



ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

DOI: <https://doi.org/10.36233/0507-4088-165>

© КОЛЛЕКТИВ АВТОРОВ, 2023

Хантавирусы (Hantaviridae: *Orthohantavirus*), циркулирующие среди насекомых на Дальнем Востоке России

Яшина Л.Н.¹, Иванов Л.И.², Компанец Г.Г.³, Здановская Н.И.², Карташов М.Ю.¹

¹ФБУН «Государственный научный центр вирусологии и биотехнологии «Вектор» Роспотребнадзора, 630559, р.п. Кольцово, Новосибирская область, Россия;

²ФКУЗ «Хабаровская противочумная станция» Роспотребнадзора, 680031, г. Хабаровск, Россия;

³ФГАОУ ВО «Дальневосточный федеральный университет», 690950, г. Владивосток, Россия

Введение. Насекомоядные являются новым природным резервуаром хантавирусов (*Hantaviridae*), широко распространённых по всему миру. Четыре вида хантавирусов, ассоциированных с буроzubками, выявлены в двух регионах Дальнего Востока РФ: два генетических варианта вируса Seewis (SWSV), вирусы Lena River (LENV), Kenkeme (KKMV) и Yakeshi (YKSV).

Цель работы – исследование географического распространения хантавирусов среди буроzubок рода *Sorex* в южной части Дальнего Востока.

Материалы и методы. Образцы лёгочной ткани буроzubок, отловленных в четырёх административных регионах Дальнего Востока, исследовали на присутствие РНК хантавирусов в полимеразной цепной реакции с обратной транскрипцией (ОТ-ПЦР). Филогенетический анализ полученных последовательностей вирусного генома проводили с использованием программы MEGA-X.

Результаты. Установлена циркуляция хантавирусов в буроzubках рода *Sorex* в Еврейской автономной области, Хабаровском, Приморском краях и в Сахалинской области. На острове Сахалин нами был обнаружен новый генетический вариант вируса YKSV и его новый природный носитель – когтистая буроzubка (*S. ungiuculatus*). Показано, что вариант ARTV-Sc вируса SWSV циркулирует на побережье Хабаровского и Приморского краёв среди *S. caecutiens*. Вирусы KKMV и SWSV (вариант ARTV-St) обнаружены в Еврейской автономной области среди *S. roboratus* и *S. tundrensis* соответственно.

Заключение. Установлено распространение хантавирусов в буроzubках рода *Sorex* на всей исследованной территории Дальнего Востока России. Полученные результаты свидетельствуют о коэволюции хантавирусов SWSV, KKMV и YKSV с их природными носителями в ареалах их обитания.

Ключевые слова: хантавирус; насекомоядные; буроzubка; филогенетический анализ

Для цитирования: Яшина Л.Н., Иванов Л.И., Компанец Г.Г., Здановская Н.И., Карташов М.Ю. Хантавирусы (*Hantaviridae: Orthohantavirus*), циркулирующие среди насекомых на Дальнем Востоке России. *Вопросы вирусологии*. 2023; 68(1): 79-85. DOI: <https://doi.org/10.36233/0507-4088-165>

Для корреспонденции: Яшина Людмила Николаевна, д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник отдела геномных исследований, ФБУН «Государственный научный центр вирусологии и биотехнологии «Вектор» Роспотребнадзора, 630559, р.п. Кольцово, Новосибирская область, Россия. E-mail: yashina@vector.nsc.ru

Участие авторов: Яшина Л.Н. – концепция и дизайн исследования, проведение экспериментов, сбор, анализ и интерпретация данных, подготовка текста; Иванов Л.И. – концепция и дизайн исследования, проведение экспериментов, сбор, анализ и интерпретация данных, подготовка текста; Компанец Г.Г., Здановская Н.И., Карташов М.Ю. – проведение экспериментов.

Финансирование. Исследование выполнено за счёт государственного бюджета.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Этическое утверждение. Авторы подтверждают соблюдение институциональных и национальных стандартов по использованию лабораторных животных в соответствии с Consensus Author Guidelines for Animal Use (IAVES, 2010, July 23). Протокол исследования одобрен Этическим комитетом ФГАОУ ВО «Дальневосточный федеральный университет» (протокол № 1 от 01.04.2011).

Поступила 08.01.2023

Принята в печать 17.02.2023

Опубликована 28.02.2023

ORIGINAL STUDY ARTICLE

DOI: <https://doi.org/10.36233/0507-4088-165>

Shrew-borne hantaviruses (Hantaviridae: *Orthohantavirus*) in the Far East of Russia

Liudmila N. Yashina¹, Leonid I. Ivanov², Nina I. Zdanovskaya², Galina G. Kompanets³, Mikhail Yu. Kartashov¹

¹State Research Center of Virology and Biotechnology “VECTOR” of Rospotrebnadzor, 630559, Koltsovo, Novosibirsk Region, Russia;

²Khabarovsk Antiplague Station of Rospotrebnadzor, 680031, Khabarovsk, Russia;

³Far Eastern Federal University, 690950, Vladivostok, Russia

Introduction. Insectivores are newly recognized hantaviral reservoir worldwide. Four distinct shrew-borne hantaviruses (family *Hantaviridae*) have been identified in two regions located in southern and northern part of the Russian Far East, two genetic variants of Seewis virus (SWSV), Lena River virus (LENV), Kenkeme virus (KKMV) and Yakeshi virus (YKSV). Here, we describe geographic distribution of shrew-borne hantaviruses in southern part of the Russian Far East: Jewish Autonomous region, Khabarovsk Krai, Primorsky Krai and Sakhalin region.

Materials and methods. Lung samples from shrews of genus *Sorex*, captured in the four regions of Far Eastern Russia, were examined for hantavirus RNA using reverse transcription polymerase chain reaction (RT-PCR). Phylogenetic analysis of the partial nucleotide sequences of viral genome was conducted using MEGA X software.

Results. New genetic variant of YKSV was identified in new reservoir host, long-clawed shrew (*S. ungiuculatus*) from Sakhalin Island. Genetic variant of SWSV, ARTV-Sc, has been found to circulate among *S. caecutiens* on the seacoast of Khabarovsk and Primorsky Krai. KKMV virus and second genetic variant of SWSV, ARTV-St, were found in *S. roboratus* and *S. tundrensis*, respectively from Jewish Autonomous region.

Conclusion. Sorex-borne hantaviruses were found in all studied regions of Far Eastern Russia. Our results demonstrated co-evolution of SWSV, KKMV, and YKSV viruses throughout the geographic distribution of its hosts.

Keywords: *hantavirus; insectivores; shrew; phylogenetic analysis*

For citation: Yashina L.N., Ivanov L.I., Kompanets G.G., Zdanovskaya N.I., Kartashov M.Yu. Shrew-borne hantaviruses (Hantaviridae: *Orthohantavirus*) in the Far East of Russia. *Problems of Virology (Voprosy Virusologii)*. 2023; 68(1): 79-85 (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.36233/0507-4088-165>

For correspondence: Liudmila N. Yashina, Dr Sci. (Biol.), Leading Researcher of the Department of Genomic Research, State Research Center of Virology and Biotechnology “VECTOR” of Rospotrebnadzor, 630559, Koltsovo, Novosibirsk Region, Russia. E-mail: yashina@vector.nsc.ru

Information about the authors:

Yashina L.N., <https://orcid.org/0000-0003-2844-7835>

Ivanov L.I., <https://orcid.org/0000-0003-0349-837X>

Kompanets G.G., <https://orcid.org/0000-0001-7315-6119>

Zdanovskaya N.I., <https://orcid.org/0000-0001-5507-7521>

Kartashov M.Yu., <https://orcid.org/0000-0002-7857-6822>

Contribution: Yashina L.N. – the study concept and design, conducting of the experiments, collection, analysis and interpretation of the data, preparing of the text; Ivanov L.I. – the study concept and design, conducting of the experiments, collection, analysis and interpretation of the data, preparing of the text; Kompanets G.G., Zdanovskaya N.I., Kartashov M.Yu. – conducting of the experiments.

Funding. The research was funded by the state budget.

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

Ethics approval. Авторы подтверждают соблюдение институциональных и национальных стандартов по использованию лабораторных животных в соответствии с Consensus Author Guidelines for Animal Use (IAVES, 2010, July 23). The research protocol was approved by the Ethics Committee of the Far Eastern Federal University (protocol No. 1 dated Apr 1, 2011).

Received 08 January 2023

Accepted 17 February 2023

Published 28 February 2023

Введение

Хантавирусы, принадлежащие семейству *Hantaviridae* рода *Orthohantavirus*, широко распространены во многих регионах мира и являются возбудителями двух клинических форм заболевания человека – геморрагической лихорадки с почечным синдромом и хантавирусного кардио-лёгочного синдрома, для которых международным сообществом хантавиру-

сологов предлагается использовать новый общий термин – хантавирусное заболевание [1]. Со времён открытия первого хантавируса от полевой мыши грызуны отряда *Rodentia* считались основным природным резервуаром хантавирусов, однако исследования последних лет установили более широкий круг млекопитающих хозяев, включая насекомоядных (отряд *Eulipotyphla*) и рукокрылых (отряд *Chiroptera*) [2].

Активное изучение хантавирусов в новых природных резервуарах, их видового состава, распространения и патогенного потенциала привело к открытию 26 новых хантавирусов среди насекомоядных и 7 видов среди летучих мышей в географически удалённых районах на трёх континентах [3]. Наиболее важным фактом явилось серологическое доказательство инфицирования людей хантавирусами, циркулирующими среди насекомоядных и рукокрылых в Азии и Африке [4, 5].

В России исследования проводились на территории азиатской части страны. В Сибири среди насекомоядных были обнаружены пять хантавирусов: Сивис (SWSV), Алтай (ALTV), Артыбаш (ARTV), Кенкеме (KKMV), Академ (ACDV). Вирус SWSV, первоначально выявленный на территории Европы от обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus*), широко распространён на территории Сибири от Омской области до озера Байкал [6]. SWSV был обнаружен в нескольких видах бурозубок рода *Sorex*, включая обыкновенную, тундряную (*S. tundrensis*) и крупнозубую (*S. daphaenodon*). В дополнение к SWSV, относящемуся к роду *Orthohantavirus*, в обыкновенной бурозубке в Республике Алтай и Томской области был открыт ранее неизвестный значительно отличающийся вирус, названный вирусом Алтай (ALTV) [7, 8]. Филогенетический анализ показал, что новый вирус наиболее близок к роду *Mobatvirus*, включающему в основном хантавирусы от летучих мышей, что указывает на межвидовой переход в ходе его эволюции [8]. В популяциях средних бурозубок (*S. caecutiens*) Республики Алтай и Красноярского края был обнаружен вирус Артыбаш (ARTV) [9]. Согласно новой классификации, вирус ARTV отнесён к отдельному генетическому варианту ARTV-Sc вируса SWSV [10]. На территории Алтайского края среди плоскочерепных бурозубок (*S. roboratus*) выявлен вирус Кенкеме (KKMV), впервые найденный в том же виде носителей в Республике Саха [11, 12]. Недавние исследования сибирских кротов (*Talpa altaica*) на территории Западной Сибири установили среди них циркуляцию ранее неизвестного вируса Академ (ACDV) [13].

На Дальнем Востоке России в южной части Хабаровского края и Республике Саха были выявлены и идентифицированы четыре вида хантавирусов. Совместная циркуляция двух значительно различающихся вирусов Лена (LENV) и варианта ARTV-Sc вируса SWSV была обнаружена в популяциях средней бурозубки (*S. caecutiens*) в Хабаровском крае и Республике Саха [7, 14]. На основе получения и анализа полноразмерных геномов выдвинута гипотеза, что хантавирусы ALTV и LENV возникли в ходе эволюции в результате межвидового перехода предкового хантавируса летучих мышей к насекомоядным и его последующего распространения среди бурозубок рода *Sorex* на территории Евразии [8]. Второй генетически различающийся вариант вируса SWSV, ранее называемый ARTV-St, был обнаружен среди *S. tundrensis* на юге Хабаровского края [14]. В Хабаровском крае и Республике Саха среди плоско-

черепных бурозубок установлена циркуляция вируса KKMV, а в Хабаровском крае в таежных бурозубках (*S. isodon*) был найден вирус Yakeshi (YKSV), ранее выявленный в том же носителе на приграничной территории Китая [11, 14, 15].

Целью исследования было дальнейшее изучение циркуляции хантавирусов среди насекомоядных на территории Дальнего Востока, их видового состава и распространения.

Материалы и методы

Экспедиции по отлову мелких млекопитающих и сбору образцов были проведены в период 2011, 2015–2017 гг. на территории Дальнего Востока России. Отлов мелких млекопитающих и отбор образцов осуществляли в соответствии с протоколом и рекомендациями по безопасной работе согласно МУ 3.1.1029-01 (утв. 06.04.2001 г.). Авторы подтверждают соблюдение институциональных и национальных стандартов по использованию лабораторных животных в соответствии с Consensus Author Guidelines for Animal Use (IAVES, 2010, July 23). Отобранные ткани лёгких помещали в жидкий азот либо в стабилизирующий раствор RNAlater (QIAGEN GmbH, Германия) для последующего выделения РНК и её анализа методом полимеразной цепной реакции с обратной транскрипцией (ОТ-ПЦР). Для подтверждения таксономической принадлежности бурозубок, определённой экспертами-зоологами, было проведено определение и сравнение с базой данных GenBank фрагмента гена цитохрома b митохондриальной ДНК.

Вирусную кДНК (комплементарную) синтезировали с использованием ОТ Thermo Scientific RevertAid Premium Reverse Transcriptase (Thermo Fisher Scientific, США) и родоспецифического праймера HPS (5'-TAG-TAGTAGACTCC). Продукты двухраундовой амплификации получали с использованием двух серий праймеров по стандартному протоколу с использованием Hot start Taq ДНК-полимеразы производства фирмы «СибЭнзайм» (Новосибирск). Первая серия праймеров и условия проведения реакции были описаны ранее [16], вторая серия праймеров была выбрана авторами и описана в работе L.N. Yashina и соавт. [8].

Выравнивание нуклеотидных последовательностей осуществляли с помощью алгоритма MUSCLE в программе MEGA X [17]. Для построения филогенетических деревьев использован метод максимального правдоподобия (Maximum Likelihood) с моделью эволюции GTR + G + I. Вычисления проводили для 1000 итераций.

Результаты

В период 2011 и 2015–2017 гг. в Еврейской автономной области (ЕАО), Приморском и Хабаровском краях, Сахалинской области было отловлено 43 бурозубки (**рис. 1, таблица**). Все образцы были протестированы методом ОТ-ПЦР с использованием праймеров для L-сегмента генома. Хантавирусная РНК была выявлена в образцах от 13 бурозубок, отловленных во всех исследованных регионах в 7 из 9 выбранных

точек: окрестностях Биробиджана, Ленинского, Николаевки (ЕАО); Токи и Ландыши (Хабаровский край), Владивостока (Приморский край), Холмска (Сахалинская область) (таблица). РНК-положительный образец с острова Сахалин дополнительно анализировали с использованием праймеров к S-сегменту генома. Полученные нуклеотидные последовательности депонированы в банке данных GenBank под номерами MG888369 – MG888373, MG888375, MG860921, MZ062428 – MZ062433, ON858829. Филогенетический анализ частичной 426-нуклеотидной последовательности гена цитохрома b идентифицировал носителей вируса как *S. tundrensis*, *S. caecutiens*, *S. roboratus* и *S. unguiculatus* (номера в банке данных MG888386, MG888400 – MG888401, ON858826 – ON858828).

Филогенетический анализ, основанный на фрагментах 346 нуклеотидных остатков (н.о.) L-сегмента генома, выявил среди новых РНК-изолятов три вида хантавирусов: варианты вируса SWSV (ARTV-Sc и SWSV-St), KKMV и YKSV (рис. 2). Анализ нуклеотидных последовательностей 6 РНК-изолятов от *S. caecutiens* показал их принадлежность к виру-

су SWSV (ARTV-Sc), ранее выявленному от средних бурозубок в окрестностях Хабаровска и в Республике Саха [7, 14]. Установлено, что новые вирусные последовательности от *S. caecutiens* образуют две генетические подгруппы, отличающиеся по нуклеотидным последовательностям на 8,5–9,8%. РНК-изоляты от средних бурозубок, отловленных на побережье Хабаровского и Приморского краёв, близки к генетическому варианту вируса из окрестностей Хабаровска (Galkino-Sc2712) и отличаются от РНК-изолятов вируса из географически более удалённой Республики Саха (MSB8558) на 12,7–15,0%. РНК-изолят Nikolaevka-Sc667 из ЕАО наиболее близок второй дальневосточной подгруппе, включающей образцы из Большехехирского заповедника Хабаровского края (Khekhtsir-Sc1126).

Новые нуклеотидные последовательности вируса SWSV, обнаруженные в образцах от *S. tundrensis* (вариант ARTV-St) из ЕАО, группируются с последовательностью от того же вида носителей (Galkino-St2714) из Хабаровска, уровень их различия не превышает 5,6%. Различия РНК-изолятов вируса SWSV

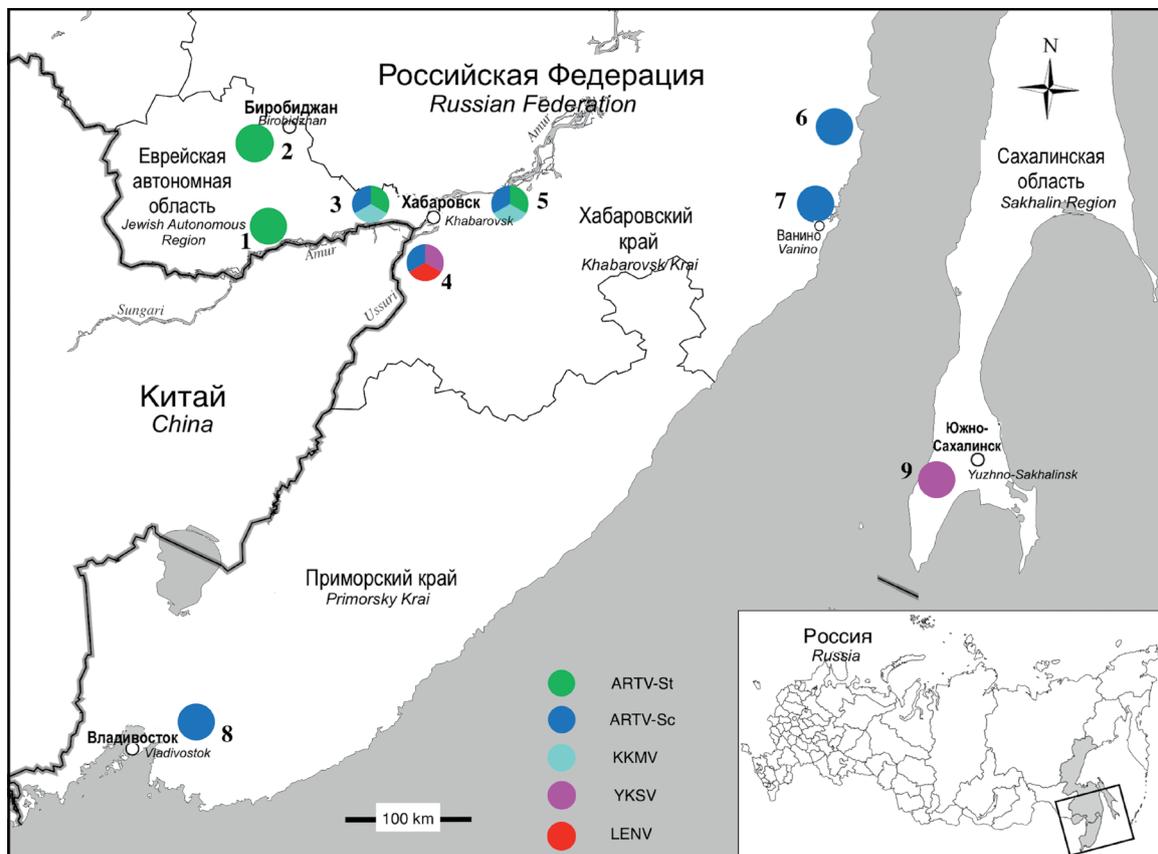


Рис. 1. Расположение точек отлова на территории Дальнего Востока России (включая ранее проведённые исследования), где были выявлены инфицированные хантавирусами бурозубки рода *Sorex*: 1) Ленинское, 2) Биробиджан, 3) Николаевка, 4) Хехцир, 5) Галкино, 6) Ландыши, 7) Токи, 8) окрестности Владивостока, 9) Холмск. Идентифицированные хантавирусы обозначены цветом: SWSV/ARTV-Sc (синий), SWSV/ARTV-St (зеленый), KKMV (сине-зеленый), YKSV (малиновый), LENV (красный).

Fig. 1. The locations of the collection sites in the Far East of Russia (including previous studies), where hantavirus-infected shrews of genus *Sorex* were captured: 1) Leninskoye, 2) Birobidzhan, 3) Nikolaevka, 4) Khekhtsir, 5) Galkino, 6) Lili, 7) Toki, 8) suburbs of Vladivostok City, 9) Holmsk. Detected hantaviruses are designated with following colors: SWSV/ARTV-Sc (dark blue), SWSV/ARTV-St (green), KKMV (blue), YKSV (magenta), LENV (red).

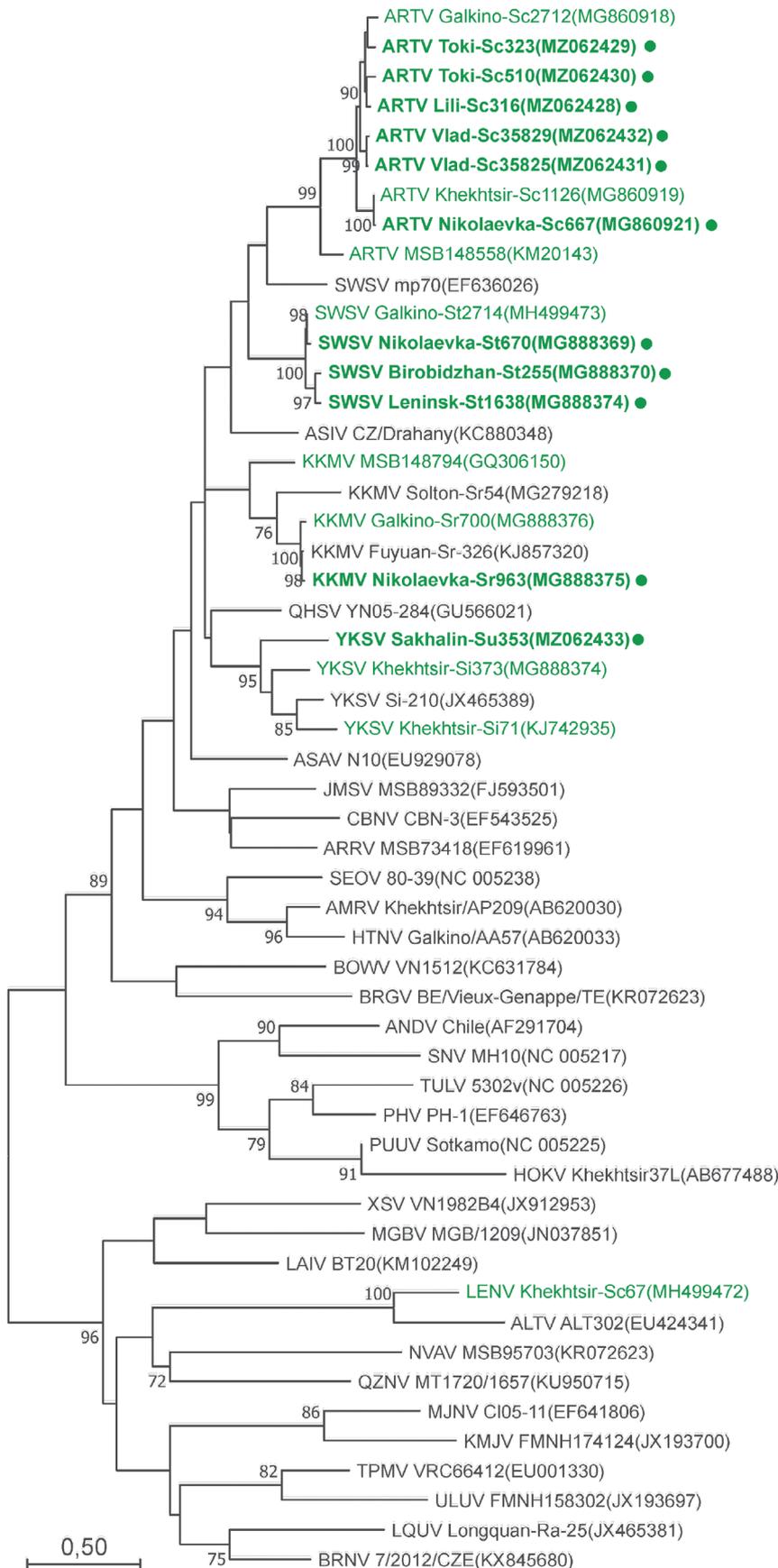


Рис. 2. Филогенетическое дерево, отображающее взаимосвязи российских РНК-изолятов хантавирусов, ассоциированных с буроzubками рода *Sorex* (зелёный шрифт), выявленных на Дальнем Востоке России, и штаммов хантавирусов из других регионов мира от насекомоядных, грызунов и летучих мышей. Деревья построены на основе фрагмента L-сегмента генома методом максимального правдоподобия с использованием модели GTR + I + G, индексы поддержки рассчитаны для 1000 повторов. Жирным шрифтом и кружком выделены исследованные РНК-изоляты хантавирусов.

Fig. 2. Phylogenetic tree of *Sorex*-borne hantaviruses (colored in green) identified in the Far East of Russia in relationship to strains from insectivores, rodents and bats from other regions of the world. Tree, generated by maximum-likelihood method, was based on the L segment sequences, under the best-fit GTR + I + G model with 1000 bootstrap replicates. Strains from this study are shown in bold lettering and circles.

Таблица. Выявление инфицированных хантавирусами бурозубок рода *Sorex* методом ОТ-ПЦР на Дальнем Востоке России
Table. Prevalence of hantavirus infection as determined by RT-PCR in *Sorex* species in the Russian Far East

Регион Region	Место отлова Trap locality	Вид Species	Год Year	Число положительных/ исследованных РНК Hantavirus Positive/Tested for RNA	Вирус Virus
Еврейская автономная область Jewish Autonomous region	Ленинское Leninskoye	<i>S. tundrensis</i>	2016	2/5	ARTV-St
	Биробиджан Birobidzhan	<i>S. tundrensis</i>	2016	2/5	ARTV-St
	Николаевка Nikolaevka	<i>S. tundrensis</i>	2016	1/2	ARTV-St
		<i>S. caecutiens</i>	2016	1/2	ARTV-Sc
		<i>S. roboratus</i>	2017	1/1	KKMV
	Приамурское Priamurskoye	<i>S. tundrensis</i>	2017	0/2	–
Хабаровский край Khabarovsk Krai	Токи Toki	<i>S. caecutiens</i>	2011	1/4	ARTV-Sc
		<i>S. caecutiens</i>	2017	1/1	ARTV-Sc
	Ванино Vanino	<i>S. caecutiens</i>	2011	0/1	–
		<i>S. daphaenodon</i>	2011	0/1	
		<i>S. unguiculatus</i>	2011	0/1	
		<i>S. caecutiens</i>	2017	0/3	
Ландыши Landyshi	<i>S. caecutiens</i>	2011	1/1	ARTV-Sc	
Приморский край Primorsky Krai	Владивосток Vladivostok	<i>S. caecutiens</i>	2015	2/6	ARTV-Sc
Сахалинская область Sakhalin region	Холмск Holmsk	<i>S. unguiculatus</i>	2015	1/6	YKSV

от двух видов носителей – *S. caecutiens* и *S. tundrensis* – составило 19,3–20,9% для нуклеотидных и 1,7–2,6% для аминокислотных последовательностей.

Анализ нуклеотидной последовательности, полученной из тканей лёгких *S. roboratus*, отловленной в ЕАО (Nikolaevka-Sr963), установил её принадлежность к вирусу KKMV (рис. 2). Новая нуклеотидная последовательность отличалась от ранее опубликованных из Хабаровска (Galkino-Sr700) и Китая (Fuyuan-Sr326) на 0,7–2,9% и значительно сильнее (15,7–17,6%) – от географически удалённых изолятов из Алтайского края (Solton-Sr54) и Республики Саха (MSB148794). Различие аминокислотных последовательностей составило 0,9–1,7%.

Вирусная последовательность, выявленная от когитистой бурозубки (*S. unguiculatus*) с острова Сахалин, филогенетически группируется с изолятами вируса YKSV от *S. isodon*, ранее найденными в окрестностях Хабаровска (Khekhtsir-Si71, Khekhtsir-Si373) и Китае (Si-210). Уровень различия изолятов вируса YKSV от разных природных носителей составил для L-сегмента 16,0–18,6% для нуклеотидных и 2,8–3,5% – для аминокислотных последовательностей. Анализ последовательности S-сегмента генома (730 н.о.) нового изолята Sakhalin-Su353 выявил 18,9–20,4% нуклеотидных и 3,5% аминокислотных различий в сравнении с последовательностями от *S. isodon*.

Обсуждение

Среди отловленных средних бурозубок не был обнаружен вирус LENV, что могло быть связано с ограниченным числом исследованных животных. Согласно нашим данным, уровень инфицированности бурозубок вирусом LENV относительно низок [14]. Ранее вирус LENV был обнаружен в одном образце от *S. caecutiens*, отловленных в окрестностях Хабаровска, в то время как ARTV-Sc найден в пяти из тех же 59 исследованных образцов. Одна из возможных причин – различная чувствительность к вирусам у природных носителей за счёт разной эволюционной истории. Вирусы SWSV, KKMV и YKSV филогенетически отнесены к роду *Orthohantavirus*. Долговременная коэволюция между вирусом SWSV (вариант ARTV-Sc) и его хозяином обеспечивает лучшую восприимчивость носителя к вирусу SWSV (ARTV-Sc) по сравнению с LENV (род *Mobatvirus*), для которого выявлен межвидовой перебор от другого хозяина в ходе эволюционной истории. Эта гипотеза требует дальнейшей проверки, включая изоляцию вирусов.

Заключение

Таким образом, нами показано широкое распространение хантавируса SWSV (вариант ARTV-Sc) в популяциях средних бурозубок в новых очагах на территории ЕАО, Хабаровского и Приморского краёв и вирусов

SWSV (вариант ARTV-St) и ККМВ в ЕАО среди тундряных и плоскочерепных бурозубок соответственно. На острове Сахалин обнаружен новый вариант вируса YKSV и его новый природный носитель – *S. unguiculatus* в дополнение к ранее известному носителю *S. isodon*, населяющему материковую часть Дальнего Востока России. Полученные результаты свидетельствуют о коэволюции хантавирусов SWSV, ККМВ и YKSV с природными носителями в ареалах их обитания.

ЛИТЕРАТУРА

1. Clement J., Maes P., Lagrou K., Van Ranst M., Lameire N. A unifying hypothesis and a single name for a complex globally emerging infection: hantavirus disease. *Eur. J. Clin. Microbiol. Infect. Dis.* 2012; 31(1): 1–5. <https://doi.org/10.1007/s10096-011-1456-y>
2. Zhang Y.Z. Discovery of hantaviruses in bats and insectivores and the evolution of the genus Hantavirus. *Virus Res.* 2014; 187: 15–21. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2013.12.035>
3. Arai S., Yanagihara R. Genetic diversity and geographic distribution of bat-borne hantaviruses. *Curr. Issues Mol. Biol.* 2020; 39: 1–28. <https://doi.org/10.21775/cimb.039.001>
4. Heinemann P., Tia M., Alabi A., Anon J.C., Auste B., Essbauer S., et al. Human infections by non-rodent-associated hantaviruses in Africa. *J. Infect. Dis.* 2016; 214(10): 1507–11. <https://doi.org/10.1093/infdis/jiw401>
5. Wei Z., Shimizu K., Nishigami K., Tsuda Y., Sarathukumara Y., Muthusinghe D.S., et al. Serological methods for detection of infection with shrew-borne hantaviruses: Thottapalayam, Seewis, Altai, and Asama viruses. *Arch. Virol.* 2021; 166(1): 275–80. <https://doi.org/10.1007/s00705-020-04873-3>
6. Yashina L.N., Abramov S.A., Gutorov V.V., Dupal T.A., Krivopalov A.V., Panov V.V., et al. Seewis virus: phylogeography of a shrew-borne hantavirus in Siberia, Russia. *Vector Borne Zoonotic Dis.* 2010; 10(6): 585–91. <https://doi.org/10.1089/vbz.2009.0154>
7. Kang H.J., Gu S.H., Yashina L.N., Cook J.A., Yanagihara R. Highly divergent genetic variants of soricid-borne Altai Virus (Hantaviridae) in Eurasia suggest ancient host-switching events. *Viruses.* 2019; 11(9): 857. <https://doi.org/10.3390/v11090857>
8. Yashina L.N., Abramov S.A., Zhigalin A., Smetannikova N.A., Dupal T.A., Krivopalov A.V., et al. Geographic distribution and phylogeny of soricine shrew-borne Seewis virus and Altai Virus in Russia. *Viruses.* 2021; 13(7): 1286. <https://doi.org/10.3390/v13071286>
9. Arai S., Kang H.J., Gu S.H., Ohdachi S.D., Cook J.A., Yashina L.N., et al. Genetic diversity of Artybash virus in the Laxmann's shrew (*Sorex caecutiens*). *Vector Borne Zoonotic Dis.* 2016; 16(7): 468–75. <https://doi.org/10.1089/vbz.2015.1903>
10. Maes P., Adkins S., Alkhovsky S.V., Avšič-Županc T., Ballinger M.J., Bente D.A., et al. Taxonomy of the order Bunyavirales: Second update 2018. *Arch. Virol.* 2019; 164(3): 927–41. <https://doi.org/10.1007/s00705-018-04127-3>
11. Kang H.J., Arai S., Hope A.G., Cook J.A., Yanagihara R. Novel hantavirus in the flat-skulled shrew (*Sorex roboratus*). *Vector Borne Zoonotic Dis.* 2010; 10(6): 593–7. <https://doi.org/10.1089/vbz.2009.0159>
12. Яшина Л.Н., Абрамов С.А., Дупал Т.А., Якименко В.В., Танцев А.К., Малышев Б.С. и др. Хантавирусы в популяциях на секомоядных на территории Сибири. *Проблемы особо опасных инфекций.* 2018; (4): 89–93. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2018-4-89-93>
13. Yashina L.N., Panov V.V., Abramov S.A., Smetannikova N.A., Luchnikova E.M., Dupal T.A., et al. Academ virus, a novel hantavirus in the Siberian Mole (*Talpa altaica*) from Russia. *Viruses.* 2022; 14: 309 <https://doi.org/10.3390/v14020309>
14. Yashina L.N., Kartashov M.Y., Wang W., Li K., Zdanovskaya N.I., Ivanov L.I., et al. Co-circulation of distinct shrew-borne hantaviruses in the far east of Russia. *Virus Res.* 2019; 272: 197717. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2019.197717>
15. Guo W.P., Lin X.D., Wang W., Tian J.H., Cong M.L., Zhang H.L., et al. Phylogeny and origins of hantaviruses harbored by bats, insectivores, and rodents. *PLoS Pathog.* 2013; 9(2): e1003159. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1003159>
16. Klempa B., Fichet-Calvet E., Lecompte E., Auste B., Aniskin V., Meisel H., et al. Hantavirus in African wood mouse, Guinea. *Emerg. Infect. Dis.* 2006; 12(5): 838–40. <https://doi.org/10.3201/eid1205.051487>
17. Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Mol. Biol. Evol.* 2018; 35(6): 1547–9. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>

REFERENCES

1. Clement J., Maes P., Lagrou K., Van Ranst M., Lameire N. A unifying hypothesis and a single name for a complex globally emerging infection: hantavirus disease. *Eur. J. Clin. Microbiol. Infect. Dis.* 2012; 31(1): 1–5. <https://doi.org/10.1007/s10096-011-1456-y>
2. Zhang Y.Z. Discovery of hantaviruses in bats and insectivores and the evolution of the genus Hantavirus. *Virus Res.* 2014; 187: 15–21. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2013.12.035>
3. Arai S., Yanagihara R. Genetic diversity and geographic distribution of bat-borne hantaviruses. *Curr. Issues Mol. Biol.* 2020; 39: 1–28. <https://doi.org/10.21775/cimb.039.001>
4. Heinemann P., Tia M., Alabi A., Anon J.C., Auste B., Essbauer S., et al. Human infections by non-rodent-associated hantaviruses in Africa. *J. Infect. Dis.* 2016; 214(10): 1507–11. <https://doi.org/10.1093/infdis/jiw401>
5. Wei Z., Shimizu K., Nishigami K., Tsuda Y., Sarathukumara Y., Muthusinghe D.S., et al. Serological methods for detection of infection with shrew-borne hantaviruses: Thottapalayam, Seewis, Altai, and Asama viruses. *Arch. Virol.* 2021; 166(1): 275–80. <https://doi.org/10.1007/s00705-020-04873-3>
6. Yashina L.N., Abramov S.A., Gutorov V.V., Dupal T.A., Krivopalov A.V., Panov V.V., et al. Seewis virus: phylogeography of a shrew-borne hantavirus in Siberia, Russia. *Vector Borne Zoonotic Dis.* 2010; 10(6): 585–91. <https://doi.org/10.1089/vbz.2009.0154>
7. Kang H.J., Gu S.H., Yashina L.N., Cook J.A., Yanagihara R. Highly divergent genetic variants of soricid-borne Altai Virus (Hantaviridae) in Eurasia suggest ancient host-switching events. *Viruses.* 2019; 11(9): 857. <https://doi.org/10.3390/v11090857>
8. Yashina L.N., Abramov S.A., Zhigalin A., Smetannikova N.A., Dupal T.A., Krivopalov A.V., et al. Geographic distribution and phylogeny of soricine shrew-borne Seewis virus and Altai Virus in Russia. *Viruses.* 2021; 13(7): 1286. <https://doi.org/10.3390/v13071286>
9. Arai S., Kang H.J., Gu S.H., Ohdachi S.D., Cook J.A., Yashina L.N., et al. Genetic diversity of Artybash virus in the Laxmann's shrew (*Sorex caecutiens*). *Vector Borne Zoonotic Dis.* 2016; 16(7): 468–75. <https://doi.org/10.1089/vbz.2015.1903>
10. Maes P., Adkins S., Alkhovsky S.V., Avšič-Županc T., Ballinger M.J., Bente D.A., et al. Taxonomy of the order Bunyavirales: Second update 2018. *Arch. Virol.* 2019; 164(3): 927–41. <https://doi.org/10.1007/s00705-018-04127-3>
11. Kang H.J., Arai S., Hope A.G., Cook J.A., Yanagihara R. Novel hantavirus in the flat-skulled shrew (*Sorex roboratus*). *Vector Borne Zoonotic Dis.* 2010; 10(6): 593–7. <https://doi.org/10.1089/vbz.2009.0159>
12. Yashina L.N., Abramov S.A., Dupal T.A., Yakimenko V.V., Tantsev A.K., Malyshev B.S., et al. Hantaviruses in insectivore populations in Siberia. *Problemy osobo opasnykh infektsiy.* 2018; (4): 89–93. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2018-4-89-93> (in Russian)
13. Yashina L.N., Panov V.V., Abramov S.A., Smetannikova N.A., Luchnikova E.M., Dupal T.A., et al. Academ virus, a novel hantavirus in the Siberian Mole (*Talpa altaica*) from Russia. *Viruses.* 2022; 14: 309 <https://doi.org/10.3390/v14020309>
14. Yashina L.N., Kartashov M.Y., Wang W., Li K., Zdanovskaya N.I., Ivanov L.I., et al. Co-circulation of distinct shrew-borne hantaviruses in the far east of Russia. *Virus Res.* 2019; 272: 197717. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2019.197717>
15. Guo W.P., Lin X.D., Wang W., Tian J.H., Cong M.L., Zhang H.L., et al. Phylogeny and origins of hantaviruses harbored by bats, insectivores, and rodents. *PLoS Pathog.* 2013; 9(2): e1003159. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1003159>
16. Klempa B., Fichet-Calvet E., Lecompte E., Auste B., Aniskin V., Meisel H., et al. Hantavirus in African wood mouse, Guinea. *Emerg. Infect. Dis.* 2006; 12(5): 838–40. <https://doi.org/10.3201/eid1205.051487>
17. Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Mol. Biol. Evol.* 2018; 35(6): 1547–9. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>