцы держатся обособленно. Продолжительность жизни составляет до 21 года [6, 47]. Статус: по состоянию на 2017 г. находится в Красной книге Краснодарского края как уязвимый вид. Согласно литературным данным в различных популяциях малого подковоноса внутри ареала обнаружена циркулирующая вирусов, принадлежащих не менее чем к 8 семействам, включая *Adenoviridae*, *Astroviridae*, *Circoviridae*, *Picornaviridae*,

Paramyxoviridae, *Reoviridae* и *Herpesviridae*, а также *Coronaviridae* (табл. 2) [49–51].

Подковонос большой (*Rh. ferrumequinum* (Schreber, 1774)). Регионы обитания – от Северной Африки, Южной и Западной Европы до Гималаев, Кореи и Японии. Населяет пустыни, лиственные леса и окультуренные ландшафты, горы высотой до 3500 м. Убежищами служат пещеры, расщелины, гроты, чердаки. Охотится в сумерках недалеко от убежищ, невысоко от земли. Питается насекомыми: совками (*Noctuidae*), жуками (*Coleoptera*), ручейниками и др. Зимует в пещерах, штольнях и подземельях. Совершает сезонные миграции (Иран, Афганистан, Китай); образует колонии до 500 особей. Продолжительность жизни – до 30 лет [6, 47]. Статус: на 2017 г. в Красной книге Краснодарского края (уязвимый вид). По данным литературы у большого подковоноса в разных частях ареала найдены вирусы семейств *Coronaviridae*, *Parvoviridae*, *Peribunyaviridae*, *Adenoviridae*, *Astroviridae*, *Caliciviridae*, *Circoviridae* (табл. 2) [49–51].

Подковонос южный (*Rh. euryale* (Blasius, 1853)). Распространён от Южной Европы и Северной Аф-

Таблица 2. Рукокрылые, зарегистрированные на территории Сочинского национального парка акустическим методом в 2012–2015 гг., и семейства вирусов, обнаруженные у указанных видов (по данным сайта <http://www.mgc.ac.cn/DBatVir/>)

Table 2. The bats registered in territory of Sochi National Park by acoustic methods in 2012–2015 and virus families found in mentioned species (according to <http://www.mgc.ac.cn/DBatVir/>)

Виды летучих мышей Bats species	Семейства вирусов Virus families																						
	<i>Coronaviridae</i>	<i>Pareoviridae</i>	<i>Peribunyaviridae</i>	<i>Adenoviridae</i>	<i>Astroviridae</i>	<i>Caliciviridae</i>	<i>Circoviridae</i>	<i>Picornaviridae</i>	<i>Paramyxoviridae</i>	<i>Reoviridae</i>	<i>Herpesviridae</i>	<i>Hepeviridae</i>	<i>Nairoviridae</i>	<i>Rhabdoviridae</i>	<i>Bornaviridae</i>	<i>Polyomaviridae</i>	<i>Flaviviridae</i>	<i>Phenuiviridae</i>	<i>Hantaviridae</i>	<i>Retroviridae</i>	<i>Papillomaviridae</i>	<i>Poxviridae</i>	
Подковонос большой The greater horseshoe bat <i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Подковонос малый The lesser horseshoe bat <i>Rh. hipposideros</i>	+	-	-	+	+	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Подковонос южный Southern horseshoe bat <i>Rh. euryale</i>	+	-	-	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ночница усатая Whiskered bat <i>Myotis mystacinus</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ночница трёхцветная Geoffroy's bat <i>M. emarginatus</i>	+	-	-	+	+	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ночница остроухая* The lesser mouse-eared bat* <i>M. blythii</i>	+	-	-	+	+	-	+	-	+	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ночница Брандта Brandt's bat <i>M. brandtii</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ночница водяная Daubenton's myotis <i>M. daubentonii</i>	+	+	-	-	+	+	-	-	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Ночница Наттерера Natterer's bat <i>M. nattereri</i>	+	-	-	-	+	+	-	+	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Ночница Алкифои Alcathoe bat <i>M. alcathoe</i>	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Нетопырь-карлик The common pipistrelle <i>Pipistrellus pipistrellus</i>	+	-	-	+	+	-	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
Нетопырь-пигмей Soprano pipistrelle <i>P. pygmaeus</i>	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Нетопырь лесной Nathusius' pipistrelle <i>P. nathusii</i>	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Нетопырь средиземноморский (Куля) Kuhl's pipistrelle <i>P. kuhlii</i>	+	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Вечерница малая (Лейслера) The lesser noctule <i>Nyctalus leisleri</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Вечерница рыжая The common noctule <i>N. noctula</i>	+	-	-	+	+	-	+	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Вечерница гигантская The greater noctule <i>N. lasiopterus</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Кожан двухцветный The parti-coloured bat <i>Vespertilio murinus</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Кожан поздний The serotine bat <i>Eptesicus serotinus</i>	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-
Нетопырь кожановидный Savi's pipistrelle <i>Hypsugo savii</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Длиннокрыл обыкновенный The common bent-wing bat <i>Miniopterus schreibersii</i>	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Широкоушка европейская The western barbastelle <i>Barbastella barbastellus</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ушан бурый The brown long-eared bat <i>Plecotus auritus</i>	+	-	-	+	+	-	+	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Число видов, у которых обнаружен вирус (n) Number of species in which virus was detected (n)	20	3	1	18	17	4	11	6	11	7	17	3	3	12	2	1	1	1	1	2	1	1	1

Примечание. «+» – встречается; «-» – не встречается. * В настоящее время европейский подвид выделяют в самостоятельный вид – *M. blythii oxygnathus* (Monticelli, 1885).

Note. «+» – present; «-» – absent. * At present, the European subspecies is identified as an independent species *M. blythii oxygnathus* (Monticelli, 1885).

рики до Кавказа, Передней, Малой и Средней Азии в субтропических горных областях, предпочитая лесистые закарстованные районы. Убежища – пещеры и чердаки. Образует скопления до 30 особей [6, 47]. Статус: по состоянию на 2017 г. позиционирован в Красной книге Краснодарского края как уязвимый вид. Семейства вирусов, зарегистрированные у южного подковоноса в пределах ареала, включают *Coronaviridae*, *Adenoviridae*, *Reoviridae*, *Picornaviridae* (табл. 2) [49–51].

Длиннокрыл обыкновенный (*Miniopterus schreibersii* (Kuhl, 1817)). Его ареал охватывает юг умеренного пояса, субтропики и отчасти тропики Средиземноморья, включая северо-запад Африки, юг Центральной и Восточной Европы до Карпат, а также Кавказ. Крымская популяция вида была, по-видимому, безвозвратно уничтожена в 1970-е гг., возможно, вследствие сезонных колебаний климата [48]. Длиннокрыл обыкновенный населяет разнообразные ландшафты, как аридные (глинистые и засушливые), так и умеренно увлажнённые, как правило связанные с низкогорьями; в горы поднимается до 2000 м над уровнем моря. Убежища – пещеры, скалы, руины, искусственные подземные полости, чердаки каменных зданий. Кормится над открытыми ландшафтами и кронами деревьев. Может разлетаться к кормовым угодьям на десятки километров. Совершает сезонные миграции на 500 км и более (Индия, Китай, Африка). Известны выводковые колонии вида численностью в десятки тысяч особей. Представители живут до 15 лет [6, 47]. Статус: на 2017 г. находится в Красной книге Краснодарского края (также является уязвимым видом). В разных частях ареала у обыкновенного длиннокрыла выявлены вирусы не менее 3 семейств – *Coronaviridae*, *Parvoviridae* и *Astroviridae* (табл. 2) [51].

Нетопырь-карлик (*Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774)). Распространён от Северной Европы и Средиземноморья (включая северо-запад Африки) до Предуралья, Средней Азии, Кашмира и Китая. Обитает в различных ландшафтах, но предпочитает антропогенные угодья; часто живёт в поселениях человека вплоть до городов. Селится в постройках человека, реже – в дуплах деревьев и других щелевидных укрытиях, нередко с другими видами ЛМ. Зимует в домах и в различных подземных укрытиях. Вылетает на охоту в ранних сумерках; охотится на мелких летающих насекомых как на небольшой высоте над опушками, просеками, аллеями, улицами, так и в кронах высокоствольных деревьев. Полёт быстрый, манёвренный. На северо-востоке ареала совершает сезонные миграции до 1150 км, но в основном проводит зимовку в местах летнего обитания. Живёт до 16 (в среднем 3–5) лет. Статус: представляет собой широко распространённый обычный вид [6, 47].

Эктопаразиты рукокрылых

Эктопаразиты отряда рукокрылых участвуют в передаче трансмиссивных инфекций. На ЛМ паразитируют блохи (*Siphonaptera*), клопы (*Heteroptera*), аргасовые (*Argasidae*), гамазовые (*Spirtunix vespertilionis*

L.) и иксодовые (*Ixodes vespertilionis*) клещи, нектарибиды (мухи-кровососки) (*Nycteribiidae latrellei* L.). Представители последних 3 таксономических единиц были собраны с рукокрылых на территории СНП. Непосредственно у мест днёвок ЛМ в пещерах были обнаружены проводящие зимовку имаго комаров *Culex hortensis*, которые были активны в момент обследования при температуре в пещере +13,8 °С.

Заключение

Таким образом, рукокрылые представляют собой резервуар для многих семейств вирусов, патогенных для человека. Учитывая особенности физиологии и питания, ЛМ остаются важным источником новых зоонозных и зооантропонозных вирусных инфекций. Рукокрылые активно взаимодействуют в экосистемах с другими животными. При современных тенденциях человек продолжит активно расширять и преобразовывать осваиваемую территорию; как следствие, будет возрастать интенсивность его взаимодействия в том числе с представителями данного семейства. Последние же, в свою очередь, станут осваивать антропогенные ландшафты. Поэтому в современных условиях изучение взаимоотношений популяционных генофондов ЛМ и экологически связанных с ними зоонозных вирусов остаётся актуальным [23].

ЛИТЕРАТУРА

1. Simmons N.B. Order *Chiroptera*. In: Wilson D.E., Reeder D.M., eds. *Mammal Species World a Taxon and Geographic Reference*. Baltimore: Johns Hopkins University Press; 2005: 312–529. <https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199207114.003.0001>.
2. Racey P.A. The prolonged storage and survival of spermatozoa in *Chiroptera*. *J. Reprod. Fertil.* 1979; 56(1): 391–402. <https://doi.org/10.1530/jrf.0.0560391>.
3. Cowled C., Stewart C.R., Likic V.A., Friedländer M.R., Tachedjian M., Jenkins K.A., et al. Characterization of novel microRNAs in the Black flying fox (*Pteropus alecto*) by deep sequencing. *BMC Genomics*. 2014; 15(1): 682. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-682>.
4. Banerjee A., Baker M.L., Kulcsar K., Misra V., Plowright R., Mossman K. Novel insights into immune systems of bats. *Front. Immunol.* 2020; 11: 26. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2020.00026>.
5. Lagunas-Rangel F.A. Why do bats live so long? Possible molecular mechanisms. *Biogerontology*. 2020; 21(1): 1–11. <https://doi.org/10.1007/s10522-019-09840-3>.
6. Крускоп С.В. Отряд *Chiroptera*. В кн.: Павлинов И.Я., Лисовский А.А., ред. *Млекопитающие России: Систематико-географический справочник. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Выпуск 52*. Москва: КМК; 2012: 73–126.
7. Baloun D.E., Guglielmo C.G. Energetics of migratory bats during stopover: a test of the torpor-assisted migration hypothesis. *J. Exp. Biol.* 2019; 222: jeb196691. <https://doi.org/10.1242/jeb.196691>.
8. Khan M.S., Hossain J., Gurley E.S., Nahar N., Sultana R., Luby S.P. Use of infrared camera to understand bats' access to date palm sap: implications for preventing Nipah virus transmission. *Ecohealth*. 2010; 7(4): 517–25. <https://doi.org/10.1007/s10393-010-0366-2>.
9. Calisher C.H., Childs J.E., Field H.E., Holmes K.V., Schountz T. Bats: Important reservoir hosts of emerging viruses. *Clin. Microbiol. Rev.* 2006; 19(3): 531–45. <https://doi.org/10.1128/CMR.00017-06>.
10. Wang L., Cowled C. *Bats and Viruses: A New Frontier of Emerging Infectious Diseases*. New York: John Wiley & Sons, Inc; 2015: 23–45. <https://doi.org/10.1002/9781118818824>.
11. Ang B.S.P., Lim T.C.C., Wang L. Nipah Virus Infection. *J. Clin. Microbiol.* 2018; 56: e01875-17. <https://doi.org/10.1128/jcm.01875-17>.
12. Selvey L., Sheridan J. Outbreak of severe respiratory disease in humans and horses due to a previously unrecognized paramyxovirus. *J. Travel. Med.* 1995; 2(4): 275. <https://doi.org/10.1111/j.1708-8305.1995.tb00679.x>.

13. Hasan S., Ahmad S.A., Masood R., Saeed S. Ebola virus: A global public health menace: A narrative review. *J. Family Med. Prim. Care.* 2019; 8(7): 2189–201. https://doi.org/10.4103/jfmpc.jfmpc_297_19.
14. Singh R.K., Dhama K., Chakraborty S., Tiwari R., Natesan S., Khandia R., et al. Nipah virus: epidemiology, pathology, immunobiology and advances in diagnosis, vaccine designing and control strategies – a comprehensive review. *Vet. Q.* 2019; 39(1): 26–55. <https://doi.org/10.1080/01652176.2019.1580827>.
15. L'vov D.K., Tsyarkin Y.M., Karas F.R., Timopheev E.M., Gromashevskii V.L., Veselovskaya O.V., et al. “Sokuluk” virus, a new group B arbovirus isolated from *Vespertilio pipistrellus* Schreber, 1775, bat in the Kirghiz S.S.R. *Arch. Gesamte Virusforsch.* 1973; 41(3): 170–4. <https://doi.org/10.1007/bf01252762>.
16. Альховский С.В., Львов Д.К., Щелканов М.Ю., Дерябин П.Г., Шетинин А.М., Самохвалов Е.И., и др. Генетическая характеристика вируса Узун-Агач (UZAV – Uzun-Agach virus) (*Bunyaviridae*, *Nairovirus*), изолированного в Казахстане от острой ночницы *Myotis blythii oxygnathus* Monticelli, 1885 (*Chiroptera*; *Vespertilionidae*). *Вопросы вирусологии.* 2014; 59(5): 23–6.
17. Альховский С.В., Львов Д.К., Щелканов М.Ю., Шетинин А.М., Дерябин П.Г., Самохвалов Е.И., и др. Таксономия вируса Иссык-Куль (*Issyk-Kul virus*, ISKV; *Bunyaviridae*, *Nairovirus*), возбудителя Иссык-Кульской лихорадки, изолированного от летучих мышей (*Vespertilionidae*) и клещей *Argas (Carios) vespertilionis* (Latreille, 1796). *Вопросы вирусологии.* 2013; 58(5): 11–5.
18. Kuz'min V., Botvinkin A.D., Poleschuk E.M., Orciari L.A., Rupprecht C.E. Bat rabies surveillance in the former Soviet Union. *Dev. Biol. (Basel).* 2006; 125: 273–82.
19. Li W., Shi Z., Yu M., Ren W., Smith C., Epstein J. H. et al. Bats Are Natural Reservoirs of SARS-like Coronaviruses. *Science.* 2005; 310(5748):676–79. doi: 10.1126/science.1118391.
20. Drexler J.F., Corman V.M., Drosten C. Ecology, evolution and classification of bat coronaviruses in the aftermath of SARS. *Antiviral Res.* 2014; 101: 45–56. <https://doi.org/10.1016/j.antiviral.2013.10.013>.
21. Groot R.J., Baker S.C., Baric R., Enjuanes L., Gorbalenya A.E., Holmes K.V., et al. «*Family Coronaviridae*». In: King A.M., Adams M.J., Carstens E.B., Lefkowitz E.J., eds. *Virus Taxonomy: Classification and Nomenclature of Viruses. Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses.* London: Elsevier; 2012: 806–28.
22. Woo P.C., Huang Y., Lau S.K., Yuen K.Y. Coronavirus genomics and bioinformatics analysis. *Viruses.* 2010; 2(8): 1804–20. <https://doi.org/10.3390/v2081803>.
23. Львов Д.К., Гулюкин М.И., Забережный А.Д., Гулюкин А.М. Формирование популяционного генофонда потенциально угрожающих биобезопасности зоонозных вирусов. *Вопросы вирусологии.* 2020; 65(5): 243–58. <https://doi.org/10.36233/0507-4088-2020-65-5-1>.
24. Naake C., Cook S., Pusterla N., Murphy B. Coronavirus Infections in companion animals: virology, epidemiology, clinical and pathological features. *Viruses.* 2020; 12(9): 1023. <https://doi.org/10.3390/v12091023>.
25. Schulz L.L., Tonsor G.T. Assessment of the economic impacts of porcine epidemic diarrhea virus in the United States. *J. Anim. Sci.* 2015; 93(11): 5111–8. <https://doi.org/10.2527/jas.2015-9136>.
26. Colvero L.P., Villarreal L.Y., Torres C.A., Brañdo P.E. Assessing the economic burden of avian infectious bronchitis on poultry farms in Brazil. *Rev. Sci. Tech.* 2015; 34(3): 993–9. <https://doi.org/10.20506/rst.34.3.2411>.
27. Яцышина С.Б., Мамошина М.В., Шипулина О.Ю., Подколзин А.Т., Акимкин В.Г. Анализ циркуляции коронавирусов человека. *Вопросы вирусологии.* 2020; 65(5): 267–76. <https://doi.org/10.36233/0507-4088-2020-65-5-3>.
28. Львов Д.К., Бурцева Е.И., Колобухина Л.В., Федякина И.Т., Бовин Н.В., Игнатьева А.В. и др. Особенности циркуляции вирусов гриппа и ОРВИ в эпидемическом сезоне 2019–2020 гг. в отдельных регионах России. *Вопросы вирусологии.* 2020; 65(6): 335–49. <https://doi.org/10.36233/0507-4088-2020-65-6-4>.
29. Rabaan A.A., Al-Ahmed S.H., Naqee S., Sah R., Tiwari R., Malik Y.S., et al. SARS-CoV-2, SARS-CoV, and MERS-CoV: A comparative overview. *Infez. Med.* 2020; 28(2): 174–84.
30. Fehr A.R., Perlman S. Coronaviruses: An Overview of Their Replication and Pathogenesis. *Methods Mol. Biol.* 2015; 1282: 1–23. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2438-7_1.
31. Guan Y., Zheng B.J., He Y.Q., Liu X.L., Zhuang Z.X., Cheung C.L., et al. Isolation and characterization of viruses related to the SARS coronavirus from animals in Southern China. *Science.* 2003; 302: 276–8. <https://doi.org/10.1126/science.1087139>.
32. Banerjee A., Kulcsar K., Misra V., Frieman M., Mossman K. Bats and coronaviruses. *Viruses.* 2019; 11(1): 41. <https://doi.org/10.3390/v11010041>.
33. European Centre for Disease Prevention and Control. Distribution of confirmed cases of MERS-CoV by place of infection and month of onset. Available at: <https://www.ecdc.europa.eu/en/publications-data/distribution-confirmed-cases-mers-cov-place-infection-and-month-onset-march-2012> (accessed January 14, 2021).
34. Middle East respiratory syndrome coronavirus (MERS-CoV) – Republic of Korea. Available at: <https://www.who.int/csr/don/01-june-2015-mers-korea/en/> (accessed January 14, 2021).
35. Falzarano D., Kamissoko B., de Wit E., Maïga O., Cronin J., Samaké K., et al. Dromedary camels in northern Mali have high seropositivity to MERS-CoV. *One Health.* 2017; 3: 41–3. <https://doi.org/10.1016/j.onehlt.2017.03.003>.
36. Alexandersen S., Kobinger G.P., Soule G., Wernery U. Middle East respiratory syndrome coronavirus antibody reactors among camels in Dubai, United Arab Emirates, in 2005. *Transbound. Emerg. Dis.* 2014; 61(2): 105–108. <https://doi.org/10.1111/tbed.12212>.
37. Alshukairi A.N., Zheng J., Zhao J., Nehdi A., Baharoon S.A., Layqah L., et al. High prevalence of MERS-CoV infection in camel workers in Saudi Arabia. *mBio.* 2018; 9(5): e01985-18. <https://doi.org/10.1128/mbio.01985-18>.
38. Anthony S.J., Gilardi K., Menachery V.D., Goldstein T., Ssebide B., Mbabazi R., et al. Further evidence for bats as the evolutionary source of middle east respiratory syndrome coronavirus. *mBio.* 2017; 8(2): e00373-17. <https://doi.org/10.1128/mbio.00373-17>.
39. Reusken C.B., Messadi L., Feyisa A., Ularanu H., Godeke G.J., Danmarwa A., et al. Geographic distribution of MERS coronavirus among dromedary camels, Africa. *Emerg. Infect. Dis.* 2014; 20(8): 1370–4. <https://doi.org/10.3201/eid2008.140590>.
40. Corman V.M., Jores J., Meyer B., Younan M., Liljander A., Said M.Y., et al. Antibodies against MERS coronavirus in dromedary camels, Kenya, 1992–2013. *Emerg. Infect. Dis.* 2014; 20(8): 1319–22. <https://doi.org/10.3201/eid2008.140596>.
41. Zhu N., Zhang D., Wang W., Li X., Yang B., Song J., et al. A Novel Coronavirus from Patients with Pneumonia in China, 2019. *N. Engl. J. Med.* 2020; 382(8): 727–33. <https://doi.org/10.1056/nejmoa2001017>.
42. Li X., Wang W., Zhao X., Zai J., Zhao Q., Li Y., et al. Transmission dynamics and evolutionary history of 2019-nCoV. *J. Med. Virol.* 2020; 92(5): 501–11. <https://doi.org/10.1002/jmv.25701>.
43. World Health Organization. Coronavirus disease (COVID-19) Situation Report – 146. Available at: https://www.who.int/docs/default-source/coronavirus/situation-reports/20200614-covid-19-sitrep-146.pdf?sfvrsn=5b89bdad_4 (accessed January 14, 2021).
44. Zhou P., Yang X.L., Wang X.G., Hu B., Zhang L., Zhang W., et al. A pneumonia outbreak associated with a new coronavirus of probable bat origin. *Nature.* 2020; 579(7798): 270–3. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2012-7>.
45. Львов Д.К., Альховский С.В., Колобухина Л.В., Бурцева Е.И. Этиология эпидемической вспышки COVID-19 в г. Ухань (провинция Хубэй, Китайская Народная Республика), ассоциированной с вирусом 2019-nCoV (*Nidovirales*, *Coronaviridae*, *Coronavirinae*, *Betacoronavirus*, подрод *Sarbecovirus*): уроки эпидемии SARS-CoV. *Вопросы вирусологии.* 2020; 65(1): 6–15. <https://doi.org/10.36233/0507-4088-2020-65-1-6-15>.
46. Львов Д.К., Альховский С.В. Истоки пандемии COVID-19: экология и генетика коронавирусов (*Betacoronavirus: Coronaviridae*) SARS-CoV, SARS-CoV-2 (подрод *Sarbecovirus*), MERS-CoV (подрод *Merbecovirus*). *Вопросы вирусологии.* 2020; 65(2): 62–70. <https://doi.org/10.36233/0507-4088-2020-65-2-62-70>.
47. Газарян С.В. *Эколого-фаунистический анализ населения рукокрылых (Chiroptera) Западного Кавказа*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва; 2002.
48. Иванов С.П., Фатерыга А.В., ред. *Красная книга Республики Крым. Животные*. Симферополь: Ариал; 2015.

49. Drexler J.F., Gloza-Rausch F., Glende J., Corman V.M., Muth D., Goettsche M., et al. Genomic characterization of severe acute respiratory syndrome-related coronavirus in European bats and classification of coronaviruses based on partial RNA-dependent RNA polymerase gene sequences. *J. Virol.* 2010; 84(21): 11336–49. <https://doi.org/10.1128/jvi.00650-10>.
50. Rihtaric D., Hostnik P., Steyer A., Grom J., Toplak I. Identification of SARS-like coronaviruses in horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*) in Slovenia. *Arch. Virol.* 2010; 155(4): 507–14. <https://doi.org/10.1007/s00705-010-0612-5>.
51. Monchatre-Leroy E., Boué F., Boucher J.M., Renault C., Moutou F., Ar Gouilh M., et al. Identification of alpha and beta Coronavirus in wildlife species in France: bats, rodents, rabbits, and hedgehogs. *Viruses.* 2017; 9(12): 364. <https://doi.org/10.3390/v9120364>.

References

1. Simmons N.B. Order *Chiroptera*. In: Wilson D.E., Reeder D.M., eds. *Mammal Species World a Taxon and Geographic Reference*. Baltimore: Johns Hopkins University Press; 2005: 312–529. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199207114.003.0001>.
2. Racey P.A. The prolonged storage and survival of spermatozoa in Chiroptera. *J. Reprod. Fert.* 1979; 56(1): 391–402. <https://doi.org/10.1530/jrf.0.0560391>.
3. Cowled C., Stewart C.R., Likić V.A., Friedländer M.R., Tachedjian M., Jenkins K.A., et al. Characterization of novel microRNAs in the Black flying fox (*Pteropus alecto*) by deep sequencing. *BMC Genomics.* 2014; 15(1): 682. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-682>.
4. Banerjee A., Baker M.L., Kulcsar K., Misra V., Plowright R., Mossman K. Novel insights into immune systems of bats. *Front. Immunol.* 2020; 11: 26. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2020.00026>.
5. Lagunas-Rangel F.A. Why do bats live so long? Possible molecular mechanisms. *Biogerontology.* 2020; 21(1): 1–11. <https://doi.org/10.1007/s10522-019-09840-3>.
6. Kruskop S.V. *Chiroptera*. In: Pavlinov I.Ya., Lisovskiy A.A., eds. *Mammals of Russia: systematic and geographical Reference. Collection of Works of the Zoological Museum of Moscow State University. Issue 52 [Mlekopitayushchie Rossii: sistematiko-geograficheskiy spravochnik. Sbornik trudov Zoologicheskogo muzeya MGU. Vypusk 52]*. Moscow: KMK; 2012: 73–126 (in Russian).
7. Baloun D.E., Guglielmo C.G. Energetics of migratory bats during stopover: a test of the torpor-assisted migration hypothesis. *J. Exp. Biol.* 2019; 222: jeb196691. <https://doi.org/10.1242/jeb.196691>.
8. Khan M.S., Hossain J., Gurley E.S., Nahar N., Sultana R., Luby S.P. Use of infrared camera to understand bats' access to date palm sap: implications for preventing Nipah virus transmission. *Ecohealth.* 2010; 7(4): 517–25. <https://doi.org/10.1007/s10393-010-0366-2>.
9. Calisher C.H., Childs J.E., Field H.E., Holmes K.V., Schountz T. Bats: Important Reservoir Hosts of Emerging Viruses. *Clin. Microbiol. Rev.* 2006; 19(3): 531–45. <https://doi.org/10.1128/CMR.00017-06>.
10. Wang L., Cowled C. *Bats and Viruses: A New Frontier of Emerging Infectious Diseases*. New York: John Wiley & Sons, Inc; 2015: 23–45. <https://doi.org/10.1002/9781118818824>.
11. Ang B.S.P., Lim T.C.C., Wang L. Nipah Virus Infection. *J. Clin. Microbiol.* 2018; 56: e01875-17. <https://doi.org/10.1128/jcm.01875-17>.
12. Selvey L., Sheridan J. Outbreak of severe respiratory disease in humans and horses due to a previously unrecognized paramyxovirus. *J. Travel. Med.* 1995; 2(4): 275. <https://doi.org/10.1111/j.1708-8305.1995.tb00679.x>.
13. Hasan S., Ahmad S.A., Masood R., Saeed S. Ebola virus: A global public health menace: A narrative review. *J. Family Med. Prim. Care.* 2019; 8(7): 2189–201. https://doi.org/10.4103/jfmpc.jfmpc_297_19.
14. Singh R.K., Dhama K., Chakraborty S., Tiwari R., Natesan S., Khandia R., et al. Nipah virus: epidemiology, pathology, immunobiology and advances in diagnosis, vaccine designing and control strategies – a comprehensive review. *Vet. Q.* 2019; 39(1): 26–55. <https://doi.org/10.1080/01652176.2019.1580827>.
15. L'vov D.K., Tsyarkin Y.M., Karas F.R., Timopheev E.M., Gromashevskiy V.L., Veselovskaya O.V., et al. "Sokuluk" virus, a new group B arbovirus isolated from *Vespertilio pipistrellus* Schreber, 1775, bat in the Kirghiz S.S.R. *Arch. Gesamte Virusforsch.* 1973; 41(3): 170–4. <https://doi.org/10.1007/bf01252762>.
16. Al'khovskiy S.V., L'vov D.K., Shchelkanov M.Yu., Deryabin P.G., Shchetinin A.M., Samokhvalov E.I., et al. Genetic characterization of the Uzun-Agach virus (UZAV, *Bunyaviridae*, *Nairovirus*) isolated from the bat *Myotis blythii oxygnathus* Monticelli, 1885 (*Chiroptera*; *Vespertilionidae*) in Kazakhstan [*Geneticheskaya kharakteristika virusa Uzun-Agach (UZAV – Uzun-Agach virus) (Bunyaviridae, Nairovirus), izolirovannogo v Kazakhstane ot ostroukhoy nochniitsy Myotis blythii oxygnathus Monticelli, 1885 (Chiroptera; Vespertilionidae)*]. *Voprosy virusologii.* 2014; 59(5): 23–6 (in Russian).
17. Al'khovskiy S.V., L'vov D.K., Shchelkanov M.Yu., Shchetinin A.M., Deryabin P.G., Samokhvalov E.I., et al. Taxonomy of the Sokuluk virus (SOKV) (*Flaviviridae*, *Flavivirus*, Entebbe bat virus group) isolated from bats (*Vespertilio pipistrellus* Schreber, 1774), ticks (*Argasidae* Koch, 1844), and birds in Kyrgyzstan [*Taksonomiya virusa Issyk-Kul' (Issyk-Kul virus, ISKV; Bunyaviridae, Nairovirus), vzbuditeleya Issyk-Kul'skoy likhoradki, izolirovannogo ot letuchikh myshey (Vespertilionidae) i kleshchey Argas (Carios) vespertilionis (Latreille, 1796)*]. *Voprosy virusologii.* 2013; 58(5): 11–5 (in Russian).
18. Kuz'min V., Botvinkin A.D., Poleschuk E.M., Orciari L.A., Rupprecht C.E. Bat rabies surveillance in the former Soviet Union. *Dev. Biol. (Basel).* 2006; 125: 273–82.
19. Li W., Shi Z., Yu M., Ren W., Smith C., Epstein J. H. et al. Bats Are Natural Reservoirs of SARS-like Coronaviruses. *Science.* 2005; 310(5748):676–79. doi: 10.1126/science.1118391.
20. Drexler J.F., Corman V.M., Drosten C. Ecology, evolution and classification of bat coronaviruses in the aftermath of SARS. *Antiviral Res.* 2014; 101: 45–56. <https://doi.org/10.1016/j.antiviral.2013.10.013>.
21. Groot R.J., Baker S.C., Baric R., Enjuanes L., Gorbalenya A.E., Holmes K.V., et al. «Family Coronaviridae». In: King A.M., Adams M.J., Carstens E.B., Lefkowitz E.J., eds. *Virus Taxonomy: Classification and Nomenclature of Viruses. Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*. London: Elsevier; 2012: 806–28.
22. Woo P.C., Huang Y., Lau S.K., Yuen K.Y. Coronavirus genomics and bioinformatics analysis. *Viruses.* 2010; 2(8): 1804–20. <https://doi.org/10.3390/v2081803>.
23. L'vov D.K., Gulyukin M.I., Zaberezhnyy A.D., Gulyukin A.M. Formation of population gene pools of zoonotic viruses, potentially threatening biosafety [*Formirovaniye populyatsionnogo genofonda potentsial'no ugrozhayushchikh biobezopasnosti zoonoznykh virusov*]. *Voprosy virusologii.* 2020; 65(5): 243–58. <https://doi.org/10.36233/0507-4088-2020-65-5-1> (in Russian).
24. Haake C., Cook S., Pusterla N., Murphy B. Coronavirus Infections in Companion Animals: Virology, Epidemiology, Clinical and Pathologic Features. *Viruses.* 2020; 12(9): 1023. <https://doi.org/10.3390/v12091023>.
25. Schulz L.L., Tonsor G.T. Assessment of the economic impacts of porcine epidemic diarrhea virus in the United States. *J. Anim. Sci.* 2015; 93(11): 5111–8. <https://doi.org/10.2527/jas.2015-9136>.
26. Colvero L.P., Villarreal L.Y., Torres C.A., Brañdo P.E. Assessing the economic burden of avian infectious bronchitis on poultry farms in Brazil. *Rev. Sci. Tech.* 2015; 34(3): 993–9. <https://doi.org/10.20506/rst.34.3.2411>.
27. Yatsyshina S.B., Mamoshina M.V., Shipulina O.Yu., Podkolzin A.T., Akimkin V.G. Analysis of human coronavirus circulation [*Analiz tsirkulyatsii koronavirusov cheloveka*]. *Voprosy virusologii.* 2020; 65(5): 267–76. <https://doi.org/10.36233/0507-4088-2020-65-5-3> (in Russian).
28. L'vov D.K., Burtseva E.I., Kolobukhina L.V., Fedyakina I.T., Bovin N.V., Ignatjeva A.V., et al. Peculiarities of the influenza and ARVI viruses circulation during epidemic season 2019–2020 in some regions of Russia [*Osobennosti tsirkulyatsii virusov grippa i ORVI v epidemicheskom sezone 2019–2020 gg. v ot-del'nykh regionakh Rossii*]. *Voprosy virusologii.* 2020; 65(6): 335–49. <https://doi.org/10.36233/0507-4088-2020-65-6-4> (in Russian).
29. Rabaan A.A., Al-Ahmed S.H., Haque S., Sah R., Tiwari R., Malik Y.S., et al. SARS-CoV-2, SARS-CoV, and MERS-CoV: A comparative overview. *Infez. Med.* 2020; 28(2): 174–84.
30. Fehr A.R., Perlman S. Coronaviruses: An Overview of Their Replication and Pathogenesis. *Methods Mol. Biol.* 2015; 1282: 1–23. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2438-7_1.
31. Guan Y., Zheng B.J., He Y.Q., Liu X.L., Zhuang Z.X., Cheung C.L., et al. Isolation and characterization of viruses related to the SARS

- coronavirus from animals in Southern China. *Science*. 2003; 302: 276–8. <https://doi.org/10.1126/science.1087139>.
32. Banerjee A., Kulcsar K., Misra V., Frieman M., Mossman K. Bats and coronaviruses. *Viruses*. 2019; 11(1): 41. <https://doi.org/10.3390/v11010041>.
 33. European Centre for Disease Prevention and Control. Distribution of confirmed cases of MERS-CoV by place of infection and month of onset. Available at: <https://www.ecdc.europa.eu/en/publications-data/distribution-confirmed-cases-mers-cov-place-infection-and-month-onset-march-2012> (accessed January 14, 2021).
 34. Middle East respiratory syndrome coronavirus (MERS-CoV) – Republic of Korea. Available at: <https://www.who.int/csr/don/01-june-2015-mers-korea/en/> (accessed January 14, 2021).
 35. Falzarano D., Kamissoko B., de Wit E., Maïga O., Cronin J., Samaké K., et al. Dromedary camels in northern Mali have high seropositivity to MERS-CoV. *One Health*. 2017; 3: 41–3. <https://doi.org/10.1016/j.onehlt.2017.03.003>.
 36. Alexandersen S., Kobinger G.P., Soule G., Wernery U. Middle East respiratory syndrome coronavirus antibody reactors among camels in Dubai, United Arab Emirates, in 2005. *Transbound. Emerg. Dis.* 2014; 61(2): 105–108. <https://doi.org/10.1111/tbed.12212>.
 37. Alshukairi A.N., Zheng J., Zhao J., Nehdi A., Baharoon S.A., Layqah L., et al. High prevalence of MERS-CoV infection in camel workers in Saudi Arabia. *mBio*. 2018; 9(5): e01985-18. <https://doi.org/10.1128/mbio.01985-18>.
 38. Anthony S.J., Gilardi K., Menachery V.D., Goldstein T., Ssebide B., Mbabazi R., et al. Further evidence for bats as the evolutionary source of middle east respiratory syndrome coronavirus. *mBio*. 2017; 8(2): e00373-17. <https://doi.org/10.1128/mbio.00373-17>.
 39. Reusken C.B., Messadi L., Feyisa A., Ularanu H., Godeke G.J., Danmarwa A., et al. Geographic distribution of MERS coronavirus among dromedary camels, Africa. *Emerg. Infect. Dis.* 2014; 20(8): 1370–4. <https://doi.org/10.3201/eid2008.140590>.
 40. Corman V.M., Jores J., Meyer B., Younan M., Liljander A., Said M.Y., et al. Antibodies against MERS coronavirus in dromedary camels, Kenya, 1992–2013. *Emerg. Infect. Dis.* 2014; 20(8): 1319–22. <https://doi.org/10.3201/eid2008.140596>.
 41. Zhu N., Zhang D., Wang W., Li X., Yang B., Song J., et al. A Novel Coronavirus from Patients with Pneumonia in China, 2019. *N. Engl. J. Med.* 2020; 382(8): 727–33. <https://doi.org/10.1056/nejmoa2001017>.
 42. Li X., Wang W., Zhao X., Zai J., Zhao Q., Li Y., et al. Transmission dynamics and evolutionary history of 2019-nCoV. *J. Med. Virol.* 2020; 92(5): 501–11. <https://doi.org/10.1002/jmv.25701>.
 43. World Health Organization. Coronavirus disease (COVID-19) Situation Report – 146. Available at: https://www.who.int/docs/default-source/coronavirus/situation-reports/20200614-covid-19-sitrep-146.pdf?sfvrsn=5b89bdad_4 (accessed January 14, 2021).
 44. Zhou P., Yang X.L., Wang X.G., Hu B., Zhang L., Zhang W., et al. A pneumonia outbreak associated with a new coronavirus of probable bat origin. *Nature*. 2020; 579(7798): 270–3. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2012-7>.
 45. L'vov D.K., Al'khovskiy S.V., Kolobukhina L.V., Burtseva E.I. Etiology of epidemic outbreaks COVID-19 in Wuhan, Hubei province, Chinese People Republic associated with 2019-nCoV (*Nidovirales, Coronaviridae, Coronavirinae, Betacoronavirus, Subgenus Sarbecovirus*): lessons of SARS-CoV outbreak [*Etiologiya epidemicheskoy vspyshki COVID-19 v g. Ukhan' (provintsiya Hubej, Kitayskaya Narodnaya Respublika), assotsirovannoy s virusom 2019-nCoV (Nidovirales, Coronaviridae, Coronavirinae, Betacoronavirus, podrod Sarbecovirus): uroki epidemii SARS-CoV*]. *Voprosy virusologii*. 2020; 65(1): 6–15. <https://doi.org/10.36233/0507-4088-2020-65-1-6-15> (in Russian).
 46. L'vov D.K., Al'khovskiy S.V. Source of the COVID-19 pandemic: ecology and genetics of coronaviruses (*Betacoronavirus: Coronaviridae*) SARS-CoV, SARS-CoV-2 (subgenus *Sarbecovirus*), and MERS-CoV (subgenus *Merbecovirus*) [*Istoki pandemii COVID-19: ekologiya i genetika koronavirusov (Betacoronavirus: Coronaviridae) SARS-CoV, SARS-CoV-2 (podrod Sarbecovirus), MERS-CoV (podrod Merbecovirus)*]. *Voprosy virusologii*. 2020; 65(2): 62–70. <https://doi.org/10.36233/0507-4088-2020-65-2-62-70> (in Russian).
 47. Gazaryan S.V. *Ecological and faunal analysis of the bat population (Chiroptera) Western Caucasus [Ekologo-faunisticheskij analiz naseleniya rukokrylykh (Chiroptera) Zapadnogo Kavkaza]*: Diss. Moscow; 2002 (in Russian).
 48. Ivanov S.P., Fateryga A.V., eds. *Red Book of the Republic of Crimea. Animals [Krasnaya kniga Respubliki Krym. Zhivotnye]*. Simferopol': Arial; 2015 (in Russian).
 49. Drexler J.F., Gloza-Rausch F., Glende J., Corman V.M., Muth D., Goettsche M., et al. Genomic characterization of severe acute respiratory syndrome-related coronavirus in european bats and classification of coronaviruses based on partial RNA-dependent RNA polymerase gene sequences. *J. Virol.* 2010; 84(21): 11336–49. <https://doi.org/10.1128/jvi.00650-10>.
 50. Rihtaric D., Hostnik P., Steyer A., Grom J., Toplak I. Identification of SARS-like coronaviruses in horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*) in Slovenia. *Arch. Virol.* 2010; 155(4): 507–14. <https://doi.org/10.1007/s00705-010-0612-5>.
 51. Monchatre-Leroy E., Boué F., Boucher J.M., Renault C., Moutou F., Ar Guilh M., et al. Identification of alpha and beta Coronavirus in wildlife species in France: bats, rodents, rabbits, and hedgehogs. *Viruses*. 2017; 9(12): 364. <https://doi.org/10.3390/v9120364>.