

DOI: 10.15690/vramn804

М.Ю. Щелканов^{1, 2, 3}, В.Г. Дедков⁴, И.В. Галкина¹, Н'Ф. Магассуба⁵, Н. Зуманиги⁶,
Г.А. Шипулин⁴, А.Ю. Попова^{7, 8}, В.В. Малеев⁴

¹ Школа биомедицины Дальневосточного федерального университета, Владивосток, Российская Федерация

² Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
Владивосток, Российская Федерация

³ Центр гигиены и эпидемиологии в Приморском крае, Владивосток, Российская Федерация

⁴ Центральный НИИ эпидемиологии Роспотребнадзора, Москва, Российская Федерация

⁵ Университет Гамаль Абдель Насер, Конакри, Гвинейская Республика

⁶ Национальный госпиталь Донка, Конакри, Гвинейская Республика

⁷ Федеральная служба по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека,
Москва, Российская Федерация

⁸ Российская медицинская академия последиplomного образования, Москва, Российская Федерация

Районирование африканской природно-очаговой провинции в отношении филовирусных лихорадок

В обзоре предложено районирование африканской природно-очаговой провинции, в составе которой выделены: I. Верхнегвинейский природно-очаговый район, включающий следующие природные очаги: I.1. Казаманс; I.2. Северо-Гвинейский; I.3. Вольта; I.4. Адамáва; I.5. Сан-Томé. II. Центральноафриканский: II.1. Южно-Гвинейский; II.2. Катáнга; II.3. Кóнго; II.4. Азáнде; II.5. Рувензóри. III. Юго-Восточноафриканский: III.1. Мафунгабу́си; III.2. Драко́новы горы; III.3. Комóры; III.4. Мадагаска́р; III.5. Сейше́лы; III.6. Маскаре́ны. Для каждого природного очага описаны характерные ландшафты, видовой состав крыланов (*Chiroptera*, *Megachiroptera*), представляющих собой природный резервуар для вирусов семейства *Filoviridae*, а также типы эпидемических вспышек и интенсивность циркуляции филовирусов. Обсуждаются возможные объяснения узости ареала филовирусов по сравнению с ареалом крыланов в Африке.

Ключевые слова: *Filoviridae*, природный очаг, районирование, Африка.

(Для цитирования: Щелканов М.Ю., Дедков В.Г., Галкина И.В., Магассуба Н'Ф., Зуманиги Н., Шипулин Г.А., Попова А.Ю., Малеев В.В. Районирование африканской природно-очаговой провинции в отношении филовирусных лихорадок. *Вестник РАМН*. 2017;72 (5):325–335. doi: 10.15690/vramn804)

325

M.Yu. Shchelkanov^{1, 2, 3}, V.G. Dedkov⁴, I.V. Galkina¹, N'F. Magassouba⁵, N. Zoumanigui⁶,
G.A. Shipulin⁴, A.Yu. Popova^{7, 8}, V.V. Maleev⁴

¹ Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russian Federation

² Institute of Biology and Soil Science, Vladivostok, Russian Federation

³ Hygienic and Epidemiological Center in Primorsky krai, Vladivostok, Russian Federation

⁴ Central Scientific-Research Institute for Epidemiology, Moscow, Russian Federation

⁵ Gamal Abdel Nasser University, Conakry, Guinea Republic

⁶ Donka National Hospital, Conakry, Guinea Republic

⁷ Federal Service for Surveillance on Consumer Rights Protection and Human Wellbeing,
Moscow, Russian Federation

⁸ Russian medical academy of postdegree education, Moscow, Russian Federation

Division Into Districts of African Natural Foci Province in the Relation to Filoviridae-associated Fevers

The review presents the following division of the African natural foci province into districts: I. Upper Guinea natural focus region includes the following individual natural foci: I.1. Kazamans; I.2. North Guinea; I.3. Volta; I.4. Adamawa; I.5. São Tome. II. Central Africa: II.1. Southern Guinea; II.2. Katanga; II.3. Congo; II.4. Azande; II.5. Ruwenzori. III. South-Eastern Africa: III.1. Mafungabusi; III.2. Drakensberg; III.3. Comoros; III.4. Madagascar; III.5. Seychelles; III.6. Mascarenes. For each natural focus the article describes the characteristic landscapes and species list of fruit-bats (*Chiroptera*, *Megachiroptera*) which are natural reservoir for viruses belonging to *Filoviridae* family, the types of epidemic outbreaks and the intensity of filovirus circulation. Possible explanations of narrowness of filoviruses areal in comparison with fruit-bats areal in Africa are discussed.

Key words: *Filoviridae*, natural foci, division into districts, Africa.

(For citation: Shchelkanov MYu, Dedkov VG, Galkina IV, Magassouba N'F, Zoumanigui N, Shipulin GA, Popova AYU, Maleev VV. Division Into Districts of African Natural Foci Province in the Relation to Filoviridae-associated Fevers. *Annals of the Russian Academy of Medical Sciences*. 2017;72 (5):325–335. doi: 10.15690/vramn804)

Актуальность

Накопившаяся научная информация об эпидемических вспышках, этиологически связанных с вирусами семейства *Filoviridae* [1], требует их хронологической типизации для корректного прогнозирования активности природных очагов этих вирусов. Недостаточность подобного рода исследований наглядно продемонстрировала масштабная эпидемическая вспышка, вызванная эболавирусом Заир, в Западной Африке [2, 3], которая не укладывалась в существовавшие тогда представления о географическом распространении филовировусов.

В нашей предыдущей работе обсуждались результаты лабораторных и полевых эколого-вирусологических исследований, свидетельствующих о том, что резервуаром филовировусов являются крыланы (*Chiroptera*, *Megachiroptera*) [4]. Эти данные будут использованы в настоящей работе.

Ландшафтная приуроченность природных очагов филовировусных лихорадок на территории Африки

Ареал филовировусных лихорадок в Африке располагается на территории афротропического биогеографического региона [5] и имеет ранг природно-очаговой провинции. Этот уровень биохронологической классификации, в свою очередь, подразделяется на природно-очаговые районы (группы природных очагов) и отдельные природные очаги [6, 7]. Более тонкая дифференцировка требует детального анализа природных условий и гораздо более глубоких мониторинговых исследований.

Природные очаги филовировусных лихорадок имеют характерную ландшафтную приуроченность: влажные экваториальные, субэкваториальные, тропические леса и влажные саванны (рис. 1; табл. 1). Особенно очевидна эта зависимость на востоке Африки: пассаты северного полушария, несущие сухие воздушные массы со стороны Евразии, приводят к понижению влажности в экваториальной части континента, в результате чего влажные леса сменяются здесь переменнно-влажными и сухими саваннами, и, соответственно, отсутствуют эпидемические и эпизоотические проявления циркуляции филовировусов. Осушающее действие северо-восточных пассатов приводит и к разрыву ареала филовировусов (на рис. 1 между II и III).

Описанная ландшафтная приуроченность до сих пор не нашла своего строгого доказательного объяснения, поскольку ареал крыланов в Африке гораздо шире ареала распространения вирусов их семейства *Filoviridae*. Многие виды рукокрылых из подотряда *Megachiroptera*, характерные для природных очагов филовировусных лихорадок, распространены и на других территориях, где не отмечались эпидемии или эпизоотии. Например, в зоне Сахеля (сухих саванн) встречаются *Eidolon helvum*, *Epomophorus gambianus*, *Micropteropus pusillus*. Для пустыни Калахари типичным является *Epomophorus wahlbergi*. Чрезвычайно широким (хотя и разрывным) ареалом, включающим среднее течение Нила и юг Аравийского полуострова, обладает *Rousettus aegyptiacus* (табл. 2) [40–43]. Однако одного лишь наличия крыланов явно недостаточно для формирования природных очагов филовировусных лихорадок.

Понятно, что лимитирующим фактором для распространения филовировусов не может быть сумма эффективных температур (во-первых, природный резервуар — крыланы — теплокровные; во-вторых, в восточной части

континента, где сумма эффективных температур не ниже, чем в западной, природные очаги отсутствуют). Одной из возможных гипотез может быть взаимосвязь филовировусов с дерманиссоидными клещами семейства *Spinturnicidae* (*Acari: Dermansoidea*), которые являются постоянными эктопаразитами рукокрылых. Хозяйско-паразитическая специализация спинтурницид настолько узкая, что одна эволюционная линия этого семейства связана исключительно с *Megachiroptera*, другая — с *Microchiroptera* [44, 45] (что объясняет, почему природный резервуар связан с крыланами, но не с летучими мышами). Выживаемость нимф *Spinturnicidae* зависит от относительной влажности окружающего воздуха, что могло бы являться объяснением приуроченности ареала филовировусов к влажным лесным и саванным ландшафтам. Однако нельзя исключить и более простого объяснения: именно в указанных ландшафтах имеется кормовая база для достаточно плотных популяций крыланов, в которых возможна эффективная контактная передача вируса.

Сформулированные гипотезы нуждаются в верификации в процессе полевых эколого-вирусологических и экспериментальных исследований.

Характеристика природно-очаговых районов в составе африканской провинции

Верхнегвинейский природно-очаговый район (I)

Название происходит не от конкретной страны, а от исторического названия географического региона Верхняя Гвинея¹ в Западной Африке, расположенного южнее Сахеля вдоль северного побережья Гвинейского залива². Этот район лежит в пределах группы субэкваториальных и экваториальных влажнелесных ландшафтов и включает 5 природных очагов:

- I.1. Казаманс;
- I.2. Северо-Гвинейский;
- I.3. Вольта;
- I.4. Адамава;
- I.5. Сан-Томé (см. рис. 1).

Казаманс (I.1) занимает приатлантическую низменность в междуречье Казаманс — Конкуре. Линия побережья Западной Африки здесь практически перпендикулярна направлению экваториального муссона, поэтому муссонный ритм выражен наиболее четко, а уровень осадков здесь составляет 4000–5000 мм/год при коэффициенте увлажнения выше 3. Казаманс покрыт переменнно-влажными тропическими и субэкваториальными лесами, которые дали название для особого типа «ландшафтов казаманского типа» [46]. В устьях рек — обширные мангровые леса. Видовое разнообразие крыланов в Казамансе несколько ниже по сравнению с территориями, расположенными восточнее: массово встречаются *E. helvum*, *E. gambianus*, *E. buettikoferi*, *M. pusillus*, *N. veldkampii*, *L. angolensis*, однако отсутствуют такие широко распространенные виды, как *R. aegyptiacus*, *E. franqueti*, *H. monstrosus* или *M. torquata* (см. табл. 2) [40–43]. Эколого-вирусологическое обследование Казаманса в отношении филовировусов не проводилось.

¹ В переводе с берберского «Гвинея» означает «страна черных людей», и это слово входит в названия трех западноафриканских стран — Республики Гвинея-Биссау, Республики Гвинея и Республики Экваториальная Гвинея.

² Нижняя Гвинея расположена вдоль восточного побережья Гвинейского залива от устья р. Санага у южных отрогов плато Адамава до устья р. Кванза.

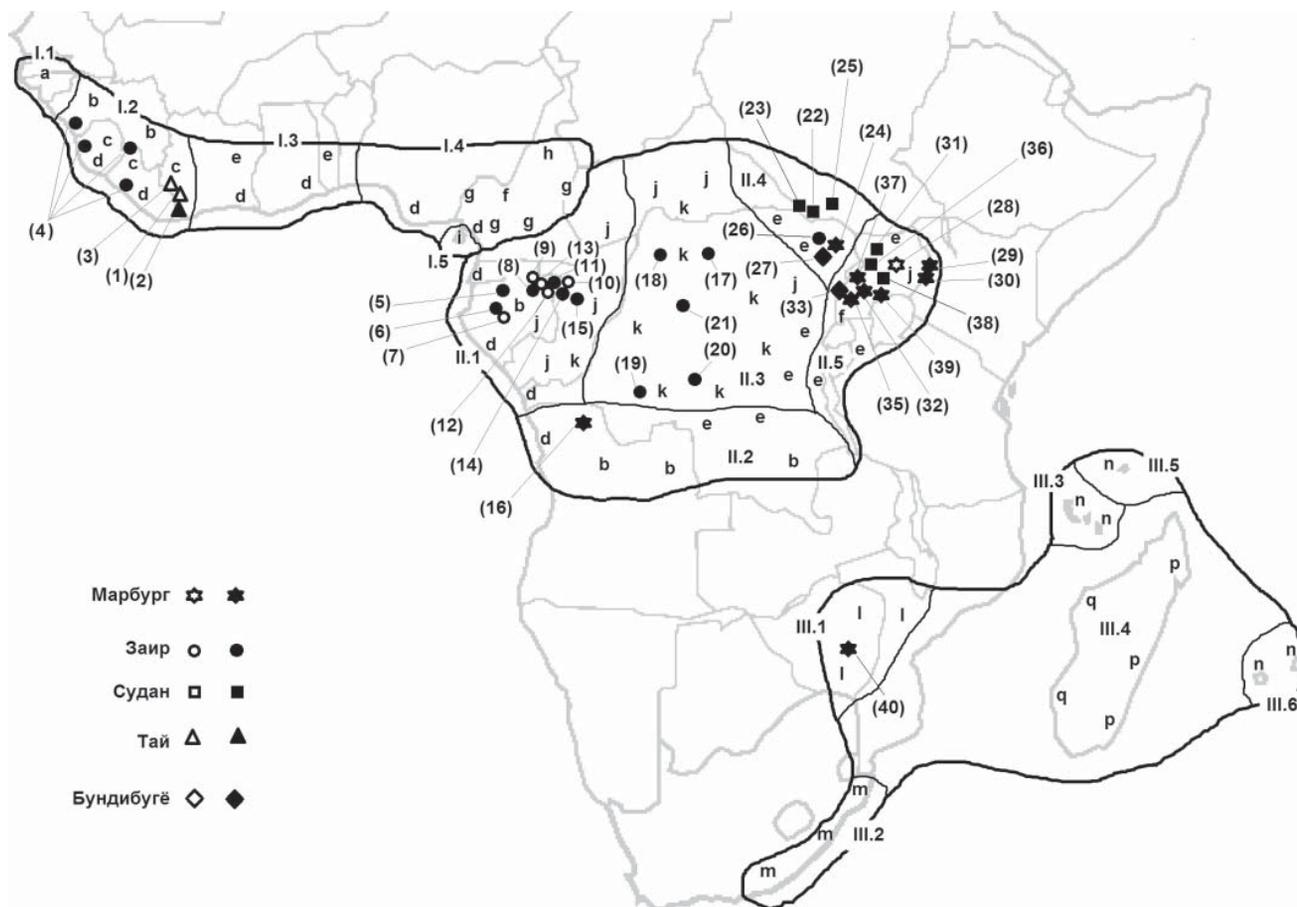


Рис. 1. Районирование природных очагов филовиральных лихорадок на территории Африки (цифровые и буквенные обозначения — см. табл. 1).

Примечание. Эпидемические вспышки: ● — эболавирус Заир (ZEBOV — *Zaire ebolavirus*); ■ — эболавирус Судан (SUDV — *Sudan ebolavirus*); ▲ — эболавирус леса Таи (TAFV — *Taï Forest ebolavirus*); ◆ — эболавирус Бундибугё (BDBV — *Bundibugyo ebolavirus*); * — марбургвирус Марбург (*Marburg marburgvirus*); эпизоотические вспышки: ○ — эболавирус Заир (ZEBOV — *Zaire ebolavirus*); □ — эболавирус Судан (SUDV — *Sudan ebolavirus*); △ — эболавирус леса Таи (TAFV — *Taï Forest ebolavirus*); ◇ — эболавирус Бундибугё (BDBV — *Bundibugyo ebolavirus*); ☆ — марбургвирус Марбург (*Marburg marburgvirus*).

Северо-Гвинейский (I.2) природный очаг располагается на Северо-Гвинейской возвышенности и прилегающих приатлантических низменностях. Возвышенности (Фута-Джаллон на западе и Леоно-Либерийская на востоке) покрыты субэкваториальными лесами и вторичными саваннами, южные и юго-восточные склоны, а также примыкающие приатлантические низменности — влажными экваториальными лесами [46]. Здесь встречаются крупные популяции нескольких видов крыланов: *E. helvum*, *R. aegyptiacus*, *E. gambianus*, *E. buettikoferi*, *H. monstrosus*, *M. pusillus*, *N. veldkampii*, *L. angolensis*, *M. woermanni*, *M. torquata*, *S. zenkeri*, *S. ophiodon* (см. табл. 2) [40–43].

Первая научная информация о существовании Северо-Гвинейского природного очага была получена сотрудниками российско-гвинейской вирусологической лаборатории, работавшей в 1978–1991 гг. на базе Гвинейского института им. Л. Пастера (г. Киндия) [47, 48], которые описали эпидемическую вспышку геморрагической лихорадки с летальностью свыше 30%, продолжавшуюся с марта по август 1982 г., среди населения юго-восточной части плато Фута-Джаллон, в провинции Киндия, на границе Гвинейской Республики и Республики Сьерра-Леоне [49, 50]. Этиологический агент заболевания в то время идентифицировать не удалось, а «особенности клинического течения болезни в наибольшей степени напоминают описанную симптоматику вирусных геморрагических лихорадок Марбург и Эбола»

[49]. Национальный парк Таи (Кот-д’Ивуар), где был изолирован TAFV, находится на восточных склонах Леоно-Либерийского плато и тоже входит в состав Северо-Гвинейского природного очага. Однако эти данные не были приняты во внимание должным образом, и когда в декабре 2013 г. началась эпидемия геморрагической лихорадки неясной этиологии в гвинейской провинции Нзерекорé на Леоно-Либерийском плато [2, 3], диагностика в отношении филовиральных лихорадок не проводилась почти три месяца: лишь 23.03.2014 Африканское региональное бюро Всемирной организации здравоохранения объявило об эпидемии лихорадки Эбола, этиологически связанной с ZEBOV, в Гвинейской Республике; 29.03.2014 последовало подтверждение первого случая заболевания в Республике Либерия, 25.05.2014 — в Республике Сьерра-Леоне. Таким образом, начальный этап распространения вируса выпал из-под контроля специалистов. Вырвавшись «на оперативный простор» в сложном, с социальной точки зрения, регионе, эта эпидемия в Западной Африке (2013–2016 гг.) стала самой масштабной за все время научного наблюдения за филовиральными инфекциями [2, 3]. На момент окончания эпидемии (01.06.2016) [51] было зарегистрировано в общей сложности 28 616 случаев заболевания, из которых 11 310 (39,5%) закончились летально [52].

Вольта (I.3), — природный очаг названный в честь одноименной реки, включает экваториальные влажные

Таблица 1. Краткая характеристика природных условий в природных очагах филловиральных лихорадок на территории Африки (см. рис. 1)

Район	Природный очаг	Географическое положение	Ландшафты	Страны*	Эпидемические и эпизоотические вспышки**
I. Верхнегвинейский	I.1. Казаманс	Приатлантическая низменность в междуречье Казаманс – Конкуре	а. Казаманские переменновлажные субэкваториальные леса	Гамбия, юг Сенегала, Гвинея-Бисау, приатлантический северо-запад ГР	Нет данных
	I.2. Северо-Гвинейский	Северо-Гвинейская возвышенность с прилегающими приатлантическими низменностями	б. Влажные саванны нагорий; в. Экваториальные влажные леса на юго-восточных склонах нагорий; д. Экваториальные влажные леса аккумулятивных низменностей	ГР, Либерия, Сьерра-Леоне, запад Кот-д'Ивуара	(1) 1994 Ж-ТАГV: Кот-д'Ивуар (парк Таи) [3] (2) 1994 Л-ТАГV: Кот-д'Ивуар (парк Таи) [3]; Л (3) 1994 Ж-ТАГV: Кот-д'Ивуар (парк Таи) [3] (4) 2013 Л-ZEBOV: Гвинея, Либерия, Сьерра-Леоне [2, 3]; Д-Г
	I.3. Вольта	Приатлантическая низменность в междуречье Сасандра – Веме	е. Влажные саванны; d	Кот-д'Ивуар, Гана, Того, Бенин	Имеются серологические подтверждения циркуляции филловирусов (см. в тексте)
	I.4. Адамава	Плато Адамава с примыкающей приморской низменностью в устье р. Нигер	д; f. Горные саванны; g. Экваториальные влажные леса на северных, южных и западных склонах; h. Типичные африканские саванны	Юг Нигерии, юг Чада, север Камеруна, запад ЦАР	Имеются серологические подтверждения циркуляции филловирусов (см. в тексте)
	I.5. Сан-Томе	-	и. Экваториальные и тропические влажные леса	Сан-Томе и Принсипи	Нет данных
II. Центральнаяафриканский	II.1. Южно-Гвинейский	Южно-Гвинейская возвышенность с прилегающими приморскими низменностями	д; j. Экваториальные и субэкваториальные влажные леса	Юг Камеруна, РЭГ, Габон, РК, запад ДРК, запад ЦАР	(5) 1994 Л-ZEBOV: Габон (Мекука) [8]; С-Г (6) 1996 Л-ZEBOV: Габон (Буе) [8, 9]; Л-Г (7) 1996 Ж-ZEBOV: Габон (Буе, Майбу) [10] (8) 2001 Л-ZEBOV: Габон (Мекамбо) [11]; Л-Г (9) 2001 Ж-ZEBOV: Габон (Мекамбо) [10] (10) 2001 Ж-ZEBOV: РК (Лосси) [12] (11) 2001 Л-ZEBOV: РК (Келле) [11]; Л-Г (12) 2002 Ж-ZEBOV: Габон [13] (13) 2002 Ж-ZEBOV: Габон (Задие) [12] (14) 2003 Л-ZEBOV: РК (Мбомо, Келле) [14]; Л-Г (15) 2005 Л-ZEBOV: РК (Этумби) [3]; Л-Г
	II.2. Катанга	Плато Бие с прилегающими приатлантическими низменностями и плато Катанга	б; d	Ангола, юг ДРК, северо-восток Замбии	(16) 2004 Л-ММАРV: Ангола (Уйже) [15]; Д
	II.3. Конго	Впадина Конго	е; к. Экваториальные постоянно-влажные леса с суточным ритмом увлажнения (тилен)	ДРК, ЦАР	(17) 1976 Л-ZEBOV: ДРК (Ямбуку) [16]; Л-Г (18) 1977 Л-ZEBOV: ДРК (Тандала) [17]; Д (19) 1995 Л-ZEBOV: ДРК (Киквит) [18]; Л-Г (20) 2007 Л-ZEBOV: ДРК (Луебо) [19]; Л-Г (21) 2014 Л-ZEBOV: ДРК (Бозндле) [20]; Л-Г

Таблица 1. Краткая характеристика природных условий в природных очагах филловиральных лихорадок на территории Африки (см. рис. 1) (Окончание)

Район	Природный очаг	Географическое положение	Ландшафты	Страны*	Эпидемические и эпизоотические вспышки**
II. Центральная провинция Африканская природно-очаговая провинция	II.4. Азанде	Плато Азанде	е	Северо-восток ДРК, юго-восток ЦАР, юго-запад РЮС	(22) 1976 Л-СUDV: РЮС (Нзара) [3]; Л-Г (23) 1979 Л-СUDV: РЮС (Нзара) [21]; Л-Г (24) 1998 Л-ММАRV: ДРК (Дурба) [22]; Д (25) 2004 Л-СUDV: РЮС (Ямбио) [23]; Д (26) 2012 Л-ZEBOV: ДРК (Исиро) [24]; Д (27) 2012 Л-BDBV: ДРК (Исиро) [25]; Л-Г
	II.5. Рувензори	Горный массив Рувензори, долина оз. Кьога, включая гору Элтон на востоке	е; к	Восток ДРК, запад Танзании, Уганда, запад Кении, юг РЮС	(28) 1967 Ж-ММАRV: Уганда [26, 27] (29) 1980 Л-ММАRV: Кения (Китум) [28]; С (30) 1987 Л-ММАRV: Кения (Китум) [29]; С (31) 2000 Л-СUDV: Уганда (Улу) [30]; Л-Г (32) 2007 Л-ММАRV: Уганда (Китака) [31]; С (33) 2007 Л-BDBV: Уганда (Кабанго) [32]; Л (34) 2008 Ж-ММАRV: Уганда (Китака) [33] (35) 2008 Л-ММАRV: Уганда (Марамгамбо) [34]; С (36) 2011 Л-СUDV: Уганда (Накисамата) [35]; Д (37) 2012 Л-ММАRV: Уганда (Ибанда) [36]; Д-Г (38) 2012 Л-СUDV: Уганда (Киаале) [37]; Д (39) 2014 Л-ММАRV: Уганда (Мпиги) [38]; Д
	III.1. Мафунгабуси	Плато Мафунгабуси с прилегающими возвышенностями	l. Умеренно-влажные леса мнэмбо	Зимбабве, северо-восток ЮАР, запад Мозамбика, юг Малави	(40) 1975 Л-ММАRV: Зимбабве [39]; Д
	III.2. Драконовы горы	Обращенные к Индийскому океану склоны Драконовых гор	m. Влажные субтропические леса	восток ЮАР	Нет данных
	III.3. Коморы	Коморские о-ва	p. Тропические вечнозеленые леса	Союз Коморских Островов и заморские территории Франции	Нет данных
III. Юго-Восточная Африканская провинция	III.4. Мадагаскар	О. Мадагаскар	р. Экспозиционные влажные тропические леса; q. Сухие саванновые леса	Мадагаскар	Имеются серологические подтверждения циркуляции филловирусов (см. в тексте)
	III.5. Сейшелы	Сейшельские о-ва	п	Республика Сейшельские Острова	Нет данных
	III.6. Маскарены	Маскаренские о-ва	п	Маврикий и заморские территории Франции	Нет данных

Примечание.

* — используются следующие аббревиатуры в названии африканских государств: ГР — Гвинейская Республика; ДРК — Демократическая Республика Конго; РЭГ — Республика Экваториальная Гвинея; РЮС — Республика Южный Судан; ЦАР — Центральная Африканская Республика; ЮАР — Южно-Африканская Республика.

** — формат записей:

в скобках — порядковый номер, который используется на рис. 1 в данной работе и на рис. 2 в [4]; год начала; степень интенсивности процесса: «Л» — эпидемия, «Ж» — эпизоотия; вирус; страна, в скобках — эпицентр эпидемии/эпизоотии, если известен; литературная ссылка; тип эпидемической вспышки: «Г» — городской, «Д» — деревенский, «Л» — лесной, «С» — спелеологический; при изменении типа эпидемии в процессе ее развития используется знак «<».

Прототипный штамм на рис. 2 может не соответствовать эпицентру эпидемии/эпизоотии: например, эпицентр эпидемии в ДРК 1977 г., этиологически связанной с ZEBOV, находился в г. Тандала (18), а прототипный штамм ZEBOV-Bonduni (см. рис. 2 в [4]) был изолирован в г. Бондуну.

Таблица 2. Распространение различных видов крыланов (*Chiroptera, Megachiroptera*) на территории африканских природных очагов филовиральных лихорадок

Семейство/ подсе- мейство	Род	Русское и латинское название	Английское название	Встречаемость*	
<i>Megachiroptera</i>	<i>Pteropodinae</i>	Пальмовые крыланы (<i>Eidolon</i>)	Пальмовый крылан (<i>E. helvum</i>)	Straw-colored fruit bat	I.1-4, II.1-5, III.1-2
			Мадагаскарский крылан (<i>E. dupreanum</i>)	Madagascan fruit bat	III.4
		Летучие лисицы (<i>Pteropus</i>)	Альдабрская летучая лисица (<i>P. aldabrensis</i>)	Aldabra flying fox	III.5
			Маврикийская летучая лисица (<i>P. niger</i>)	Mauritian flying fox	III.6
			Рыжая летучая лисица (<i>P. rufus</i>)	Madagascan flying fox	III.4
			Сейшельская летучая лисица (<i>P. seychellensis</i>)	Seychelles flying fox	III.3, III.5
		Летучие собаки (<i>Rousettus</i>)	Нильский крылан (<i>R. aegyptiacus</i>)	Egyptian rousette	I.2-4, II.1-2, II.4-5, III.1-2
			Длинноволосый крылан (<i>R. lanosus</i>)	Long-haired rousette	II.4-5
			Коморский крылан (<i>R. obliviosus</i>)	Comoro rousette	III.3
		<i>Eromophorinae</i>	Эполетовые крыланы (<i>Epomophorus</i>)	Ангольский эполетовый крылан (<i>E. angolensis</i>)	Angolan epauletted fruit bat
	Восточноафриканский эполетовый крылан (<i>E. ansellii</i>)			Ansell's epauletted fruit bat	III.1
	Эполетовый крылан Петерса (<i>E. crypturus</i>)			Peters's epauletted fruit bat	III.1-2
	Гамбийский эполетовый крылан (<i>E. gambianus</i>)			Gambian epauletted fruit bat	I.1-4, II.1-2, II.4
	Малый ангольский эполетовый крылан (<i>E. grandis</i>)			Lesser Angolan epauletted fruit bat	II.3
	Эфиопский эполетовый крылан (<i>E. labiatus</i>)			Ethiopian epauletted fruit bat	II.4-5, III.1
	Восточноафриканский эполетовый крылан (<i>E. minimus</i>)			East African epauletted fruit bat	II.5
	Эполетовый крылан Вальберга (<i>E. wahlbergi</i>)			Wahlberg's epauletted fruit bat	II.2-5, III.1-2
	Биндемы (<i>Epomops</i>)		Крылан Бюттикофера (<i>E. buettikoferi</i>)	Buettikofer's epauletted fruit bat	I.1-3
			Эполетовый крылан Добсона (<i>E. dobsoni</i>)	Dobson's epauletted fruit bat	II.2
			Эполетовый крылан Франке (<i>E. franqueti</i>)	Franquet's epauletted fruit bat	I.3-4, II.1-5
	Молотоголовые крыланы (<i>Hypsignathus</i>)		Молотоголовый крылан (<i>H. monstrosus</i>)	Hammer-headed bat	I.2-4, II.1-4
	Карликовые эполетовые крыланы (<i>Micropteropus</i>)		Крылан Хеймана (<i>M. intermedius</i>)	Hayman's dwarf epauletted fruit bat	II.3
			Карликовый эполетовый крылан (<i>M. pusillus</i>)	Peters' dwarf epauletted fruit bat	I.1-4, II.1-5
	Коровьемордые крыланы (<i>Nanonycteris</i>)		Коровьемордый крылан (<i>N. veldkampii</i>)	Veldkamp's dwarf epauletted fruit bat	I.1-4, II.1
	Лиссониктерисы (<i>Lissonycteris</i>)		Ангольский крылан (<i>L. angolensis</i>)	Angolan rousette	I.1-4, II.1-5, III.1
	Африканские длинноязыкие крыланы (<i>Megaloglossus</i>)		Африканский длинноязыкий крылан (<i>M. woermanni</i>)	Woermann's fruit bat	I.2-4, II.1-2, II.4-5
	Ошейниковые крыланы (<i>Myonycteris</i>)		Ошейниковый крылан (<i>M. torquata</i>)	Little collared fruit bat	I.2-4, II.1-4
Сантомейский крылан (<i>M. brachycephala</i>)			São Tomé collared fruit bat	I.5	
Крыланы Анхиеты (<i>Plerotes</i>)	Крылан Анхиеты (<i>P. anchietae</i>)		D'Anchieta's fruit bat	II.2	
Казиниктерисы (<i>Casinycteris</i>)	Казиниктерис (<i>C. argynnis</i>)	Short-palated fruit bat	II.1, II.4		
Скотониктерисы (<i>Scotonycteris</i>)	Крылан Ценклера (<i>S. zenkeri</i>)	Zenker's fruit bat	I.2-4, II.1, II.4-5		
	Либерийский крылан (<i>S. ophiodon</i>)	Pohle's Fruit bat	I.2-4, II.1		

Примечание. * — нумерация природных очагов соответствует обозначениям на рис. 1 и в табл. 1.

леса аккумулятивной приатлантической низменности в междуречье Сасандра — Веме. На р. Вольта в Гане построено крупнейшее в мире водохранилище по площади зеркала (8,5 тыс. км²), что заметно повышает влажность региона и сдвигает на север границу экваториальных лесов и влажных саванн. Здесь распространены те же виды *Megachiroptera*, что и на территории I.2, а также *E. franqueti* (см. табл. 2), и более значительную долю составляют типичные обитатели влажных саванн — *E. gambianus* и *E. pusillus* [40–43, 53, 54]. В. Schneide с соавт. [53] показали наличие специфических противовирусных антител к ZEBOV среди *E. helvum* в антропоургических биоценозах г. Аккра (Республика Гана). Позже, D. Nauman с соавт. [54] получили аналогичные данные для более широкого спектра видов *Megachiroptera* на территории Республики Ганы.

Адамава (I.4) занимает одноименную возвышенность на границе Республики Камерун, Федеративной Республики Нигерия и Центральноафриканской Республики, а также примыкающие приатлантические аккумулятивные низменности, включая дельту Нигера. Южная часть Адамавы покрыта влажными экваториальными и субэкваториальными лесами, северная — типичными африканскими саваннами, верхняя часть плато — горными саваннами, приатлантические низменности — влажными экваториальными лесами, дельта Нигера — мангровыми лесами. Видовой состав крыланов тот же, что в I.3, за исключением того, что отсутствует *E. buettikoferi* (см. табл. 2). P. Bougee и J. Bergmann [55] показали наличие антител против ZEBOV у жителей Камеруна с пиком у фермеров экваториально-лесной зоны. Позже D. Meunier с соавт. [56], M. Paix с соавт. [57] и J. Gonzalez с соавт. [58] получили аналогичные данные. Антитела к ZEBOV были обнаружены и у вышших обезьян [59].

Сан-Томе (I.5) назван в честь одноименного острова у берегов Африки в Гвинейском заливе. Этот небольшой остров (48×32 км) вулканического происхождения характеризуется тропическим морским климатом и покрыт влажными тропическими лесами. На острове обитает единственный вид крыланов — *M. brachycephala* (см. табл. 2). Обследование Сан-Томе в отношении филовирусов не проводилось.

Центральноафриканский район (II)

Включает 5 природных очагов:

- II.1. Южно-Гвинейский;
- II.2. Катанга;
- II.3. Конго;
- II.4. Азанде;
- II.5. Рувензори (см. рис. 1).

Южно-Гвинейский (II.1) природный очаг назван в честь Южно-Гвинейской возвышенности, которую он занимает вместе с прилегающими приморскими низменностями. Эта территория покрыта экваториальными и субэкваториальными влажными лесами. Видовой состав крыланов — *E. helvum*, *R. aegyptiacus*, *E. gambianus*, *E. franqueti*, *H. monstrosus*, *M. pusillus*, *N. veldkampii*, *L. angolensis*, *M. woermanni*, *M. torquata*, *C. argynnis*, *S. zenkeri*, *S. ophiodon* (см. табл. 2) [40, 42, 43]. Южно-Гвинейский очаг характеризуется высокой эпизоотической [10, 12, 13] и эпидемической активностью [8, 9, 11, 14] (см. табл. 1).

Катанга (II.2) располагается на одноименном плато и плато Бие с прилегающими приатлантическими низменностями. Эти плато обрамляет Конголезскую низменность с юга, примыкая в горной системе Рувензори. Катанга и Бие покрыты влажными нагорными саванна-

ми. *E. angolensis* является эндемиком плато Бие, *E. dobsoni* и *P. anchietae* — Бие-Катанга в отличие от остальных видов крыланов, распространенных более широко: *E. helvum*, *R. aegyptiacus*, *E. gambianus*, *E. wahlbergi*, *E. franqueti*, *H. monstrosus*, *M. pusillus*, *L. angolensis*, *M. woermanni*, *M. torquata* (см. табл. 2) [40, 42, 43]. В 2004–2005 гг. в ангольской провинции Уиже (см. рис. 1) произошла эпидемическая вспышка, вызванная MMARV [15].

Конго (II.3) занимает обширную впадину Конго, представляющую собой чашеобразное понижение в синеклизе Африканской материковой плиты, дренируемое р. Конго. Здесь развиты экваториальные постоянно-влажные леса с суточным ритмом увлажнения (гилей), которые на западе, приближаясь к горному массиву Рувензори, переходят во влажные саванны (см. рис. 1) [46]. J. Gonzalez с соавт. [60], анализируя результаты эколого-вирусологического мониторинга млекопитающих на территории II.3 в период 2001–2005 гг., показали, что основным природным резервуаром филовирусов являются три вида крыланов — *H. monstrosus*, *E. franqueti* и *M. torquata*. Среди других видов *Megachiroptera* — *E. helvum*, *E. grandis*, *E. wahlbergi*, *M. intermedius*, *M. pusillus*, *L. angolensis* (см. табл. 2) [40, 42, 43]. В котловине Конго было зафиксировано несколько эпидемических вспышек и масштабных эпидемий, связанных с ZEBOV [16–20].

Азанде (II.4) расположен на одноименном плоскогорье на границе Демократической Республики Конго, Республики Южный Судан и Центральноафриканской Республики. Плоскогорье покрыто влажными саваннами и тропическими лесами, в которых массово представлены *E. helvum*, *R. aegyptiacus*, *R. lanosus*, *E. gambianus*, *E. labiatus*, *E. wahlbergi*, *E. franqueti*, *H. monstrosus*, *M. pusillus*, *L. angolensis*, *M. woermanni*, *M. torquata*, *C. argynnis*, *S. zenkeri* (см. табл. 2) [40, 42, 43]. На территории этого природного очага проявляют эпидемическую активность одновременно 4 филовируса — SUDV [21, 23], ZEBOV [24], BDBV [25] и MMARV [22].

Рувензори (II.5). Природный очаг охватывает одноименный горный массив и долину оз. Кьога, восточная граница которой простирается на восток до горы Элгон. Склоны Рувензори и Элгон покрыты влажными саванными лесами, предгорья и болотистая долина между ними — влажными экваториальными лесами [46], в которых встречаются огромные стаи крыланов *E. helvum*, *R. aegyptiacus*, *R. lanosus*, *E. labiatus*, *E. minimus*, *E. wahlbergi*, *E. franqueti*, *M. pusillus*, *L. angolensis*, *M. woermanni*, *S. zenkeri* (см. табл. 2) [40, 42, 43]. На территории II.5 имеет место активная циркуляция MMARV [26–29, 31, 33, 34, 36, 38], BDBV [32] и SUDV [30, 35, 37].

Юго-Восточноафриканский район (III)

Включает 6 четко выделяемых топографически, но небольших по площади природных очагов:

- III.1. Мафунгабуси;
- III.2. Драконовы горы;
- III.3. Коморы;
- III.4. Мадагаскар;
- III.5. Сейшелы;
- III.6. Маскарены (см. рис. 1).

Мафунгабуси (III.1), расположенный на одноименном плато и сопредельных возвышенностях, увлажняемый летним юго-восточным пассатом со стороны Индийского океана, покрыт умеренно-влажными лесами миомбо с преобладанием деревьев рода *Brachystegia*. Виды крыланов — *E. helvum*, *R. aegyptiacus*, *E. anelli*, *E. crypturus*, *E. labiatus*, *E. wahlbergi*, *L. angolensis* (см. табл. 2) [40, 42, 43]. В 1975 г. австралийский турист заразился во время

поездки по Зимбабве³ и был госпитализирован в Йоханнесбурге⁴ [39]. Возможно, III.1 примыкает к природному очагу Рувензори (II.5) через саванны Танзанийского плато, но на территории последнего отсутствуют высокие плотности популяций крыланов, и филовирусы не обнаружены.

Драконовы горы (III.2). Предполагаемый природный очаг расположен на покрытых влажными субтропическими лесами ступенчатых склонах одноименных гор, обращенных к Индийскому океану, где распространены *E. helvum*, *R. aegyptiacus*, *E. crypturus*, *E. wahlbergi* (см. табл. 2) [40, 42, 43]. Обследование в отношении филовирусов не проводилось.

Коморы (III.3) на Коморских островах (о-ва Нгазиджа, Ндзуани, Мвали, Майотта, Паманзи, Мзамборо), **Сейшелы (III.5)** на Сейшельских островах (о-ва Маэ, Силуэт, Праслен, Ла-Диг) и **Маскарены (III.6)** на Маскаренских островах (о-ва Реюньон, Маврикий и Родригес) находятся в зоне тропических вечнозеленых лесов и населяются эндемическими видами крыланов — соответственно *R. obliviosus*, *P. aldabrensis*, *P. niger*; еще один вид — *P. seychellensis* — одновременно является эндемиком Коморов (III.3) и Сейшел (III.5) (см. табл. 2). Обследование III.3, III.5 и III.6 в отношении филовирусов не проводилось.

Мадагаскар (III.4) занят экспозиционными (барьерно-дождевыми) влажными тропическими лесами на восточных склонах Высокого плато одноименного острова, а западные склоны — сухими саванновыми лесами [46]. На о. Мадагаскар обитают два эндемичных вида крыланов — *E. dupreanum* и *P. rufus* (см. табл. 2) [40, 42, 43]. Выявлено, что ~5% населения Мадагаскара имеют антитела против ZEBOV-, но не MМARV-антигенов. Учитывая биогеографические особенности Мадагаскара [5, 46], нельзя исключать циркуляцию неизвестных пока оригинальных филовирусов.

Сравнительный анализ штаммов Верхнегвинейского и Центральноафриканского природно-очаговых районов

Анализ нуклеотидных последовательностей полно-размерных геномов штаммов ZEBOV, изолированных во время эпидемии (2013–2016 гг.) в Западной Африке (I.2), позволяет говорить о том, что эта группа штаммов имеет общего предка с обширной группой штаммов из Центральноафриканского природно-очагового района (II). Это означает, что ZEBOV циркулировал в Северо-Гвинейском природном очаге I.2 продолжительное время независимо от штаммов II. Об этом же свидетельствует отсутствие филогенетической связи между штаммами, выделенными на территориях I.2 и II.3 в 2014 г. [см. (4) и (21) в табл. 1 и на рис. 1, рис. 2]. Более того, анализ топологии внутренней части филогенетического дерева (см. рис. 2), описывающей взаимоотношения групп центральноафриканских штаммов ZEBOV, позволяет сделать вывод о том, что штаммы, выделенные в более поздний период, не являются прямыми потомками штаммов, выделенных на данной территории ранее.

Таким образом, штаммы ZEBOV из I.2 и II имеют общего предка и в настоящий момент циркулируют независимо друг от друга.

Каждая новая вспышка лихорадки Эбола вызывается штаммами, не являющимися потомками штаммов предыдущих вспышек, что свидетельствует о высоком уровне генетического разнообразия ZEBOV в его природных резервуарах.

Вероятнее всего, происхождение западноафриканских вариантов ZEBOV, ставших этиологическим агентом эпидемии 2013–2016 гг., не является результатом какого-либо направленного воздействия на геном и носит естественный характер.

Заключение

Долгое время считалось, что природные очаги филовирусных лихорадок локализируются в котловине бассейна р. Конго. Постепенно накапливались данные о более широком распространении филовирусов — на Южно-Гвинейской возвышенности, плато Катанга, Бие и Мафунгабуси. Однако эти данные продолжали трактовать как «выплески» филовирусов за пределы основного ареала. Ситуацию не изменило даже описание масштабной эпидемии заболеваний, которые «в наибольшей степени напоминают описанную симптоматику вирусных геморрагических лихорадок Марбург и Эбола» [49], а также описание нового вируса леса Таи на восточных склонах Леоно-Либерийского плато. Отсутствие научно обоснованной информации о существовании природного очага ZEBOV в лесистой части Северо-Гвинейской возвышенности стало одной из причин поздней идентификации этого вируса как этиологического агента эпидемии в Западной Африке (2014–2016 гг.).

Проведенный в настоящей работе анализ показывает, что филовирусы могут быть распространены на территории Африки гораздо шире, чем принято считать в настоящее время.

«Ἀεὶ Ἀφρική φέρει τὴ καὶνὸν κακόν»⁵, — говорили в древности. Это высказывание не потеряло своей актуальности и в наши дни, но приобрело дополнительный историко-культурологический оттенок: столетия колониального угнетения Африки и безответственная неокOLONиальная политика западноевропейских держав привели к накоплению системных социально-экономических проблем, которые существенно осложняют осуществление противоэпидемических мероприятий и эколого-вирусологического мониторинга природных очагов инфекционных заболеваний.

Ἀεὶ Ἀφρική φέρει τὴ καὶνὸν κακόν?

Конфликт интересов

Работа выполнена в рамках исследований в связи с Распоряжением Правительства Российской Федерации от 25.07.2015 № 1448-р «Оснащение материально-технической базы лабораторий, расположенных на территории Гвинейской Республики», а также научной Программы САЕ ЦАТИ Дальневосточного федерального университета «Транснациональные угрозы и биологическая безопасность».

³ В период 1965–1979 гг. Зимбабве носило название Родезия и являлось непризнанным государством.

⁴ Для ЮАР это был завозной случай, но природные очаги филовирусов в ЮАР не выявлены (существенно для III.2).

⁵ Авторство фразы «Из Африки всегда приходит что-нибудь новое» приписывается Аристотелю.

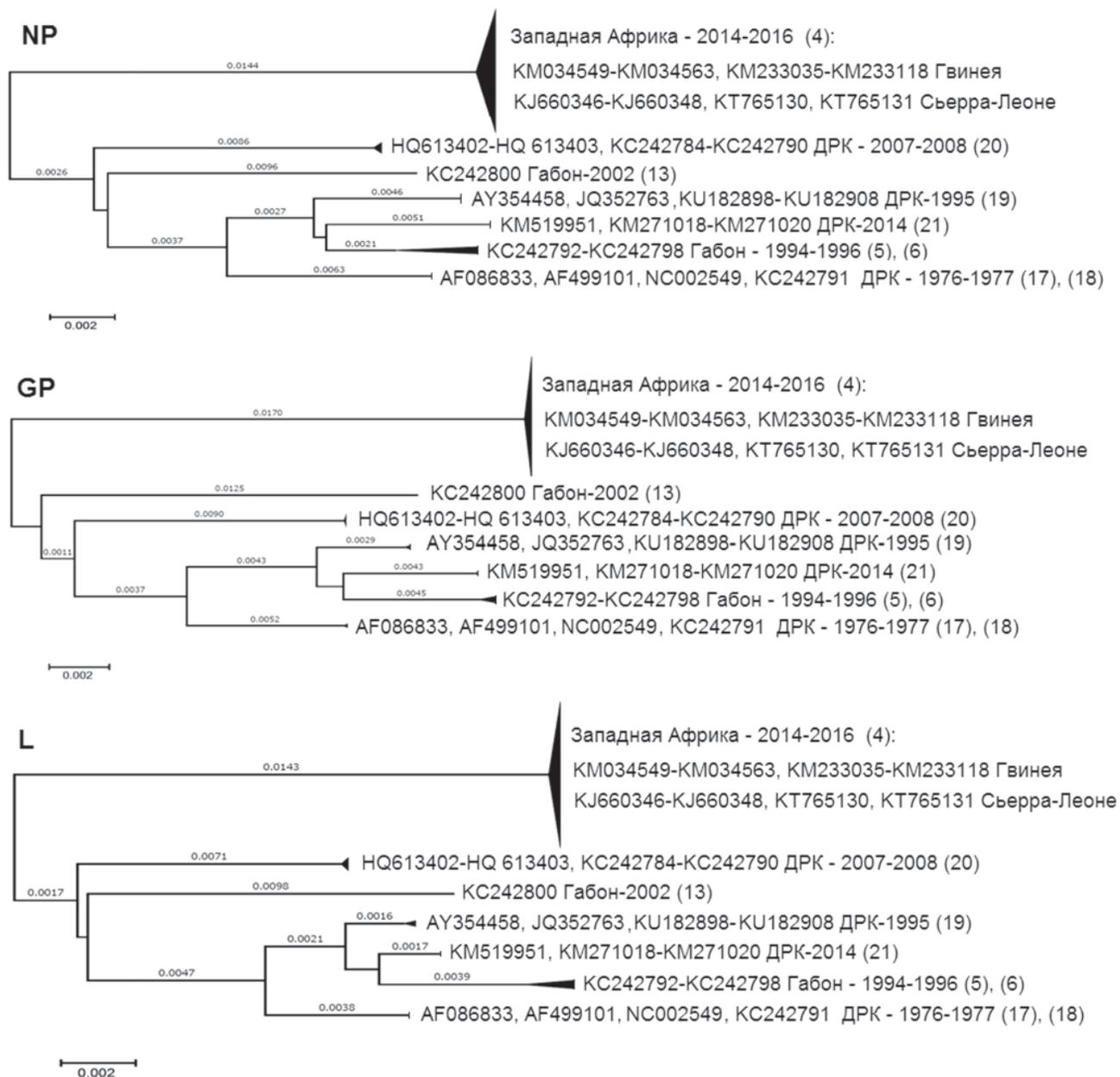


Рис. 2. Кластер-анализ нуклеотидных последовательностей полноразмерных генов NP (кодирующего нуклеопротеин), GP (поверхностный гликопротеин) и L (РНК-зависимую РНК полимеразу) штаммов эболавируса Заир (ZEOV — *Zaire ebolavirus*)

Примечание. Формат записи для штаммов: идентификационные номера GenBank; страна; годы изоляции; в скобках — порядковый номер в табл. 1 и на рис. 1. Использован пакет программ MEGA 6.0 (IMEG Lab, USA); алгоритм выравнивания — ClustalW, Хэмминга (p-distance); алгоритм восходящей иерархической классификации — NJ («ближайшего соседа»; межкластерные расстояния подписаны над соответствующими ветвями); бутстрэп-верификация — 1000 повторов.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Руководство по вирусологии. Вирусы и вирусные инфекции человека и животных* / Под ред. Д.К. Львова. — М.: МИА; 2013. — 1200 с. [*Rukovodstvo po virusologii. Virusy i virusnye infektsii cheloveka i zhivotnykh.* Ed by D.K. L'vov. Moscow: MIA; 2013. 1200 p. (In Russ).]
2. Шелканов М.Ю., Magassouba N'F., Boiro M.Y., Малеев В.В. Причины развития эпидемии лихорадки Эбола в Западной Африке // *Лечащий врач.* — 2014. — №11 — С. 30–36. [Shchelkanov MYu, Magassouba N'F, Boiro MY, Maleev VV. Prichiny razvitiya epidemii likhoradki Ebola v Zapadnoi Afrike. *Practitioner.* 2014;(11):30–36. (In Russ).]
3. Шелканов М.Ю., Zoumanigui N., Boiro M.Ye., Малеев В.В. Пять «мифов» о лихорадке Эбола: где кончается вымысел? // *Русский медицинский журнал.* — 2015. — Т.23. — №2 — С. 58–65. [Shchelkanov MYu, Zoumanigui N, Boiro MYe, Maleev VV. Pyat' «mifov» o likhoradke Ebola: gde konchaetsya vumysel? *Russkii meditsinskii zhurnal.* 2015;23(2):58–65. (In Russ).]
4. Шелканов М.Ю., Магассуба Н.Ф., Дедков В.Г., и др. Природный резервуар филовирсов и типы связанных с ними эпидемических вспышек на территории Африки // *Вестник Российской академии наук.* — 2017. — Т.72. — №2 — С.112–119. [Shchelkanov MY, Magassouba NF, Dedkov VG, et al. Natural reservoir of filoviruses and types of associated epidemic outbreaks in Africa. *Annals of the Russian academy of medical sciences.* 2017;72(2):112–119. (In Russ).] doi: 10.15690/vramn803.
5. Крыжановский О.Л. *Ареалогия, типология и районирование фауны и животного населения.* В кн.: *Современные проблемы биогеографии.* — М.: Наука; 1980. — С. 61–82. [Kryzhanovskii OL. *Arealogiya, tipologiya i raionirovanie fauny i zhivotnogo*

- naseleniya. In: *Sovremennyye problemy biogeografii*. Moscow: Nauka; 1980. pp. 61–82. (In Russ.)
6. Коренберг Э.И. Биохорологическая структура вида (на примере таежного клеща). — М.: Наука; 1979. — 172 с. [Korenberg EI. *Biokhorologicheskaya struktura vida (na primere taezhnogo kleshcha)*. Moscow: Nauka; 1979. 172 p. (In Russ.)]
 7. Литвин В.Ю., Коренберг Э.И. Природная очаговость болезней: развитие концепции к исходу века // *Паразитология*. — 1999. — Т.33. — №3 — С. 179–191. [Litvin VYu, Korenberg EI. Prirodnaya ochagovost' boleznei: razvitie kontseptsii k iskhodu veka. *Parazitologiya*. 1999;33(3):179–191. (In Russ.)]
 8. Georges AJ, Leroy EM, Renaut AA, et al. Ebola hemorrhagic fever outbreaks in Gabon, 1994–1997: Epidemiologic and health control issues. *J Infect Dis*. 1999;179 Suppl 1:S65–S75. doi: 10.1086/514290.
 9. Volchkov V, Volchkova V, Eckel C, et al. Emergence of subtype Zaire Ebola virus in Gabon. *Virology*. 1997;232(1):139–144. doi: 10.1006/viro.1997.8529.
 10. Wauquier N, Becquart P, Gasquet C, Leroy EM. Immunoglobulin G in Ebola outbreak survivors, Gabon. *Emerg Infect Dis*. 2009;15(7):1136–1137. doi: 10.3201/eid1507.090402.
 11. Outbreak(s) of Ebola haemorrhagic fever, Congo and Gabon, October 2001–July 2002. *Wkly Epidemiol Rec*. 2003;78(26):223–228.
 12. Rouquet P, Froment JM, Bermejo M, et al. Wild animal mortality monitoring and human Ebola outbreaks, Gabon and Republic of Congo, 2001–2003. *Emerg Infect Dis*. 2005;11(2):283–290. doi: 10.3201/eid1102.040533.
 13. Bermejo M, Rodriguez-Teijeiro JD, Illera G, et al. Ebola outbreak killed 5000 gorillas. *Science*. 2006;314(5805):1564–1564. doi: 10.1126/science.1133105.
 14. Formenty P, Libama F, Epelboin A, et al. [Outbreak of Ebola hemorrhagic fever in the Republic of the Congo, 2003: a new strategy? (In French).] *Med Trop (Mars)*. 2003;63(3):291–295.
 15. Towner JS, Khristova ML, Sealy TK, et al. Marburgvirus genomics and association with a large hemorrhagic fever outbreak in Angola. *J Virol*. 2006;80(13):6497–6516. doi: 10.1128/JVI.00069-06.
 16. Ebola haemorrhagic fever in Zaire, 1976. *Bull World Health Organ*. 1978;56(2):271–293.
 17. Heymann DL, Weisfeld JS, Webb PA, et al. Ebola hemorrhagic fever: Tandala, Zaire, 1977–1978. *J Infect Dis*. 1980;142(3):372–376. doi: 10.1093/infdis/142.3.372.
 18. Centers for Disease Control and Prevention. Outbreak of Ebola viral hemorrhagic fever — Zaire, 1995. *MMWR Morb Mortal Wkly Rep*. 1995;44(19):381–382.
 19. Outbreak news. Ebola virus haemorrhagic fever, Democratic Republic of the Congo update. *Wkly Epidemiol Rec*. 2007;82(40):345–346.
 20. Maganga GD, Kapetshi J, Berthet N, et al. Ebola virus disease in the Democratic Republic of Congo. *N Engl J Med*. 2014;371(22):2083–2091. doi: 10.1056/NEJMoa1411099.
 21. Baron RC, McCormick JB, Zubeir OA. Ebola virus disease in southern Sudan: hospital dissemination and intrafamilial spread. *Bull World Health Organ*. 1983;61(6):997–1003.
 22. Colebunders R, Sleurs H, Pirard P, et al. Organisation of health care during an outbreak of Marburg haemorrhagic fever in the Democratic Republic of Congo, 1999. *J Infect*. 2004;48(4):347–353. doi: 10.1016/S0163-4453(03)00122-1.
 23. Onyango CO, Opoka ML, Ksiazek TG, et al. Laboratory diagnosis of Ebola hemorrhagic fever during an outbreak in Yambio, Sudan, 2004. *J Infect Dis*. 2007;196 Suppl 2:S193–198. doi: 10.1086/520609.
 24. Kratz T, Roddy P, Tshomba Oloma A, et al. Ebola virus disease outbreak in Isiro, Democratic Republic of the Congo, 2012: signs and symptoms, management and outcomes. *PLoS ONE*. 2015;10(6):e0129333. doi: 10.1371/journal.pone.0129333.
 25. who.int [Internet]. Ebola outbreak in the Democratic Republic of Congo. Geneva: WHO; 2012 [updated 17 Aug 2012; cited 23 Feb 2017]. Available from: http://www.who.int/csr/don/2012_08_18/en/.
 26. Bonin O. The Cercopithecus monkey disease in Marburg and Frankfurt (Main), 1967. *Acta Zool Pathol Antverp*. 1969;48:319–331.
 27. Martini GA. Marburg agent disease: in man. *Trans R Soc Trop Med Hyg*. 1969;63(3):295–302. doi: 10.1016/0035-9203(69)90001-7.
 28. Smith DH, Johnson BK, Isaacson M, et al. Marburg-virus disease in Kenya. *Lancet*. 1982;1(8276):816–820. doi: 10.1016/S0140-6736(82)91871-2.
 29. Johnson ED, Johnson BK, Silverstein D, et al. Characterization of a new Marburg virus isolated from a 1987 fatal case in Kenya. *Arch Virol Suppl*. 1996;11:101–114. doi: 10.1007/978-3-7091-7482-1_10.
 30. Lamunu M, Lutwama JJ, Kamugisha J, et al. Containing a haemorrhagic fever epidemic: the Ebola experience in Uganda (October 2000–January 2001). *Int J Infect Dis*. 2004;8(1):27–37. doi: 10.1016/j.ijid.2003.04.001.
 31. Nakazibwe C. Marburg fever outbreak leads scientists to suspected disease reservoir. *Bull World Health Organ*. 2007;85(9):654–656.
 32. Wamala JF, Lukwago L, Malimbo M, et al. Ebola hemorrhagic fever associated with novel virus strain, Uganda, 2007–2008. *Emerg Infect Dis*. 2010;16(7):1087–1092. doi: 10.3201/eid1607.091525.
 33. Amman BR, Carroll SA, Reed ZD, et al. Seasonal pulses of Marburg virus circulation in juvenile *Rousettus aegyptiacus* bats coincide with periods of increased risk of human infection. *PLoS Pathog*. 2012;8(10):e1002877. doi: 10.1371/journal.ppat.1002877.
 34. Timen A, Koopmans MP, Vossen AC, et al. Response to imported case of Marburg hemorrhagic fever, the Netherland. *Emerg Infect Dis*. 2009;15(8):1171–1175. doi: 10.3201/eid1508.090015.
 35. Shoemaker T, MacNeil A, Balinandi S, et al. Reemerging Sudan Ebola virus disease in Uganda, 2011. *Emerg Infect Dis*. 2012;18(9):1480–1483. doi: 10.3201/eid1809.111536.
 36. Knust B, Schafer IJ, Wamala J, et al. Multidistrict outbreak of Marburg virus disease—Uganda, 2012. *J Infect Dis*. 2015;212 Suppl 2:S119–128. doi: 10.1093/infdis/jiv351.
 37. Albarino CG, Shoemaker T, Khristova ML, et al. Genomic analysis of filoviruses associated with four viral hemorrhagic fever outbreaks in Uganda and the Democratic Republic of the Congo in 2012. *Virology*. 2013;442(2):97–100. doi: 10.1016/j.virol.2013.04.014.
 38. who.int [Internet]. Marburg virus disease — Uganda [updated 10 Oct 2014; cited 23 Feb 2017]. Available from: <http://www.who.int/csr/don/10-october-2014-marburg/en/>.
 39. Gear JS, Cassel GA, Gear AJ, et al. Outbreak of Marburg virus disease in Johannesburg. *BMJ*. 1975;4(5995):489–493. doi: 10.1136/bmj.4.5995.489.
 40. Bergmans W. Taxonomy and biogeography of African fruit bats (Mammalia, Megachiroptera). 3. The genera *Scotonycteris* Matschie, 1894, *Casinonycteris* Thomas, 1910, *Pteropus* Brisson, 1762, and *Eidolon Rafinesque*, 1815. *Beaufortia*. 1990;40(7):111–177.
 41. Koopman KF, Kofron CP, Chapman A. *The bats of Liberia: systematics, ecology, and distribution*. NY: American Museum of Natural History; 1995. 24 p.
 42. Kunz TH, Racey PA. *Bat biology and conservation*. Washington-London: Smithsonian Institution Press; 1998. 365 p.
 43. Neuweiler G. *The biology of bats*. Oxford: Oxford University Press; 2000. 310 p.
 44. Балашов Ю.С. Специфичность паразито-хозяинных связей членистоногих с наземными позвоночными // *Паразитология*. — 2001. — Т.35. — №6 — С. 473–489. [Balashov YuS. A specificity of host-parasite relations between arthropods and terrestrial vertebrates. *Parazitologia*. 2001;35(6):473–489. (In Russ.)]
 45. Radvosky FJ. *The evolution of parasitism and the distribution of some Dermansysoid mites (Mesostigmata) on vertebrate host*. In: Houck MA, editor. *Mites: ecological and evolutionary analysis of life-history patterns*. NY-London; 1994. pp. 186–217.
 46. Исаченко А.Г., Шляпников А.А. *Природа мира: ландшафты*. — М.: Мысль; 1989. — 504 с. [Isachenko AG, Shlyapnikov AA. *Priroda mira: landshafty*. Moscow: Mysl'; 1989. 504 p. (In Russ.)]
 47. Бутенко А.М. Изучение циркуляции арбовирусов в Гвинейской Республике // *Медицинская паразитология и паразитарные болезни*. — 1996. — №2 — С. 40–44. [Butenko AM. Izuchenie tsirkulyatsii arbovirusov v Gvineiskoi Respublike. *Medical parasitology and parasitic diseases*. 1996;(2):40–44. (In Russ.)]
 48. Бутенко А.М. Ретроспективные данные по изучению лихорадки Эбола в Африке // *Эпидемиология и инфекционные болезни*. — 2015. — Т.20. — №1 — С. 39–43. [Butenko AM. Retrospective data on the study of Ebola virus in Africa. *Epidemiology and infectious diseases*. 2015;20(1):39–43. (In Russ.)]
 49. Сочинский В.А., Легоньков Ю.А., Конде К., и др. *Клинико-эпидемиологическое изучение острого заболевания, протекающего с геморрагическим синдромом, в округе Маина Ула области Киндия (1982)*. В сб.: *Арбовирусы, паразитозы и бактериальные инфекции в Гвинейской Народной Революционной Республи-*

- ке. — Конакри; 1983. — С. 65–69. [Sochinskii VA, Legon'kov YuA, Konde K, et al. *Kliniko-epidemiologicheskoe izuchenie ostrogo zabolovaniya, protekayushchego s gemorragicheskim sindromom, v okruge Madina Ula oblasti Kindiya (1982)*. In: *Arbovirusy, parazitozy i bakterial'nye infektsii v Gvineiskoi Narodnoi Revolyutsionnoi Respublike*. KonaCRI; 1983. pp. 65–69. (In Russ).]
50. Boiro I, Lomonosov NN, Sotsinski VA, et al. [Clinico-epidemiologic and laboratory research on hemorrhagic fevers in Guinea. (In French).] *Bull Soc Pathol Exot Filiales*. 1987;80(4):607–612.
51. who.int [Internet]. End of Ebola transmission in Guinea [updated 1 Jun 2016; cited 23 Feb 2017]. Available from: <http://www.afro.who.int/en/media-centre/pressreleases/item/8676-end-of-ebola-transmission-in-guinea.html>.
52. who.int [Internet]. Ebola virus disease. Situation report [updated 10 Jun 2016; cited 23 Feb 2017]. Available from: http://apps.who.int/iris/bitstream/10665/208883/1/ebolasitrepre_10Jun2016_eng.pdf?ua=1.
53. Schneider BS, Hayman DT, Emmerich P, et al. Long-term survival of an urban fruit bat seropositive for Ebola and Lagos bat viruses. *PLoS One*. 2010;5(8):e11978. doi: 10.1371/journal.pone.0011978.
54. Hayman DTS, Yu M, Cramer G, et al. Ebola virus antibodies in fruit bats, Ghana, West Africa. *Emerg Infect Dis*. 2012;18(7):1207–1209. doi: 10.3201/eid1807.111654.
55. Bouree P, Bergmann JF. Ebola Ebola virus infection in man: a serological and epidemiological survey in the Cameroons. *Am J Trop Med Hyg*. 1983;32(6):1465–1466. doi: 10.4269/ajtmh.1983.32.1465.
56. Meunier DM, Johnson ED, Gonzalez JP, et al. [Current serologic data on viral hemorrhagic fevers in the Central African Republic. (In French).] *Bull Soc Pathol Exot Filiales*. 1987;80(1):51–61.
57. Paix MA, Poveda JD, Malvy D, et al. [Serological study of the virus responsible for hemorrhagic fever in an urban population of Cameroon. (In French).] *Bull Soc Pathol Exot Filiales*. 1988;81(4):679–682.
58. Gonzalez JP, Josse R, Johnson ED, et al. Antibody prevalence against haemorrhagic fever viruses in randomized representative Central African populations. *Res Virol*. 1989;140(4):319–331. doi: 10.1016/s0923-2516(89)80112-8.
59. Leroy EM, Telfer P, Kumulungui B, et al. A serological survey of Ebola virus infection in central African nonhuman primates. *J Infect Dis*. 2004;190(11):1895–1899. doi: 10.1086/425421.
60. Gonzalez JP, Pourrut X, Leroy E. Ebolavirus and other filoviruses. *Curr Top Microbiol Immunol*. 2007;315:363–387. doi: 10.1007/978-3-540-70962-6_15.

КОНТАКТНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Щелканов Михаил Юрьевич, доктор биологических наук, доцент, магистрант Школы биомедицины Государственного автономного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Дальневосточный федеральный университет»

Адрес: 690091, Приморский край, Владивосток, ул. Суханова, д. 8, e-mail: adorob@mail.ru,

ORCID: <http://orcid.org/0000-0001-8610-7623>, SPIN-код: 5736-7230

Дедков Владимир Георгиевич, кандидат медицинских наук, научный сотрудник группы биотехнологии и генной инженерии отдела молекулярной диагностики и эпидемиологии Федерального бюджетного учреждения науки «Центральный научно-исследовательский институт эпидемиологии» Роспотребнадзора

Адрес: 111123, Москва, ул. Новогиреевская, д. 3 А, e-mail: vgdedkov@yandex.ru,

ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-5500-0169>, SPIN-код: 9885-5333

Галкина Ирина Вячеславовна, кандидат медицинских наук, ведущий научный сотрудник Школы биомедицины Государственного автономного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Дальневосточный федеральный университет»

Адрес: 690091, Приморский край, Владивосток, ул. Суханова, д. 8, e-mail: galkina333@mail.ru,

ORCID: <http://orcid.org/0000-0001-7000-5833>, SPIN-код: 7224-0756

Магассуба НФали, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией вирусологии Университета Гамаль Абдель Насер

Адрес: Гвинейская Республика, Конакри, Шоссе № 1, e-mail: smagassouba01@gmail.com,

ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-3760-6642>

Зуманиги Николас, кандидат медицинских наук, заведующий отделением хирургической кардиологии Национального госпиталя Донка Министерства здравоохранения Гвинейской Республики

Адрес: Гвинейская Республика, Конакри, микрорайон Донка, e-mail: zoumaniguinicolas@mail.ru,

ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-3419-2453>

Шипулин Герман Александрович, кандидат медицинских наук, руководитель научно-производственной лаборатории по разработке новых препаратов для диагностики заболеваний человека и животных Федерального бюджетного учреждения науки «Центральный научно-исследовательский институт эпидемиологии» Роспотребнадзора

Адрес: 111123, Москва, ул. Новогиреевская, д. 3 А, e-mail: shipgerman@gmail.com,

ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-3668-6601>, SPIN-код: 1908-9098

Попова Анна Юрьевна, доктор медицинских наук, профессор, руководитель Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека

Адрес: 127994, Москва, Вадковский пер., д. 18, e-mail: depart@gsen.ru;

ORCID: <http://orcid.org/0000-0001-9817-5092>, SPIN-код: 2551-0863

Малеев Виктор Васильевич, доктор медицинских наук, профессор, академик РАН, заместитель по научной работе Федерального бюджетного учреждения науки «Центральный научно-исследовательский институт эпидемиологии» Роспотребнадзора

Адрес: 111123, Москва, ул. Новогиреевская, д. 3 А, e-mail: maleyev@mail.ru,

ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-8508-4367>, SPIN-код: 1712-9809