



МЕДИЦИНСКИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

УДК 578.76+614.91
ГРНТИ 76.33.43

ИССЛЕДОВАНИЕ ПРИРОДНЫХ ОЧАГОВ БЕШЕНСТВА В РОССИИ

Научный обзор

Продолжение. Начало см. в № 1 (60) и 2 (61)/2026 г.

Часть третья

Изучение возбудителей бешенства. Антигенные и генетические варианты лиссавирусов

Г.Н. Сидоров¹, Е.М. Полещук¹, Д.Г. Сидорова²

¹Научно-исследовательский институт природно-очаговых инфекций
Россия, 644050, г. Омск, пр. Мира, 7

²Государственный аграрный университет им. П.А. Столыпина
Россия, 644008, г. Омск, Институтская площадь, 1

Статья продолжает анализ комплексного исследования природных очагов бешенства на территории России. Приводятся общая характеристика и данные литературных источников, анализирующих причины природной очаговости бешенства. Выделяются основные биолого-экологические факторы этого явления: антигенные и генетические свойства возбудителя рабической инфекции; взаимоотношения вируса и восприимчивого к бешенству животного; экологическое воздействие абиотических, биотических и антропогенных факторов окружающей среды на восприимчивых животных на территории природных очагов; внутри- и межвидовые биотические отношения основных природных распространителей рабических возбудителей между собой и с человеком. Анализируется исторический взгляд на биологическую природу возбудителей бешенства от «яда» и метафизические объяснения причин болезни до вирусной этиологии и современной классификации вирусов по антигенным и генетическим свойствам. На территории России к 2026 г. обнаружены четыре вида лиссавирусов. *Lyssavirus rabies* (Rabies virus) заражал почти 100 % всех людей и наземных млекопитающих, погибших от бешенства. У летучих мышей в России этот возбудитель не обнаружен. Возбудители *Lyssavirus hamburg* (European bat lyssavirus 1), *Lyssavirus irkut* (Irkut virus) и *Lyssavirus caucasicus* (West Caucasian bat virus) выделялись от летучих мышей. Первые два вида заражали людей, последний вид людей пока не заражал.

Ключевые слова: бешенство, изучение возбудителей бешенства, антигенные и генетические варианты лиссавирусов

STUDY OF NATURAL RABIES FOCI IN RUSSIA

Scientific Review

Continued. For the first parts, see Issue No. 1 (60) and No. 2 (61) / 2026



Part Three

Study of Rabies Pathogens: Antigenic and Genetic Variants of Lyssaviruses

G.N. Sidorov¹, E.M. Poleshchuk¹, D.G. Sidorova²

¹Omsk Research Institute of Natural Focal Infections
Russia, 644050, Omsk, pr. Mira, 7

²Omsk State Agrarian University named after P.A. Stolypin
Russia, 644008, Omsk, Institutskaya ploshchad', 1

This article continues the analysis of a comprehensive study of natural foci of Rabies in Russia. It provides a general description and lists literary sources analyzing the causes of natural foci of rabies. The main biological and ecological factors of this phenomenon are highlighted. These include the antigenic and genetic properties of the Rabies pathogen; the relationship between the virus and animals susceptible to rabies; the ecological impact of abiotic, biotic, and anthropogenic environmental factors on susceptible animals in natural foci; and the intra- and interspecific biotic relationships of the main natural carriers of rabies pathogens with each other and with humans. The article analyzes the historical view of the biological nature of rabies pathogens, from "poison" and metaphysical explanations of the causes of the disease to viral etiology and the modern classification of viruses by antigenic and genetic properties. By 2026, four species of Lyssaviruses had been detected in Russia. Lyssavirus rabies (Rabies virus) infected nearly 100 % of all humans and land mammals that died from rabies. This pathogen has not been detected in bats in Russia. The pathogens Lyssavirus hamburg (European bat lyssavirus 1), Lyssavirus irkut (Irkut virus), and Lyssavirus caucasicus (West Caucasian bat virus) were isolated from bats. The first two species infected people; the last specie has not yet infected people.

Keywords: rabies, study of rabies pathogens, antigenic and genetic variants of Lyssaviruses

Экскурс в историю вопроса

Характеристика этого раздела проводится на основании анализа первого определения «природного очага бешенства» (см. № 2 (61)/ 2026 г., с. 68) [1]. *Природный очаг рабической инфекции* — это независимая популяция возбудителя со всеми поддерживающими её существующими независимыми популяциями основных и дополнительных хозяев [2]. Взаимоотношения популяций позвоночных хозяев вируса бешенства с популяциями рабического возбудителя базируются на общеизвестных экологических закономерностях [3, 4]. Эти же закономерности распространяются на биотические отношения паразитов и их хозяев [5–8].

Течение эпизоотического процесса при бешенстве и эпизоотолого-эпидемическая значимость природных очагов обуславливаются следующими биолого-экологическими факторами:

1) аутэкология — биологическими (антигенными и генетическими) свойствами возбудителя рабической инфекции;

2) демэкология — взаимоотношениями возбудителя и животного, восприимчивого к бешенству;

3) синэкология — экологическим воздействием абиотических, биотических и антропогенных факторов окружающей среды на восприимчивых животных на территории природных очагов;

4) аутэкология, демэкология, синэкология — внутри- и межвидовыми биотическими отношениями основных природных распространителей возбудителей между собой и с человеком.

Эти виды факторов были выявлены первыми исследователями природной очаговости бешенства и стали изучаться на территории России (СССР и мира) с середины XX в. (см. первую и вторую части статьи в № 1 (60) и № 2 (61), 2026 г.) [1, 9].

Р.А. Канторович [10] и ряд зарубежных исследователей Parker, Wilsnak [11]; Winkler [12] предлагали изучать особенности вируса бешенства (в те годы рассматривался один, реже два-три варианта вируса) и углублённо анализировать такие свойства штаммов рабических возбудителей, как вирулентность, восприимчивость хозяев, длительность инкубации, продолжительность и формы болезней. Впервые появились качественно новые исследования, которые полвека назад были сформулированы как: «моноклональные антитела против вируса бешенства, полученные методом гибридизации соматических клеток для обнаружения разных антигенных вариантов возбудителей» [Wiktor T.J., Koprowski H., 13], а также «изучение антигенных вариантов вируса бешенства» [Wiktor T.G., 14].

Параллельно со свойствами вируса исследователи в России и за рубежом изучали: видовой состав и разнообразие хозяев вируса, взаимоотношения возбудителя и восприимчи-



вого к бешенству животного, взаимоотношения таких животных с абиотическими, биотическими и антропогенными факторами окружающей среды. Изучались также внутри- и межвидовые отношения основных природных распространителей возбудителя — хищных млекопитающих. Подробно и во взаимосвязи с заболеваниями людей и животных анализировались плотность популяций хищников, динамика их численности, территориальное распределение, возрастная структура, биоценотические связи, особенности их поведения [10, 15–42].

Экологические аспекты эпизоотического и эпидемического процессов при бешенстве, изучаемые этими авторами, вписывались в теорию саморегуляции паразитарных систем и подробно рассматривались эпидемиологами, эпизоотологами и экологами в отношении как бешенства, так и других инфекций [4–8, 35, 43–49].

Изучение этиологии возбудителей бешенства проходило и продолжает проходить сложный путь. В Вавилонских клинописных табличках XXIII в. до н. э. описывается клиническое проявление болезни у человека и собак. Больше четырёх тысяч лет назад уже существовала уверенность в том, что болезнь вызывается «чем-то», присутствующим в слюне больных собак. За смерть людей, вызванную укусами таких животных, на их владельцев налагались большие штрафы [50]. Бешенство собак описывалось в китайских рукописях I в. до н. э. Более поздняя характеристика болезни изложена в работах Гиппократ (460–370 гг. до н. э.), Аристотеля (384–322 гг. до н. э.), Асклепиада (124–40 гг. до н. э.), Цельса (25 до н. э. – 50 н. э.), Галена (129–216 гг.).

Цельс (25 до н. э. – 50 н. э.) доказательно обосновывал (но, к сожалению, недостаточно убедил научное сообщество того времени), что «яд» бешенства находится в слюне заболевшего животного. Он рекомендовал очищать, промывать и, главное, прижигать рану (каутеризация), чтобы «яд» был уничтожен. Этот метод борьбы с бешенством людей оказался единственно эффективным способом профилактики болезни на протяжении последующих 1850 лет [51]. Прижигание раскалённым железом места укуса и в настоящее время не потеряло своей актуальности. Авторы недавно (2025 г.) вновь уточнили его эффективность. Была восстановлена и обработана старая хорошо доказанная информация о том, что

в период до применения антирабических прививок (до 1886 г.) при укусах бешеными животными у людей, сразу же прижигавших раны раскалённым железом, смертность была в 2,4 раза ниже, чем у лиц, не применявших этот способ профилактики. После 1886 г. у привитых людей, подвергшихся прижиганиям, смертность была в 3,6 раза ниже, чем у людей, не прижигающих укушенные места [Кроль Н.М., 52; Сидоров Г.Н., Полещук Е.М., Савкина Е.С., 53].

У славянских народов причиной болезни считалась одержимость демоническими, нечистыми силами. Бешеный — одержимый бесом. Народные поговорки донесли дифференциацию проявлений бешенства на две признанные в настоящее время формы болезни: «буйную»: «бешеная собака и хозяина кусает» и «паралитическую»: «бешена собака, а всё бывает смирна» [Саватеев А.И., 54, цит. по: 55 с. 8].

Джироламо Кардано (1501–1576 гг.), итальянский врач, математик, философ, назвал слюну бешеной собаки термином «вирус», поскольку латинское слово **virus** означало «яд» [Груздев К.Н., Метлин А.Е., 56].

Данила Самойлович (1744–1805 гг.), основатель эпидемиологии в Российской империи, в 1780 и 1783 гг. издавал книгу «Нынешний способ лечения с наставлением, как можно простому народу лечиться от угрызания бешеной собаки и уязвления змеи». Крупный организатор здравоохранения в России, член нескольких зарубежных академий наук, доктор медицины, он тоже полагал, что причиной заболевания людей бешенством является яд. Первый эпидемиолог страны писал: «Чаще всех животных собака человека угрызает и таковым злым своим ядом его заражает» [57, с. 16]. Он опровергал бытовавшее в тот период убеждение о спонтанном возникновении бешенства, полагая, что «в условиях русского, весьма холодного, климата сия болезнь сама собой не может никогда возродиться» [56, с. 11]. В некоторых гимназиях дореволюционной России преподаватели, родившиеся в XIX в., напротив, говорили обучающимся о возникновении бешенства у собак из-за сильной жары (информация родственников одного из авторов).

В 1810-е гг. и позднее как в России, так и в Европе врачи пользовались методом «лечения» бешенства посредством вырезания «ядовитых прыщей», образующихся под языком



и содержащих «яд бешенства» [58, 59]. Доктор медицины **М.П. Марокетти** (1783–1860 гг.) — российский медик и хирург XIX в., прославившийся своим ошибочным методом лечения бешенства, в 1840 г. писал, что с 1813 по 1838 г. он «исцелил от бешенства» таким способом около 80 пациентов, укушенных собаками, волками и лошадьми [60].

Коренные жители Камчатки в XIX в. лечили раны, нанесённые им «дикующими» (бешеными) песцами, волками и собаками, «самым радикальным средством»: «...укушенное место захватывали клещами, вырезали ножом... и прижигали калёным железом» [61, с. 117–118. Цит. по: 62, с. 10].

Реальное знание об этиологии бешенства стало выявляться в начале XIX в. В 1804 г. **Георг Цинке** (1771–1849), немецкий врач, научно доказал, что смертельный вирус передаётся через слюну. Он втирал слюну бешеных собак в надрезы на коже здоровым собакам, вызвав этим развитие симптомов болезни [63]. Эксперименты были проведены и опубликованы, но эти фактические знания долго не становились общепризнанными.

В истории изучения бешенства (как и в других исследованиях) такие сомнения встречались часто. Во второй части нашей статьи: «Первые исследования природных очагов бешенства в России...» мы подробно разбирали, как в середине XX в. серьёзное научное сообщество было убеждено, что возбудитель бешенства может находиться в крови и обеспечивать трансмиссивный путь передачи инфекции. На сегодняшний день (2026) это утверждение признано ошибочным, но все ещё всплывает в экспериментальных работах и рукописях современных «незащищённых» докторских диссертаций [1, с. 75].

К концу XIX в. взаимосвязь между бешенством животных и людей и заражение человека от их укусов была очевидна для врачей и ветеринаров. Несмотря на это, борьба с распространением эпизоотий в России до 1892 г. (год начала законодательной борьбы с этой инфекцией) встречала серьёзное сопротивление местных властей и средств массовой информации. Харьковская (1886), Петербургская (1890) и Московская (1894) Городские Думы отклоняли ходатайства о введении намордников для собак. В Москве вслед за Лондоном в печати появлялись выступления в «защиту собак». В печати утверждалось: «Свобода собак есть верная охрана против бешенства».

Сторонники кампании с «глубоким убеждением» заявляли: «Существование так называемого бешенства (гидрофобии) людей как болезни специфической, происходящей от укушения бешеной собаки, принадлежит к царству басен и сказок, которые до наших времён удерживались в устах народа и врачей со времён Асклепиада» [цит. по: 64, с. 106]. Кампания по защите собак, организованная газетами Москвы и Петербурга, проходила на фоне того, что в конце XIX в. максимальная заболеваемость собак в стране и опасность передачи ими бешенства путём «укушения» приходилась на Москву и Петербург [Покровский В.И. с соавт., 65].

Роль собак в заражении людей была очевидна для специалистов и в других регионах страны. Так, источниками заражения людей в Воронежской губернии с 1891 по 1896 г. были только собаки и волки [Скворцов В.Н. с соавт., 66]. Тем не менее больные бешенством собаки — основные распространители болезни в тот период, в ветеринарной отчётности до 1886 г. не регистрировались. «Яд», передаваемый при укусе бешеной собакой человеку как фактор распространения бешенства, в официальных отчётах во внимание не принимался [Сидоров Г.Н. с соавт., 53].

В истории поисков этиологического фактора бешенства, как и других вирусных болезней, известен период находок различных кокков, микрококков и простейших, ошибочно принимаемых за возбудителя болезней [Селимов М.А., 67]. С конца 1880 г. **Луи Пастер** пытался отыскать возбудителя бешенства микроскопическим путём, исследуя слюну заражённых людей и животных, но не добился успеха. Только значительно позже стало известно, что обнаружить фильтрующийся вирус бешенства таким путём невозможно. Применяя к понятию не выявленного им возбудителя термин «вирус» (яд), Пастер начал культивировать неизвестный возбудитель. В 1884 г. Луи Пастер и его соратник по работе Эмиль Ру изобрели способ ослаблять вирус. Отработали иммунизацию на собаках и в 1885 г. приступили к вакцинации человека [Пастер Л., 68].

В 1879 г. немецкий исследователь **Ф.Х. Кругельштейн** отмечал в своих статьях, что инфекционный агент локализуется в нервной ткани. Его работы предшествовали гениальным экспериментам Луи Пастера.

В 1887 г. румынский бактериолог (один из основателей бактериологии) **В. Бабеш**



(1854–1926) обнаружил в нервных окончаниях головного мозга инфицированных животных специфические включения. В 1903 г. итальянский патолог и микробиолог **А. Негри** (1876–1912) дополнил находку диа-

гностическим комментарием. С 1950 г. эти структуры стали официально называться тельцами Бабеша-Негри. Они представляют собой скопления вирусных частиц бешенства в нейронах [68].



Рис. 1. Луи Пастер (1822–1895) — гениальный французский учёный, экспериментально опровергший самопроизвольное зарождение жизни, основоположник микробиологии и иммунологии, создатель вакцин против бешенства, сибирской язвы, куриной холеры, автор способа пастеризации вина, молока и других продуктов

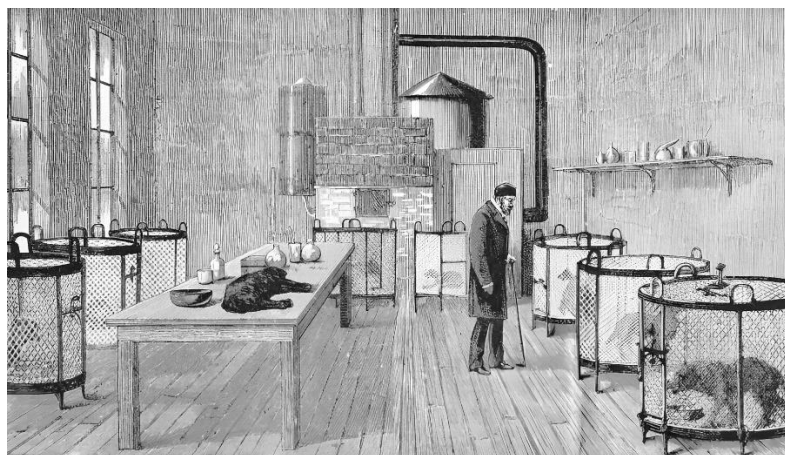


Рис. 2. Бешеные собаки в лаборатории Луи Пастера. Гравюра 1885 г. [69]

В 1903 г. сотрудник Пастеровского института, врач и микробиолог **П. Ремпенже** (1871–1964) доказал, что возбудитель бешенства — не бактерия, как считалось ранее, а вирус. Научное название этого возбудителя ***Rabies lyssavirus*** (или ***Rabies virus***) [68].

Первой классификацией обнаруженного возбудителя стала его дифференциация на вирус дикого бешенства (**уличный вирус**) и **фиксированный вирус**. Пастер получил фиксированный штамм из мозга коровы, погибшей от этой болезни, путём пассирования (пересевов) этого дикого (уличного) штамма в результате 50 интрацеребральных пассажей на кроликах. Внутримозговой 90-й пассаж на кроликах был использован Л. Пастером для изготовления первой антирабической вакцины [70, 71]. В результате вирус приобрёл ряд устойчивых изменений в своих свойствах:

1) стал **патогенным только для кроликов** — утратил способность вызывать заболевание у других видов животных и у человека;

2) **перестал накапливаться и выделяться со слюной** инфицированных живот-

ных, что исключило возможность передачи при укусе;

3) **имел высокую тропность к центральной нервной системе** и очень низкую тропность к другим тканям организма;

4) приобрёл **укороченный инкубационный период** (около 4–6 суток);

5) фиксированный вирус, в отличие от дикого вируса, не **образовывал в клетках тельца Бабеша-Негри** — специфических включений, которые служат одним из диагностических признаков бешенства, и другие свойства [72, 73].

В СССР этот штамм прошёл около 3500 внутримозговых пассажей на кроликах и используется под названием «Москва» [Таршис М.Г. с соавт., 71]. Фиксированный и дикий вирусы сходны по антигенной структуре. Однако дикий — патогенен для человека, а фиксированный — утратил свою вирулентность. Поэтому культуры фиксированного вируса используются для изготовления антирабических вакцин [Волошин В.П. с соавт., 74]. Происхождение, характеристики и ссылки на описание



наиболее распространённых вакцинных штаммов вируса бешенства приводятся в монографии [Груздев К.Н., Метлин А.Е., 56, с. 73–81].

В 1978 г. М.А. Селимов предложил классифицировать возбудителей группы бешенства и различать вирусы [67, с. 34]:

- 1) обычного собачьего бешенства,
- 2) африканского собачьего бешенства,
- 3) лисьего природного бешенства,
- 4) американского бешенства летучих мышей,
- 5) дикования песцов, или камчатской дикости,
- 6) лиссаподобный вирус, выделенный от мышевидных грызунов в Центральной Европе,
- 7) лиссаподобные вирусы, выделенные от землеройки, летучей мыши и насекомых в Африке.

Классификация эта в настоящее время не используется. Более позднюю «экологическую» классификацию предложил Б.Л. Черкасский в 1985 г. [76]. Он разделил группы вирусов на циркулирующие в природных и антропоургических очагах.

А. Вирусы бешенства в природных очагах

1. Вирусы бешенства: а) типичный (волков, шакалов, енотов, мангуст); б) песцов; в) лисиц; г) скунсов; д) летучих мышей; е) мышевидных грызунов.

2. Лиссаподобные (африканские вирусы Lagos bat, Mokola, Duvenhage).

Б. Вирусы в антропоургических очагах бешенства

1. Типичный вирус бешенства.
2. Африканского собачьего бешенства.
3. «Болезни нигерийских лошадей».

Обе эти классификации имеют только историческое значение и включают ряд не подтвердившихся вариантов. Так, выделение вирусов бешенства от мышевидных грызунов в Центральной Европе и от насекомых в Африке признано в настоящее время ошибкой (но, разумеется, не М.А. Селимова и Б.Л. Черкасского, а тех исследователей, которые их описывали). Выделение возбудителей «дикования песцов, или камчатской дикости» или же «бешенства песцов» имело большое значение для характеристики природных очагов бешенства России.

На территории России на протяжении всего XX в. одной из разновидностей возбудителя бешенства считался **вирус дикования** (вирусный арктический энцефаломиелит плотоядных, или арктическое бешенство).

Это заболевание поражало в основном песцов, а также собак, лисиц, волков и других плотоядных животных в тундровых и лесотундровых зонах. Р.А. Канторович [10] считал, что у 70 % внешне здоровых песцов, участвовавших в эпизоотии, вирус выделяется из мозга бессимптомно, то есть они являлись, по его мнению, «носителями возбудителя». Авторы полагают, что термин «носители», с учётом современных знаний, в отношении бешенства применять неправильно, поскольку таковые при этой инфекции не обнаружены. В 1965 г. Р.А. Канторович этого ещё не мог знать. В наше время правильнее использовать терминологию «хозяева», «распространители». К таким видам, как песец, лисица, енотовидная собака, корсак, волк, шакал, точнее всего применять термин «резервуарные хозяева».

На протяжении второй половины XX в. считалось, что арктические штаммы вируса (вирусы «дикования») слабопатогенны для человека. Это объяснялось тем, что при адаптации к организму песца вирус «пассировался» и становился менее опасным для человека [10, 67, 75, 77]. Однако на протяжении всего XX и в XXI в. регистрировались единичные случаи гибели людей от арктического варианта вируса бешенства. Изучение вирусов от погибших людей позволило определить их идентичность вирусам, циркулирующим в популяциях песца [78, 79]. Единого мнения о таксономическом статусе вируса «дикования» в современной вирусологии пока нет. Некоторые исследователи продолжают считать его разновидностью вируса уличного бешенства, другие предполагают, что это отдельный серотип. Авторы статьи придерживаются мнения д.м.н., проф. А.Д. Ботвинкина [80, 81], что между дикованием и бешенством в эпидемиологическом плане разницы нет [Сидоров Г.Н. с соавт., 82]. Представления о том, что вирус дикования слабопатогенен для человека, почти наверняка ошибочны. Причины редких заболеваний людей бешенством в зоне тундры России обсуждались сотрудниками лаборатории бешенства Омского НИИ природно-очаговых инфекций ещё в 1970-х гг. XX в. (см. [1, рис. 4]). В последние годы эти причины на основании обнаруженных предшествующих публикаций и обобщений авторов отражены в публикациях [80, 82]. К ним относятся: низкая численность населения в зоне тундры, постоянное ношение тёплой одежды, защищающей от укусов,



доброжелательное отношение северных собак по отношению к людям и традиции населения немедленно уничтожать заболевших и злобных собак при самых первых признаках агрессии, возникшей вне зависимости от заболевания или же от темперамента животного.

Современная классификация лиссавирусов

В настоящее время согласно «Кодексу здоровья наземных животных МЭБ, 2021» (сейчас WOAH Chapter) (статья 8.14) болезнь бешенства вызывается нейротропными вирусами рода *Lyssavirus* семейства *Rhabdoviridae* отряда *Mononegavirales*. Бешенство способно заражать млекопитающих всех видов. Основными резервуарными хозяевами этих нейротропных вирусов являются представители отрядов *Carnivora* (Хищные) и *Chiroptera* (Рукокрылые) [83].

Разнообразие штаммов лиссавирусов по антигенной структуре

Долгое время вирус бешенства считался однородным в антигенном отношении. С конца 1970-х гг. благодаря применению моноклональных антител [13] стали возможными как изучение разнообразия антигенной структуры

рода лиссавирусов, так и идентификация их серотипов.

Изучением антигенных особенностей вирусов бешенства, циркулирующих на территории России, занимались: М.А. Селимов (1998), М.А. Селимов и др. (1990, 1992, 1994), А.Д. Ботвинкин (1992), А.Д. Ботвинкин и др. (1990, 1990, 1995, 2004), С.В. Грибенча (1993), С.В. Грибенча и др. (1991), И.В. Кузьмин и др. (1992), М.А. Selimov et. al. (1988, 1989), V.V. Khozinski et. al. (1991) (библиографические ссылки, выделенные курсивом, приводятся по Е.М. Полещук и др. [84]). В этих работах впервые в стране были использованы моноклональные антитела к нуклеопротеиду панелей института Wistar (Филадельфия, США) [13], Центральной ветеринарной лаборатории Великобритании (CVL, Уэйбридж, Великобритания) и Центра вирусных болезней животных (Тюбинген, Германия) [85, 86, 87].

А.Д. Ботвинкиным с коллективом отечественных и зарубежных авторов [88, 89, 90] было установлено, что на территории России среди наземных млекопитающих распространены штаммы вирусов только серотипа 1. Разнообразие штаммов лиссавирусов серотипа 1 по их антигенной структуре представлено на рисунке 3.



Рис. 3. Распространение антигенных вариантов лиссавирусов на территории бывшего СССР (номера на карте соответствуют номерам антигенных вариантов)
Незакрашенные кружки — варианты 1/2; закрашенные кружки — лиссавирусы рукокрылых не серотипа 1 (по Ботвинкину и др., 2004 [89])

Среди представителей вирусов серотипа I, циркулирующих у наземных млекопитаю-

щих России, было выявлено 9 антигенных вариантов [88, 89, 90] (см. рис. 3). При этом



антигенный вариант 1 характеризовался ограниченным географическим распространением. Он был обнаружен только в центральной части России — в Тульской, Брянской, Калужской областях. Вирусы варианта 2, а также группа 1/2 имели очень широкое распространение и обнаруживались практически на всех территориях России. Варианты 3, 4, 5 были выделены на северо-западе страны в Псковской, Ленинградской, Калининградской областях. Дополнительно вариант 3 был найден на севере азиатской части России (Якутия), 5 — в Восточной Сибири (Забайкальский край). Варианты 6, 8 циркулировали на Урале и в Сибири. Дополнительно вариант 6 найден в центральной части России. Вариант 8 преобладал на юге страны (Краснодарский и Ставропольский края, Ростовская область). Вариант 7 обнаружен на северо-востоке Сибири, вариант 9 — в Тыве (см. рис. 3) [Полещук Е.М. с соавт., 84].

В ходе исследований А.Д. Ботвинкиным и др. [89] было показано, что в циркуляцию каждого из указанных вариантов вируса вовлекались несколько видов хищных млекопитающих. Для большинства вариантов серотипа 1 исследователям не удалось выделить какой-либо один вид, играющий роль основного хозяина возбудителя. Выраженная связь с видом-хозяином была отмечена только для варианта 7, на который приходилось 80 % изолятов от песка — типичного обитателя Субарктики. Вариант, преимущественно связанный с лисицей, установлен не был, поскольку от лисицы в разных регионах России выделялось несколько вариантов вируса [84].

А.Д. Ботвинкин и др. [89], А.Е. Метлин [91] и А.Е. Metlin [92] указывали на выраженную связь антигенных вариантов с определённой географической территорией и их мозаичный характер распространения. Вместе с этим они отмечали повсеместное наложение ареалов отдельных антигенных вариантов вируса бешенства друг на друга. Было обнаружено, что в пределах одной территории могут циркулировать одновременно несколько антигенных вариантов вируса, один из которых преобладает, а другие встречаются в единичных количествах. Было высказано предположение, что существенное значение в формировании ареалов этих вариантов принадлежит географическим барьерам, в качестве которых в условиях России могут выступать горные

массивы и обширные территории с низкой плотностью популяций основных хозяев вируса (например, тайга). Подробная аналитическая характеристика содержания рисунка 3 с описанием географической приуроченности антигенных вариантов, заражения ими людей и указанием авторов, описавших их эколого-биологические особенности, приведена в публикации [84].

Разнообразие штаммов лиссавирусов по генетической структуре

Возможности изучения разнообразия лиссавирусов значительно возросли после расшифровки структуры генома и разработки методов молекулярного типирования Bourhy et al. [85]. К 2026 г. известен 21 вид возбудителей бешенства Virus Taxonomu [93].

Все эти виды разделены на 4 главные филогенетические группы. Два вида — «родственные, не классифицированные лиссавирусы» и 19 видов — «родственные, классифицированные лиссавирусы» (табл. 1).

На территории России к 2026 г. обнаружены четыре вида лиссавирусов. Три из них относятся к Филогруппе I, один вид — к Филогруппе III (см. табл. 1). Важно отметить, что только один вид *Lyssavirus rabies* (Rabies virus) заражал и заражает в настоящее время почти 100 % людей и наземных млекопитающих, погибших от бешенства, и в казуистически редких случаях птиц (см. ниже). Три другие вида выделялись от летучих мышей и заражали человека крайне редко (подробнее см. ниже). Это возбудители *Lyssavirus ham-burg* (European bat lyssavirus); *Lyssavirus irkut* (Irkut virus) и *Lyssavirus caucasicus* (West Caucasian bat virus) (последний вид к 2026 г. людей не заражал) (см. табл. 1).

Представители этих четырёх видов с 1941 по 2026 г. заражали бешенством на территории России 35–36 видов (таксонов) животных и человека. За три четверти века (1951–2025) диагноз бешенства в РСФСР и современной России был зарегистрирован у 222,2 тыс. экз. животных (в среднем 3002 экз. ежегодно) и у 1771 человека (в среднем в год 23,9 случая) [53, 82]. Эти показатели были официально зафиксированы на фоне того, что за 1951–2025 гг. в России ежегодно вакцинировались от бешенства от 100 до 380 тыс. человек и от 2 до 20 млн домашних и сельскохозяйственных животных.



Таблица 1

Related, unclassified viruses (родственные, но не классифицированные лиссавирусы)
(по Virus Taxonomy [93] с указанием номеров филогрупп)

<i>Virus name</i>	<i>Virus abbreviation</i>
Divaea bat lyssavirus	DBLV
Taiwan bat lyssavirus 2	TWBLV2

Member Species (родственные классифицированные лиссавирусы)

<i>Genus</i>	<i>Species</i>	<i>Virus name</i>	<i>№№ phylogroups</i>	<i>Abbreviation</i>
<i>Lyssavirus</i>	<i>Lyssavirus aravan</i>	Aravan virus	I	ARAV
<i>Lyssavirus</i>	<i>Lyssavirus australis</i>	Australian bat lyssavirus	I	ABLV
<i>Lyssavirus</i>	<i>Lyssavirus bokeloh</i>	Bokeloh bat lyssavirus	I	BBLV
<i>Lyssavirus</i>	<i>Lyssavirus caucasicus</i>	West Caucasian bat virus*	III	WCBV*
<i>Lyssavirus</i>	<i>Lyssavirus duvenhage</i>	Duvenhage virus	I	DUVV
<i>Lyssavirus</i>	<i>Lyssavirus formosa</i>	Taiwan bat lyssavirus	I	TWBLV
<i>Lyssavirus</i>	<i>Lyssavirus gannoruwa</i>	Gannoruwa bat lyssavirus	I	GBLV
<i>Lyssavirus</i>	<i>Lyssavirus hamburg</i>	European bat lyssavirus 1*	I	EBLV1*
<i>Lyssavirus</i>	<i>Lyssavirus helsinki</i>	European bat lyssavirus 2	I	EBLV2
<i>Lyssavirus</i>	<i>Lyssavirus ikoma</i>	Ikoma lyssavirus	IY	IKOV
<i>Lyssavirus</i>	<i>Lyssavirus irkut</i>	Irkut virus*	I	IRKV*
<i>Lyssavirus</i>	<i>Lyssavirus khujand</i>	Khujand virus	I	KHUV
<i>Lyssavirus</i>	<i>Lyssavirus kotalahti</i>	Kotalahti bat lyssavirus	I	KBLV
<i>Lyssavirus</i>	<i>Lyssavirus lajos</i>	Lajos bat virus	II	LBV
<i>Lyssavirus</i>	<i>Lyssavirus lleida</i>	Lleida bat lyssavirus	IY	LLEBV
<i>Lyssavirus</i>	<i>Lyssavirus mokola</i>	Mokola virus	II	MOKV
<i>Lyssavirus</i>	<i>Lyssavirus phala</i>	Phala bat lyssavirus	I	PBLV
<i>Lyssavirus</i>	<i>Lyssavirus rabies</i>	Rabies virus*	I	RABV*
<i>Lyssavirus</i>	<i>Lyssavirus shimoni</i>	Shimoni bat virus	II	SHIBV

*Возбудители, обнаруженные на территории России, дополнительно выделены полужирным шрифтом

Кроме этого, в 2016–2023 гг. во всех эндемичных (и неэндемичных!) по бешенству регионах страны выкладывалось ежегодно в среднем 19,4 млн доз оральной антирабической вакцины для профилактики заболеваний диких животных [53].

Во всём мире от заражения людей 21 видом возбудителей бешенства ежегодно погибало около 59 тыс. человек (см. табл. 1). Более 95 % случаев всех заражений людей регистрировалось в Юго-Восточной Азии и Африке. При этом 99 % всех случаев заболевания человека были обусловлены контактом с собаками [94]. Люди и собаки на этой территории почти всегда (исключения см. ниже) заражались одним видом вируса **Rabies virus** (*Lyssavirus rabies*).

Rabies virus. *Lyssavirus rabies* (RABV). Относится к Филогруппе I. Обнаружен возбудитель практически повсеместно, в 150 странах мира, кроме Австралии и Антарктиды. Основные хозяева и распространители вируса — хищные млекопитающие (*Carnivora*) и американские летучие мыши вампиры (*Desmodus*). Патогенен возбудитель для всех видов млеко-

питающих. Показывает перекрёстную серологическую реакцию с представителями первой Филогруппы рода *Lyssavirus*. Смертельные контакты возбудителя с людьми известны больше 4 тыс. лет. Таксономическая классификация утверждена в 1971 г. [95]. Этот вид возбудителя формирует в цитоплазме нейронов головного мозга специфические скопления вирусных белков и РНК, которые служат главным патогномическим (безошибочно указывающим на болезнь) признаком при заражении вирусами из рода *Lyssavirus* под названием Тельца Бабеша-Негри. Первое обнаруженное упоминание о бешенстве животных и людей Rabies virus в России датируется 1534 г. Первый государственный указ относительно борьбы с бешеными собаками издан в 1739 г. императрицей Анной Иоанновной. Официальная борьба с бешенством в стране началась при императоре Александре III в 1892 г. [53].

Использование методов молекулярного типирования полной последовательности гена нуклеопротеина (гена N), содержащего 1350 нуклеотидов, вывело изучение вируса бешенства в России на новый методический



уровень [84]. К 2003 г. на территории России для **Rabies virus** (*Lyssavirus rabies*) была установлена циркуляция пяти филогенетических групп А, В, С, D, Е [96] (см. рис. 4). Эти группы образовывали два крупных филогенетиче-

ских кластера. Подробное географическое распространение, эколого-вирусологическая и эпидемиологическая характеристика этих групп по состоянию на 2011 г. представлена в публикации [84].

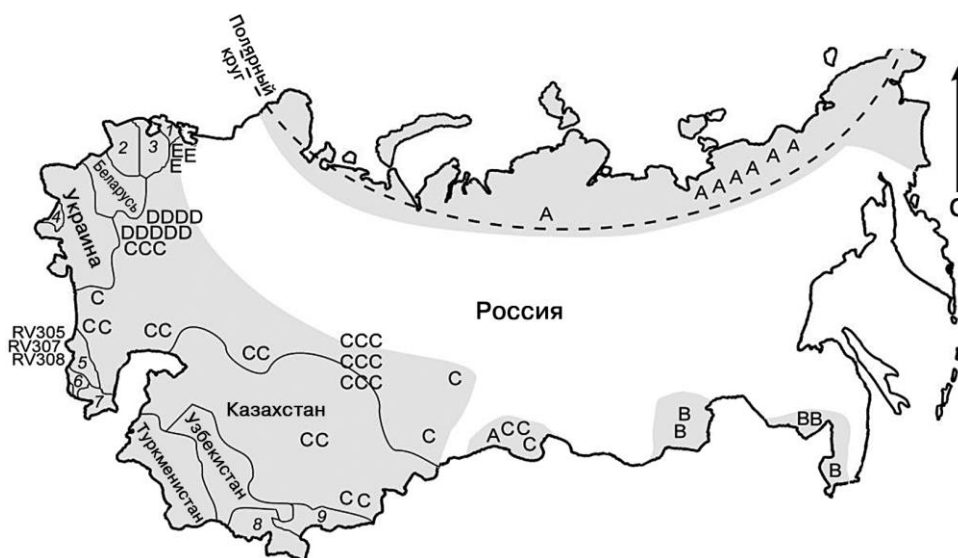


Рис. 4. Нозоареал бешенства на территории бывшего СССР (затенён) и распространение выделенных филогенетических групп вируса (А–Е) (по Kuzmin et al., 2004 [96])
Характеристику не отражённой на рис. 4 Кавказской группы F см. ниже [101, 107]

Kuzmin с соавт. [96] показал, что различия филогенетических групп вируса соответствовали географическому местонахождению изолятов, но далеко не всегда соответствовали биологическому виду хозяина, от которого они были получены, как это предполагалось ранее.

Группа А (см. рис. 4) — собственно арктические вирусы на территории России — состояла из возбудителей, выделенных в арктической зоне Евразии. Вирусы этой группы были связаны с ареалом песца и так называемым возбудителем «дикования» (см. выше). Одно время они считались слабопатогенными для человека. Однако их выделение от людей дополнительно указало на их эпидемиологическую опасность. Этой группе соответствовали антигенные варианты 7, 3 и 9 (см. рис. 3) [97]. Группа А объединяла также изоляты, выделенные в арктических и субарктических регионах Евразии и Северной Америки: на севере Красноярского края и в Якутии, в Республике Коми, на Земле Франца-Иосифа, Аляске, в северной части Канады и Гренландии [98]. Внутри группы А выделяют несколько подгрупп:

А 1 — штаммы, циркулирующие только в канадской провинции Онтарио;

А 2 — распространены на полярных территориях (север Якутии и штат Аляска);

А 3 — распространены на севере Красноярского края, Канады и в Гренландии;

А 4 — обнаружены только на территории штата Аляска (США).

Последний общий предок (ПОП) группы А существовал в 1952 году [98, 101].

Группа В (см. рис. 4). Возбудители имеют название «арктически подобные вирусы». Эта группа включает вирусы, родственные арктическим, но выделенные на юге Дальнего Востока России, в Маньчжурии (КНР), а также в Индии и Пакистане [99]. Предполагается, что вирус бешенства проник на север Евразии и Америки из Юго-Восточной Азии [100]. Возбудители обнаружены на юге Дальнего Востока и Восточной Сибири (Забайкальский, Хабаровский, Приморский края). На Дальнем Востоке циркуляцию вирусов поддерживали енотовидные собаки, лисицы и волки. В Восточной Сибири сходные с арктическими вирусами были выделены от корсаков, добытых в горных степях Восточного Забайкалья у границы с Монголией. Группе В соответствовали антигенные варианты 5 и 2. Вирусы группы В выделялись и от людей [84].



Группа С (см. рис. 4) — Степная группа. В 2010 г. была выявлена в степях и лесостепях от европейской части России до Алтая и Саян (Краснодарский край, Белгородская, Тульская, Волгоградская, Оренбургская, Новосибирская, Омская области, Алтайский край, Тыва). Циркуляция этой группы возбудителей степных вирусов поддерживалась в основном лисицей, а в местах обитания корсака ещё и этим зверьком. Позднее было выявлено, что возбудители филогруппы С были обнаружены от Восточной Европы до Монголии и Китая [101]. Этой молекулярно-генетической филогруппе С соответствовали антигенные варианты 2 и 8 (см. рис. 3) [84]. Было установлено, что если каждая филогруппа вирусов обычно имела свой ареал и, как правило, на одной территории циркулировали вирусы одной филогенетической группы, то степные вирусы группы С были широко распространены в лесостепи и степи России и встречались на пересечении ареалов других групп [102].

Группа Д (см. рис. 4) — Центрально-русской группа. Вирусы этой группы были обнаружены в центре Европейской России (Брянская и Тульская области) [84]. Metlin et al. [104] обнаружили вирусы группы Д на территориях Тверской, Московской, Рязанской, Владимирской областей. Возбудитель циркулирует здесь в популяциях лисиц и енотовидных собак. На примере центральных областей этого региона России высказано предположение об относительной независимости течения эпизоотий бешенства в популяциях енотовидных собак и лисиц на одной территории [53, 82, 103]. Нозоареал этой группы крайне неблагоприятен по заболеваемости людей. Молекулярно-генетической группе Д соответствовали антигенные варианты 1 и 2 (см. рис. 3 и 4). От людей, погибших от бешенства, чаще всего выделялись вирусы групп С и Д [84].

Группа Е — Северо-восточноевропейская группа состояла из вирусов, выделенных в регионах северо-запада России (Псковская, Ленинградская области). Она являлась аналогом описанной ранее для Северо-Восточной Европы группы NEE (North-Eastern Europe) [105]. Изоляты этой группы из Эстонии, Финляндии и северо-запада России реагировали с МКА Р-41 [106] и соответствовали антигенному варианту 4. Вирусы группы Е выделялись от людей.

Группа F — Кавказская группа обнаружена в Республике Дагестан, Краснодарском крае, Грузии, Азербайджане, Ираке, Иране [101].

Более подробная характеристика этих групп с иллюстрацией филогенетических деревьев, полученных на основании полного и частичного анализа гена N, и с указанием авторов, описавших эти группы, представлена в публикациях [84, 101].

К 2017 г. в целях исследования разнообразия штаммов лиссавирусов на территории России были изучены материалы коллекции лаборатории бешенства Омского НИИ природно-очаговых инфекций и образцы, собранные сотрудниками ФБУН ЦНИИ Центрального НИИ эпидемиологии Роспотребнадзора. Существующие данные по разнообразию филогенетических вариантов, циркулирующих на территории страны, были дополнены и расширены. Арктические, кавказские и степные вирусы выявлены в новых регионах (юг Красноярского края, Хакасия, Дагестан, Липецкая, Астраханская и Архангельская области, Земля Франца-Иосифа, Ненецкий АО). Детализирована неоднородность степных вирусов в пределах территории России. Определено время существования предков у каждой филогруппы вирусов, что позволило установить временные интервалы основных эволюционных событий и подтвердило эпизоотологические данные пространственно-временного продвижения эпизоотий [Девяткин А.А. с соавт., 101, 107]. Были вскрыты молекулярные механизмы популяционных перестроек и модели существования разных филогрупп. Выявлено незначительное генетическое разнообразие и установлена краткосрочность циркуляции отдельных геновариантов, что свидетельствовало о нестабильности их популяций. Изученное разнообразие вирусов вместе с характеристикой их особенностей рассматривалось как возможность элиминации бешенства на основе оральной вакцинации с учётом специфических эколого-эпизоотологических, хозяйственных и климатических условий разных регионов России [Полещук Е.М. с соавт., 102, Девяткин А.А. с соавт., 107].

Проведённый выше анализ описывает филогенетические подгруппы вируса бешенства **Rabies virus (*Lyssavirus rabies*)**. Все они (кроме космополитической группы С) соответствовали определённым географическим территориям. Связь только с одним каким-либо специфическим позвоночным хозяином генетического подтверждения не получила. В пределах области распространения *Rabies virus (*Lyssavirus rabies*)* её представители были выделены от разных видов домашних и диких



животных. Вирусы бешенства всех представленных выше групп и подгрупп выделяли также от человека [84].

«Последний общий предок всех штаммов вируса (нуклеотидная последовательность которых известна), представленных на территории Российской Федерации, существовал в 1660 году. Филогруппы С, D, E, F (современные российские представители вирусоскосополютов) являются потомками вируса бешенства, существовавшего приблизительно в 1850 г. Линия А (арктическое бешенство) и В (арктически-подобное бешенство) разделились ориентировочно в 1801 г. Предок представителей филогруппы F, зарегистрированных на территории Республики Дагестан и Краснодарского края, скорее всего, появился в 1996 году» [цит. по: 107, с. 41].

Как уже было упомянуто выше, на территории России к 2026 г. обнаружены четыре вида лиссавирусов. Один вид *Lyssavirus rabies* (Rabies virus) заражал почти 100 % всех людей и наземных млекопитающих, погибших от бешенства. Однако на территории России выделены ещё три вида лиссавирусов (см. табл. 1). Это возбудители *Lyssavirus hamburg* (European bat lyssavirus 1), *Lyssavirus irkut* (Irkut virus) и *Lyssavirus caucasicus* (West Caucasian bat virus).

***Lyssavirus hamburg* (European bat lyssavirus 1)** впервые выделен в Белгородской области М.А. Селимовым в 1985 г. от ребёнка и назван «Юли» по имени заразившейся от летучей мыши девочки Юли [108]. В мире задокументировано два случая смерти людей от подтверждённой инфекции *Lyssavirus hamburg*: 1985 г., Россия (Белгородская область): 11-летняя вышеупомянутая девочка скончалась после неспровоцированного укуса летучей мыши в нижнюю губу. 2019 г., Франция (Новая Аквитания): 59-летний мужчина умер от энцефалита после контакта с летучей мышью, колония которых находилась на чердаке его дома. Вирус довольно часто продолжает обнаруживаться у летучих мышей подсемейства *Serotinae* (*Eptesicus serotinus*) на территории континентальной Европы и Великобритании и подвергается постоянному генетическому анализу, формирует в цитоплазме нейронов головного мозга Тельца Бабеша-Негри, показывает перекрёстную серологическую реакцию с представителями Филогруппы I рода *Lyssavirus*. Патогенен для лабораторных мышей, овец, лисиц, выделялся от домашних кошек и куниц [95].

***Lyssavirus irkut* (Irkut virus)** обнаружен у летучей мыши А.Д. Ботвинкиным в 2002 г. в г. Иркутске в материале от большого трубочконоса (*Murina leucogaster*). Назван «Иркут» по названию реки, впадающей в Ангару [109, 110]. В России выявлено четыре случая смерти людей от этого вида *Lyssavirus* [111, 112, 113, 114]. Двухлетняя девушка в с. Озёрное Яковлевского района Приморского края в августе 2007 г. была легко оцарапана летучей мышью за нижнюю губу и погибла от бешенства. Полная геномная последовательность штамма «Озёрное» оказалась на 92 % идентична полному геному штамма «Иркут» и на 77–78 % — геному *Lyssavirus hamburg* (European bat lyssavirus 1). Штамм «Озёрное» по таксономии вирусов включён в вид «Иркут» [115].

В мае 2023 г. в г. Благовещенске мужчина погиб после двойного укуса летучей мышью, спрятавшейся в его рабочей рукавице («верхонке»). В августе 2019 г. в г. Фокино Приморского края летучая мышь неспровоцированно напала на мужчину и укусила его в шею. В июне 2021 г. в Чугуевском районе Приморского края другая летучая мышь опять неспровоцированно укусила за верхнюю губу мужчину [113, 114]. Поскольку вирус антигенно отличается от классического вируса бешенства, стандартные антирабические вакцины обеспечивают лишь ограниченную защиту, что требует разработки специфических терапевтических и диагностических методов. Вирус формирует в цитоплазме нейронов головного мозга Тельца Бабеша-Негри, показывает перекрёстную серологическую реакцию с представителями первой Филогруппы рода *Lyssavirus* [95].

***Lyssavirus caucasicus* (West Caucasian bat virus)**. В июле 2002 г. в Кавказских горах из мозга самца летучей мыши (*Miniopterus schreibersi*), отловленной в 100 км к юго-востоку от города Краснодара, был выделен новый вид *Lyssavirus caucasicus* (West Caucasian bat virus) [116]. Люди этим генетическим вариантом вируса к 2026 г. не заражались. Вирус патогенен для лабораторных мышей, хомяков, нечеловекообразных приматов и летучих мышей, вызывает у них острый прогрессирующий энцефалит и смертельный исход, формирует Тельца Бабеша-Негри. Относится к филогруппе III, не показывает перекрёстную серологическую реакцию с другими представителями *Lyssavirus* [95].



Очень важно иметь в виду, что один из видов бешенства *Rabies virus (Lyssavirus rabies)* у летучих мышей в России не обнаружен. Однако «...лиссавирусы рукокрылых Старого Света периодически выделяются от собак, кошек (*Felis catus*), сельскохозяйственных и диких животных без дальнейшего распространения инфекции среди них. Тем не менее полностью исключить возможность преодоления межвидового барьера невозможно» [цит. по 117, с. 263].

Авторы полагают, что если в условиях России с применением оральной вакцинации и других противоэпизоотических мероприятий удастся справиться с бешенством основных природных хозяев и распространителей бешенства (диких хищников семейства *Canidae*), то, как и в Западной Европе, отпадет необходимость в вакцинации сельскохозяйственных животных. При условии, если только дополнительно не возникнет новой проблемы — зара-

жения наземных животных и людей от летучих мышей [82, с. 314]. Поэтому изучение антигенных и генетических свойств возбудителя бешенства привлекает основное внимание, силы и средства исследователей, анализирующих нозологию этого заболевания. Тем не менее наряду с этими вопросами продолжают изучаться таксономическое разнообразие и видовой состав позвоночных хозяев бешенства на территории России и мира. Проводятся исследования, характеризующие восприимчивость и чувствительность различных животных к рабическим возбудителям и их роль в заражении человека и животных. Эти вопросы обсуждаются, дискутируются и, к сожалению, не всегда правильно излагаются в научно-популярных публикациях и средствах массовой информации. Продолжение статьи намечается в рамках изучения этих вышеупомянутых экологических факторов природной очаговости бешенства.

Продолжение следует.

*Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Исследование не имеет финансовой поддержки.*

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Сидоров Г.Н., Полешчук Е.М., Сидорова Д.Г. Исследование природных очагов бешенства в России: научный обзор. Часть вторая. Первые исследования природных очагов бешенства в России и за рубежом, определения понятия природных очагов и путей передачи возбудителя бешенства. Национальные приоритеты России. 2026; № 2 (61): 63–81.
2. Мальков Г.Б. О структуре природного очага бешенства // Вопросы инфекционной патологии. Омск, 1973. С. 28–32.
3. Наумов Н.П. Экология животных. М.: Высшая школа, 1963. 618 с.
4. Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 2000. 512 с.
5. Беляков В.Д., Голубев А.И., Каминский Г.Д., Тец В.В. Саморегуляция паразитарных систем (молекулярно-генетические механизмы). Л.: Медицина, 1987. 239 с.
6. Беляков В.Д., Каминский Г.Д., Каминская С.Г. Теория саморегуляции паразитарных систем // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. М., 1987а. С. 50–56.
7. Коромыслов Г.Ф., Джупина С.И., Ведерников В.А. Современные ветеринарные аспекты проблемы природной очаговости болезней // XII Всесоюз. конф. по природной очаговости болезней: тез. докл. Новосибирск, 1989. С. 5–7.
8. Макаров В.В. Теория саморегуляции паразитарных систем В.Д. Белякова — парадигма в учении об эпидемическом процессе. Ветеринарная патология. 2004; № 3 (10): 10–13.

REFERENCES

1. Sidorov G.N., Poleshchuk E.M., Sidorova D.G. Issledovanie prirodnih ochagov beshenstva v Rossii: nauchnyj obzor. Chast' vtoraya. Pervye issledovaniya prirodnih ochagov beshenstva v Rossii i za rubezhom, opredeleniya ponyatiya prirodnih ochagov i putej peredachi возбуdivatelya beshenstva. Nacional'nye prioritety Rossii. 2026; № 2 (61): 63–81.
2. Mal'kov G.B. O strukture prirodnogo ochaga beshenstva // Voprosy infekcionnoj patologii. Omsk, 1973. S. 28–32.
3. Naumov N.P. Ehkologiya zhivotnyh. M.: Vysshaya shkola, 1963. 618 s.
4. Shilov I.A. Ehkologiya. M.: Vysshaya shkola, 2000. 512 s.
5. Belyakov V.D., Golubev A.I., Kaminskij G.D., Tec V.V. Samoregulyaciya parazitarnyh sistem (molekulyarno-geneticheskie mehanizmy). L.: Medicina, 1987. 239 s.
6. Belyakov V.D., Kaminskij G.D., Kaminskaya S.G. Teoriya samoregulyacii parazitarnyh sistem // Medicinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni. M., 1987a. S. 50–56.
7. Koromyslov G.F., Dzhupina S.I., Vedernikov V.A. Sovremennye veterinarnye aspekty problemy prirodnj ochagovosti boleznej // XII Vsesoyuz. konf. po prirodnj ochagovosti boleznej: tez. dokl. Novosibirsk, 1989. S. 5–7.
8. Makarov V.V. Teoriya samoregulyacii parazitarnyh sistem V.D. Belyakova — paradigma v uchenii ob ehpidemicheskom processe. Veterinarnaya patologiya. 2004; № 3 (10): 10–13.



9. Сидоров Г.Н., Полещук Е.М., Сидорова Д.Г. Исследование природных очагов бешенства в России: научный обзор. Часть первая. Представления о природной очаговости и природном очаге инфекций в XX–XXI веках. Национальные приоритеты России. 2026; № 1 (60): 67–78.
10. Канторович Р.А. Природные очаги диких животных и бешенства в СССР (эпидемиология и эколого-вирусологические исследования): автореф. дис. ... д-ра. мед. наук. М.: Ин-т эпидемиологии и микробиологии им. Н.Ф. Гамалеи, 1965. 30 с.
11. Parker L., Wilsnak R. Pathogenesis of skunk rabies virus; Quantitation in skunks and foxes. Amer. J. Veterinary Research. 1966; V. 27, № 116: 33–38.
12. Winkler W.G. Fox Rabies // The natural history of rabies. Vol. 2 (ed. Baer G. M.) Academic Press. New-York, San Francisco, London, 1975. V. 2. Pp. 3–22.
13. Wiktor T.J., Koprowski H. Monoclonal antibodies against rabies virus produced by somatic cells hybridization: detection of antigenic variants. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1978; 75: 3938–42.
14. Wiktor T.G. Introduction a l'etude des variants antigeniques du virus rabique. Comp. Immunol. Microbial and Infect Diseases. 1982; V. 5, № 1–3: 93–94.
15. Мальков Г.Б., Грибанова Л.Я. Дикие млекопитающие — носители вируса бешенства на территории СССР // II Съезд Всесоюзного териологического общества. М., 1978. С. 265.
16. Сидоров Г.Н., Ботвинкин А.Д., Грехов В.Г. Методический приём «капканные точки» и его использование для отлова и определения численности корсака при изучении природных очагов бешенства // Современные методы в изучении природно-очаговых инфекций. Л., 1979. С. 134–140.
17. Адамович В.Л. Картографирование очагов бешенства диких животных в центральной части Русской равнины как метод охраны здоровья животных // Проблемы медико-географических исследований: материалы науч. семинара по вопросам картографирования для целей охраны природной среды и здоровья человека. М., 1984. С. 50–103.
18. Ведерников В.А. Современная эпизоотология бешенства: дис. ... д-ра вет. наук. М.: Всесоюзный НИИ экспериментальной ветеринарии ВАСХНИЛ, 1987. 454 с.
19. Ботвинкин А.Д. Особенности эпидемиологии гидрофобии и экологии вируса бешенства в условиях преобладания очагов природного типа: дис. ... д-ра мед. наук в форме науч. докл. / РАМН НИИ вирусологии им. Д.И. Ивановского. М., 1992. 58 с.
20. Сидоров Г.Н. Хищные млекопитающие семейства собачьих и их значение в поддержании природных очагов бешенства в горных районах Южной Сибири: дис. ... канд. биол. наук / Биологический институт СО АН СССР. Новосибирск: 1985. 199 с.
21. Сидоров Г.Н. Роль диких собачьих (Canidae) в поддержании эпизоотического процесса в природных очагах бешенства на территории России в связи с особенностями экологии этих животных: дис. ... д-ра биол. наук / Ин-т экспериментальной ветеринарии Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: 1995. 363 с.
22. Сидоров Г.Н. Аспекты исторического развития природных очагов бешенства в Европе и Северной Азии. Ветеринарная патология. 2002; № 1: 21–25.
9. Sidorov G.N., Poleschchuk E.M., Sidorova D.G. Issledovanie prirodnih ochagov beshenstva v Rossii: nauchnyj obzor. Chast' pervaya. Predstavleniya o prirodnoj ochagovosti i priroдном ochage infekcij v XX–XXI vekah. Nacional'nye priority Rossii. 2026; № 1 (60): 67–78.
10. Kantorovich R.A. Prirodnye ochagi dikovykh zhivotnykh i beshenstva v SSSR (ehpidemiologiya i ehkologo-virusologicheskie issledovaniya): avtoref. dis. ... d-ra. med. nauk. M.: In-t ehpidemiologii i mikrobiologii im. N.F. Gamalei, 1965. 30 s.
11. Parker L., Wilsnak R. Pathogenesis of skunk rabies virus; Quantitation in skunks and foxes. Amer. J. Veterinary Research. 1966; V. 27, № 116: 33–38.
12. Winkler W.G. Fox Rabies // The natural history of rabies. Vol. 2 (ed. Baer G. M.) Academic Press. New-York, San Francisco, London, 1975. V. 2. Pp. 3–22.
13. Wiktor T.J., Koprowski H. Monoclonal antibodies against rabies virus produced by somatic cells hybridization: detection of antigenic variants. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1978; 75: 3938–42.
14. Wiktor T.G. Introduction a l'etude des variants antigeniques du virus rabique. Comp. Immunol. Microbial and Infect Diseases. 1982; V. 5, № 1–3: 93–94.
15. Mal'kov G.B., Griбанова L.Ya. Dikie mlekopitayushchie — nositeli virusa beshenstva na territorii SSSR // II S'ezd Vsesoyuznogo teriologicheskogo obshchestva. M., 1978. S. 265.
16. Sidorov G.N., Botvinkin A.D., Grehov V.G. Metodicheskij priyom «kapkannye tochki» i ego ispol'zovanie dlya otlova i opredeleniya chislenosti korsaка pri izuchenii prirodnih ochagov beshenstva // Sovremennye metody v izuchenii prirodno-ochagovykh infekcij. L., 1979. S. 134–140.
17. Adamovich V.L. Kartografirovaniye ochagov beshenstva dikih zhivotnykh v central'noj chasti Russkoj ravniny kak metod ohrany zdorov'ya zhivotnykh // Problemy mediko-geograficheskikh issledovaniy: materialy nauchn. seminarov po voprosam kartografirovaniya dlya celej ohrany prirodnoj sredy i zdorov'ya cheloveka. M., 1984. S. 50–103.
18. Vedernikov V.A. Sovremennaya ehpi-zootologiya beshenstva: dis. ... d-ra vet. nauk. M.: Vsesoyuznyj NII ehksperimental'noj veterinarii VASHNIL, 1987. 454 s.
19. Botvinkin A.D. Osobennosti ehpidemiologii gidrofobii i ehkologii virusa beshenstva v usloviyakh preobladaniya ochagov prirodnogo tipa: dis. ... d-ra med. nauk v forme nauch. dokl. / RAMN NII virusologii im. D.I. Ivanovskogo. M., 1992. 58 s.
20. Sidorov G.N. Hishchnye mlekopitayushchie semeystva sobach'ih i ih znachenie v podderzhanii prirodnih ochagov beshenstva v gornyh rajonah Yuzhnoj Sibiri: dis. ... kand. biol. nauk / Biologicheskij institut SO AN SSSR. Novosibirsk: 1985. 199 s.
21. Sidorov G.N. Rol' dikih sobach'ih (Canidae) v podderzhanii ehpi-zooticheskogo processa v prirodnih ochagah beshenstva na territorii Rossii v svyazi s osobennostyami ehkologii ehtih zhivotnykh: dis. ... d-ra biol. nauk / In-t ehksperimental'noj veterinarii Sibiri i Dal'nego Vostoka. Novosibirsk: 1995. 363 s.
22. Sidorov G.N. Aspekty istoricheskogo razvitiya prirodnih ochagov beshenstva v Evrope i Severnoj Azii. Veterinarnaya patologiya. 2002; № 1: 21–25.



23. Сидоров Г.Н., Савицкий В.П., Ботвинкин А.Д. Ландшафтное распределение хищных млекопитающих семейства собачьих (Canidae) как фактор формирования ареала вируса бешенства на юго-востоке СССР. Зоологический журнал. 1983; Т. 62, вып. 5: 761–770.
24. Сидоров Г.Н., Грибанова Л.Я., Корсаков Н.Г. [и др.]. Прогнозирование бешенства Западной Сибири и регуляторные факторы эпизоотического процесса. Журн. микробиол., эпидемиол. и иммунобиол. 1990; № 7: 31–37.
25. Сидоров Г.Н., Ботвинкин А.Д., Малькова М.Г., Красильников В.Р. Распределение, плотность населения, вероятность биоценологических контактов и степень синантропизации диких собачьих в природных очагах бешенства СССР. Зоологический журнал. 1992; Т. 71, вып. 4: 115–130.
26. Сидоров Г.Н., Ботвинкин А.Д., Кузьмин И.В. Особенности поведения диких млекопитающих, инфицированных вирусом бешенства. Зоологический журнал. 1998; Т. 77, № 11: 1310–1316.
27. Сидоров Г.Н., Полещук Е.М., Сидорова Д.Г. Природные очаги бешенства в России в XX — начале XXI веков. Ветеринарная патология. 2004; № 3 (10): 86–101.
28. Сидоров Г.Н., Сидорова Д.Г., Колычев Н.М., Полещук Е.М. К вопросу о прогнозировании эпизоотического процесса при бешенстве на территории России. Ветеринарная патология. 2007; № 3: 17–23.
29. Сидоров Г.Н., Сидорова Д.Г., Колычев Н.М., Ефимов В.М. Эпизоотический процесс бешенства: роль диких млекопитающих, периодичность. Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2008; № 12: 68–74.
30. Сидоров Г.Н., Сидорова Д.Г., Полещук Е.М. Бешенство диких млекопитающих на территории России в конце XX — начале XXI века. Зоологический журнал. 2010; Т. 89, № 1: 26–36.
31. Сидоров Г.Н., Полещук Е.М., Сидорова Д.Г. Источники заражения людей бешенством в России за последние 5 веков. Здоровье населения и среда обитания. 2016; № 11 (284): 22–26.
32. Сидоров Г.Н., Полещук Е.М., Сидорова Д.Г. Изменение роли млекопитающих в заражении людей бешенством в России за исторически обозримый период в XVI–XXI веках. Зоологический журнал. 2019; Т. 98, № 4: 437–452.
33. Куролап С.А. Моделирование условий размещения и прогнозирования активности очагов зоонозов по комплексу географических факторов: автореф. дис. ... канд. геогр. наук / Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова. М., 1987. 18 с.
34. Донченко А.С., Димов С.К., Юшков Ю.Г., Юрик С.А. Система контроля эпизоотического процесса бешенства: метод. рекомендации. Новосибирск, 2002. 20 с.
35. Макаров В.В. Современные представления о бешенстве. Вестник охотоведения. 2018; Т. 15, № 3: 215–227.
36. Johnson H.N. Fox rabies. J. Med. Assn. Alabama. 1945; V. 14: 268–271.
37. Wandeler A., Wachendorfer G., Schale W. [et al.]. Rabies in wild carnivores in Central Europe. Ecology and biology of the fox in relation to control operatius. Zbl. Veterinarmed. 1974; V. 21, № 10: 765–773.
23. Sidorov G.N., Savickij V.P., Botvinkin A.D. Landshaftnoe raspredelenie hishchnyh mlekopitayushchih semejstva sobach'ih (Canidae) kak faktor formirovaniya areala virusa beshenstva na yugovostoke SSSR. Zoologicheskij zhurnal. 1983; T. 62, vyp. 5: 761–770.
24. Sidorov G.N., Gribanova L.Ya., Korsakov N.G. [i dr.]. Prognozirovanie beshenstva Zapadnoj Sibiri i regulatorynye faktory ehpizooticheskogo processa. Zhurn. mikrobiol., ehpideimiol. i immunobiol. 1990; № 7: 31–37.
25. Sidorov G.N., Botvinkin A.D., Mal'kova M.G., Krasil'nikov V.R. Raspredelenie, plotnost' nasele-niya, veroyatnost' biocenoticheskikh kontaktov i stepen' sinantropizacii dikih sobach'ih v prirodnyh ochagah beshenstva SSSR. Zoologicheskij zhurnal. 1992; T. 71, vyp. 4: 115–130.
26. Sidorov G.N., Botvinkin A.D., Kuz'min I.V. Osobennosti povedeniya dikih mlekopitayushchih, inficirovannyh virusom beshenstva. Zoologicheskij zhurnal. 1998; T. 77, № 11: 1310–1316.
27. Sidorov G.N., Poleschchuk E.M., Sidorova D.G. Prirodnye ochagi beshenstva v Rossii v XX — nachale XXI vekov. Veterinarnaya patologiya. 2004; № 3 (10): 86–101.
28. Sidorov G.N., Sidorova D.G., Kolychev N.M., Poleschchuk E.M. K voprosu o prognozirovanii ehpizooticheskogo processa pri beshenstve na territorii Rossii. Veterinarnaya patologiya. 2007; № 3: 17–23.
29. Sidorov G.N., Sidorova D.G., Kolychev N.M., Efimov V.M. Ehpizooticheskij process beshenstva: rol' dikih mlekopitayushchih, periodichnost'. Sibirskij vestnik sel'skohozyajstvennoj nauki. 2008; № 12: 68–74.
30. Sidorov G.N., Sidorova D.G., Poleschchuk E.M. Beshenstvo dikih mlekopitayushchih na territorii Rossii v konce XX — nachale XXI veka. Zoologicheskij zhurnal. 2010; T. 89, № 1: 26–36.
31. Sidorov G.N., Poleschchuk E.M., Sidorova D.G. Istochniki zarazheniya lyudej beshenstvom v Rossii za poslednie 5 vekov. Zdorov'e naseleniya i sreda obitaniya. 2016; № 11 (284): 22–26.
32. Sidorov G.N., Poleschchuk E.M., Sidorova D.G. Izmenenie roli mlekopitayushchih v zarazhenii lyudej beshenstvom v Rossii za istoricheski obozrimyj period v XVI–XXI vekah. Zoologicheskij zhurnal. 2019; T. 98, № 4: 437–452.
33. Kurolap S.A. Modelirovanie uslovij razmeshcheniya i prognozirovaniya aktivnosti ochagov zoonozov po kompleksu geograficheskikh faktorov: avtoref. dis. ... kand. geogr. nauk / Moskovskij gosudarstvennyj universitet im. M.V. Lomonosova. M., 1987. 18 s.
34. Donchenko A.S., Dimov S.K., Yushkov Yu.G., Yurik S.A. Sistema kontrolya ehpizooticheskogo processa beshenstva: metod. rekomendacii. Novosibirsk, 2002. 20 s.
35. Makarov V.V. Sovremennye predstavleniya o beshenstve. Vestnik ohotovedeniya. 2018; T. 15, № 3: 215–227.



38. Wandeler A. Fox population and fox hunting in the canton Berne // WHO Consultations of natural Barriers of Wildlife Rabies in Europe. Berne, 1979. P. 25–27.
39. Murray J.D., Severd W.L. On the spatial spread of rabies among foxes with immunity. J. Theor. Biol. 1992; V. 156: 71–96.
40. Börner Konstantin. Untersuchungen zur Raumnutzung des Rotfuchses, *Vulpes vulpes* (L., 1758), in verschieden anthropogen beeinflussten Lebensräumen Berlins und Brandenburgs // mbv, Mensch-und-Buch-Verlag, 2014. 132 p.
41. Sidorov G.N., Poleshchuk E.M., Sidorova D.G. Determination of the Species Identity of Burrow Hosts and Spring — Summer Censuses of Carnivorous Mammals (Carnivora) in Natural Foci of Rabies. Biology Bulletin. 2022; Vol. 49, № 7: 942–952.
42. Sidorov G.N., Poleshchuk E.M., Sidorova D.G. Changes in the Role of Mammals in Human Hydrophobia Infecting in Russia over the Historically Observable Period of the 16th to 21st Centuries. Biology Bulletin. 2023; Vol. 50, № 8: 2019–2033.
43. Домский И.А. Природный очаг бешенства и его основные хозяева. Ветеринарная патология. 2002; № 1: 119–122.
44. Кузьмин И.В., Сидоров Г.Н., Ботвинкин А.Д., Рехов Е.И. Эпизоотическая ситуация и перспективы борьбы с бешенством диких животных на юге Западной Сибири. Журн. микробиол., эпидемиол. и иммунобиол. 2001; № 3: 28–35.
45. Кузьмин И.В., Сидоров Г.Н., Ботвинкин А.Д., Рехов Е.И., Полещук Е.М. Бешенство на юге Западной Сибири в 1990–2000 гг.: вопросы и поиск решения. Ветеринарная патология. 2002; № 1: 92–100.
46. Макаров В.В., Воробьев А.А. Актуальные проблемы бешенства: природная очаговость, методология исследования и контроля в центре России. Ветеринарная патология. 2004; № 3 (10): 102–116.
47. Макаров В.В., Тимофеев Б.А. Паразитизм, патогенность, инфекционная паразитарная система. Ветеринарная патология. 2006; № 4 (19): 174–181.
48. Макаров В.В., Гулюкин А.М., Гулюкин М.И. Бешенство: естественная история на рубеже столетий. М.: ZooVetКнига., 2015. 121 с.
49. Сидоров Г.Н., Полещук Е.М., Сидорова Д.Г. Видовая структура хозяев рабического возбудителя и эколого-синергетические особенности эпизоотического процесса бешенства в Омской области за 1962–2013 гг. Омский научный вестник. 2014; № 1 (128): 115–119.
50. Mesopotamian Magic: Textual, Historical, and Interpretative Perspectives / Ed. T. Abusch, K. van der Toorn. Leiden : Brill, 1999. 318 с.
51. Historical perspectives of Rabies in Europe and the Mediterranean Basin // Ed. A.A. King, A.R. Fooks, M. Aubert, A.I. Wandeler. Paris : OIE, 2004. 384 p.
52. Кроль Н.М. Бешенство и его место среди других инфекционных систем. М., Л. : Биомедгиз, 1936. 187 с.
53. Сидоров Г.Н., Полещук Е.М., Савкина Е.С. Бешенство животных и людей в России: сравнительный исторический анализ. Успехи современной биологии. 2025; Т. 145, № 4: 320–340.
54. Саватеев А.И. Бешенство. Л., М. : Госиздат, 1927. 216 с.
55. Груздев К.Н., Недосеков В.В. Бешенство животных. М. : Аквариум ЛТД, 2001. 303 с.
56. Груздев К.Н., Метлин А.Е. Бешенство животных. Владимир : ВНИИЗЖ, 2019. 394 с.
57. Самойлович Д.С. Нынешний способ лечения с наставлением, как можно простому народу лечиться от угрызания бешеной собаки и уязвления
43. Domskij I.A. Prirodnyj ochag beshenstva i ego osnovnye hozyaeva. Veterinarnaya patologiya. 2002; № 1: 119–122.
44. Kuz'min I.V., Sidorov G.N., Botvinkin A.D., Rehov E.I. Ehpizooticheskaya situaciya i perspektivy bor'by s beshenstvom dikih zhivotnyh na yuge Zapadnoj Sibiri. Zhurn. mikrobiol., ehpidemiol. i immunobiol. 2001; № 3: 28–35.
45. Kuz'min I.V., Sidorov G.N., Botvinkin A.D., Rehov E.I., Poleshchuk E.M. Beshenstvo na yuge Zapadnoj Sibiri v 1990–2000 gg.: voprosy i poisk resheniya. Veterinarnaya patologiya. 2002; № 1: 92–100.
46. Makarov V.V., Vorobyov A.A. Aktual'nye problemy beshenstva: prirodnyaya ochagovost', metodologiya issledovaniya i kontrolya v centre Rossii. Veterinarnaya patologiya. 2004; № 3 (10): 102–116.
47. Makarov V.V., Timofeev B.A. Parazitizm, patogennost', infekcionnaya parazitarnaya sistema. Veterinarnaya patologiya. 2006; № 4 (19): 174–181.
48. Makarov V.V., Gulyukin A.M., Gulyukin M.I. Beshenstvo: estestvennaya istoriya na rubezhe stoletij. M. : ZooVetKniga., 2015. 121 s.
49. Sidorov G.N., Poleshchuk E.M., Sidorova D.G. Vidovaya struktura hozyaev rabicheskogo vzbuditelya i ehkologo-sinergeticheskie osobennosti ehpi-zooticheskogo processa beshenstva v Omskoj oblasti za 1962–2013 gg. Omskij nauchnyj vestnik. 2014; № 1 (128): 115–119.
52. Krol' N.M. Beshenstvo i ego mesto sredi drugih infekcionnyh sistem. M., L. : Biomedgiz, 1936. 187 s.
53. Sidorov G.N., Poleshchuk E.M., Savkina E.S. Beshenstvo zhivotnyh i lyudej v Rossii: sravnitel'nyj istoricheskij analiz. Uspehi sovremennoj biologii. 2025; T. 145, № 4: 320–340.
54. Savateev A.I. Beshenstvo. L., M. : Gosizdat, 1927. 216 s.
55. Gruzdev K.N., Nedosekov V.V. Beshenstvo zhivotnyh. M. : Akvarium LTD, 2001. 303 s.
56. Gruzdev K.N., Metlin A.E. Beshenstvo zhivotnyh. Vladimir : VNIIZZh, 2019. 394 s.
57. Samojlovich D.S. Nyneshnij sposob lecheniya s nastavleniem, kak mozno prostomu narodu lechit'sya ot ugryzeniya beshenoj sobaki i uyazvleniya



змеи. М. : Университетская типография [у Н. Новикова], 1783. 117 с.

58. Листов В. Нечто о лечении водобоязни // Всеобщий журнал врачебной науки. 1816. Кн. 3. С. 346.

59. Листов В. Водобоязнь // Военно-медицинский журнал. 1823. Ч. 1. С. 3.

60. Марокетти М.П. Практический и теоретический трактат о водобоязни, содержащий в себе предохранительную методу от бешенства, открытую и обнародованную автором в 1820 году; равномерные наблюдения и практические случаи самого автора и многих других иностранных врачей. СПб. : Типография министерства внутренних дел, 1840. 114 с.

61. Холодцов Ф. Очерк скотоводства Камчатского полуострова. Ч. II. // Сведения о ветеринарно-санитарном состоянии Приморской области. Кн. 4. Владивосток, 1913. С. 98–122.

62. Ботвинкин А.Д., Зарва И.Д., Чупин С.А., Мельников А.В., Мельцов И.В. Чукотка как портал для распространения бешенства на Камчатку (систематический обзор). Проблемы особо опасных инфекций. 2023; 4: 6–15. DOI: 10.21055/0370-1069-2023-4-6-15.

63. Аптека.ру: все лекарства в одном месте. Официальный сайт. URL: <https://apteka.ru/blog/articles/pro-zdorovie/lui-paster5f322c4707642248c30f6c09> (дата обращения: 01.07.2026).

64. Селимов М.А. Пути ликвидации гидрофобии. М. : Медицинская литература, 1963. 294 с.

65. Покровский В.И., Селимов М.А., Ваняг К.А. [и др.]. Бешенство // Большая медицинская энциклопедия. Т. 3. 1976. С. 108–114.

66. Скворцов В.Н., Невзорова В.В., Скворцова Т.А., Присный А.А. Распространение бешенства в России в 80-е годы XIX века. Инновации в АПК: проблемы и перспективы. 2017; № 2 (14): 110–116.

67. Селимов М.А. Бешенство. М. : Медицина, 1978. 335 с.

68. Пастер Луи. Википедия <https://ru.wikipedia.org/wiki> (дата обращения: 12.07.2026).

69. Грибова О. Луи Пастер, основоположник микробиологии и иммунологии // Коммерсант 30.12.2022 [Электронный ресурс]. URL: <https://www.ras.ru/digest/showdnews.aspx?id=7021ce9a-ee97-4fb8-989d-7b6b8050f0e6> (дата обращения: 13.07.2026).

70. Из истории эпидемиологии: Бешенство. [Электронный ресурс]. URL: <https://www.rosпотреbnadzor.ru/> (дата обращения: 12.07.2026).

71. Таршис М.Г., Ковалёв Н.А., Кузнецов П.П. Бешенство животных : монография. Минск : Урожай, 1990. 174 с.

72. Сюрин В.Н., Самуйленко А.Я., Соловьёв Б.В., Фомина Н.В. Вирусные болезни животных. М. : ВНИТИБ, 1998. 928 с.

73. Литусов Н.В. Вирус бешенства: ил. учеб. пособие. Екатеринбург : УГМУ, 2018. 21 с.

74. Волошин В.П., Дорожко И.Г., Мартыненко Д.В., Степанов Е.В., Чеканов А.С. Бешенство и его профилактика при наличии укушенных ран : учеб. пособие / Министерство здравоохранения Московской области. М., 2015. 16 с.

zmei. M. : Universitetskaya tipografiya [u N. Novikova], 1783. 117 s.

58. Listov V. Necho o lechenii vodoboyazni // Vseobshchij zhurnal vrachebnoj nauki. 1816. Kn. 3. S. 346.

59. Listov V. Vodoboyazn' // Voenno-medicinskij zhurnal. 1823. Ch. 1. S. 3.

60. Maroketti M.P. Prakticheskij i teoreticheskij traktat o vodoboyazni, soderzhashchij v sebe predohranitel'nuyu metodu ot beshenstva, otkrytuyu i obnarodovannuyu avtorom v 1820 godu; ravnomernye nablyudeniya i prakticheskie sluchai samogo avtora i mnogih drugih inostrannyh vrachej. SPb. : Tipografiya ministerstva vnutrennih del, 1840. 114 s.

61. Holodcov F. Ocherk skotovodstva Kamchatskogo poluostrova. Ch. II. // Svedeniya o veterinarno-sanitarnom sostoyanii Primorskoj oblasti. Kn. 4. Vladivostok, 1913. S. 98–122.

62. Botvinkin A.D., Zarva I.D., Chupin S.A., Mel'nikov A.V., Mel'cov I.V. Chukotka kak portal dlya rasprostraneniya beshenstva na Kamchatku (sistematicheskij obzor). Problemy osobo opasnyh infekcij. 2023; 4: 6–15. DOI: 10.21055/0370-1069-2023-4-6-15.

63. Apteka.ru: vse lekarstva v odnom meste. Oficial'nyj sajt. URL: <https://apteka.ru/blog/articles/pro-zdorovie/lui-paster5f322c4707642248c30f6c09> (data obrashcheniya: 01.07.2026).

64. Selimov M.A. Puti likvidacii gidrofobii. M. : Medicinskaya literatura, 1963. 294 s.

65. Pokrovskij V.I., Selimov M.A., Vanag K.A. [i dr.]. Beshenstvo // Bol'shaya medicinskaya ehnciklopediya. T. 3. 1976. S. 108–114.

66. Skvorcov V.N., Nevzorova V.V., Skvorcova T.A., Prisnyj A.A. Rasprostranenie beshenstva v Rossii v 80-e gody XIX veka. Innovacii v APK: problemy i perspektivy. 2017; № 2 (14): 110–116.

67. Selimov M.A. Beshenstvo. M. : Medicina, 1978. 335 s.

68. Paster Lui. Vikipediya <https://ru.wikipedia.org/wiki> (data obrashcheniya: 12.07.2026).

69. Gribova O. Lui Paster, osnovopolozhnik mikrobiologii i immunologii // Kommersant 30.12.2022 [Ehlektronnyj resurs]. URL: <https://www.ras.ru/digest/showdnews.aspx?id=7021ce9a-ee97-4fb8-989d-7b6b8050f0e6> (data obrashcheniya: 13.07.2026).

70. Iz istorii ehpidemiologii: Beshenstvo. [Ehlektronnyj resurs]. URL: <https://www.rosпотреbnadzor.ru/> (data obrashcheniya: 12.07.2026).

71. Tarshis M.G., Kovalyov N.A., Kuznecov P.P. Beshenstvo zhivotnyh : monografiya. Minsk : Urozhaj, 1990. 174 s.

72. Syurin V.N., Samujlenko A.Ya., Solov'yov B.V., Fomina N.V. Virusnye bolezni zhivotnyh. M. : VNITIBP, 1998. 928 s.

73. Litusov N.V. Virus beshenstva: il. ucheb. posobie. Ekaterinburg : UGMU, 2018. 21 s.

74. Voloshin V.P., Dorozhko I.G., Martynenko D.V., Stepanov E.V., Chekanov A.S. Beshenstvo i ego profilaktika pri nalichii ukushennyh ran : ucheb. posobie / Ministerstvo zdravoohraneniya Moskovskoj oblasti. M., 2015. 16 s.



75. Строгов А.К. Дикование (вирусный энцефаломиелит тундровых животных). Иркутск : Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1971. 192 с.
76. Черкасский Б.Л. Эпидемиология и профилактика бешенства. М. : Медицина, 1985. 288 с.
77. Романова У.Н., Вишняков И.Ф., Бакулов И.А. [и др.]. Особенности проявления рабической инфекции в Республике Саха. Ветеринария. 1999; № 9: 17–20.
78. Селимов М.А., Ботвинкин А.Д., Хозинский В.В., Грибанова Л.Я. Новые данные о распространении Р-41 положительных штаммов рабического вируса в арктическом и внеарктическом регионах. Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. 1994; № 2: 53–56.
79. Kuzmin I.V. An arctic fox rabies virus strain as the cause of human rabies in Russian Siberia Archives of Virology. 1999; T. 144, № 3: 627–629. URL: <https://doi.org/10.1007/s007050050531>.
80. Ботвинкин А.Д., Зарва И.Д., Чупин С.А. [и др.]. Чукотка как портал для распространения бешенства на Камчатку (систематический обзор). Проблемы особо опасных инфекций. 2023; № 4: 6–15. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2023-4-6-15>.
81. Ботвинкин А.Д., Зарва И.Д., Мельников А.В. [и др.]. Бешенство в Якутии: прошлое, настоящее и ближайшие перспективы. Проблемы особо опасных инфекций. 2025; № 2: 6–16. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2025-2-6-16>.
82. Сидоров Г.Н., Полещук Е.М., Савкина Е.С., Юдина Д.Н. Бешенство у основных природных хозяев и распространителей Lyssavirus rabies в России: оценка реальных показателей их заражённости и специфика контактов заболевших хищников с людьми. Успехи современной биологии / Advances in Current Biology. 2026; T. 146, № 3: 298–318. DOI: 10.7868/S3034634726030042.
83. Кодекс здоровья наземных животных МЭБ; 29-е изд.: 202. 559 с. ISBN: 978-92-95115-50-7.
84. Полещук Е.М., Сидоров Г.Н., Грибенча С.В. Итоги изучения антигенного и генетического разнообразия вируса бешенства в популяциях наземных млекопитающих России. Вопросы вирусологии. 2013; T. 58 (3): 9–16.
85. Bourhy H., Kissin B., Tordo N. Molecular diversity of the lyssavirus genus. Virology. 1993; 194: 70–91.
86. King A., Davies P., Lawrie A. The rabies viruses of bats. Vet. Microbiol. 1990; 23: 165–74.
87. Schneider L.G., Odegaard O.A., Muller J., Selimov M. Application of Monoclonal Antibodies for Epidemiological Investigation and Oral Vaccination Studies. II. Arctic Viruses. In: Rabies in the tropics: Proceedings of the International Conference on Rabies Control in the Tropics. Tunis, 1983. Berlin : Springer-Verlag, 1985: 47–59.
88. Ботвинкин А.Д., Селимов М.А., Ключева Е.В., Грибанова Л.Я., Хисматуллина Н.А. Антигенная характеристика полевых штаммов вируса бешенства из различных районов СССР с помощью антинуклео-капсидных моноклональных антител. Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. 1990; 1: 50–4.
89. Ботвинкин А.Д., Кузьмин И.В., Хисматуллина Н.А. Итоги изучения антигенного разнообразия вируса бешенства на территории бывшего СССР. Ветеринарная патология. 2004; № 3: 117–127.
90. Holtz A., Baele G., Bourhy H., Zhukova A. Integrating full and partial genome sequences to decipher the global spread of canine rabies virus. Nat Commun. 2023; 14 (1): 4247. URL: <https://doi.org/10.1038/s41467-023-39847-x>.
75. Strogov A.K. Dikovanie (virusnyj ehncefalomielit tundrovyyh zhivotnyh). Irkutsk : Vost.-Sib. kn. izd-vo, 1971. 192 s.
76. Cherkasskiy B.L. Ehpideimiologiya i profilaktika beshenstva. M. : Medicina, 1985. 288 s.
77. Romanova U.N., Vishnyakov I.F., Bakulov I.A. [i dr.]. Osobennosti proyavleniya rabicheskoy infekcii v Respublike Saha. Veterinariya. 1999; № 9: 17–20.
78. Selimov M.A., Botvinkin A.D., Hozinskiy V.V., Gribanova L.Ya. Novye dannye o rasprostranении R-41 polozhitel'nyh shtammov rabicheskogo virusa v arkticheskom i vnearkticheskom regionah. Zhurnal mikrobiologii, ehpidemiologii i immunobiologii. 1994; № 2: 53–56.
79. Sidorov G.N., Poleshchuk E.M., Savkina E.S., Yudina D.N. Beshenstvo u osnovnykh prirodnykh hozyaev i rasprostraniteley Lyssavirus rabies v Rossii: ocenka real'nykh pokazateley ih zarazyonnosti i specifika kontaktov zaboлевshih hishchnikov s lyud'mi. Uspеhi sovremennoy biologii / Advances in Current Biology. 2026; T. 146, № 3: 298–318. DOI: 10.7868/S3034634726030042.
80. Botvinkin A.D., Zarva I.D., Chupin S.A. [i dr.]. Chukotka kak portal dlya rasprostraneniya beshenstva na Kamchatku (sistematicheskij obzor). Problemy osobo opasnykh infekcij. 2023; № 4: 6–15. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2023-4-6-15>.
81. Botvinkin A.D., Zarva I.D., Mel'nikov A.V. [i dr.]. Beshenstvo v Yakutii: proshloe, nastoyashchee i blizhajshie perspektivy. Problemy osobo opasnykh infekcij. 2025; № 2: 6–16. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2025-2-6-16>.
82. Sidorov G.N., Poleshchuk E.M., Savkina E.S., Yudina D.N. Beshenstvo u osnovnykh prirodnykh hozyaev i rasprostraniteley Lyssavirus rabies v Rossii: ocenka real'nykh pokazateley ih zarazyonnosti i specifika kontaktov zaboлевshih hishchnikov s lyud'mi. Uspеhi sovremennoy biologii / Advances in Current Biology. 2026; T. 146, № 3: 298–318. DOI: 10.7868/S3034634726030042.
83. Kodeks zdorov'ya nazemnykh zhivotnykh MEHB; 29-e izd.: 202. 559 s. ISBN: 978-92-95115-50-7.
84. Poleshchuk E.M., Sidorov G.N., Gribenchа S.V. Itogi izucheniya antigennogo i geneticheskogo raznoobraziya virusa beshenstva v populyaciyah nazemnykh mlekopitayushchih Rossii. Voprosy virusologii. 2013; T. 58 (3): 9–16.
85. Bourhy H., Kissin B., Tordo N. Molecular diversity of the lyssavirus genus. Virology. 1993; 194: 70–91.
86. King A., Davies P., Lawrie A. The rabies viruses of bats. Vet. Microbiol. 1990; 23: 165–74.
87. Schneider L.G., Odegaard O.A., Muller J., Selimov M. Application of Monoclonal Antibodies for Epidemiological Investigation and Oral Vaccination Studies. II. Arctic Viruses. In: Rabies in the tropics: Proceedings of the International Conference on Rabies Control in the Tropics. Tunis, 1983. Berlin : Springer-Verlag, 1985: 47–59.
88. Botvinkin A.D., Selimov M.A., Klyueva E.V., Gribanova L.Ya., Hismatullina N.A. Antigennaya harakteristika polevykh shtammov virusa beshenstva iz razlichnykh rajonov SSSR s pomoshch'yu antinukleokapsidnykh monoklonal'nykh antitel. Zhurnal mikrobiologii, ehpidemiologii i immunologii. 1990; 1: 50–4.
89. Botvinkin A.D., Kuz'min I.V., Hismatullina N.A. Itogi izucheniya antigennogo raznoobraziya virusa beshenstva na territorii byvshego SSSR. Veterinarnaya patologiya. 2004; № 3: 117–127.



91. Метлин А.Е. Молекулярно-биологические характеристики полевых изолятов и аттенуированных штаммов вируса бешенства : дис. ... канд. вет. наук. Владимир, 2004. 151 с.
92. Metlin A.E., Cox J., Rybakov S.S., Huovilainen A., Grouzdev K., Neuvonen E. Monoclonal antibody characterization of rabies virus isolates from Russia, Finland and Estonia. *J. Vet. Med.* 2004; 51: 94–6.
93. Virus Taxonomy. The ICTV Report on Virus Classification and Taxon Nomenclature. Subfamily: Alphaherovirinae. Genus: Lyssavirus. Available at: URL: <https://ictv.global/report/chapter/rhabdoviridae/rhabdoviridae/lyssavirus>.
94. WHO Expert Consultation on Rabies, third report. Geneva: World Health Organization; 2018 (WHO Technical Report Series, No. 1012). Licence: CC BY-NC-SA 3.0 IGO. 2018.
95. Метлин А.Е. Современные аспекты классификации лиссавирусов. *Ветеринария сегодня*. 2017; № 3: 52–57.
95. Metlin A.E. Sovremennyye aspekty klassifikatsii lissavirusov. *Veterinariya segodnya*. 2017; № 3: 52–57.
96. Kuzmin I.V., Botvinkin A.D., McElhinney L.M., Smith S.S., Orciari L.A., Hughes G.J. [et al.]. Molecular epidemiology of terrestrial rabies in the former Soviet Union. *J. Wildlife Dis.* 2004; 40 (4): 617–31.
97. Botvinkin A.D., Kuzmin I.V., McElhinney L.M., Johnson N., Fooks A.R. The diversity of rabies virus in Russia demonstrated by anti-nucleocapsid monoclonal antibody application and limited gene sequencing. *Dev. Biol.* 2006; 125: 79–90.
98. Layan M., Dellicour S., Baele G., Cauchemez S., Bourhy H. Mathematical modelling and phylodynamics for the study of dog rabies dynamics and control: A scoping review. *PLoS Negl Trop Dis.* 2021; 15 (5): e0009449. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0009449>.
99. Chupin S.A., Sprygin A.V., Zinyakov N.G., Guseva N.A., Shcherbinin S.V., Korennoy F.I. [et al.]. Phylogenetic characterization of rabies virus field isolates collected from animals in European Russian regions in 2009–2022. *Microorganisms*. 2023; 11 (10): 2526. URL: <https://doi.org/10.3390/microorganisms11102526>.
100. Bondaryuk A.N., Peretolchina T.E., Romanova E.V., Yudincheva A.V., Andaev E.I., Bukin Y.S. Phylogeography and re-evaluation of evolutionary rate of powassan virus using complete genome data. *Biology*. 2021; 10: 1282. URL: <https://doi.org/10.3390/biology10121282>.
101. Devyatkin A.A., Lukashev A.N., Poleshchuk E.M., Dedkov V.G., Tkachev S.E., Sidorov G.N., Karganova G.G., Galkina I.V., Shchelkanov M.Yu., Shipulin G.A. The phylodynamics of the rabies virus in the Russian Federation. *PLoS One*. 2017; T. 12, № 2: e0171855. URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171855>.
102. Полещук Е.М., Сидоров Г.Н. Разнообразие вирусов бешенства в популяциях млекопитающих России. *Инфекция и иммунитет*. 2017; № 5: 480.
102. Poleshchuk E.M., Sidorov G.N. Raznoobrazie virusov beshenstva v populyatsiyah mlekopitayushchih Rossii. *Infekciya i immunitet*. 2017; № 5: 480.
103. Макаров В.В., Гулюкин А.М., Гулюкин М.И. Бешенство: естественная история на рубеже столетий: М. : ZooVetKniga, 2015. 121 с.
103. Makarov V.V., Gulyukin A.M., Gulyukin M.I. Beshenstvo: estestvennaya istoriya na rubezhe stoletij: M. : ZooVetKniga, 2015. 121 s.
104. Metlin A.E., Rybakov K., Grouzdev S., Neuvonen E., Huovilainen A. Genetic heterogeneity of Russian, Estonian and Finnish field rabies viruses. *Arch. Virol.* 2007; 152: 1645–1654.
105. Bourhy H., Kissi B., Audry L., Smreczak M., Sadkowska-Todys M., Kulonen K. et al. Ecology and evolution of rabies virus in Europe. *J. Gen. Virol.* 1999; 80: 2545–57.
106. Kulonen K., Boldina I. Differentiation of two rabies strains in Estonia with reference to recent Finnish isolates. *J. Wildlife Dis.* 1993; 29 (2): 209–213.
107. Десяткин А.А., Лукашев А.Н., Полещук Е.М., Ткачев С.Е., Дедков В.Г., Сидоров Г.Н. [и др.]. Молекулярная эпидемиология вируса бешенства на территории Российской Федерации. *Эпидемиология и вакцинопрофилактика*. 2017; № 1 (92): 39–42.
107. Devyatkin A.A., Lukashev A.N., Poleshchuk E.M., Tkachev S.E., Dedkov V.G., Sidorov G.N. [i dr.]. Molekulyarnaya ehpidemiologiya virusa beshenstva na territorii Rossijskoj Federacii. *Ehpidemiologiya i vakcinoprofilaktika*. 2017; № 1 (92): 39–42.
108. Selimov M.A., Tatarov A.G., Botvinkin A.D. [et al.]. Rabies-related Yuli virus: Identification with a panel of monoclonal antibodies. *Acta Virologica*. 1989; № 33 (6): 542–546.
109. Ботвинкин А.Д., Кузьмин И.В., Борисова Т.И., Бахум С.В., Балагурова Г.Г., Бояркин И.В. 2003. Лиссавирус обнаружен у летучей мыши в Иркутске на фоне длительного благополучия территории по заболеваемости бешенством // Актуальные проблемы обеспечения санитарно-эпидемиологического благополучия населения: материалы Межрег. науч.-практ. конф. Омск, 2003. 1; С. 404–406.
109. Botvinkin A.D., Kuz'min I.V., Borisova T.I., Bahum S.V., Balagurova G.G., Boyarkin I.V. 2003. Lissavirus obnaruzhen u letuchey myshi v Irkutske na fone dlitel'nogo blagopoluchiya territorii po zaboлеваemosti beshenstvom // Aktual'nye problemy obespecheniya sanitarno-ehpidemiologicheskogo blagopoluchiya naseleniya: materialy Mezhhreg. nauch.-prakt. konf. Omsk, 2003. 1; S. 404–406.
110. Botvinkin A.D., Selnikova O.P., Antonova L.A. [et. al.]. Human rabies case caused from a bat bite in Ukraine. *Rabies Bulletin Europe*. 2005.; 29 (3): 5–7.



111. Leonova G.B., Belikov S.I., Kondratov I.G. [et al.]. A fatal case of bat lyssavirus infection in Primorye Territory of the Russian Far East. *Rabies Bulletin Europe*. 2009; № 33 (4): 5–8.
112. Беликов С.И., Леонова Г.Н., Кондратов И.Г., Романова Е.В., Павленко Е.В. Выделение и генетическая характеристика нового штамма лиссавируса в Приморском крае. *Журн. инфекц. патологии, Иркутск*, 2009; 16 (3): 68–69.
113. Полещук Е.М., Тагакова Д.Н., Сидоров Г.Н., Орлова Т.С., Гордейко Н.С., Кайсаров А.Ж. Случаи летальной лиссавирусной инфекции у людей после контактов с рукокрылыми на Дальнем Востоке России в 2019–2021 гг. *Вопросы вирусологии*. 2023; Т. 68, № 1: 45–58. DOI: <https://doi.org/10.36233/0507-4088-156>.
114. Полещук Е.М., Тагакова Д.Н., Сидоров Г.Н. Лиссавирус Иркут как этиологический фактор гибели людей на территории России. *Лабораторная диагностика. Восточная Европа*. 2024; Т. 13, (S1): 197–199.
115. Dietzgen R.G., Calisher C.H., Kurath G., Kuzmin I.V., Rodriguez L.L., Stone D.M., Tesh R.B., Tordo N., Walker P.J., Wetzel T., Whitfield A.E. *Rhabdoviridae // Virus Taxonomy: Ninth Report of the International Committee on the Taxonomy of Viruses* (A.M.Q. King, M.J. Adams, E.B. Carstens, and E.J. Lefkowitz, eds). Oxford: Elsevier, 2011: 654–681.
116. Botvinkin A.D., Poleschuk E.M., Kuzmin I.V., Borisova T.I., Gazaryan S.V., Yager S.V., Rupprecht C.E. Novel lyssaviruses isolated from bats in Russia. *Emerg. Inf. Dis.* 2003; 9: 1623–1625. <http://www.cdc.gov/ncidod/EID/vol9no12/03-0374.htm>.
117. Ботвинкин А.Д. Вирусы и летучие мыши: междисциплинарные проблемы. *Вопр. вирусол.* 2021; Т. 66 (4): 259–268. URL: <https://doi.org/10.36233/0507-4088-79>.
112. Belikov S.I., Leonova G.N., Kondratov I.G., Romanova E.V., Pavlenko E.V. Vydelenie i geneticheskaya harakteristika novogo shtamma lissavirusa v Primorskom krae. *Zhurn. infekc. patologii, Irkutsk*, 2009; 16 (3): 68–69.
113. Poleshchuk E.M., Tagakova D.N., Sidorov G.N., Orlova T.S., Gordejko N.S., Kajsarov A.Zh. Sluchai letal'noj lissavirusnoj infekcii u lyudej posle kontaktov s rukokrylymi na Dal'nem Vostoke Rossii v 2019–2021 gg. *Voprosy virusologii*. 2023; T. 68, № 1: 45–58. DOI: <https://doi.org/10.36233/0507-4088-156>.
114. Poleshchuk E.M., Tagakova D.N., Sidorov G.N. Lissavirus Irkut kak ehtiologicheskij faktor gibeli lyudej na territorii Rossii. *Laboratornaya diagnostika. Vostochnaya Evropa*. 2024; T. 13, (S1): 197–199.
117. Botvinkin A.D. Virusy i letuchie myshi: mezhdisciplinarnye problemy. *Vopr. virusol.* 2021; T. 66 (4): 259–268. URL: <https://doi.org/10.36233/0507-4088-79>.

Геннадий Николаевич Сидоров — доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории экологии и эпидемиологии бешенства Омского НИИ природно-очаговых инфекций Роспотребнадзора, профессор (БАК); ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8344-7726>; **Елена Михайловна Полещук** — кандидат биологических наук, заведующая лабораторией экологии и эпидемиологии бешенства Омского НИИ природно-очаговых инфекций Роспотребнадзора, ведущий научный сотрудник; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8217-51-59>; **Дарья Геннадьевна Сидорова** — кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии, природопользования и биологии Омского государственного аграрного университета им. П.А. Столыпина, доцент (БАК); ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9183-7145>.

Gennady Nikolaevich Sidorov — Doctor of Biological Sciences, Professor, Chief Researcher of the Laboratory of Rabies Ecology and Epidemiology of the Omsk Research Institute of Natural Focal Infections of Rospotrebnadzor, Professor (Higher Attestation Commission); ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8344-7726>; **Poleshchuk; Elena Mikhailovna** — Candidate of Biological Sciences, Head of the Laboratory of Rabies Ecology and Epidemiology of the Omsk Research Institute of Natural Focal Infections of Rospotrebnadzor, Leading Researcher; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8217-51-59>; **Darya Gennadyevna Sidorova** — Candidate of Biological Sciences, Associate Professor of the Department of Ecology, nature management and biology of the P.A. Stolypin, Associate Professor (Higher Attestation Commission); ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9183-7145>.

Статья поступила в редакцию 30.07.2026 г.