

А.М.Поршаков¹, Ю.В.Кононова², В.А.Терновой², А.В.Зайковская², К.А.Никифоров¹, Д.А.Агафонов¹,
А.О.Семенов², N.Keita³, С.А.Яковлев¹, А.Е.Нестеров², А.А.Сергеев², A.Toure⁴, S.Boumbaly⁴,
П.П.Никитин¹, А.А.Лопатин⁵, В.Б.Локтев²

ЦИРКУЛЯЦИЯ ЛИССАВИРУСОВ (*LYSSAVIRUS*) СРЕДИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ ГВИНЕЙСКОЙ РЕСПУБЛИКИ

¹ФКУЗ «Российский научно-исследовательский противочумный институт «Микроб», Саратов;

²ФБУН «Государственный научный центр вирусологии и биотехнологии «Вектор», Кольцово, Российская Федерация;

³Centre Universitaire de Kindia-Foulayah, Киндия, Гвинейская Республика;

⁴Institut de Recherche en Biologie Appliquée de Guinée à Kindia, Киндия, Гвинейская Республика;

⁵ФКУЗ «Противочумный центр», Москва, Российская Федерация

Цель работы. Изучение участия мелких млекопитающих Гвинейской Республики в циркуляции лиссавирусов. **Материалы и методы.** Исследования выполнены с использованием ОТ-ПЦР, нуклеотидная последовательность фрагментов кДНК лиссавирусов была определена при помощи секвенирования с последующим филогенетическим анализом. **Результаты и выводы.** На наличие РНК лиссавирусов методом ОТ-ПЦР с использованием родоспецифичных праймеров проанализировано 356 образцов головного мозга мелких млекопитающих, отловленных в пригородах г. Киндия в 2016 г. Образцы получены от диких животных, относящихся к отрядам Rodentia, Chiroptera, Eulipotyphla и Carnivora. РНК лиссавирусов обнаружена в 31 образце (8,7%), для 14 ПЦР положительных образцов принадлежность к роду *Lyssavirus* была подтверждена определением и анализом нуклеотидных последовательностей полученных коротких кДНК фрагментов вирусного генома. Наличие РНК вируса бешенства в положительных пробах было исключено в ПЦР с помощью видоспецифических праймеров. В пуле образцов от черных крыс *Rattus rattus*, позитивных на наличие РНК лиссавирусов, была идентифицирована РНК, характерная для вида *Mokola lyssavirus*. Определена нуклеотидная последовательность фрагмента гена матричного белка М вируса Мокола. Генетический материал вируса Мокола впервые обнаружен в Гвинейской Республике.

Ключевые слова: лиссавирусы, Гвинейская Республика, вирус Мокола, черная крыса.

Корреспондирующий автор: Поршаков Александр Михайлович, e-mail: rusrapi@microbe.ru

А.М.Porshakov¹, Yu.V.Kononova², V.A.Ternovoy², A.V.Zaikovskaya², K.A.Nikiforov¹, D.A.Agafonov¹,
A.O.Sementsova², N.Keita³, S.A.Yakovlev¹, A.E.Nesterov², A.A.Sergeev², A.Toure⁴, S.Boumbaly⁴, P.P.Nikitin¹,
A.A.Lopatin⁵, V.B.Loktev²

Circulation of Lyssaviruses (*Lyssavirus*) among the Small Mammals in the Territory of the Republic of Guinea

¹Russian Research Anti-Plague Institute "Microbe", Saratov, Russian Federation; ²State Scientific Center of Virology and Biotechnology "Vector", Koltsovo, Russian Federation; ³Centre Universitaire de Kindia-Foulayah, Kindia, Republic of Guinea;

⁴Institut de Recherche en Biologie Appliquée de Guinée à Kindia, Kindia, Republic of Guinea; ⁵Plague Control Center, Moscow, Russian Federation

Objective is to study the role of small mammals, habitant in the Republic of Guinea, in Lyssavirus circulation. **Materials and methods.** Investigations were conducted using RT-PCR; nucleotide sequence of Lyssavirus cDNA fragments was identified with the help of sequencing with further phylogenetic analysis. **Results and conclusions.** Tested have been 356 brain samples from small mammals for the presence of Lyssavirus RNA using RT-PCR with genus-specific primers. The animals were caught in the suburbs of Kindia city in 2016. The samples were obtained from wild animals pertaining to *Rodentia*, *Chiroptera*, *Eulipotyphla*, and *Carnivora* orders. Lyssavirus RNA was detected in 31 samples (8.7%). For 14 PCR positive samples the appurtenance to Lyssavirus was confirmed through identification and analysis of nucleotide sequences of the collected short cDNA fragments of viral genome. The presence of rabies virus RNA in positive tests was excluded from PCR with the help of species specific primers. The pool of samples from black rats, *Rattus rattus*, positive for Lyssavirus RNA, contained RNA characteristic of *Mokola lyssavirus* species. Specified has been nucleotide sequence of matrix protein M gene fragment of Mokola virus. Genetic material of Mokola virus was detected in the Republic of Guinea for the first time ever.

Key words: lyssaviruses, Republic of Guinea, Mokola virus, black rat.

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

Funding: The authors received no specific funding for this work.

Corresponding author: Alexander M. Porshakov, e-mail: rusrapi@microbe.ru.

Citation: Porshakov A.M., Kononova Yu.V., Ternovoy V.A., Zaikovskaya A.V., Nikiforov K.A., Agafonov D.A., Sementsova A.O., Keita N., Yakovlev S.A., Nesterov A.E., Sergeev A.A., Toure A., Boumbaly S., Nikitin P.P., Lopatin A.A., Loktev V.B. Circulation of Lyssaviruses (*Lyssavirus*) among the Small Mammals in the Territory of the Republic of Guinea. *Problemy Osobo Opasnykh Infektsii [Problems of Particularly Dangerous Infections]*. 2017; 4:72–76. (In Russ.). DOI: 10.21055/0370-1069-2017-4-72-76

Род лиссавирусов (*Lyssavirus*) является одним из 13 родов семейства рабдовирусов (*Rhabdoviridae*) и состоит из 14 видов лиссавирусов [10]. Согласно

классификации, предложенной D.T.Наyman и соавт., лиссавирусы генетически неоднородны и разделяются на несколько филогенетических групп [4].

К I группе лиссавирусов относятся вирус бешенства, европейские, евразийские и австралийский лиссавирусы, а также африканский вирус Дювенхейдж; II группа включает в себя только африканские вирусы – Мокола, Лагос бат и Шимони бат; в филогенетическую группу III входят Западно-Кавказский лиссавирус летучих мышей, Икома и Ллейда лиссавирусы.

На Африканском континенте циркулируют 6 из 14 видов лиссавирусов – вирус бешенства, Лагос бат, Дювенхейдж, Мокола, Икома и Шимони бат [4]. По данным ВОЗ, бешенство является актуальной проблемой для здравоохранения большинства африканских стран, где существует высокий риск инфицирования людей этим вирусом [3]. Ежегодно в Африке регистрируется до 24 тыс. смертельных случаев бешенства среди людей [5]. Основным источником заражения людей являются больные бешенством собаки, в дикой природе вирус бешенства циркулирует среди плотоядных и копытных животных [11]. Среди других африканских лиссавирусов патогенными для человека являются Мокола и Дювенхейдж. Вирус Мокола впервые изолирован в 1968–1969 гг. в Нигерии из пула органов гигантской белозубки (*Crocidura flavescens manni*). Позже вирус выделяли от грызунов, невакцинированных и вакцинированных против бешенства собак и кошек, а также от людей [6]. Вирус Дювенхейдж неоднократно изолировали из головного мозга людей, умерших от заболевания, схожего с бешенством, а также от клинически здоровых насекомоядных рукокрылых [9]. Лиссавирус Лагос бат выделяли только от животных – рукокрылых, кошек, собак, мангустов [7]. Для лиссавирусов Икома и Шимони бат природный резервуар и патогенность для человека не установлены [1, 11].

Для Гвинеической Республики ранее была подтверждена циркуляция двух лиссавирусов – вирусов бешенства и Лагос бат [7, 12]. Целью данной работы являлось изучение возможного участия мелких млекопитающих Гвинеической Республики в циркуляции лиссавирусов.

Материалы и методы

Отлов наземных млекопитающих проводили в период с апреля по октябрь 2016 г., используя стандартные методики количественного учета и отлова мелких млекопитающих ловушками Геро (давилками) и капканами, отлов рукокрылых – с использованием паутинных сетей, сачков, а также ручной сбор в местах дневных убежищ (пещеры, заброшенные здания, растительность). Животные были отловлены в окрестностях г. Киндия – административного центра региона Киндия Гвинеической Республики.

Для исследования готовили 10 % гомогенаты головного мозга с использованием стерильного 0,9 % раствора хлорида натрия, которые центрифугировали 2 мин при 3000 об./мин. Далее добавля-

ли 100 мкл супернатанта к 300 мкл лизирующего раствора из комплекта «АмплиПрайм РИБО-преп» (ИнтерЛабСервис, Россия) и инкубировали 20 мин при температуре 65 °С. В случае большой выборки животных одного вида гомогенат готовили из пула фрагментов головного мозга, с количеством в пуле от 2 до 6. При учете результатов считали, что в пуле положителен один образец.

Выделение РНК проводили с использованием набора реагентов для выделения РНК/ДНК из клинического материала «АмплиПрайм РИБО-Преп» (ИнтерЛабСервис, Россия) согласно инструкции производителя. Построение кДНК проводили с использованием комплекта реагентов для получения кДНК на матрице РНК «Реверта-L» (ИнтерЛабСервис, Россия) согласно инструкции производителя.

Для выявления генетического материала лиссавирусов ПЦР проводили в два раунда с использованием родоспецифических праймеров, комплементарных участку гена нуклеопротеина N лиссавирусов [2]. Для постановки ПЦР использовали набор реагентов qPCR-mix-HS (Евроген, Россия), режим постановки ПЦР: 95 °С – 2 мин (1 цикл), 94 °С – 5 с, 56 °С – 10 с, 72 °С – 30 с (40 циклов) и 72 °С – 7 мин. Образцы, положительные на наличие лиссавирусов, проверяли на наличие вирусов бешенства и Мокола методом ПЦР с использованием рассчитанных авторами видоспецифических праймеров, комплементарных к участку гена матричного белка М. В качестве положительного контроля при постановке ПЦР на выявление генетического материала лиссавирусов и вируса бешенства использовались синтетические конструкции, специфичность которых показана при сравнении с панелью образцов от больных бешенством животных. Визуализацию продуктов амплификации проводили методом электрофореза в 2 % агарозном геле с добавлением бромистого этидия.

Определение нуклеотидной последовательности выделенных ПЦР-фрагментов проводили на автоматическом генетическом анализаторе ABI Prism 310 Genetic Analysis (ABI, США) в комплекте с программным обеспечением Combined Applications Module, с использованием набора «BigDye Terminator v3.1 Cycle sequencing Kit» (ABI, США). Филогенетический анализ осуществляли с использованием прикладных программ MEGA 5 (PSU) и DNASTAR Lasergene 9.

Все работы проводили на базе Российско-Гвинеического научно-исследовательского центра эпидемиологии и профилактики инфекционных болезней (г. Киндия).

Результаты и обсуждение

В период с апреля по октябрь 2016 г. в пригородах г. Киндия отловлено 356 диких мелких млекопитающих, относящихся к отрядам грызунов (*Rodentia*), рукокрылых (*Chiroptera*), насекомоядных (*Eulipotyphla*) и плотоядных (*Carnivora*). Результаты

Результаты анализа образцов головного мозга мелких млекопитающих на наличие РНК лиссавирусов

Отряд	Вид, род	Общее кол-во	РНК лиссавирусов абс. (%)	Сиквенс абс. (%)
Chiroptera	Мохнатый щелеморд (<i>Nycteris hispida</i> Schreber, 1774)	2	0	0
	Камерунский складчатогуб (<i>Mops thersites</i> Thomas, 1903)	28	0	0
	Домовый белобрюхий гладконос (<i>Scotophilus leucogaster</i> Cretzschmar, 1826)	84	8 (9,5 %)	2 (2,4 %)
	Красный листонос (<i>Hipposideros ruber</i> Noack, 1893)	2	1	0
	Пальмовый крылан (<i>Eidolon helvum</i> Kerr, 1792)	2	0	0
	Египетская летучая собака (<i>Rousettus aegyptiacus</i> Geoffroy, 1810)	9	1	0
Rodentia	Многососковые крысы (<i>Mastomys</i> sp. Thomas, 1915)	78	12 (15,4 %)	5 (6,4 %)
	Черная крыса (<i>Rattus rattus</i> Linnaeus, 1758)	117	3 (2,6 %)	2 (1,7 %)
	Мягковолосые крысы (<i>Praomys</i> sp. Thomas, 1905)	4	0	0
	Гамбийская сумчатая крыса (<i>Cricetomys gambianus</i> Waterhouse, 1840)	1	0	0
	Абиссинская травяная мышь (<i>Arvicanthis abyssinicus</i> Ruppell, 1842)	1	0	0
	Мышь Ансорджа (<i>Lophuromys ansorgei</i> De Winton, 1896)	2	0	0
	Ручьевая крыса (<i>Pelomys fallax</i> Peters, 1852)	1	0	0
	Домовая мышь (<i>Mus musculus</i> Linnaeus, 1758)	9	1 (11 %)	1 (11 %)
	Африканская водяная крыса (<i>Colomys goslingi</i> Thomas et Wroughton, 1907)	1	0	0
	Крыса Эдвардса (<i>Malacomys edwardsi</i> Rochebrune, 1885)	2	0	0
Домовые мыши (<i>Mus</i> sp. Linnaeus, 1758)	6	2	1	
Eulipotyphla	Белозубки (<i>Crocidura</i> sp. Wagler, 1832)	6	2	2
Carnivora	Африканская циветта (<i>Civettictis civetta</i> Schreber, 1776)	1	1	1
ВСЕГО		356	31 (8,7 %)	14 (3,9 %)

Примечание: Номенклатура млекопитающих дана по И.Я.Павлинову (Павлинов И.Я. Систематика современных млекопитающих. 2-е изд. М.: изд-во МГУ; 2006. 297 с.)

анализа образцов головного мозга животных на наличие РНК лиссавирусов представлены в табл. 1. РНК лиссавирусов обнаружена у представителей всех отрядов, включая синантропных животных – черных крыс и домашних мышей. Все положительные образцы протестированы на наличие вируса бешенства. РНК вируса бешенства не обнаружена ни в одном из образцов, что свидетельствует об инфицировании животных другими лиссавирусом.

В табл. 2 представлены данные по образцам от животных, позитивных на наличие лиссавиру-

сов, подтвержденных определением нуклеотидных последовательностей. На картосхеме (рис. 1) обозначены места отлова этих животных. Половина инфицированных животных отловлена вблизи мест постоянного пребывания человека (жилые дома, птицефабрика, плантация, огороды), что создает потенциальную возможность инфицирования лиссавирусами людей.

Из пула образцов головного мозга черных крыс *R. rattus*, отловленных на птицефабрике, был выделен фрагмент гена матриксного белка М (9088–

Таблица 2

Места и время отлова животных, позитивных на наличие РНК лиссавирусов

Номер точек на картосхеме	Дата отлова	Вид, род	Адрес и место отлова
1	13.04.2016	<i>S. leucogaster</i>	Ферефу 2, жилой дом
2	15.04.2016	<i>S. leucogaster</i>	Пастория, грот
3	21.04.2016	<i>Mastomys</i> sp.	Пастория/Колиады 2, плантация
4	16.06.2016	<i>Crocidura</i> sp.	Ферефу 2, кустарник
5	03.07.2016	<i>R. rattus</i>	Пастория/Колиады 2, жилой дом
6	11.07.2016	<i>Mastomys</i> sp.	Ферефу 2, кустарник
7*	1.08.2016	<i>R. rattus</i> *	Самороя, птицефабрика
8	13.07.2016	<i>Mastomys</i> sp.	Ферефу 2, кустарник
9	22.08.2016	<i>M. musculus</i>	Пастория/Колиады 2, жилой дом
10	25.08.2016	<i>Crocidura</i> sp.	Кхалиакхоры, огород
11	04.09.2016	<i>Mastomys</i> sp.	Пастория, манго у дома
12	20.09.2016	<i>Mastomys</i> sp.	Кхалиакхоры, жилой дом
13	28.09.2016	<i>Mus</i> sp.	Пастория/Колиады 2, жилой дом
14	01.10.2016	<i>C. civetta</i>	Пастория, манговая роща

*Обнаружена РНК вируса Мокола.



Рис. 1. Картограмма мест отлова животных, позитивных на наличие РНК лиссавирусов в пригороде г. Киндия

9207 п.н.) лиссавирусов. Секвенирование и анализ нуклеотидной последовательности этого фрагмента подтвердил таксономическую идентификацию изолята как лиссавируса, предположительно относящегося к виду вируса Мокола. Фрагмент генома изоля-

та Guinea-2016 депонирован в международной базе GeneBank (MF169761). Уровень гомологии секвенированного фрагмента гена матричного белка М с уже известными геномными последовательностями различных штаммов вируса Мокола составил всего 77–95 %. Филогенетический анализ секвенированного фрагмента гена матричного белка М изолята Guinea-2016 показал, что он генотипируется как лиссавирус. По всей вероятности, изолят может быть отнесен к виду вируса Мокола, при этом он достоверно формирует отдельную ветвь на филогенетическом дереве лиссавирусов с наибольшим филогенетическим сходством с уже известными геномными последовательностями вируса Мокола (рис. 2). Достаточно низкий уровень гомологии фрагмента гена матричного белка М изолята с опубликованными ранее последовательностями вируса Мокола позволяет предположить, что выделенный изолят может рассматриваться как представитель нового генотипа вируса Мокола. Уточнение таксономической идентификации изолята Guinea-2016, циркулирующего в Гвинее, возможно на основе определения более полной последовательности генома и выделения новых штаммов вируса Мокола в Гвинее. Низкий уровень гомологии нуклеотидной последовательности генома гвинейских изолятов может поставить вопрос о признании их новым видом лиссавирусов.

Ранее были опубликованы сообщения об изоляции вируса Мокола в Нигерии, ЮАР, Камеруне, Центрально-Африканской Республике, Зимбабве и Эфиопии [6]; в Гвинейской Республике этот вирус обнаружен впервые. За все время наблюдения с 1968 г. вирус Мокола был изолирован в Нигерии от двух больных детей с клинической картиной, значительно отличавшейся от бешенства: в 1968 г. из спинно-мозговой жидкости ребенка с лихорадкой и конвульсиями, выздоровевшего впоследствии, и в 1971 г. из головного мозга ребенка, умершего от полиомиелитоподобного заболевания [6]. Изоляция этого вируса от вакцинированных против бешенства

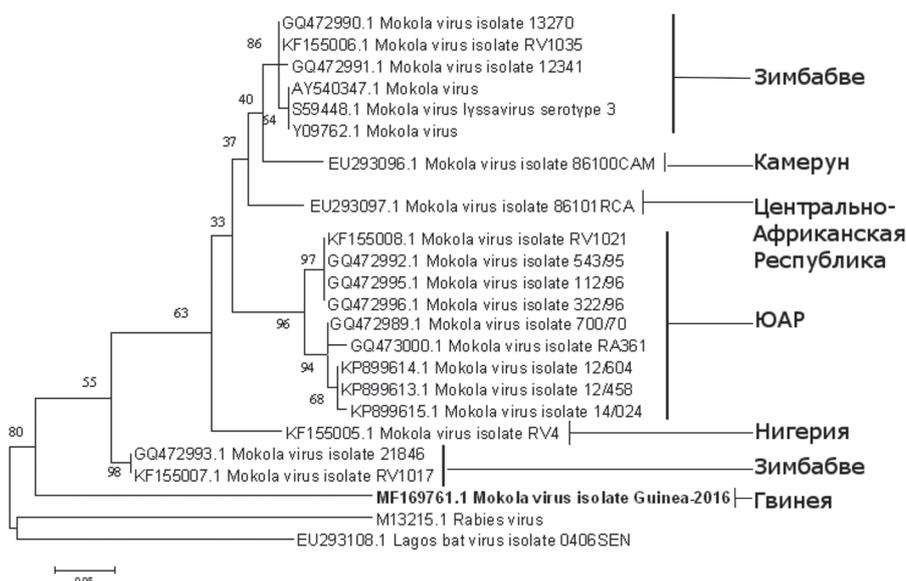


Рис. 2. Филогенетическое дерево, построенное на основании данных филогенетического анализа фрагмента гена матричного белка М (9088–9207) вируса Мокола методом максимального правдоподобия. Изолят Guinea-2016 вируса Мокола выделен жирным шрифтом

собак и кошек, а также изучение *in vitro* перекрестной нейтрализации антирабическими антителами других лиссавирусов [2] подтверждает низкий протективный эффект антирабической вакцинации в отношении вируса Мокола.

Таким образом, проведенный анализ проб головного мозга от представителей четырех отрядов мелких млекопитающих, отловленных в окрестностях г. Киндия Гвинейской Республики, показал наличие РНК лиссавирусов в 8,7 % исследованных образцов. Удалось идентифицировать и секвенировать короткий фрагмент геномной РНК вируса Мокола в пробах от черных крыс. Филогенетический анализ позволил сделать предположение, что секвенированный фрагмент генома принадлежит новому генотипу вируса Мокола. Несмотря на то, что проведено секвенирование не всех ПЦР положительных образцов, полученные данные позволяют исключить наличие РНК вируса бешенства в положительных пробах. В этой связи представляется актуальным дальнейшее изучение молекулярной эпидемиологии вируса Мокола, выделение вирусных изолятов лиссавирусов для более детального исследования и идентификация других видов лиссавирусов, циркулирующих в Западной Африке. Также принципиально важна оценка возможной роли лиссавирусов, и вируса Мокола в частности, в развитии тяжелых неврологических патологий у жителей Гвинейской Республики.

Конфликт интересов. Авторы подтверждают отсутствие конфликта финансовых/нефинансовых интересов, связанных с написанием статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Banyard A.C., Evans J.S., Luo T.R., Fooks A.R. Lyssaviruses and Bats: Emergence and Zoonotic Threat. *Viruses*. 2014; 6:2974–90. DOI: 10.3390/v6082974.
2. Boldbaatar B., Inoue S., Sugiura N., Noguchi A., Orbina J.R., Demetria C., Miranda M.E., Yamada A. Rapid detection of rabies virus by reverse transcription loop-mediated isothermal amplification. *Jpn. J. Infect. Dis.* 2009; 62(3):187–91.
3. Global distribution of risk to humans of contracting rabies, 2013. [Cited 01 Mar 2017]. Available from: http://www.who.int/rabies/Global_distribution_risk_humans_contracting_rabies_2013.png?ua=1.
4. Hayman D.T., Fooks A.R., Marston D.A., Garcia-R J.C. The Global Phylogeography of Lyssaviruses – Challenging the ‘Out of Africa’ Hypothesis. *PLoS Negl. Trop. Dis.* 2016; 10(12):e0005266. DOI: 10.1371/journal.pntd.0005266.
5. Hemachudha T., Ugolini G., Wacharapluesadee S., Sungkarat W., Shuangshoti S., Laothamatas J. Human rabies: neuropathogenesis, diagnosis and management. *Lancet Neurol.* 2013; 12:498–513. DOI: 10.1016/S1474-4422(13)70038-3.
6. Kgaladi J., Wright N., Coertse J., Markotter W., Marston D., Fooks A.R., Freuling C.M., Müller T.F., Sabeta C.T., Nel L.H. Diversity and Epidemiology of Mokola Virus. *PLoS Negl. Trop. Dis.* 2013; 7(10):e2511. DOI: 10.1371/journal.pntd.0002511.
7. Kuzmin I.V., Niezgodna M., Franka R., Agwanda B., Markotter W., Beagley J.C., Urazova O.Y., Breiman R.F., Rupprecht C.E. Lagos Bat Virus in Kenya. *J. Clin. Microbiol.* 2008; 46(4):1451–61. DOI: 10.1128/JCM.00016-08.
8. Malerczyk C., Freuling C., Gniel D., Giesen A., Selhorst T., Müller T. Cross-neutralization of antibodies induced by vaccination with Purified Chick Embryo Cell Vaccine (PCECV) against different Lyssavirus species. *Hum. Vaccin. Immunother.* 2014; 10(10):2799–804. DOI: 10.4161/21645515.2014.972741.
9. Paweska J.T., Blumberg L.H., Liebenberg C., Hewlett R.H., Grobbelaar A.A., Leman P.A., Croft J.E., Nel L.H., Nutt L., Swanepoel R. Fatal Human Infection with Rabies-related Duvenhage Virus, South Africa. *Emerg. Infect. Dis.* 2006; 12:1965–7. DOI: 10.3201/eid1212.060764.

10. Virus Taxonomy: 2015 Release. EC 47, London, UK, July 2015. [Cited 01 Mar 2017]. Available from: <http://www.ictvonline.org/virusTaxonomy.asp>.

11. Warrell M. Rabies and African bat lyssavirus encephalitis and its prevention. *Int. J. Antimicrob. Agents.* 2010; 36(1):S47–52. DOI: 10.1016/j.ijantimicag.2010.06.021.

12. Youla A.S., Traore F.A., Sako F.B., Feda R.M., Emeric M.A. Canine and human rabies in Conakry: epidemiology and preventive aspects. *Bull. Soc. Pathol. Exot.* 2014; 107(1):18–21. DOI: 10.1007/s13149-013-0321-x.

References

1. Banyard A.C., Evans J.S., Luo T.R., Fooks A.R. Lyssaviruses and Bats: Emergence and Zoonotic Threat. *Viruses*. 2014; 6:2974–90. DOI: 10.3390/v6082974.
2. Boldbaatar B., Inoue S., Sugiura N., Noguchi A., Orbina J.R., Demetria C., Miranda M.E., Yamada A. Rapid detection of rabies virus by reverse transcription loop-mediated isothermal amplification. *Jpn. J. Infect. Dis.* 2009; 62(3):187–91.
3. Global distribution of risk to humans of contracting rabies, 2013. [Cited 01 Mar 2017]. Available from: http://www.who.int/rabies/Global_distribution_risk_humans_contracting_rabies_2013.png?ua=1.
4. Hayman D.T., Fooks A.R., Marston D.A., Garcia-R J.C. The Global Phylogeography of Lyssaviruses – Challenging the ‘Out of Africa’ Hypothesis. *PLoS Negl. Trop. Dis.* 2016; 10(12):e0005266. DOI: 10.1371/journal.pntd.0005266.
5. Hemachudha T., Ugolini G., Wacharapluesadee S., Sungkarat W., Shuangshoti S., Laothamatas J. Human rabies: neuropathogenesis, diagnosis and management. *Lancet Neurol.* 2013; 12:498–513. DOI: 10.1016/S1474-4422(13)70038-3.
6. Kgaladi J., Wright N., Coertse J., Markotter W., Marston D., Fooks A.R., Freuling C.M., Müller T.F., Sabeta C.T., Nel L.H. Diversity and Epidemiology of Mokola Virus. *PLoS Negl. Trop. Dis.* 2013; 7(10):e2511. DOI: 10.1371/journal.pntd.0002511.
7. Kuzmin I.V., Niezgodna M., Franka R., Agwanda B., Markotter W., Beagley J.C., Urazova O.Y., Breiman R.F., Rupprecht C.E. Lagos Bat Virus in Kenya. *J. Clin. Microbiol.* 2008; 46(4):1451–61. DOI: 10.1128/JCM.00016-08.
8. Malerczyk C., Freuling C., Gniel D., Giesen A., Selhorst T., Müller T. Cross-neutralization of antibodies induced by vaccination with Purified Chick Embryo Cell Vaccine (PCECV) against different Lyssavirus species. *Hum. Vaccin. Immunother.* 2014; 10(10):2799–804. DOI: 10.4161/21645515.2014.972741.
9. Paweska J.T., Blumberg L.H., Liebenberg C., Hewlett R.H., Grobbelaar A.A., Leman P.A., Croft J.E., Nel L.H., Nutt L., Swanepoel R. Fatal Human Infection with Rabies-related Duvenhage Virus, South Africa. *Emerg. Infect. Dis.* 2006; 12:1965–7. DOI: 10.3201/eid1212.060764.
10. Virus Taxonomy: 2015 Release. EC 47, London, UK, July 2015. [Cited 01 Mar 2017]. Available from: <http://www.ictvonline.org/virusTaxonomy.asp>.
11. Warrell M. Rabies and African bat lyssavirus encephalitis and its prevention. *Int. J. Antimicrob. Agents.* 2010; 36(1):S47–52. DOI: 10.1016/j.ijantimicag.2010.06.021.
12. Youla A.S., Traore F.A., Sako F.B., Feda R.M., Emeric M.A. Canine and human rabies in Conakry: epidemiology and preventive aspects. *Bull. Soc. Pathol. Exot.* 2014; 107(1):18–21. DOI: 10.1007/s13149-013-0321-x.

Authors:

Porshakov A.M., Nikiforov K.A., Agafonov D.A., Yakovlev S.A., Nikitin P.P. Russian Research Anti-Plague Institute “Microbe”. 46, Universitetskaya St., Saratov, 410005, Russian Federation. E-mail: rusrapi@microbe.ru

Kononova Yu.V., Ternovoy V.A., Zaikovskaya A.V., Sementsova A.O., Nesterov A.E., Sergeev A.A., Loktev V.B. State Scientific Centre of Virology and Biotechnology “Vector”. Kol'tsovo, Novosibirsk Region, 630559, Russian Federation. E-mail: vector@vector.nsc.ru

Keita N. Centre Universitaire de Kindia-Foulayah. Kindia, Republic of Guinea.

Toure A., Boumbaly S. Institut de Recherche en Biologie Appliquée de Guinée à Kindia. Kindia, Republic of Guinea.

Lopatn A.A. Plague Control Center. 4, Musorgskogo St., Moscow, 127490, Russian Federation. E-mail: protivochym@nl.n.ru

Об авторах:

Поршаков А.М., Никифоров К.А., Агафонов Д.А., Яковлев С.А., Никитин П.П. Российский научно-исследовательский противочумный институт «Микроб». Российская Федерация, 410005, Саратов, ул. Университетская, 46. E-mail: rusrapi@microbe.ru

Кононова Ю.В., Терновой В.А., Заиковская А.В., Сементцова А.О., Нестеров А.Е., Сергеев А.А., Локтев В.Б. Государственный научный центр вирусологии и биотехнологии «Вектор». Российская Федерация, 630559, Новосибирская обл., п. Кольцово. E-mail: vector@vector.nsc.ru

Keita N. Centre Universitaire de Kindia-Foulayah. Гвинейская Республика, Киндия.

Toure A., Boumbaly S. Institut de Recherche en Biologie Appliquée de Guinée à Kindia. Гвинейская Республика, Киндия.

Lopatn A.A. Противочумный центр. Российская Федерация, 127490, Москва, ул. Мусоргского, 4. E-mail: protivochym@nl.n.ru

Поступила 22.08.17.