

НАУЧНЫЙ ОБЗОР

DOI: <https://doi.org/10.36233/0507-4088-79>

© БОТВИНКИН А.Д., 2021



Вирусы и летучие мыши: междисциплинарные проблемы

Ботвинкин А.Д.

ФГБОУ ВО «Иркутский государственный медицинский университет» Минздрава России, 664003, Иркутск, Россия

Отношение вирусологов к рукокрылым (*Chiroptera*) изменилось в конце XX в. на фоне роста популярности концепции новых и возвращающихся (emerging) инфекций. После начала пандемии COVID-19 количество публикаций о вирусах рукокрылых резко возросло.

В обзоре рассмотрены история изучения, биологическое разнообразие этих животных и связанных с ними вирусов, медицинское и ветеринарное значение некоторых таксонов (*Lyssavirus*, *Henipavirus*, *Marburgvirus*, *Ebolavirus*, *Sarbecovirus*, *Merbecovirus*), а также проблемы охраны рукокрылых. Поиск информации проведён в электронных базах данных преимущественно за период 2000–2021 гг. Включены публикации на русском языке, недостаточно представленные в англоязычных обзорах.

Цель представляемой работы состоит в обосновании важности междисциплинарного подхода к изучению вирусных инфекций рукокрылых в условиях возросшего интереса к данной проблеме. Обзор адресован прежде всего исследователям, ранее непосредственно не занимавшимся этой областью научных знаний. С начала текущего столетия число известных видов вирусов, ассоциированных с рукокрылыми, возросло на порядок (>200). Первые ранговые места по числу находок занимают семейства *Rhabdoviridae*, *Coronaviridae*, *Paramyxoviridae*, а наиболее высокое разнообразие вирусов установлено для рукокрылых семейств *Vespertilionidae*, *Pteropodidae*, *Molossidae*. Междисциплинарное взаимодействие положительно влияет на результативность, биологическую безопасность и практическую значимость проводимых исследований. Лучшие результаты достигнуты командами, в состав которых входили представители разных специальностей с хорошей подготовкой по смежным вопросам. Во многих работах подчёркивается необходимость соблюдения баланса интересов в сферах здравоохранения и охраны природы.

Анализ научных публикаций свидетельствует об изменении подходов к исследованиям в этой области: от сбора фактов в рамках отдельных специальностей к комплексной оценке новых знаний с экологических, эволюционных и социально-экономических позиций. Актуальность связанных с рукокрылыми вирусных инфекций определяет необходимость коррекции и межведомственной координации научной работы и эпидемиологического надзора за зоонозами в Российской Федерации.

Ключевые слова: вирусы; рукокрылые; летучие мыши; междисциплинарный подход

Для цитирования: Ботвинкин А.Д. Вирусы и летучие мыши: междисциплинарные проблемы. *Вопросы вирусологии*. 2021; 66(4): 259-268. DOI: <https://doi.org/10.36233/0507-4088-79>

Для корреспонденции: Ботвинкин Александр Дмитриевич, д-р мед. наук, заведующий кафедрой эпидемиологии, ФГБОУ ВО «Иркутский государственный медицинский университет» Минздрава России, 664003, Иркутск, Россия. E-mail: botvinkin_ismu@mail.ru

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке проекта Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) № 20-115-50063/20.

Благодарности. Автор выражает благодарность И.В. Кузьмину (биомедицинская и консалтинговая компания Aravan LLC, Lilburn; CDC, Atlanta, GA, USA) и С.В. Крускову (ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова», биологический факультет, научно-исследовательский зоологический музей) за ценные советы и замечания при подготовке текста статьи.

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила 03.06.2021
Принята к печати 01.08.2021
Опубликована 31.08.2021

REVIEW ARTICLE

DOI: <https://doi.org/10.36233/0507-4088-79>

Viruses and bats: interdisciplinary issues

Aleksandr D. Botvinkin

FSBEI HE «Irkutsk State Medical University» of the Ministry of Health of Russia, 664003, Irkutsk, Russia

The virologists' attention to bats (*Chiroptera*) changed in the late 20th century as the concept of emerging infections grew in popularity. Since the beginning of the COVID-19 pandemic, the number of publications on bat viruses has increased profoundly.

History of the problem; biodiversity of *Chiroptera* and related viruses; medical and veterinary significance of some viral genera and subgenera (*Lyssavirus*, *Henipavirus*, *Marburgvirus*, *Ebolavirus*, *Sarbecovirus*, *Merbecovirus*), as well as problems of bat protection, are addressed in a concise form. Literature search was carried out in electronic databases, mainly for the period of 2000–2021. Publications in Russian that are poorly represented in English-language reviews are also included. The purpose of the review is to substantiate the importance of an interdisciplinary approach in the context of increased interest in the study of viral infections in bats. This review was written for researchers who have not previously dealt with this problem.

Since the beginning of this century, the number of known virus species associated with bats has increased by an order of magnitude (>200). The families *Rhabdoviridae*, *Coronaviridae*, *Paramyxoviridae* are in the first ranks according to the number of findings, and the highest diversity of viruses has been established for the families *Vespertilionidae*, *Pteropodidae*, *Molossidae*. Interdisciplinary cooperation positively influences the efficiency, biological safety and practical significance of the ongoing research. The best results were achieved by multidisciplinary teams with good cross-training in several specialties. Many papers emphasize the need to balance health and conservation interests.

The analysis of scientific publications indicates a change in research approaches in this area: from collecting individual facts within the framework of narrow specialties to a comprehensive assessment of new knowledge from ecological, evolutionary and socio-economic positions. Results of the research emphasize the need to maintain complex approaches addressing public health needs and environmental protection. The importance of bat-borne viral infections determines the necessity for correction and interdepartmental coordination of scientific research and surveillance of wildlife zoonoses in the Russian Federation.

Key words: *viruses; chiropterans; bats; interdisciplinary approach*

For citation: Botvinkin A.D. Viruses and bats: interdisciplinary issues. *Problems of Virology (Voprosy Virusologii)*. 2021; 66(4): 259-268. DOI: <https://doi.org/10.36233/0507-4088-79>

For correspondence: Aleksandr D. Botvinkin, D.Sci. (Med.), Head of Epidemiology Department, FSBEI HE «Irkutsk State Medical University» of the Ministry of Health of Russia, 664003, Irkutsk, Russia. E-mail: botvinkin_ismu@mail.ru

Information about the author:

Botvinkin A.D., <http://orcid.org/0000-0002-1324-7374>

Funding. The work was carried out with funding from the Russian Foundation for Basic Researches (RFBR), project No. 20-115-50063/20.

Acknowledgement. The author gratefully acknowledges to Ivan V. Kuzmin (biomedical and consulting company Aravan LLC, Lilburn; CDC, Atlanta, GA, USA), and Sergey V. Krusko (FSBEI HE «Lomonosov Moscow State University», Biology Department, Research Zoological Museum) for valuable advice and comments in preparing the text of the article.

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

Received 03 June 2021

Accepted 01 August 2021

Published 31 August 2021

Актуальность проблемы

Новые знания о вирусах, ассоциированных с рукокрылыми (*Chiroptera*), существенно изменили парадигму резервуара зоонозных инфекций. В первой половине прошлого века общеизвестным фактом было только участие летучих мышей-вампиров (*Phyllostomidae*, *Desmodus rotundus*) в распространении бешенства в тропиках Американского континента [1]. После публикации основных положений теории природной очаговости болезней [2] в разных районах мира началось изучение трансмиссивных ин-

фекций, и рукокрылые исследовались с помощью вирусологических методов параллельно с другими теплокровными [3, 4]. В это же время активно изучалось бешенство летучих мышей (ЛМ) в Соединённых Штатах Америки (США) и Канаде. В результате стали накапливаться данные о выделении от этих животных вирусов различных систематических групп, и в 1974 г. Эдвард Салкин (E. Sulkin) и Рэй Аллен (R. Allen) опубликовали первую сводку по вирусам рукокрылых [5]. В большинстве случаев новые находки расценивались как экзотические, не имеющие

практического значения. Отношение вирусологов к ЛМ изменилось в конце XX в. на фоне становления концепции возникающих (emerging) инфекций [6] и роста её популярности [7–9].

Пандемия COVID-19 резко обострила проблему. Глобальное распространение нового заболевания и сходство таких агентов, как SARS-CoV (severe acute respiratory syndrome-related coronavirus), MERS-CoV (Middle East respiratory syndrome-related coronavirus) и SARS-CoV-2 (severe acute respiratory syndrome-related coronavirus 2) с коронавирусами ЛМ пробудило исследовательский интерес у специалистов, ранее не занимавшихся вирусными болезнями рукокрылых. В итоге резко возросло количество публикаций разного качества по этой тематике. К настоящему времени вирусам, связанным с этими животными, посвящены руководства, монографии [3, 8–10], >3 тыс. оригинальных и обзорных статей, включая серию недавних русскоязычных обзоров [4, 11–18].

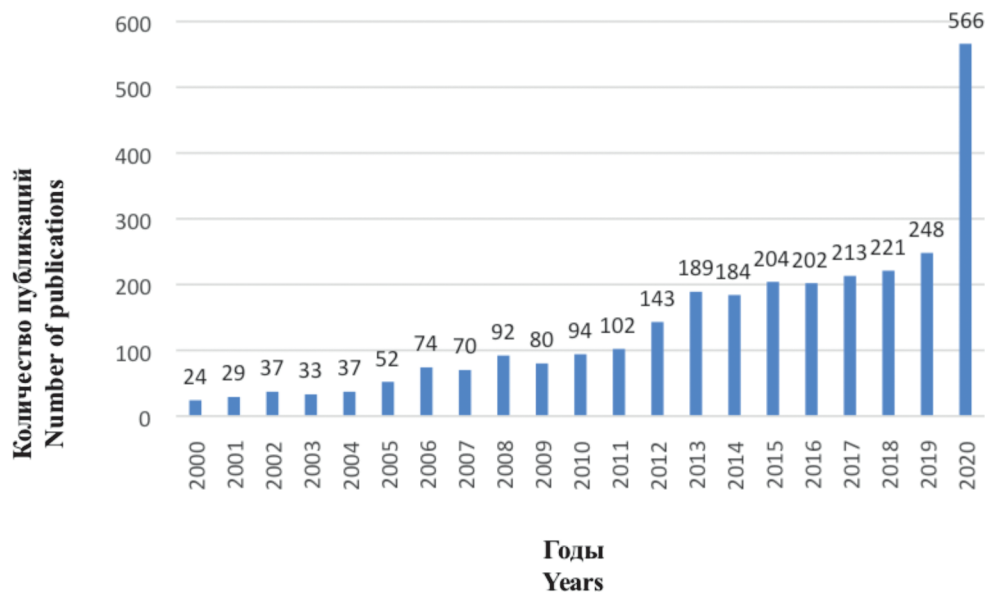
Цель настоящей работы – обоснование необходимости междисциплинарного подхода к изучению вирусных инфекций рукокрылых в условиях возросшего интереса к проблеме. Потребность в координации исследований определяется спецификой объектов и методов полевой работы с представителями данной таксономической группы, что необходимо для достижения консенсуса в случае противоречий между интересами вирусологов и специалистов в области охраны природы. Однако это не менее важно и с точки зрения результативности, биобезопасности и практической значимости проводимых работ. Вследствие ограниченности знаний исследователей о рукокрылых неизбежно возникают ошибки в названиях видов и таксонов различных рангов, а также в оценках эпидемиологического значения этих животных [19, 20].

Опубликованные в Российской Федерации данные по вирусам рукокрылых немногочисленны, в основном это обзорные публикации. В настоящее время ожидаются рост числа новых проектов в рассматриваемом направлении и приток молодых научных кадров, знакомых лишь с одной стороной проблемы. Данный обзор адресован прежде всего этой категории исследователей.

В методологическом отношении проведён поиск информации в базах данных Web of Science, Scopus, PubMed, Google Scholar, eLIBRARY по ключевым словам: «вирусы и летучие мыши («viruses and bats»), «возникающие болезни и летучие мыши» («emerging diseases and bats»), «биология летучих мышей» («bat biology»), охрана летучих мышей («bat conservation») за 2000–2021 гг. В дальнейшем поиск продолжен как по спискам цитируемых источников, так и другими традиционными способами с отбором публикаций, подтверждающих значимость междисциплинарного подхода. В обзор включены отечественные работы, недостаточно представленные в англоязычных изданиях.

Вирусологические исследования

С начала XXI в. количество работ по вирусам рукокрылых быстро увеличивалось. Выделяются 2 временных отрезка, когда число публикаций за год возрастало более чем в 2 раза: 2004–2007 гг. и 2020–2021 гг. (рисунк). В эти периоды отчётливо прослеживается связь с эпидемиями коронавирусных инфекций, вызываемых MERS-CoV, SARS-CoV и SARS-CoV-2, и попытками установить их происхождение. В начале текущего столетия в сводке С. Calisher и соавт. содержались сведения всего о 66 видах вирусов, выделенных от 74 видов рукокрылых [5]; при сравнении же с более



Количество публикаций по вирусам рукокрылых на протяжении 2000–2020 гг. (по данным PubMed; ключевые слова «viruses and bats»; дата доступа 26.07.2021).

Number of publications on *Chiroptera* viruses during 2000–2020 (according to PubMed; keywords «viruses and bats»; accessed 07/26/2021).

поздними публикациями отмечается бурный прогресс [7, 8, 12]. В недавно вышедшей в свет монографии обозначено свыше 200 видов вирусов 27 семейств [10]. Опубликован каталог вирусов, обнаруженных у рукокрылых к 2020 г., где зафиксировано 260 видов – представителей 19 отрядов, 28 семейств, 61 рода, не считая большого количества неклассифицированных вирусных агентов [22]. Очевидно, что точный подсчёт в подобных случаях невозможен из-за быстрого обновления массива данных и применения разных подходов к оценке биоразнообразия. Далеко не всегда вирусы удавалось выделить и точно идентифицировать; некоторые находки представлены лишь фрагментами генома [3, 10, 21]. Виром рукокрылых изучался с помощью метагеномного секвенирования с неоднозначной оценкой результатов [23]. Тем не менее удалось составить общее представление о связи тех или иных систематических групп вирусов и рукокрылых. Первые ранговые места по числу находок у этих животных занимают вирусные семейства *Rhabdoviridae*, *Coronaviridae*, *Paramyxoviridae*, а наибольшее разнообразие вирусов установлено для семейств *Vespartilionidae*, *Pteropodidae*, *Molossidae* [21]. Современная систематика вирусов представлена на сайте Международного комитета по таксономии вирусов (International Committee on Taxonomy of Viruses, ICTV) [24].

Биология рукокрылых

Рукокрылые позднее других теплокровных, например грызунов (*Rodentia*) и птиц (*Aves*), стали объектом пристального внимания вирусологов. Это один из наиболее многочисленных отрядов класса млекопитающих (*Mammalia*), который включает в себя более 20% всех известных на планете видов этого таксона. По числу видов и географии распространения рукокрылые уступают лишь грызунам. Число описанных видов рукокрылых постоянно увеличивается и к настоящему времени превышает 1,4 тыс. [25, 26]. На территории РФ отмечены 57 видов 4 семейств: *Vespartilionidae*, *Rhinolophidae*, *Miniopteridae*, *Molossidae*. Представители первого из них наиболее многочисленны и широко распространены в природных и антропогенных ландшафтах (за исключением Крайнего Севера и высокогорий); ЛМ остальных семейств встречаются только вблизи южных границ России [27].

Систематика и таксономия рукокрылых в последние десятилетия претерпели значительные изменения, отчасти в связи с широким использованием молекулярно-генетических методов. В недалёком прошлом этих животных подразделяли на 2 больших подотряда – *Megachiroptera* (крыланы) и *Microchiroptera* (летучие мыши). В настоящее время выделяют подотряд *Yinpterochiroptera* (или *Pteropodiformes*), в который включены хорошо обособленные группы: *Pteropodoidea* (крылановые) и *Rhinolophoidea* (подковоносоподобные). Остальные семейства относят к подотряду *Yangochiroptera* [3, 26]. Кроме этого, изменились трактовки многих видов ЛМ и номенклатура

отечественной фауны. Важно отметить, что прежние видовые и надвидовые (для таксонов разного ранга) наименования рукокрылых продолжают встречаться в работах, посвящённых ассоциированным с ними вирусам, что может приводить к ошибочной интерпретации результатов. В связи с этим следует придерживаться названий, которые приводятся в сводках, публикуемых Международным союзом по охране природы (International Union for Conservation of Nature, IUCN) после 2015 г. [28]. Актуальные научные и тривиальные названия ЛМ, а также библиография по рукокрылым фауны России представлены на веб-сайте [27].

Лейтмотивом многих публикаций выступает определение особенностей ЛМ в качестве хозяев вирусов. Действительно уникальной для млекопитающих является способность этих животных к активному (машущему) полёту. С ней связывают особенности метаболизма, функционирования иммунной системы, а также патогенеза и эпидемиологии вирусных инфекций [3, 8–10, 29, 30]. С этой же точки зрения заслуживают внимания миллионные скопления некоторых видов рукокрылых в ограниченном пространстве, теснота контактов особей разного возраста в выводковых колониях, равно как и длительное зимнее оцепенение, относительно высокая продолжительность жизни и низкие темпы размножения. Спецификой отличаются и методы полевой работы с рукокрылыми, при этом особенно следует отметить трудности с оценкой их численности [3, 25, 26].

Медицина и ветеринария

Рукокрылые служат резервуаром вирусов, представляющих высокую эпидемическую опасность, что служит основным стимулом для расширения исследований. Летальность при бешенстве и других лиссавирусных энцефалитах составляет практически 100% [3, 31], а частота фатального исхода инфекций, вызванных филловирусами (*Filoviridae*), достигает 50–90% [8, 11, 12]. Вспышки заболеваний, вызванных вирусами Хендра (*Hendra henipavirus*) и Нипа (*Nipah henipavirus*), сопровождаются гибелью сельскохозяйственных животных и поражением людей с высокой летальностью [9, 13, 32]. Этот показатель при коронавирусных инфекциях, вызываемых MERS-CoV, SARS-CoV и SARS-CoV-2, не так высок, но из-за пандемического распространения COVID-19 к середине 2021 г. от неё умерли >4 млн человек [33].

Медицинское и ветеринарное значение рукокрылых неоднозначно: они могут служить непосредственным источником sporadicческих заболеваний человека и домашних животных, но иногда от них берут начало вспышки и эпидемии, в дальнейшем распространении которых рукокрылые уже не участвуют. Как правило, инфекционные болезни людей после контактов с этими животными регистрируются редко [8, 10]. Для большинства обнаруженных у них вирусов роль в патологии человека и животных-компаньонов не установлена. Многие из этих агентов близкородственны, но не идентичны возбудителям вирусных

инфекций, циркулирующих в человеческой популяции [3, 7, 8, 10]. География эпидемиологических проявлений своеобразна, однако в целом проблема более актуальна для стран тропического и субтропического климатических поясов, где частота контактов населения с рукокрылыми значительно выше. Рассмотрим это на примере 4 таксонов вирусов (*Lyssavirus*, *Paramyxoviridae*, *Filoviridae*, *Coronaviridae*), представители которых имеют наибольшее эпидемиологическое значение.

Лиссавирусы (*Rhabdoviridae*, *Lyssavirus*). С этой группы в первой половине прошлого века началось изучение вирусов рукокрылых [1, 3, 5]. Наиболее известный представитель рода – вирус бешенства (*Rabies lyssavirus*) распространён среди ЛМ только на Американском континенте, где практически ежегодно регистрируются вспышки паралитического бешенства среди скота после укусов летучими мышами-вампирами и спорадические заболевания человека после контактов не только с этими животными, но и с насекомоядными ЛМ. Идентифицировано несколько хорошо различимых генетических вариантов вируса бешенства, ассоциированных с разными видами рукокрылых в Северной и Южной Америке, но другие виды лиссавирусов в Новом Свете не найдены [31, 34]. На других континентах – как в умеренных широтах, так и в тропиках – к настоящему времени известно 17 видов лиссавирусов, но нет достоверных данных о выделении вируса бешенства. Эта особенность географического распространения представителей данного таксона пока не получила удовлетворительного объяснения [34]. Первые находки «вирусов группы бешенства» в Африке в середине прошлого столетия сначала обозначались как «rabies-like» (подобные вирусам бешенства) и «rabies-related» (связанные с вирусами бешенства). Заболевания людей описаны не для всех из них и регистрируются крайне редко [3, 10, 31]. Например, в Евразии (в т.ч. в России) описано всего 8 подобных случаев, при этом 2 из заболевших занимались изучением ЛМ [35]. В Украине, России и Китайской Народной Республике (КНР) сообщалось о находках вируса бешенства у ЛМ, но они либо не подтвердились при генотипировании [36], либо основывались на обнаружении коротких фрагментов генома [37, 38]. Варианты рассматриваемого вируса, адаптированные к насекомоядным ЛМ в Америке, как и лиссавирусы рукокрылых Старого Света, периодически выделяются от собак (*Canis lupus familiaris*), кошек (*Felis catus*), сельскохозяйственных и диких животных без дальнейшего распространения инфекции среди них [54]. Тем не менее полностью исключить возможность преодоления межвидового барьера невозможно. Имеются веские основания считать, что лиссавирусы рукокрылых послужили предковыми формами для вируса бешенства, многочисленные варианты которого сегодня распространены среди хищных млекопитающих (*Carnivora*) всего мира, ежегодно служат причиной десятков тысяч летальных случаев заболевания у людей и наносят огромный ущерб животноводству [3, 7, 31].

Парамиксовирусы (*Paramyxoviridae*). Наиболее известны вирусы Хендра, Нипах и Менангле (*Menangle rubulavirus*), впервые выделенные во время вспышек среди лошадей (*Equus*) и свиней (*Sus*), которые сопровождалась заболеваниями людей. Последние заражались при уходе за животными; описаны также случаи передачи вируса от человека к человеку [3, 7–9, 13]. Указанные вирусы и антитела к ним чаще всего обнаруживали у крыланов разных видов в Австралии и Азии [32]. Список известных парамиксовирусов рукокрылых постоянно пополняется, и параллельно расширяется география их находок [10, 21, 22]. Вспышки, обусловленные вирусом Нипах, практически ежегодно выявляются в Индии, Бангладеш, Малайзии, Сингапуре, нанося значительный экономический ущерб [39, 40]. Продолжают регистрироваться эпизоды заболеваний хендравиральной этиологии в Австралии [41]. На основании генетического сходства парамиксовирусов рукокрылых с вирусами кори, чумы плотоядных и другими патогенами человека и животных-компаньонов высказывались предположения об эволюционной связи этих агентов [32, 39].

Филовирусы (*Filoviridae*). С каждым годом увеличивается количество фактов, подтверждающих участие рукокрылых в резервации вирусов этого семейства. Представители 2 родов – *Marburgvirus* и *Ebolavirus* считаются возбудителями наиболее опасных для человека инфекций [5, 7, 11, 12, 18] и постоянно находятся в фокусе внимания специалистов по биобезопасности [15]. Вирус Марбург (*Marburg marburgvirus*) неоднократно выделяли от крыланов в Африке [11, 12, 42]. Имеются трудности с выделением эболавирусов от рукокрылых, но вирусная РНК обнаружена в биоматериале от нескольких видов крыланов и других представителей данного таксона в Африке и Азии. Описаны многочисленные серологические подтверждения ассоциации марбург- и эболавирусов с этими животными [14, 15, 42]. Современными зоогеографическими исследованиями установлено совпадение ареалов крыланов с территориями Западной и Центральной Африки, где регистрируются эпизоды заболевания, вызванные эболавирусом Заир (*Zair ebolavirus*) [43]. Именно при изучении рукокрылых получена большая часть новых сведений о разнообразии и географическом распространении филовирусов за пределами Африканского континента [14, 18]. Недавно новый представитель семейства – вирус Лловиу (*Lloviu cuevavirus*) обнаружен у ЛМ на территории Европы [44]. В циркуляцию филовирусов систематически вовлекаются приматы (*Primates*) и другие дикие животные, контакты с которыми также могут быть причиной заражения человека [7, 12, 15]. В дальнейшем из-за высокой контагиозности вирусов уже без участия рукокрылых развиваются вспышки и эпидемии с вовлечением десятков, а иногда тысяч людей [11, 12, 15]. Ветеринарное значение филовирусов подтверждается также выделением эболавируса Рестон (*Reston ebolavirus*, RESTV) от свиней [9, 13].

Коронавирусы (Coronaviridae). Переломным моментом в изучении коронавирусов рукокрылых стало сообщение о находке в органах китайского подковоноса (*Rhinolophus sinicus*) на юге КНР коронавируса, генетически наиболее близкого к вирусу тяжёлого острого респираторного синдрома (severe acute respiratory syndrome), – SARS-CoV [45]. Это было результатом работы мультидисциплинарной команды, организованной Всемирной организацией здравоохранения (ВОЗ) для поиска резервуара агента, вызвавшего эпидемию SARS в 2002–2003 гг. После 2005 г. в ходе исследований, развёрнутых в разных районах мира, новые данные по этой проблеме стремительно накапливались. Были установлены значительное биоразнообразие, широкий круг хозяев и глобальный характер распространения вирусов этого семейства [10, 46].

С рукокрылыми связаны коронавирусы 2 родов – *Alphacoronavirus* и *Betacoronavirus*, в состав которых входят возбудители, способные вызывать давно известные респираторные инфекции у человека [16, 17]. Вместе с вирусами, выделенными от рукокрылых, SARS-CoV и SARS-CoV-2 объединены в подрод *Sarbecovirus*. Из них наиболее близки в генетическом отношении (но не идентичны) обоим указанным патогенам вирусы, выделенные от различных видов подковоносов (*Rhinolophidae*), широко распространённых в Азии, а также в Европе и Африке [16, 17, 45]. Возбудитель ближневосточного респираторного синдрома (Middle East respiratory syndrome) – MERS-CoV отнесён к подроду *Merbecovirus*, в состав которого включены коронавирусы, выделенные от нескольких видов широко распространённых ЛМ 2 семейств: *Vespertilionidae* и *Nycteridae* [7, 16, 46]. Сарбеко- и мербековирусы рукокрылых считаются предковыми формами, от которых происходят возбудители коронавирусных инфекций, получивших эпидемическое распространение в начале XXI в. [16, 17, 46, 47], однако нет общего мнения относительно непосредственного механизма этого процесса. Для коронавирусной инфекции с преимущественно аспирационной передачей и широкой распространённостью субклинических форм болезни трудно получить строгие доказательства относительно нулевого пациента и источника его заражения. Активно дискутируются различные варианты и схемы, предполагающие непосредственное заражение от рукокрылых, участие других животных (пальмовых цвет (*Nandinia binotata*), одногорбых верблюдов (*Camelus dromedarius*), панголинов (*Pholidota*) и других), а также возможное изменение вируса в лабораторных условиях [16, 47–49].

Даже краткое изложение сведений об избранных группах вирусов демонстрирует необходимость и значимость мультидисциплинарного подхода к их изучению и представляет собой теоретический вклад в развитие представлений о связи болезней диких животных с инфекционной патологией человека. К настоящему времени стало ясно, что возможны различные варианты эпидемиологических проявлений вирусных инфекций, резервуаром которых служат рукокрылые:

1. Человек является биологическим тупиком для вирусного агента, и в естественных условиях его дальнейшего распространения не происходит (в частности, для лиссавирусов). Это типичная ситуация для многих зоонозов.

2. Человек заражается от ЛМ непосредственно или при участии животных других видов, после чего формируются цепочки последовательных передач вируса от человека к человеку с постепенным затуханием эпидемического процесса (например, в случае с фило- и хенипавирусами).

3. Вирус преодолевает межвидовой барьер и приобретает способность неопределённо долго циркулировать среди людей (предположительно SARS-CoV-2). Такой процесс может закончиться формированием нового антропоноза.

Подобные схемы рассматриваются в монографиях [3, 8, 10] и нескольких обзорных работах в контексте происхождения инфекционных болезней человека и животных-компаньонов от зоонозов диких животных [16, 46, 50]. Пандемия COVID-19 стала первым событием планетарного масштаба после того, как у человечества появились адекватные технические возможности для анализа подобной эпидемиологической ситуации. Принципиально важным остаётся вопрос о механизмах преодоления межвидового барьера. Процесс передачи (выброса) вируса из популяции основного хозяина к другим видам животных и человеку («spillover», англ., букв. – перетекание, переливание) интенсивно изучается на молекулярно-генетическом уровне [8, 10, 18], однако не менее важное значение имеет установление экологических связей и закономерностей [3, 7, 10].

Эпидемиологический надзор и мониторинг

Накопление знаний о вирусных инфекциях рукокрылых во многом зависит от организации исследований и качества систем надзора. В США и Канаде мониторинг бешенства ЛМ на протяжении десятилетий (с середины прошлого века) проводится лабораториями учреждений здравоохранения при содействии населения, которое хорошо информировано об опасности этой инфекции. В результате в Северной Америке бешенство среди рукокрылых выявляется чаще, чем у других видов животных, и ежегодно подтверждается >1 тыс. его случаев [51]. В Европе аналогичная система стала применяться значительно позже, и в последние годы в сводках ВОЗ сообщается о десятках (иногда сотнях) случаев лиссавирусной инфекции ЛМ [52]. В настоящее время европейская система надзора за вирусными болезнями рукокрылых совершенствуется [52].

В Российской Федерации лабораторная диагностика бешенства проводится силами ветеринарных лабораторий, и случаи лиссавирусного поражения выявляются очень редко [9, 13]. Штатные работники учреждений санитарно-эпидемиологической службы не имеют опыта полевой работы с ЛМ, поскольку предшествующие зоолого-паразитологические исследования были ориентированы главным обра-

зом на мониторинг зоонозов, связанных с грызунами и кровососущими членистоногими (*Arthropoda*) [54]. В большинстве стран, включая РФ, наиболее результативны целенаправленные научные изыскания с участием специалистов, имеющих опыт работы с рукокрылыми [3, 36, 45].

Эффективность различных систем надзора определяется также особенностями конкретных инфекционных процессов. Лиссавирусные инфекции сопровождаются характерными симптомами и гибелью заболевших рукокрылых, поэтому пассивный мониторинг в этих ситуациях достаточно эффективен. Однако большинство других вирусных болезней у рукокрылых протекает субклинически, поэтому имеется необходимость в выборочном отлове и обследовании особей. К активному мониторингу прибегают при проведении серологических исследований. На сегодняшний день разработаны рекомендации по обследованию рукокрылых (в т.ч. с помощью неинвазивных протоколов [3]), а также по их отлову [3, 25, 26].

Экология и охрана природы

Рукокрылым принадлежит важная роль в биосфере [25, 55]. В ряде государств ЛМ и их убежища строго охраняются, и в данном направлении успешно работают ассоциации специалистов по рукокрылым [56, 57]. После начала пандемии COVID-19 активность специалистов в области охраны этих видов резко возросла. Помимо рассмотренных причин допускалась возможность заражения новым коронавирусом ЛМ в Европе и Америке от больных людей («spillback», *англ.*, буквально – обратное, или возвратное заражение). Для профилактики такой передачи зоологам рекомендовалось использовать средства индивидуальной защиты (СИЗ) и ограничить полевые работы с рукокрылыми [56–58]. Российская Федерация не входит в число участников Конвенции по сохранению мигрирующих видов диких животных (Боннская конвенция; Convention on Migratory Species, CMS) [56], в связи с чем ограничения при проведении полевых и экспериментальных исследований в этих ситуациях не такие жесткие, как в большинстве европейских стран. Рукокрылые представлены в региональных Красных книгах многих субъектов РФ [26, 27], и за ущерб, наносимый редким видам, предусмотрена ответственность¹. При полевой и экспериментальной работе с рукокрылыми действуют общепринятые этические нормы и требования биобезопасности [58].

Одна из основных причин сокращения биологического разнообразия и численности рукокрылых – антропогенная трансформация естественной среды обитания [25, 55]. На втором месте в списке угроз существованию этих животных стоят новые зоонозные инфекции [55]. Вирусные болезни редко приводят к гибели ЛМ [8, 10], но на фоне эпидемий научные

вирусологические проекты хорошо финансируются, и рукокрылых в больших количествах отлавливают для исследований. Часть особей при этом уничтожается, но даже прижизненный сбор биоматериала сопровождается ростом смертности среди ЛМ, особенно в критические периоды жизненного цикла (размножение, зимняя спячка и др.) [3, 55]. Распространение информации об опасных болезнях, связанных с ЛМ, формирует негативное отношение к этим животным, провоцирует уничтожение их убежищ и колоний [56–58].

В настоящее время преследование ЛМ как потенциальных переносчиков зоонозов считается бесполезным и даже контрпродуктивным [3, 6, 7]. В ограниченных масштабах истребительные мероприятия реализуются только в отношении летучих мышей-вампиров [1]. Основные же усилия должны быть направлены на ограничение контактов людей с ЛМ, использование средств индивидуальной защиты и специфической профилактики при профессиональных и случайных контактах, а также на экологическое и гигиеническое просвещение населения [26, 35, 56–58]. Подчеркивается, что вырубка лесов, нерациональные системы сельскохозяйственного производства и природопользования, торговля дикими животными (в т.ч. дичью) не только угрожают существованию некоторых видов рукокрылых, но и могут способствовать распространению новых зоонозных инфекций [3, 8, 55]. Одним из путей решения междисциплинарных проблем служит концепция «One Health» (*англ.*, буквально – единое здоровье), направленная на выработку взвешенного подхода к борьбе с зоонозами диких животных [60].

Заключение

В начале нового столетия рукокрылые, как резервуар вирусов, оказались в фокусе интересов специалистов самого различного профиля. Обзор научных публикаций свидетельствует о постепенном изменении подходов к исследованиям в этой области: от сбора фактов и их сенсационной подачи к осмыслению новых знаний с экологических, эволюционных и социально-экономических позиций. Наилучшие результаты были достигнуты командами, в состав которых входили представители разных специальностей с хорошей подготовкой по смежным вопросам. Итоги исследований свидетельствуют о необходимости соблюдения баланса интересов в сферах здравоохранения и охраны природы. В Российской Федерации ввиду возросшей актуальности тематики по вирусным инфекциям ЛМ в настоящее время требуется межведомственная координация (возможно, на государственном уровне) научных исследований и надзорных мероприятий для контроля над зоонозными инфекциями.

ЛИТЕРАТУРА

1. Baer G.M., ed. *The Natural History of Rabies*. New York, San Francisco, London: Academic press; 1975.
2. Павловский Е.Н. Основы учения о природной очаговости трансмиссивных болезней человека. *Журнал общей биологии*. 1946; (7): 3–33.

¹«Кодекс Российской Федерации об административных правонарушениях» от 30.12.2001 N 195-ФЗ (редакция от 01.07.2021). Статья 8.35. Уничтожение редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных или растений.

3. Newman S.H., Field H.E., de Long C.E., Epstein J.N., eds. *Food and Agriculture Organization of the United Nations. Investigating the Role of Bats in Emerging Zoonoses. Balancing Ecology, Conservation and Public Health Interest. Manual No 12*. Rome: FAO Animal Production and Health; 2011.
4. 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): 112–22. <https://doi.org/10.36233/0507-4088-41>
5. 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>
6. Lederberg J., Shope R.E., Oaks S.C., eds. *Emerging Infections: Microbial Threats to Health in the United States*. Washington: National Academies Press; 1992.
7. Moratelli R., Calisher C.H. Bats and zoonotic viruses: can we confidently link bats with emerging deadly viruses? *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. 2015; 110(1): 1–22. <https://doi.org/10.1590/0074-02760150048>
8. Wang L.-F., Cowled C., eds. *Bats and Viruses: A New Frontier of Emerging Infectious Diseases*. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, Inc.; 2015. <https://doi.org/10.1002/9781118818824>
9. Макаров В.В., Лозовой Д.А. *Новые особо опасные инфекции, ассоциированные с рукокрыльями*. Владимир; 2016.
10. Corrales-Aguilar E., Schwemmler M., eds. *Bats and Viruses: Current Research and Future Trends*. Caister: Academic Press; 2020.
11. Поршаков А.М., Кононова Ю.В., Локтев В.Б., Воиро М.И. Рукокрылые как возможный резервуар опасных для человека вирусов на территории Гвинеи Республики. Часть 1. *Проблемы особо опасных инфекций*. 2018; (3): 32–9. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2018-3-32-39>
12. Поршаков А.М., Кононова Ю.В., Локтев В.Б., Воиро М.И. Рукокрылые как возможный резервуар опасных для человека вирусов на территории Гвинеи Республики. Часть 2. *Проблемы особо опасных инфекций*. 2018; (4): 20–6. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2018-4-20-26>
13. Макаров В.В., Барсуков О.Ю. Эмерджентные зоонозы, ассоциированные с рукокрыльями. *Пест-менеджмент*. 2019; (2): 18–2. <https://doi.org/10.25732/PM.2019.110.2.003>
14. Поршаков А.М., Кононова Ю.В., Лыонг Т.М. Филовирусы Юго-Восточной Азии, Китая и Европы (обзор литературы). *Журнал инфектологии*. 2019; 11(2): 5–13. <https://doi.org/10.22625/2072-6732-2019-11-2-5-13>
15. Сизикова Т.Е., Боярская Н.В., Ковальчук А.В., Лебедев В.Н., Борисевич С.В. Новые представители семейства *Filoviridae*: распространение, природные резервуары, потенциальная эпидемическая опасность. *Вестник войск РХБ защиты*. 2019; 3(4): 329–36. <https://doi.org/10.35825/2587-5728-2019-3-4-329-336>
16. 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>
17. Шестопалов А.М., Кононова Ю.В., Гаджиев А.А., Гуляева М.А., Маранди М.В., Алексеев А.Ю., и др. Биоразнообразие и эпидемический потенциал коронавирусов (*Nidovirales: Coronaviridae*) рукокрылых. *Юг России: экология, развитие*. 2020; 15(2): 17–34. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2020-2-17-34>
18. Должикова И.В., Щербинин Д.Н., Логунов Д.Ю., Гинцбург А.Л. Вирус Эбола (*Filoviridae: Ebolavirus: Zaire ebolavirus*): фатальные адаптационные мутации. *Вопросы вирусологии*. 2021; 66(1): 7–16. <https://doi.org/10.36233/0507-4088-23>
19. Puechmaillie S.J., Ar Gouilh M., Dechmann D., Fenton B., Geiselman C., Medellin R., et al. Misconceptions and misinformation about bats and viruses. *Int. J. Infect. Dis.* 2021; 105: 606–7. <https://doi.org/10.1016/j.ijid.2021.02.097>
20. Егоров А.Ю., Романова Ю.Р. Влияние глобального распределения летучих мышей на смертность у пациентов с COVID-19. *Microbiol. Indep. Res. J.* 2020; 7(1): 34–41. <https://doi.org/10.18527/2500-2236-2020-7-1-34-41>
21. Chen L., Liu B., Yang J., Jin Q. DBatVir: the database of bat-associated viruses. *Database*. 2014; 2014: bau021. <https://doi.org/10.1093/database/bau021>
22. Щелканов М.Ю., Дунаева М.Н., Москвина Т.В., Воронова А.Н., Кононова Ю.В., Воробьева В.В., и др. Каталог вирусов рукокрылых (2020). *Юг России: экология, развитие*. 2020; 15(3): 6–30. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2020-3-6-30>
23. Hermida Lorenzo R.J., Cadar D., Koundouno F.R., Juste J., Bialonski A., Baum H., et al. Metagenomic snapshots of viral components in Guinean bats. *Microorganisms*. 2021; 9(3): 599. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9030599>
24. International Committee on Taxonomy of Viruses. Available at: <https://talk.ictvonline.org> (accessed 24 July 2021).
25. Wilson D.E., Mittermeier R.A. *Handbook of the Mammals of the World. Volume 9: Bats*. Barcelona: Lynx Ediciones. 2019. Available at: <https://www.lynxeds.com/product/handbook-of-the-mammals-of-the-world-volume-9/> (accessed 24 July 2021).
26. Тиунов М.П., Крускоп С.В., Орлова М.В. *Рукокрылые Дальнего Востока России и их эктопаразиты*. М.: Перо; 2021.
27. Российская рабочая группа по рукокрылым. Available at: <https://zmmu.msu.ru/bats/rbgrhp/rbgr.htm> (accessed 20 July 2021).
28. IUCN: International Union for Conservation of Nature. Available at: <https://www.iucn.org> (accessed 24 July 2021).
29. Luis A.D., Hayman D.T.S., O'Shea T.J., Cryan P.M., Gilbert A.T., Pulliam J.R.C., et al. A comparison of bats and rodents as reservoirs of zoonotic viruses: are bats special? *Proc. Biol. Sci.* 2013; 280: 20122753. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2753>
30. Gorbunova V., Seluanov A., Kennedy B.K. The world goes bats: living longer and tolerating viruses. *Cell Metabolism*. 2020; 32(1): 31–43. <https://doi.org/10.1016/j.cmet.2020.06.013>
31. Rupprecht C., Kuzmin I., Meslin F. Lyssaviruses and rabies: current conundrums, concerns, contradictions and controversies. *F1000Research*. 2017; 6: 184. <https://doi.org/10.12688/f1000research.10416.1>
32. Epstein J.H., Anthony S.J., Islam A., Kilpatrick A.M., Ali Khan S., Balkey M.D., et al. Nipah virus dynamics in bats and implications for spillover to humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2020; 117(46): 29190–201. <https://doi.org/10.1073/pnas.2000429117>
33. WHO. Coronavirus (COVID-19) Dashboard. Available at: <https://covid19.who.int> (accessed 17 July 2021).
34. Banyard A.C., Evans J.S., Luo T.R., Fooks A.R. Lyssaviruses and bats: emergence and zoonotic threat. *Viruses*. 2014; 6(8): 2974–90. <https://doi.org/10.3390/v6082974>
35. Ботвинкин А.Д. Смертельные случаи заболевания людей бешенством в Евразии после контактов с рукокрыльями (обзор литературы). *Plecotus et al.* 2011; (14): 75–86. Available at: <https://zmmu.msu.ru/bats/biblio/rabies.pdf> (accessed 17 July 2021).
36. Kuzmin I.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.
37. Терновой В.А., Зайковская А.В., Томиленко А.А., Аксёнов В.И., Чаусов Е.В., Шестопалов А.М. Лиссавирусы у летучих мышей, обитающих на юге Западной Сибири. *Вопросы вирусологии*. 2005; 50(1): 31–4.
38. Lu Z.L., Wang W., Yin W.L., Tang H.B., Pan Y., Liang X., et al. Lyssavirus surveillance in bats of southern China's Guangxi Province. *Virus Genes*. 2013; (2): 293–301. <https://doi.org/10.1007/s11262-012-0854-2>
39. Drexler J.F., Corman V.M., Muller M.A., Maganga G.D., Vallo P., Binger T., et al. Bats host major mammalian paramyxoviruses. *Nat. Commun.* 2012; 3: 796. <https://doi.org/10.1038/ncomms1796>
40. Sharma V., Kaushik S., Kumar R., Yadav J.P., Kaushik S. Emerging trends of Nipah virus: A review. *Rev. Med. Virol.* 2019; (1): e2010. <https://doi.org/10.1002/rmv.2010>
41. Williamson K.M., Wheeler S., Kerr J., Bennett J., Freeman P., Kohlhaas J., et al. BatOneHealth field team. Hendra in the Hunter Valley. *One Health*. 2020; 10: 100162. <https://doi.org/10.1016/j.onehlt.2020.100162>
42. Kuzmin I.V., Niezgoda M., Franka R., Agwanda B., Markotter W., Breiman R.F., et al. Marburg virus in fruit bat, Kenya. *Emerg. Infect. Dis.* 2010; 16(2): 352–4. <https://doi.org/10.3201/eid1602.091269>
43. Koch L.K., Cunze S., Kochmann J., Klimpel S. Bats as putative *Zaire ebolavirus* reservoir hosts and their habitat suitability in Africa. *Sci. Rep.* 2020; 10(1): 14268. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71226-0>
44. Negredo A., Palacios G., Vázquez-Morón S., González F., Dopazo H., Molero F., et al. Discovery of an ebolavirus-like filovirus in Europe. *PLoS Pathog.* 2011; 7(10): e1002304. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1002304>

45. 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): 676–9. <https://doi.org/10.1126/science.1118391>
 46. Luk H.K.H., Li X., Fung J., Lau S.K.P., Woo P.C.Y. Molecular epidemiology, evolution and phylogeny of SARS coronavirus. *Infect. Genet. Evol.* 2019; 71: 21–30. <https://doi.org/10.1016/j.meeid.2019.03.001>
 47. Leitner T., Kumar S. Where did SARS-CoV-2 come from? *Mol. Biol. Evol.* 2020; 37(9): 2463–4. <https://doi.org/10.1093/molbev/msaa162>
 48. Ji W., Wang W., Zhao X., Zai J., Li X. Cross-species transmission of the newly identified coronavirus 2019-nCoV. *J. Med. Virol.* 2020; 92(4): 433–40. <https://doi.org/10.1002/jmv.25682>
 49. Olival K.J., Cryan P.M., Amman B.R., Baric R.S., Blehert D.S., Brook C.E., et al. Possibility for reverse zoonotic transmission of SARS-CoV-2 to free-ranging wildlife: A case study of bats. *PLoS Pathog.* 2020; 16(9): e1008758. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1008758>
 50. Wolfe N.D., Dunavan C.P., Diamond J. Origins of major human infectious diseases. *Nature*. 2007; 447(7142): 279–83. <https://doi.org/10.1038/nature05775>
 51. Patyk K., Turmelle A., Blanton J.D., Rupprecht C.E. Trends in national surveillance data for bat rabies in the United States: 2001–2009. *Vector. Borne. Zoonotic. Dis.* 2012; 12(8): 666–73. <https://doi.org/10.1089/vbz.2011.0839>
 52. Schatz J., Fooks A.R., McElhinney L., Horton D., Echevarria J., Vázquez-Moron S., et al. Bat rabies surveillance in Europe. *Zoonoses Public Health*. 2013; 60(1): 22–34. <https://doi.org/10.1111/zph.12002>
 53. Phelps K.L., Hamel L., Alhmoud N., Ali S., Bilgin R., Sidamonidze K., et al. Bat research networks and viral surveillance: gaps and opportunities in Western Asia. *Viruses*. 2019; 11(3): 240. <https://doi.org/10.3390/v11030240>
 54. Транквилевский Д.В., Жуков В.И., Царенко В.А. Вероятность заражения населения возбудителями, ассоциированными с рукокрыльями, в Российской Федерации. *Здоровье населения и среда обитания*. 2018; (3): 32–7. <https://doi.org/10.35627/2219-5238/2018-300-3-32-37>
 55. Voigt C.C., Kingston T., eds. *Bats in the Anthropocene: conservation of bats in a changing world*. Cham: Springer; 2016. https://doi.org/10.1007/978-3-319-25220-9_1
 56. Bat Conservation International. Available at: <https://www.batcon.org> (accessed 24 July 2021).
 57. UNEP/EUROBATS. Agreement on the conservation of populations of European bats. Available at: <https://www.eurobats.org/> (accessed 24 July 2021).
 58. Melber M., Gloza-Rausch F., Voigt C.C. Statement on handling of bats in times of Covid-19 regarding the IUCN Bat Specialists Groups recommendations of field activities for the protection of bats. Available at: https://bvflfedermaus.de/wp-content/uploads/2020/04/BVF_Statement_on_Handling_of_Bats_in_times_of_Covid_19.pdf (accessed 24 July 2021).
 59. Германчук В.Г., Семакова А.П., Шавина Н.Ю. Этические принципы при обращении с лабораторными животными в эксперименте с патогенными биологическими агентами I–II групп. *Проблемы особо опасных инфекций*. 2018; (4): 33–8. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2018-4-33-38>
 60. Cunningham A.A., Daszak P., Wood J.L.N. One Health, emerging infectious diseases and wildlife: two decades of progress? *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2017; 372(1725): 20160167. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0167>
- REFERENCES**
1. Baer G.M., ed. *The Natural History of Rabies*. New York, San Francisco, London: Academic press; 1975.
 2. Pavlovsky E.N. Fundamentals of the doctrine of the natural focus of vector-borne human [Osnovy ucheniya o prirodnoy ochagovosti transmissivnykh bolezney cheloveka]. *Zhurnal obshchey biologii*. 1946; (7): 3–33. (in Russian)
 3. Newman S.H., Field H.E., de Long C.E., Epstein J.N., eds. *Food and Agriculture Organization of the United Nations. Investigating the Role of Bats in Emerging Zoonoses. Balancing Ecology, Conservation and Public Health Interest. Manual No 12*. Rome: FAO Animal Production and Health; 2011.
 4. Lenshin S.V., Romashin A.V., Vyshemirsky O.I., Lvov D.K., Alkhovskiy S.V. Bats of the subtropical climate zone of the Krasnodar Territory of Russia as a possible reservoir of zoonotic viral infections [Letuchie myshi subtropicheskoy zony Krasnodarskogo kraya kak vozmozhnyy rezervuar zoonoznykh virusnykh infektsiy]. *Voprosy virusologii*. 2021; 66(2): 112–22. <https://doi.org/10.36233/0507-4088-41> (in Russian)
 5. 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>
 6. Lederberg J., Shope R.E., Oaks S.C., eds. *Emerging Infections: Microbial Threats to Health in the United States*. Washington: National Academies Press; 1992.
 7. Moratelli R., Calisher C.H. Bats and zoonotic viruses: can we confidently link bats with emerging deadly viruses? *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. 2015; 110(1): 1–22. <https://doi.org/10.1590/0074-02760150048>
 8. Wang L.-F., Cowled C., eds. *Bats and Viruses: A New Frontier of Emerging Infectious Diseases*. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, Inc.; 2015. <https://doi.org/10.1002/9781118818824>
 9. Makarov V.V., Lozovoy D.A. *New Especially Dangerous Infections Associated with Bats [Novye osobo opasnye infektsii, assotsirovannyye s rukokrylymi]*. Vladimir; 2016. (in Russian)
 10. Corrales-Aguilar E., Schwemmler M., eds. *Bats and Viruses: Current Research and Future Trends*. Caister: Academic Press; 2020.
 11. Porshakov A.M., Kononova Yu.V., Loktev V.B., Boiro M.I. *Chiroptera* as a potential reservoir of dangerous for humans viruses in the territory of the Republic of Guinea. Part 1 [Rukokrylye kak vozmozhnyy rezervuar opasnykh dlya cheloveka virusov na territorii Gvineyskoy Respubliki. Chast' 1]. *Problemy osobo opasnykh infektsiy*. 2018; (3): 32–9. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2018-3-32-39> (in Russian)
 12. Porshakov A.M., Kononova Yu.V., Loktev V.B., Boiro M.I. *Chiroptera* as a potential reservoir of dangerous for humans viruses in the territory of the Republic of Guinea. Part 2 [Rukokrylye kak vozmozhnyy rezervuar opasnykh dlya cheloveka virusov na territorii Gvineyskoy Respubliki. Chast' 2]. *Problemy osobo opasnykh infektsiy*. 2018; (4): 20–6. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2018-4-20-26> (in Russian)
 13. Makarov V.V., Barsukov O.Yu. Emerging zoonoses associated with *Chiroptera* [Emerzhentnye zoonozy, assotsirovannyye s rukokrylymi]. *Pest-menedzhment*. 2019; (2): 18–2. <https://doi.org/10.25732/PM.2019.110.2.003> (in Russian)
 14. Porshakov A.M., Kononova Yu.V., Lyong T.M. Filoviruses of Southeast Asia, China and Europe (the literature review) [Filovirusy Yugo-Vostochnoy Azii, Kitaya i Evropy (obzor literatury)]. *Zhurnal infektologii*. 2019; 11(2): 5–13. <https://doi.org/10.22625/2072-6732-2019-11-2-5-13> (in Russian)
 15. Sizikova T.E., Boyarskaya N.V., Kovalchuk A.V., Lebedev V.N., Borisevich S.V. The new members of *Filoviridae* family: distribution, natural reservoirs, potential epidemic danger [Novye predstaviteli semeystva Filoviridae: rasprostraneniye, prirodnye rezervuary, potentsial'naya epidemicheskaya opasnost']. *Vestnik voysk RKHB zashchity*. 2019; 3(4): 329–36. <https://doi.org/10.35825/2587-5728-2019-3-4-329-336> (in Russian)
 16. Lvov D.K., Alkhovskiy 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)
 17. Shestopalov A.M., Kononova Yu.V., Gadzhiev A.A., Gulyaeva M.A., Marandi M.V., Alekseev A.Yu., et al. Biodiversity and epidemic potential of *Chiroptera* coronaviruses (*Nidovirales: Coronaviridae*) [Bioraznoobrazie i epidemicheskiiy potentsial koronavirusov (Nidovirales: Coronaviridae) rukokrylykh]. *Yug Rossii: ekologiya, razvitie*. 2020; 15(2): 17–34. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2020-2-17-34> (in Russian)
 18. Dolzhikova I.V., Shcherbinin D.N., Logunov D.Yu., Gintsburg A.L. Ebola virus (*Filoviridae: Ebolavirus: Zaire ebolavirus*): fatal adaptation mutations [Virus Ebola (Filoviridae: Ebolavirus: Zaire ebolavirus): fatal'nye adaptatsionnyye mutatsii]. *Voprosy virusologii*. 2021; 66(1): 7–16. <https://doi.org/10.36233/0507-4088-23> (in Russian)
 19. Puechmaillie S.J., Ar Gouilh M., Dechmann D., Fenton B., Geiselman C., Medellín R., et al. Misconceptions and misinformation

- about bats and viruses. *Int. J. Infect. Dis.* 2021; 105: 606–7. <https://doi.org/10.1016/j.ijid.2021.02.097>
20. Egorov A.Yu., Romanova Yu.R. The impact of the global distribution of bats on mortality in COVID-19 patients [Vliyaniye global'nogo raspredeleniya letuchikh myshey na smertnost' u patsientov s COVID-19]. *Microbiol. Indep. Res. J.* 2020; 7(1): 34–41. <https://doi.org/10.18527/2500-2236-2020-7-1-34-41> (in Russian)
 21. Chen L., Liu B., Yang J., Jin Q. DBatVir: the database of bat-associated viruses. *Database.* 2014; 2014: bau021. <https://doi.org/10.1093/database/bau021>
 22. Shchelkanov M.Yu., Dunaeva M.N., Moskvina T.V., Voronova A.N., Kononova Yu.V., Vorob'eva V.V., et al. Catalogue of Chiropteran viruses (2020) [Katalog virusov rukokrylykh (2020)]. *Yug Rossii: ekologiya, razvitie.* 2020; 15(3): 6–30. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2020-3-6-30> (in Russian)
 23. Hermida Lorenzo R.J., Cadar D., Koundouno F.R., Juste J., Bialonski A., Baum H., et al. Metagenomic snapshots of viral components in Guinean bats. *Microorganisms.* 2021; 9(3): 599. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9030599>
 24. International Committee on Taxonomy of Viruses. Available at: <https://talk.ictvonline.org> (accessed 24 July 2021).
 25. Wilson D.E., Mittermeier R.A. *Handbook of the Mammals of the World. Volume 9: Bats.* Barcelona: Lynx Ediciones. 2019. Available at: <https://www.lynxeds.com/product/handbook-of-the-mammals-of-the-world-volume-9/> (accessed 24 July 2021).
 26. Tiunov M.P., Kruskop S.V., Orlova M.V. *Bats of Russian Far East and their ectoparasites [Rukokrylye Dal'nego Vostoka Rossii i ikh ektoparazity]*. Moscow: Pero; 2021. (in Russian)
 27. Russian Working Group on Bats [Rossiyskaya rabochaya gruppya po rukokrylym]. Available at: <https://zmmu.msu.ru/bats/rbgrhp/rbrg.htm> (accessed 20 July 2021). (in Russian)
 28. IUCN: International Union for Conservation of Nature. Available at: <https://www.iucn.org> (accessed 24 July 2021).
 29. Luis A.D., Hayman D.T.S., O'Shea T.J., Cryan P.M., Gilbert A.T., Pulliam J.R.C., et al. A comparison of bats and rodents as reservoirs of zoonotic viruses: are bats special? *Proc. Biol. Sci.* 2013; 280: 20122753. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2753>
 30. Gorbunova V., Seluanov A., Kennedy B.K. The world goes bats: living longer and tolerating viruses. *Cell Metabolism.* 2020; 32(1): 31–43. <https://doi.org/10.1016/j.cmet.2020.06.013>
 31. Rupprecht C., Kuzmin I., Meslin F. Lyssaviruses and rabies: current conundrums, concerns, contradictions and controversies. *F1000Research.* 2017; 6: 184. <https://doi.org/10.12688/f1000research.10416.1>
 32. Epstein J.H., Anthony S.J., Islam A., Kilpatrick A.M., Ali Khan S., Balkey M.D., et al. Nipah virus dynamics in bats and implications for spillover to humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2020; 117(46): 29190–201. <https://doi.org/10.1073/pnas.2000429117>
 33. WHO. Coronavirus (COVID-19) Dashboard. Available at: <https://covid19.who.int> (Accessed 17 July 2021).
 34. Banyard A.C., Evans J.S., Luo T.R., Fooks A.R. Lyssaviruses and bats: emergence and zoonotic threat. *Viruses.* 2014; 6(8): 2974–90. <https://doi.org/10.3390/v6082974>
 35. Botvinkin A.D. Fatal human cases of rabies in Eurasia after contacts with *Chiroptera* (the literature review) [Smertel'nye sluchai zabolevaniya lyudey beshenstvom v Evrazii posle kontaktov s rukokrylymi (obzor literatury)]. *Plecotus et al.* 2011; (14): 75–86. Available at: <https://zmmu.msu.ru/bats/biblio/rabies.pdf> (accessed 17 July 2021). (in Russian)
 36. Kuzmin I.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.
 37. Ternovoy V.A., Zaykovskaya A.V., Tomilenko A.A., Aksenov V.I., Chausov E.V., Shestopalov A.M. Lyssavirus in bats residing in the south of West Siberia [Lissavirusy u letuchikh myshey, obitayushchikh na yuge Zapadnoy Sibiri]. *Voprosy virusologii.* 2005; 50(1): 31–4. (in Russian)
 38. Lu Z.L., Wang W., Yin W.L., Tang H.B., Pan Y., Liang X., et al. Lyssavirus surveillance in bats of southern China's Guangxi Province. *Virus Genes.* 2013; (2): 293–301. <https://doi.org/10.1007/s11262-012-0854-2>
 39. Drexler J.F., Corman V.M., Muller M.A., Maganga G.D., Vallo P., Binger T., et al. Bats host major mammalian paramyxoviruses. *Nat. Commun.* 2012; 3: 796. <https://doi.org/10.1038/ncomms1796>
 40. Sharma V., Kaushik S., Kumar R., Yadav J.P., Kaushik S. Emerging trends of Nipah virus: A review. *Rev. Med. Virol.* 2019; (1): e2010. <https://doi.org/10.1002/rmv.2010>
 41. Williamson K.M., Wheeler S., Kerr J., Bennett J., Freeman P., Kohlhagen J., et al. BatOneHealth field team. Hendra in the Hunter Valley. *One Health.* 2020; 10: 100162. <https://doi.org/10.1016/j.onehlt.2020.100162>
 42. Kuzmin I.V., Niezgoda M., Franka R., Agwanda B., Markotter W., Breiman R.F., et al. Marburg virus in fruit bat, Kenya. *Emerg. Infect. Dis.* 2010; 16(2): 352–4. <https://doi.org/10.3201/eid1602.091269>
 43. Koch L.K., Cunze S., Kochmann J., Klimpel S. Bats as putative Zaire ebolavirus reservoir hosts and their habitat suitability in Africa. *Sci. Rep.* 2020; 10(1): 14268. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71226-0>
 44. Negrodo A., Palacios G., Vázquez-Morón S., González F., Dopazo H., Molero F., et al. Discovery of an ebolavirus-like filovirus in Europe. *PLoS Pathog.* 2011; 7(10): e1002304. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1002304>
 45. 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): 676–9. <https://doi.org/10.1126/science.1118391>
 46. Luk H.K.H., Li X., Fung J., Lau S.K.P., Woo P.C.Y. Molecular epidemiology, evolution and phylogeny of SARS coronavirus. *Infect. Genet. Evol.* 2019; 71: 21–30. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2019.03.001>
 47. Leitner T., Kumar S. Where did SARS-CoV-2 come from? *Mol. Biol. Evol.* 2020; 37(9): 2463–4. <https://doi.org/10.1093/molbev/msaa1162>
 48. Ji W., Wang W., Zhao X., Zai J., Li X. Cross-species transmission of the newly identified coronavirus 2019-nCoV. *J. Med. Virol.* 2020; 92(4): 433–40. <https://doi.org/10.1002/jmv.25682>
 49. Olival K.J., Cryan P.M., Amman B.R., Baric R.S., Blehert D.S., Brook C.E., et al. Possibility for reverse zoonotic transmission of SARS-CoV-2 to free-ranging wildlife: A case study of bats. *PLoS Pathog.* 2020; 16(9): e1008758. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1008758>
 50. Wolfe N.D., Dunavan C.P., Diamond J. Origins of major human infectious diseases. *Nature.* 2007; 447(7142): 279–83. <https://doi.org/10.1038/nature05775>
 51. Patyk K., Turmelle A., Blanton J.D., Rupprecht C.E. Trends in national surveillance data for bat rabies in the United States: 2001–2009. *Vector. Borne. Zoonotic. Dis.* 2012; 12(8): 666–73. <https://doi.org/10.1089/vbz.2011.0839>
 52. Schatz J., Fooks A.R., McElhinney L., Horton D., Echevarria J., Vázquez-Morón S., et al. Bat rabies surveillance in Europe. *Zoonoses Public Health.* 2013; 60(1): 22–34. <https://doi.org/10.1111/zph.12002>
 53. Phelps K.L., Hamel L., Alhmodou N., Ali S., Bilgin R., Sidamonidze K., et al. Bat research networks and viral surveillance: gaps and opportunities in Western Asia. *Viruses.* 2019; 11(3): 240. <https://doi.org/10.3390/v11030240>
 54. Trankvilevskiy D.V., Zhukov V.I., Tsarenko V.A. The probability of infection of the population by pathogens associated with *Chiroptera* in the Russian Federation [Veroyatnost' zarazheniya naseleniya vzbuditelyami, assotsirovannymi s rukokrylymi, v Rossiyskoy Federatsii]. *Zdorov'e naseleniya i sreda obitaniya.* 2018; (3): 32–7. <https://doi.org/10.35627/2219-5238/2018-300-3-32-37> (in Russian)
 55. Voigt C.C., Kingston T., eds. *Bats in the Anthropocene: conservation of bats in a changing world.* Cham: Springer; 2016. https://doi.org/10.1007/978-3-319-25220-9_1
 56. Bat Conservation International. Available at: <https://www.batcon.org> (accessed 24 July 2021).
 57. UNEP/EUROBATS. Agreement on the conservation of populations of European bats. Available at: <https://www.eurobats.org/> (Accessed 24 July 2021).
 58. Melber M., Gloza-Rausch F., Voigt C.C. Statement on handling of bats in times of Covid-19 regarding the IUCN Bat Specialists Groups recommendations of field activities for the protection of bats. Available at: https://bvffledermaus.de/wp-content/uploads/2020/04/BVF_Statement_on_Handling_of_Bats_in_times_of_Covid_19.pdf (Accessed 24 July 2021).
 59. Germanchuk V.G., Semakova A.P., Shavina N.Yu. Ethical Principles for Handling Laboratory Animals in an Experiment with Pathogenic Biological Agents of the I–II Groups [Eticheskije printsipy pri obrabotke s laboratornymi zhivotnymi v eksperimente s patogennymi biologicheskimi agentami I–II gruppy]. *Problemy osobno opasnykh infektsiy.* 2018; (4): 33–8. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2018-4-33-38> (in Russian)
 60. Cunningham A.A., Daszak P., Wood J.L.N. One Health, emerging infectious diseases and wildlife: two decades of progress? *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2017; 372(1725): 20160167. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0167>