

УДК 619:578.824.1:578.8

СОВРЕМЕННЫЕ АСПЕКТЫ КЛАССИФИКАЦИИ ЛИССАВИРУСОВ

А. Е. Метлин

Заместитель директора по НИР и развитию, кандидат ветеринарных наук, ФГБУ «ВНИИЗЖ», г. Владимир, e-mail: metlin@arriah.ru

РЕЗЮМЕ

Бешенство является одной из самых актуальных проблем ветеринарии и медицины. Род *Lyssavirus* включает классический вирус бешенства и 13 других генотипов, из которых большинство выделены от летучих мышей. В обзоре представлена актуализированная информация по таксономии, а также филогенетическому и антигенному родству лиссавирусов. Первая филогенетическая группа включает *Rabies lyssavirus*, *Duvenhage lyssavirus*, *European bat lyssavirus* первого и второго типа, *Australian bat lyssavirus*, *Bokeloh bat lyssavirus*, *Aravan lyssavirus*, *Khujand lyssavirus* и *Irkut lyssavirus*. Вторая филогенетическая группа включает *Lagos bat lyssavirus*, *Mokola lyssavirus* и *Shimoni bat lyssavirus*. Отмечена перекрестная серологическая нейтрализация внутри этих двух филогрупп и ограниченная перекрестная нейтрализация между ними. Западнокавказский вирус летучих мышей (*West Caucasian bat lyssavirus*) формирует третью филогенетическую группу, а *Ikoma lyssavirus* – четвертую. Недавно обнаруженный у летучих мышей в Испании вирус *Lleida*, предположительно, принадлежит к четвертой филогенетической группе. Большинство случаев бешенства у животных и человека вызывается классическим вирусом бешенства (*Rabies lyssavirus*). Доступные антирабические вакцины обладают протективным эффектом против лиссавирусов первой филогенетической группы, но не защищают от представителей других филогенетических групп, поэтому остаются актуальными вопросы дальнейшего изучения выделяемых изолятов вируса бешенства и разработки новых вакцинных препаратов.

Ключевые слова: *Rabies*, лиссавирусы, таксономия, филогенетические группы.

UDC 619:578.824.1:578.8

MODERN ASPECTS OF LYSSAVIRUS CLASSIFICATION

A. Ye. Metlin

Deputy Director for Research and Development, PhD (Veterinary Medicine), FGBI "ARRIAH", Vladimir, e-mail: metlin@arriah.ru

SUMMARY

Rabies is one of the most pressing challenges for human and veterinary medicine. *Lyssavirus* genus comprises classical rabies virus and 13 other genotypes the most of which were isolated from bats. Updated information on taxonomy and phylogenetic and antigenic relationship of lyssaviruses are given in the review. The first phylogenetic group includes *Rabies lyssavirus*, *Duvenhage lyssavirus*, *European bat lyssavirus* type 1 and 2, *Australian bat lyssavirus*, *Bokeloh bat lyssavirus*, *Aravan lyssavirus*, *Khujand lyssavirus* and *Irkut lyssavirus*. The second phylogenetic group includes *Lagos bat lyssavirus*, *Mokola lyssavirus* and *Shimoni bat lyssavirus*. Cross serological neutralization within these two phylogenetic groups and limited cross neutralization between these two phylogenetic groups were revealed. *West Caucasian bat lyssavirus* is classified to the third phylogenetic group whereas *Ikoma lyssavirus* is classified to the fourth one. *Lleida* virus recently isolated from bats in Spain supposedly belongs to the fourth group. The most of rabies cases in humans and animals are caused by classical rabies virus (*Rabies lyssavirus*). Available anti-rabies vaccines protect from lyssaviruses of the first group but do not protect from viruses of other phylogenetic groups. That's why further investigations of recovered rabies isolates and new vaccine development are of great importance.

Key words: *rabies*, lyssaviruses, taxonomy, phylogenetic group.

Бешенство (*Rabies*) – широко распространенное инфекционное заболевание теплокровных животных и человека, вызываемое РНК-содержащим вирусом, характеризующееся тяжелым поражением центральной нервной системы и заканчивающееся летальным исходом. Ежегодно в мире порядка 59 тыс. человек погибают от бешенства, а экономический ущерб составляет около 8,6 млрд долл. США в год [3, 16], что существенно осложняет проведение антирабических мероприятий в развивающихся странах, особенно в условиях глобального экономического кризиса [4, 20].

В связи с особой социальной значимостью бешенства ведущие мировые научные центры, в том числе ФГБУ «ВНИИЗЖ», организовали специализированные лаборатории, а в структуре Всемирной организации по охране здоровья животных (МЭБ, <http://www.oie.int/our-scientific-expertise/overview/>) существует сеть референтных лабораторий и центров сотрудничества по вопросам диагностики и борьбы с этим особо опасным заболеванием. Активные научные исследования по бешенству привели к открытию новых генотипов, обозначаемых в современной таксономии как виды (*species*) вируса бешенства [5, 23].

Главной целью данного обзора является сравнительный анализ самой последней (актуализированной) информации по таксономии лиссавирусов, а также их филогенетическому и антигенному родству.

Вирус бешенства относится к порядку *Mononegavirales*, семейству *Rhabdoviridae*, которое включает как минимум 10 родов (рис. 1). Род *Lyssavirus* включает клас-

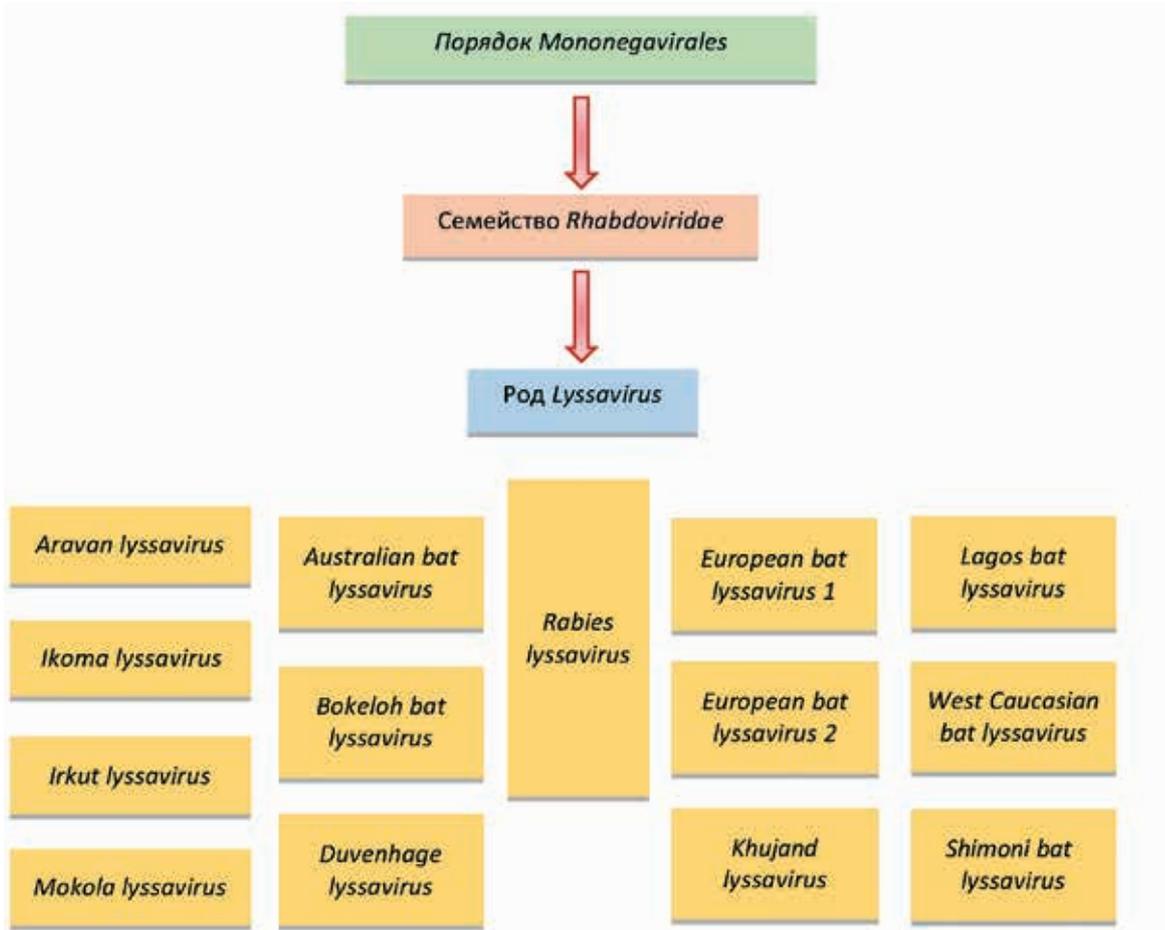
сический вирус бешенства, распространенный среди различных видов животных по всему миру, и 13 других генотипов, из которых большинство выделены от летучих мышей. Упомянутые генотипы разделены на четыре главные филогенетические группы [11, 12].

Первая филогенетическая группа включает вирус бешенства (*RABV*), *Duvenhage virus* (*DUVV*), европейские лиссавирусы первого и второго типа (*EBLV-1* и *EBLV-2*), австралийский лиссавирус летучих мышей (*ABLV*), лиссавирус летучих мышей *Bokeloh bat lyssavirus* (*BBLV*), *Aravan lyssavirus* (*ARAV*), *Khujand lyssavirus* (*KHUV*) и *Irkut lyssavirus* (*IRKV*). Вторая филогенетическая группа включает вирус летучих мышей *Lagos bat lyssavirus* (*LBLV*), *Mokola lyssavirus* (*MOKV*) и вирус летучих мышей *Shimoni bat lyssavirus* (*SHIBV*). Отмечается значительная перекрестная серологическая нейтрализация внутри этих двух филогрупп и очень ограниченная перекрестная нейтрализация между филогруппами. Западно-кавказский вирус летучих мышей (*West Caucasian bat lyssavirus*, *WCBV*) формирует третью филогенетическую группу, а лиссавирус *Ikoma* (*IKOV*) – четвертую (рис. 2).

Существует предположение, что недавно обнаруженный у летучих мышей в Испании вирус *Lleida* (*LLBV*) также принадлежит к четвертой филогенетической группе [24]. Этот вирус не был включен в филогенетический анализ в представленном обзоре по причине отсутствия полной нуклеотидной последовательности генома, а также официально утвержденной таксономии.

Основные характеристики представителей рода *Lyssavirus* представлены в таблице.

Рис. 1. Современная таксономия порядка *Mononegavirales* (на основе данных, опубликованных в последнем издании *Virus Taxonomy* (<http://www.ictvonline.org>))



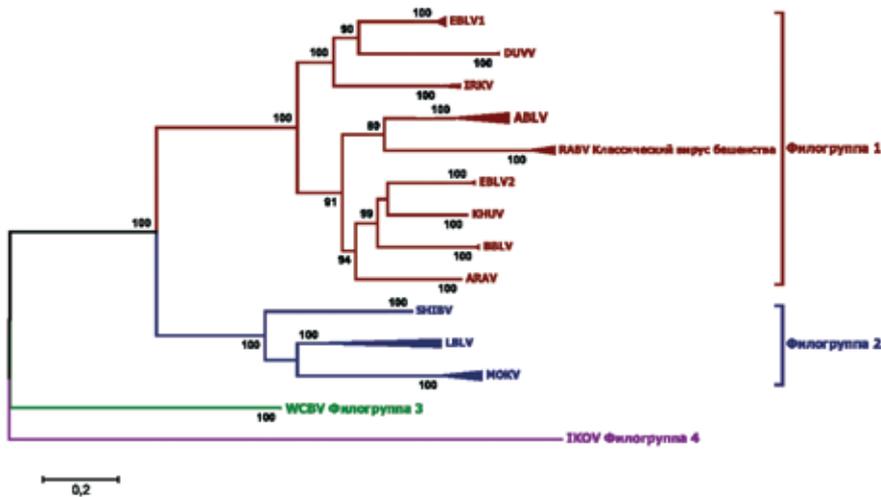


Рис. 2. Филогенетическое родство представителей рода *Lyssavirus*

Для построения филогенетического дерева применяли метод *Maximum Likelihood* на основе модели *General Time Reversible* [23]. Использовались 54 нуклеотидных последовательности генома представителей рода *Lyssavirus*, полученных из базы данных GenBank (NC_018629.1 – IKOV; NC_025377.1 – WCBV; EF614258.1 – WCBV; EU293118.1 – MOKV; KF155008.1 – MOKV; EU293117.1 – MOKV; KF155005.1 – MOKV_RV4; KF155007.1 – MOKV_RV1017; KF155006.1 – MOKV; NC_006429.1 – MOKV; GU170201.1 – SHIBV; NC_025365.1 – SHIBV; EU293108.1 – LBLV; NC_020807.1 – LBLV; EU259198.1 – LBLV; EU293110.1 – LBLV; GU170202.1 – LBLV; JX901139.1 – LBLV; NC_020810.1 – DUVV; EU623444.1 – DUVV; EU293109.1 – EBLV1; EU626551.1 – EBLV1; EU626552.1 – EBLV1; KF155003.1 – EBLV1; NC_009527.1 – EBLV1; EU293112.1 – EBLV1; KP241939.1 – EBLV1; EF614260.1 – IRKV; NC_020809.1 – IRKV; JX442979.1 – IRKV; JQ685970.1 – CASK2; GQ918139.1 – CVS-11; EF542830.1 – RV-97 Vaccine strain; EU293115.1 – RABV; KC252633.1 – RABV; KC595282.1 – RABV; AF418014.1 – ABLV; KT868956.1 – ABLV; KT868953.1 – ABLV; KT868954.1 – ABLV; KT868955.1 – ABLV; AF081020.2 – ABLV; NC_003243.1 – ABLV; KJ685548.1 – ABLV; EF614261.1 – KHUV; NC_025385.1 – KHUV; JF311903.1 – BBLV; NC_025251.1 – BBLV; KC169985.1 – BBLV; EF614259.1 – ARAV; NC_020808.1 – ARAV; EU293114.1 – EBLV2; KF155004.1 – EBLV2; NC_009528.2 – EBLV2). Бутстрап-тест проводился при 1000 повторений. Для эволюционного анализа использовался пакет программ MEGA6 [21].

Филогенетический анализ выявил значительные различия как между филогенетическими группами, так и между вирусами внутри групп, что подтверждается высокими бутстрап-значениями. Анализ эволюционных различий между филогенетическими группами показал, что количество замен на сайт варьировало от 0,449 до 0,543 при стандартной ошибке 0,006–0,008.

Исследования с использованием очищенной антирабической вакцины, полученной в клетках куриных эмбрионов, показали, что наличие и степень перекрестной нейтрализации частично коррелирует с филогенетическим родством (дистанцией) между генотипами вируса. Так, перекрестная нейтрализация с использованием сывороток, полученных с помощью упомянутой вакцины, была продемонстрирована для BBLV и DUVV (первая филогенетическая группа) в соответствии с результатами перекрестной активности к ABLV, EBLV-1 и EBLV-2, полученными авторами ранее [11].

Следует отметить, что доступные в настоящее время антирабические вакцины обладают протективным эффектом против лиссавирусов первой филогенетической группы, но не защищают от лиссавирусов – представителей других филогенетических групп [26]. Известно, что подавляющее большинство случаев бешенства у животных и человека вызывается классическим вирусом бешенства (RABV). Этот факт тем

не менее не уменьшает необходимости разработки и испытания вакцин, с помощью которых можно профилактировать заболевание, вызываемое представителями других филогенетических групп рода *Lyssavirus*, так как перекрестная серологическая активность между представителями разных филогенетических групп низка либо отсутствует [11]. Кроме того, в ряде случаев, как это было показано для IRKV, дозировка классического антирабического иммуноглобулина при проведении постэкспозиционной профилактики должна быть увеличена даже несмотря на то, что IRKV является представителем первой филогенетической группы [17].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, бешенство остается одной из самых актуальных проблем ветеринарии и медицины. Установлена принадлежность новых генотипов (видов) вируса бешенства к филогенетическим группам с подтверждением факта отсутствия – либо наличия крайне низкой – перекрестной нейтрализации между представителями различных филогенетических групп. Данный факт необходимо учитывать при оказании постэкспозиционной помощи после укусов летучих мышей. Кроме того, встает вопрос о необходимости дальнейшего изучения выделяемых изолятов вируса бешенства и разработки новых вакцинных препаратов.

Характеристики представителей рода *Lyssavirus*

Вид (генотип) Филогруппа Год*	Переносчики/ резервуары	Историческая справка и основные характеристики	Литература
<i>Aravan lyssavirus</i> (ARAV) Филогруппна I 1991/2009	Летучие мыши (<i>Myotis blythii</i>)	<ul style="list-style-type: none"> – Выделен в Кыргызстане, в других странах не выявлялся – Патогенен для лабораторных мышей, хомяков и летучих мышей, вызывает острый прогрессирующий энцефалит и летальный исход – Формирует типичные для <i>Lyssavirus</i> внутриклеточные включения в цитоплазме нейронов – Показывает перекрестную серологическую реакцию с представителями первой филогруппы рода <i>Lyssavirus</i> – Коммерческие антирабические биопрепараты обеспечивают значительную, но не абсолютную защиту от заражения 	<p>http://www.ictvonline.org/proposals/2009.009a.bV.v2.Lyssavirus-4Sp.pdf</p> <p>[2, 6, 14, 19]</p>
<i>Australian bat lyssavirus</i> (ABLV) Филогруппна I 1996/1999	Летучие мыши (<i>Pteropus alecto</i> , <i>P. scapulatus</i> и др.)	<ul style="list-style-type: none"> – Выделен в Австралии, в других странах не выявлялся – Патогенен для лабораторных мышей и летучих мышей. У собак и кошек вызывает нейрологическое заболевание с последующим выздоровлением – Формирует типичные для <i>Lyssavirus</i> внутриклеточные включения в цитоплазме нейронов – Показывает перекрестную серологическую реакцию с представителями первой филогруппы рода <i>Lyssavirus</i> 	[9, 11, 15]
<i>Bokeloh bat lyssavirus</i> (BBLV) Филогруппна I 2010/2013	Летучие мыши (<i>Myotis nattereri</i>)	<ul style="list-style-type: none"> – Выделен в Германии, в других странах не выявлялся – Патогенен для лабораторных мышей, вызывает острый прогрессирующий энцефалит и летальный исход – Формирует типичные для <i>Lyssavirus</i> внутриклеточные включения в цитоплазме нейронов – Показывает слабую перекрестную серологическую реакцию с представителями первой филогруппы рода <i>Lyssavirus</i> 	<p>http://www.ictvonline.org/proposals/2012.009bV.A.v2.Lyssavirus_sp.pdf</p> <p>[10, 11]</p>
<i>Duvenhage lyssavirus</i> (DUVV) Филогруппна I 1970/1976-1990	Летучие мыши (<i>Miniopterus schreibersii</i> , <i>Nycteris thebaica</i>)	<ul style="list-style-type: none"> – Впервые выделен в Южной Африке, выявлялся в Зимбабве и Кении – Патогенен для лабораторных мышей, вызывает острый прогрессирующий энцефалит и летальный исход – Формирует типичные для <i>Lyssavirus</i> внутриклеточные включения в цитоплазме нейронов – Показывает слабую перекрестную серологическую реакцию с представителями первой филогруппы рода <i>Lyssavirus</i> 	[11, 22]
<i>European bat lyssavirus 1</i> (EBLV-1) Филогруппна I 1954/1991	Летучие мыши (<i>Eptesicus serotinus</i> и др.)	<ul style="list-style-type: none"> – Впервые выделен в Европе, выявляется в ряде стран Западной Европы – Характеризуется наличием двух генетических линий: EBLV-1a (Северная Европа) и EBLV-1b (Южная Европа) – Выявлялись случаи заболевания у куниц, овец и домашних кошек. Патогенен для лабораторных мышей, лисиц, овец (с последующим выздоровлением) – Формирует типичные для <i>Lyssavirus</i> внутриклеточные включения в цитоплазме нейронов – Показывает перекрестную серологическую реакцию с представителями первой филогруппы рода <i>Lyssavirus</i> 	[7, 11]
<i>European bat lyssavirus 2</i> (EBLV-2) Филогруппна I 1985/1991	Летучие мыши (<i>Myotis daubentonii</i> и др.)	<ul style="list-style-type: none"> – Впервые выделен в Европе, выявляется в ряде стран Западной Европы – Патогенен для лабораторных мышей, лисиц, овец (с последующим выздоровлением) – Формирует типичные для <i>Lyssavirus</i> внутриклеточные включения в цитоплазме нейронов – Показывает перекрестную серологическую реакцию с представителями первой филогруппы рода <i>Lyssavirus</i> 	[7, 18]
<i>Ikoma lyssavirus</i> (IKOV) Филогруппна IV 2009/2013	Африканская циветта (<i>Civettictis civetta</i>)	<ul style="list-style-type: none"> – Выделен в Танзании, в других странах не выявлялся – Патогенен для лабораторных мышей, вызывает острый прогрессирующий энцефалит, заканчивающийся летальным исходом – Формирует типичные для <i>Lyssavirus</i> внутриклеточные включения в цитоплазме нейронов – Перекрестная серологическая нейтрализация с другими представителями рода <i>Lyssavirus</i> практически отсутствует 	<p>http://www.ictvonline.org/proposals/2012.009aV.A.v4.Lyssavirus_sp.pdf</p> <p>[11]</p>

Характеристики представителей рода *Lyssavirus* (продолжение)

Вид (генотип) Филогруппа Год*	Переносчики/ резервуары	Историческая справка и основные характеристики	Литература
<i>Irkut lyssavirus</i> (IRKV) Филогруппа I 2002/2009	Летучие мыши (<i>Murina leucogaster</i>)	<ul style="list-style-type: none"> – Впервые выделен в России (Восточная Сибирь), выявлялся также в Китае – Патогенен для лабораторных мышей, хомяков и летучих мышей, вызывает острый прогрессирующий энцефалит и летальный исход – Формирует типичные для <i>Lyssavirus</i> внутриклеточные включения – Показывает перекрестную серологическую реакцию с представителями первой филогруппы рода <i>Lyssavirus</i> – Коммерческие антирабические биопрепараты обеспечивают значительную, но не абсолютную защиту от заражения 	http://www.ictvonline.org/proposals/2009.009a,bV.v2.Lyssavirus-4Sp.pdf [14, 19, 25]
<i>Khujiand lyssavirus</i> (KHUV) Филогруппа I 2001/2009	Летучие мыши (<i>Myotis mystacinus</i>)	<ul style="list-style-type: none"> – Выделен в Таджикистане, в других странах не выявлялся – Патогенен для лабораторных мышей, хомяков и летучих мышей, вызывает острый прогрессирующий энцефалит и летальный исход – Формирует типичные для <i>Lyssavirus</i> внутриклеточные включения в цитоплазме нейронов – Показывает перекрестную серологическую реакцию с представителями первой филогруппы рода <i>Lyssavirus</i> – Коммерческие антирабические биопрепараты обеспечивают значительную, но не абсолютную защиту от заражения 	http://www.ictvonline.org/proposals/2009.009a,bV.v2.Lyssavirus-4Sp.pdf [2, 14, 19]
<i>Lagos bat lyssavirus</i> (LBV) Филогруппа II 1956/1976	Летучие мыши (<i>Eidolon helvum</i> и др.)	<ul style="list-style-type: none"> – Впервые выделен в Нигерии, выявлялся в Гане, Эфиопии и других странах Африки – Патогенен для собак, обезьян и лабораторных мышей. Вирус также выделяли от кошек, собак и мангустов в естественных условиях – Как правило, формирует типичные для <i>Lyssavirus</i> внутриклеточные включения в цитоплазме нейронов – Не показывает перекрестной серологической нейтрализации с представителями других филогрупп 	[8, 11]
<i>Mokola lyssavirus</i> (MOKV) Филогруппа II 1968/1976	Землеройка (<i>Crocidura sp.</i>)	<ul style="list-style-type: none"> – Впервые выделен в Нигерии, выявлялся также в Эфиопии, ЮАР и других странах Африки – Патогенен для собак, обезьян и лабораторных мышей. В естественных условиях выделялся от землероек, домашних кошек и собак, крыс – Как правило, формирует типичные для <i>Lyssavirus</i> внутриклеточные включения в цитоплазме нейронов – Не показывает перекрестной серологической нейтрализации с представителями других филогрупп 	[13]
<i>Rabies lyssavirus</i> (RABV) Филогруппа I ?/1971	Дикие плотоядные и вампировые летучие мыши	<ul style="list-style-type: none"> – Распространен по всему миру – Патогенен для всех видов теплокровных млекопитающих – Формирует типичные для <i>Lyssavirus</i> внутриклеточные включения в цитоплазме нейронов – Показывает перекрестную серологическую реакцию с представителями первой филогруппы рода <i>Lyssavirus</i> 	[1]
<i>Shimoni bat lyssavirus</i> (SHBV) Филогруппа II 2009/2011	Летучие мыши (<i>Hipposideros commersoni</i>)	<ul style="list-style-type: none"> – Выделен в Кении, в других странах не выявлялся – Патогенен для лабораторных мышей и хомяков, вызывает острый прогрессирующий энцефалит и летальный исход – Формирует типичные для <i>Lyssavirus</i> внутриклеточные включения в цитоплазме нейронов – Показывает частичную перекрестную серологическую нейтрализацию с LBV 	http://www.ictvonline.org/proposals/2011.006aV.A.v1.Lyssavirus-Sp.pdf [27]
<i>West Caucasian bat lyssavirus</i> (WCBV) Филогруппа III 2002/2009	Летучие мыши (<i>Miniopterus schreibersii</i>)	<ul style="list-style-type: none"> – Впервые выделен в России (Западный Кавказ), в других странах не выявлялся – Патогенен для лабораторных мышей, хомяков, нечеловекообразных приматов и летучих мышей. Вызывает острый прогрессирующий энцефалит и летальный исход – Формирует типичные для <i>Lyssavirus</i> внутриклеточные включения в цитоплазме нейронов – Не показывает перекрестную серологическую реакцию с другими представителями <i>Lyssavirus</i> 	http://www.ictvonline.org/proposals/2009.009a,bV.v2.Lyssavirus-4Sp.pdf [14, 25]
<i>Lleida bat lyssavirus</i> (LLBV)	Летучие мыши (<i>Miniopterus schreibersii</i>)	<ul style="list-style-type: none"> – Выделен в Испании в 2012 году, в других странах не выявлялся – Формирует типичные для <i>Lyssavirus</i> внутриклеточные включения в цитоплазме нейронов – Таксономия официально не утверждена. Предположительно, принадлежит к филогруппе IV 	[24]

* Год обнаружения/утверждения таксономической классификации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Груздев К. Н., Недосеков В. В. Бешенство животных. – М.: Аквариум, 2001. – 303 с.
2. Кузьмин И. В., Сидоров Г. Н., Ботвинкин А. Д. Современные данные о лиссавирусах, связанных с рукокрылыми, на территории СНГ // Ветеринарная патология. – 2002. – № 1. – С. 31–36.
3. Лозовой Д. А. Анализ эпизоотической ситуации по особо опасным и экономически значимым болезням животных в государствах – участниках СНГ (2013–2015 гг.) [Основные положения доклада на заседании Комиссии по экономич. вопр. при Экономич. совете СНГ 20 июля 2016 г.] // Ветеринария сегодня. – 2017. – № 1. – С. 64–68.
4. Макаров В. В., Гулюкин А. М., Гулюкин М. И. Бешенство. Естественная история на рубеже столетий. – М.: ЗооВетКнига, 2015. – 121 с.
5. Макаров В. В., Лозовой Д. А. Вирусы рукокрылых (лисса- и филовирусы) // Ветеринария. – 2016. – № 6. – С. 3–8.
6. A lyssavirus with an unusual antigenic structure isolated from a bat in southern Kyrgyzstan / I. V. Kuzmin, A. D. Botvinkin, S. N. Rybin, A. B. Baialiev // Vopr. Virusol. – 1992. – Vol. 37 (5–6). – P. 256–259.
7. Bat rabies in France: a 24-year retrospective epidemiological study / E. Picard-Meyer, E. Robardet, L. Arthur [et al.] // PLoS ONE. – 2014. – Vol. 9 (6):e98622.
8. Boulger L. R., Porterfield J. S. Isolation of a virus from Nigerian fruit bats // Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. – 1958. – Vol. 52. – P. 421–424.
9. Characterisation of a novel lyssavirus isolated from Pteropid bats in Australia / A. R. Gould, A. D. Hyatt, R. Lunt [et al.] // Virus Res. – 1998. – Vol. 54 (2). – P. 165–187.
10. Comparative studies on the genetic, antigenic and pathogenic characteristics of Bokeloh bat lyssavirus / T. Nolden, A. C. Banyard, S. Finke [et al.] // J. Gen. Virol. – 2014. – Vol. 95 (8). – P. 1647–1653.
11. Cross-neutralization of antibodies induced by vaccination with Purified Chick Embryo Cell Vaccine (PCECV) against different *Lyssavirus* species / C. Malerczyk, C. Freuling, D. Gniel [et al.] // Hum. Vaccin. Immunother. – 2014. – Vol. 10 (10). – P. 2799–2804.
12. Current status of rabies and prospects for elimination / A. R. Fooks, A. C. Banyard, D. L. Horton [et al.] // Lancet. – 2014. – Vol. 384 (9951). – P. 1389–1399.
13. Diversity and epidemiology of Mokola virus / J. Kgaladi, N. Wright, J. Coertse [et al.] // PLoS Negl. Trop. Dis. – 2013. – Vol. 7 (10):e2511.
14. Efficacy of rabies biologics against new lyssaviruses from Eurasia / C. A. Hanlon, I. V. Kuzmin, J. D. Blanton [et al.] // Virus Res. – 2005. – Vol. 111 (1). – P. 44–54.
15. Encephalitis caused by a Lyssavirus in fruit bats in Australia / G. C. Fraser, P. T. Hooper, R. A. Lunt [et al.] // Emerg. Infect. Dis. – 1996. – Vol. 2 (4). – P. 327–331.
16. Estimating the global burden of endemic canine rabies / K. Hampson, L. Coudeville, T. Lembo [et al.] // PLoS Negl. Trop. Dis. – 2015. – Vol. 9 (4):e0003709.
17. Evaluation of rabies biologics against Irkut virus isolated in China / Y. Liu, Q. Chen, F. Zhang [et al.] // J. Clin. Microbiol. – 2013. – Vol. 51 (11). – P. 3499–3504.
18. Evolutionary trends of European bat lyssavirus type 2 including genetic characterization of Finnish strains of human and bat origin 24 years apart / M. Jakava-Viljanen, T. Nokireki, T. Sironen [et al.] // Arch. Virol. – 2015. – Vol. 160 (6). – P. 1489–1498.
19. Experimental infection of big brown bats (*Eptesicus fuscus*) with Eurasian bat lyssaviruses Aravan, Khujand, and Irkut virus / G. J. Hughes, I. V. Kuzmin, A. Schmitz [et al.] // Arch. Virol. – 2006. – Vol. 151 (10). – P. 2021–2035.
20. Grigoryan G., Metlin A. Global financial crisis as a challenge for prevention of human rabies in the former Soviet Republics // Austin Virol. Retrovirol. – 2016. – Vol. 3 (1):1016.
21. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0 / K. Tamura, G. Stecher, D. Peterson [et al.] // Mol. Biol. Evol. – 2013. – Vol. 30 (12). – P. 2725–2729.
22. Meredith C. D., Prossouw A. P., Koch H. P. An unusual case of human rabies thought to be of chiropteran origin // S. Afr. Med. J. – 1971. – Vol. 45 (28). – P. 767–769.
23. Nei M., Kumar S. Molecular Evolution and Phylogenetics. – NY: Oxford University Press, 2000. – 333 p.
24. Novel lyssavirus in bat, Spain / N. Aréchiga Ceballos, S. Vázquez Morón, J. M. Berciano [et al.] // Emerg. Infect. Dis. – 2013. – Vol. 19 (5). – P. 793–799.
25. Phylogenetic relationships of Irkut and West Caucasian bat viruses within the Lyssavirus genus and suggested quantitative criteria based on the N gene sequence for lyssavirus genotype definition / I. V. Kuzmin, G. J. Hughes, A. D. Botvinkin [et al.] // Virus Res. – 2005. – Vol. 111 (1). – P. 28–43.
26. Rabies virus vaccines: is there a need for a pan-lyssavirus vaccine? / J. S. Evans, D. L. Horton, A. J. Easton [et al.] // Vaccine. – 2012. – Vol. 30 (52). – P. 7447–7454.
27. Shimoni bat virus, a new representative of the Lyssavirus genus / I. V. Kuzmin, A. E. Mayer, M. Niezgodá [et al.] // Virus Res. – 2010. – Vol. 149 (2). – P. 197–210.