



<https://doi.org/10.29326/2304-196X-2026-15-3-252-261>
УДК 619:578.824.11:578.5(571.14)



Филогенетический анализ изолятов вируса бешенства, выявленных на территории Новосибирской области (Российская Федерация)

С. А. Чупин¹, Е. В. Чернышова¹, А. Д. Ботвинкин², И. Д. Зарва², И. А. Чвала¹, Н. А. Назаров¹, А. Д. Грехнева¹, И. М. Чередникова³, М. А. Тимофеева³

¹ ФГБУ «Федеральный центр охраны здоровья животных» (ФГБУ «ВНИИЗЖ»), ул. Гвардейская, 6, мкр. Юрьевец, г. Владимир, 600901, Россия

² ФГБОУ ВО «Иркутский государственный медицинский университет» Министерства здравоохранения Российской Федерации (ФГБОУ ВО ИГМУ Минздрава России), ул. Красного Восстания, 1, г. Иркутск, 664003, Россия

³ Новосибирская испытательная лаборатория ФГБУ «Федеральный центр охраны здоровья животных» (ФГБУ «ВНИИЗЖ»), ул. Серебrenниковская, 5, г. Новосибирск, 630007, Россия

РЕЗЮМЕ

Введение. Новосибирская область относится к числу энзоотичных по бешенству субъектов Российской Федерации Сибирского федерального округа, лидируя по числу регистрируемых случаев среди других субъектов округа. В то же время изученность генетических особенностей полевых изолятов вируса бешенства низкая.

Цель исследования. Оценить связи эпизоотий бешенства на энзоотичной территории Новосибирской области с соседними регионами на основе анализа генетического разнообразия вариантов вируса бешенства и их пространственного распределения.

Материалы и методы. Секвенирование двух перекрывающихся фрагментов генома, содержащих полноразмерный ген нуклеопротеина N вируса бешенства, с последующей очисткой и нуклеотидным секвенированием по Сэнгеру осуществляли согласно ранее опубликованному протоколу. При выполнении филогенетического анализа использовали байесовский подход с применением пакета программ Bayesian Evolutionary Analysis Sampling Trees (BEAST X).

Результаты. Количество зарегистрированных заболеваний животных бешенством после 2012 г. заметно снизилось и не превышало 60 случаев в год. Все изученные изоляты относятся к генетической группе С. Изоляты классифицируются на два генетических кластера — C2c (35 изолятов) и C2b (18 изолятов). Один из изолятов вируса бешенства выделен в культуре клеток нейробластомы мыши. Представители всех кластеров группы С, выявленных в Новосибирской области, раньше обнаруживались также в Казахстане. Наиболее устойчивые связи прослеживаются с Восточно-Казахстанской (кластеры C2c, C1b) и Северо-Казахстанской (кластеры C2c, C2b) областями. Результаты филогенетического анализа согласуются с ранними описаниями «лисьего» бешенства и с результатами эпизоотологического мониторинга на сопредельных территориях Западной Сибири и Казахстана в современный период.

Заключение. В настоящее время на территории Новосибирской области персистируют варианты вируса бешенства кластеров C2b и C2c, имеющих независимое друг от друга происхождение.

Ключевые слова: вирус бешенства, филогенетический анализ, генетическая группа С, Новосибирская область

Благодарности: Работа выполнена за счет средств ФГБУ «ВНИИЗЖ» в рамках тематики научно-исследовательских работ «Ветеринарное благополучие».

Для цитирования: Чупин С. А., Чернышова Е. В., Ботвинкин А. Д., Зарва И. Д., Чвала И. А., Назаров Н. А., Грехнева А. Д., Чередникова И. М., Тимофеева М. А. Филогенетический анализ изолятов вируса бешенства, выявленных на территории Новосибирской области (Российская Федерация). *Ветеринария сегодня*. 2026; 15 (3): 252–261. <https://doi.org/10.29326/2304-196X-2026-15-3-252-261>

Конфликт интересов: Чвала И. А. является членом редколлегии журнала «Ветеринария сегодня», но никакого отношения к решению опубликовать эту статью не имеет. Рукопись прошла принятую в журнале процедуру рецензирования. Об иных конфликтах интересов авторы не заявляли.

Для корреспонденции: Чупин Сергей Александрович, канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник референтной лаборатории по бешенству и BSE ФГБУ «ВНИИЗЖ», ул. Гвардейская, 6, мкр. Юрьевец, г. Владимир, 600901, Россия, chupin@arriah.ru

Phylogenetic analysis of rabies virus isolates recovered in the Novosibirsk Oblast (the Russian Federation)

Sergei A. Chupin¹, Elena V. Chernyshova¹, Aleksandr D. Botvinkin², Ivan D. Zarva², Ilya A. Chvala¹, Nikolay A. Nazarov¹, Alena D. Grekhneva¹, Irina M. Cherednikova³, Marina A. Timofeeva³

¹ Federal Centre for Animal Health, ul. Gvardeyskaya, 6, Yur'yevets, Vladimir 600901, Russia

² Irkutsk State Medical University of the Ministry of Healthcare of the Russian Federation, ul. Krasnogo Vosstaniya, 1, Irkutsk 664003, Russia

³ Novosibirsk Testing Laboratory, Federal Centre for Animal Health, ul. Serebrennikovskaya, 5, Novosibirsk 630007, Russia

ABSTRACT

Introduction. The Novosibirsk Oblast is classified as a rabies-endemic region within the Siberian Federal District of the Russian Federation, ranking first in the number of reported cases among all constituent territories of the district. However, there is a notable lack of research on the genetic properties of the rabies virus field isolates.

© Чупин С. А., Чернышова Е. В., Ботвинкин А. Д., Зарва И. Д., Чвала И. А., Назаров Н. А., Грехнева А. Д., Чередникова И. М., Тимофеева М. А., 2026

Objective. This study seeks to assess how rabies outbreaks in the rabies endemic Novosibirsk Oblast are connected with those in the neighbouring regions, by analyzing genetic diversity of rabies virus variants and their spatial distribution.

Materials and methods. Two overlapping genome fragments containing full-size nucleoprotein (N) gene of rabies virus were Sanger-sequenced following purification, using a previously established procedure. Phylogenetic analysis was performed using a Bayesian approach as implemented in the Bayesian Evolutionary Analysis Sampling Trees (BEAST X) software package.

Results. The number of registered animal rabies cases after 2012 declined markedly and has not exceeded 60 cases per year. All the studied isolates belong to genetic group C. The isolates are classified into two genetic clusters – C2c (35 isolates) and C2b (18 isolates). One of the rabies virus isolates was recovered in mouse neuroblastoma cell culture. All group C clusters found in the Novosibirsk Oblast have previously been reported in Kazakhstan as well. The most stable connections are observed within the East Kazakhstan (Clusters C2c, C1b) and North Kazakhstan (Clusters C2c, C2b) Oblasts. Results of the phylogenetic analysis are consistent with earlier descriptions of “fox” rabies and with the findings of epizootiological monitoring in adjacent territories of Western Siberia and Kazakhstan.

Conclusion. At present, two independently derived virus clusters – C2b and C2c – are circulating in the Novosibirsk Oblast.

Keywords: rabies virus, phylogenetic analysis, genetic group C, the Novosibirsk Oblast

Acknowledgements: The work was supported by the Federal Centre for Animal Health within the framework of scientific research on the topic “Animal Disease Freedom”.

For citation: Chupin S. A., Chernyshova E. V., Botvinkin A. D., Zarva I. D., Chvala I. A., Nazarov N. A., Grekhneva A. D., Cherednikova I. M., Timofeeva M. A. Phylogenetic analysis of rabies virus isolates recovered in the Novosibirsk Oblast (the Russian Federation). *Veterinary Science Today*. 2026; 15 (3): 252–261. <https://doi.org/10.29326/2304-196X-2026-15-3-252-261>

Conflict of interests: Chvala I. A. is a member of the editorial board of the “Veterinary Science Today” journal, but was not involved into the decision-making process concerning the publication of this paper. The manuscript has passed the review procedure accepted in the journal. The authors did not declare any other conflicts of interests.

For correspondence: Sergei A. Chupin, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Reference Laboratory for Rabies and BSE, Federal Centre for Animal Health, ul. Gvardeyskaya, 6, Yur'evets, Vladimir 600901, Russia, chupin@arriah.ru

ВВЕДЕНИЕ

Новосибирская область относится к числу энзоотичных по бешенству субъектов Российской Федерации Сибирского федерального округа, лидируя по числу регистрируемых случаев среди других субъектов округа. Заболевания животных бешенством на протяжении десятилетий регистрируются ежегодно [1, 2, 3]. Наиболее неблагоприятные по бешенству территории Новосибирской области являются частью Западно-Сибирско-Казакхстанского степного и лесостепного очагового региона; участки на правом берегу р. Оби отнесены к очаговому региону горных областей Южной и Восточной Сибири [4]. В настоящее время преобладают эпизоотии природного типа, основным резервуаром инфекции служит лисица (*Vulpes vulpes*), в степных районах на юге области в распространении бешенства участвует также хорька (*Vulpes corsac*). Бешенство других диких животных регистрируется значительно реже [5].

Бешенство среди лисиц в Новосибирской области впервые отмечено в 1957 г. – раньше, чем в других районах Сибири, и уже тогда предполагалось, что оно проникло в южную часть области из Казахстана [6, 7, 8]. В 1958 г. в одном из сельских районов описан первый в Сибири случай заболевания человека в результате заражения от лисицы [9]. Позднее благодаря использованию молекулярно-генетических методов установлено, что на юге Сибири от Урала до Забайкалья, а также на сопредельных территориях Казахстана, Монголии и Китая распространены степной (стерпе) вариант вируса бешенства (генетическая группа С) клады *Cosmopolitan* [10, 11, 12]. К настоящему времени для этой обширной территории накоплены данные о структуре генома большого количества изолятов вируса бешенства, однако

Новосибирская область была представлена в GenBank всего одной полноразмерной последовательностью гена нуклеопротеина (гена N), принадлежащей изоляту RVHN [10].

Относительно недавно опубликована статья, в которой на основе анализа пространственного распространения эпизоотий в Новосибирской области в очередной раз обосновывалась резервуарная роль мелких наземных млекопитающих без каких-либо вирусологических подтверждений [13] и без учета ранее опубликованных данных [1]. В 1998 г. отмечено проникновение в Новосибирскую область енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*), которая расселилась от западных до восточных границ региона, включая правобережье р. Оби [14, 15]. Не исключено, что вместе с енотовидной собакой в Новосибирскую область могли распространиться варианты вируса бешенства из западных регионов Российской Федерации.

Новосибирская область расположена на юго-востоке Западно-Сибирской низменности и занимает площадь около 178 тыс. км². Здесь преобладают лесостепные и степные равнинные ландшафты, на леса приходится около 26% территории. Характер ландшафтов, состав флоры и фауны резко изменяются в предгорьях Салаирского кряжа на правобережье р. Оби, далее на востоке преобладают таежные леса и горный рельеф. Новосибирское водохранилище (Обское море) имеет протяженность около 200 км – от слияния р. Катунь и Бии в Алтайском крае до г. Новосибирска¹.

¹ Физико-географическое описание территории Новосибирской области. <https://docs.cntd.ru/document/465709672/titles/3P22BOP>

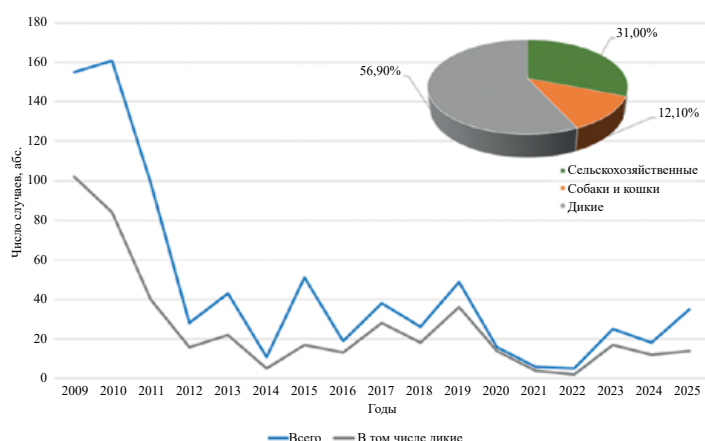


Рис. 1. Динамика числа зарегистрированных случаев бешенства животных в Новосибирской области (всего, в том числе диких) и структура заболеваемости бешенством по категориям животных (суммарно за 2009–2025 гг., $n = 770$)

Fig. 1. Trends in the number of reported rabies cases in animals in the Novosibirsk Oblast (all animals, including wildlife), 2009–2025, and distribution of cases by animal category (cumulative data; $n = 770$)

Новосибирская область граничит с энзоотичными по бешенству территориями Омской области на западе, с Казахстаном на юго-западе и Алтайским краем на юге. Имеются основания полагать, что бешенство из Новосибирской области периодически проникало в соседние регионы, где оно регистрировалось с многолетними перерывами: в расположенную севернее Томскую область, а на востоке – в Кемеровскую область и далее, в Красноярский край и Хакасию [16, 17]. В связи с изложенными выше фактами имеются веские основания для проведения филогенетического анализа изолятов вируса бешенства с этой территории.

Цель – оценить связи эпизоотий бешенства на энзоотичной территории Новосибирской области с соседними регионами на основе анализа генетического разнообразия вариантов вируса бешенства и их пространственного распределения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Статистические данные о бешенстве животных в Новосибирской области по годам и видам животных за 2008–2025 гг. ($n = 770$) получены из ФГБУ «Центр ветеринарии».

Образцы головного мозга от животных ($n = 53$) получены в рамках сотрудничества по НИР из Новосибирской испытательной лаборатории ФГБУ «Федеральный центр охраны здоровья животных» (ФГБУ «ВНИИЗЖ»). Характеристики образцов (названия изолятов, дата и место выявления, вид животного и др.) представлены в электронном виде в разделе *Дополнительные файлы* по адресу <https://doi.org/10.29326/2304-196X-2026-15-3-252-261>.

Наличие РНК вируса бешенства в предоставленных образцах определяли с помощью тест-системы для выявления фрагмента генома вируса бешенства методом совмещенной обратной транскрипции – полимеразной цепной реакции (ОТ-ПЦР) в режиме реального времени «Бешенство-С-ОТ-ПЦР» производства ФГБУ «ВНИИЗЖ» (г. Владимир) согласно инструкции по применению.

Выделение РНК из головного мозга животных и наработку в ОТ-ПЦР двух перекрывающихся фрагментов генома, содержащих полноразмерный ген N вируса бешенства, с последующей очисткой и нуклеотидным секвенированием по Сэнгеру осуществляли согласно ранее опубликованному протоколу [18].

Поиск родственных нуклеотидных последовательностей в GenBank осуществлялся с помощью онлайн-сервиса BLAST (Basic Local Alignment Search Tool, <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>).

При выполнении филогенетического анализа использовали байесовский подход с применением пакета программ Bayesian Evolutionary Analysis Sampling Trees (BEAST X) [19]. Предварительно с помощью компьютерной программы MEGA version 12.1 [20] оценивали модель, подходящую для построения филогенетического дерева, с определением байесовского коэффициента (BIC) и скорректированного коэффициента Акаике (AICc). По результатам теста была выбрана модель GTR + G + I (BIC = 21643,362; AICc = 17230,494). Филогенетическое дерево, отражающее апостериорную (эмпирическую, posterior) вероятность времени образования внутренних (предковых) и терминальных узлов с 95%-м доверительным интервалом (95%-й ДИ), конструировали методом «нестрогих молекулярных часов», устанавливая гетерохронную калибровку до года выделения образца, модель случайного начального дерева с постоянным размером популяции, длину марковской цепи Монте-Карло (MCMC) 1×10^8 с частотой дискретизации 1×10^5 . Апостериорную прогностическую проверку проводили для всех таксонов, принадлежащих генетической группе С вируса бешенства.

Достоверность MCMC оценивали в программе Tracer при анализе выходных данных BEAST X [21].

Дерево аннотировали с помощью утилиты TreeAnnotator и установленными параметрами устранения выбросов (burn-in = 10%, 10 000 000 состояний), максимальной достоверности клад (MCC) и сохранения заданной длины.

Визуализацию филогенетического дерева выполняли в программе FigTree v.1.4.5 [22].

Для классификации изолятов использован подход, предложенный А. А. Deviatkin et al., в котором предлагалось разделить группу С на более мелкие таксоны – подгруппы C0, C1 и C2 и кластеры C1a, C1b, C2a, C2b и C2c [11].

Для культивирования полевого изолята вируса бешенства использовали культуру клеток нейробластомы мыши N2a из коллекции ФГБУ «ВНИИЗЖ» (г. Владимир). Культивирование проводили согласно «Методическим указаниям по выделению вируса бешенства в культуре клеток нейробластомы мыши» [23]. Для окрашивания применяли антирабический флуоресцирующий иммуноглобулин «Флураб» производства ФГБУ «ВНИИЗЖ» (г. Владимир). Инфекционную активность определяли методом титрования вируса в культуре клеток N2a [24].

Для картографирования использовали электронную ландшафтно-географическую карту Natural Earth и программу QGIS 3.2.1. Географические координаты точек сбора изолятов вируса бешенства определены по расположению ближайших населенных пунктов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Количество зарегистрированных заболеваний животных бешенством после 2012 г. заметно снизилось и не превышало 60 случаев в год. Более половины

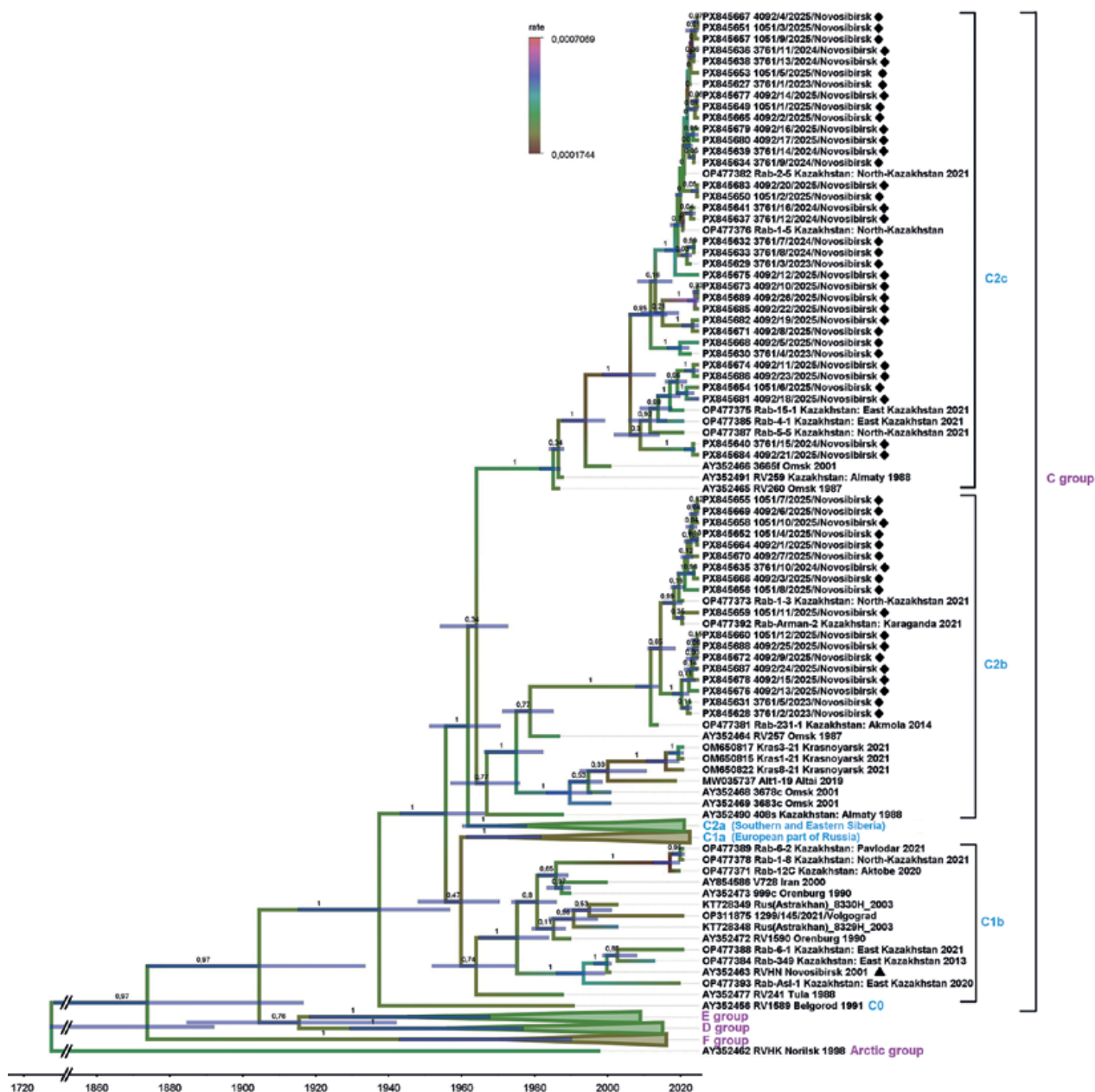


Рис. 2. Филогенетическое дерево, построенное с использованием полноразмерной нуклеотидной последовательности гена *N* вируса бешенства и алгоритма «нестрогих молекулярных часов»

Примечание: Цифрами (от 0 до 1) над ветвями дерева даны значения апостериорной вероятности выделения той или иной группы. Цветом ветвей показана скорость фиксации нуклеотидных замен (расшифровка цвета дана на дополнительной шкале). Горизонтальная временная шкала внизу показывает год существования последнего общего предка для той или иной группы, в узлах дерева сиреневой полосой показаны 95%-е доверительные интервалы для этого значения. Черными ромбами маркированы изучаемые изоляты, черным треугольником – ранее изученный изолят RVHN из Новосибирской области. Розовым шрифтом подписаны генетические группы, голубым – генетические подгруппы и кластеры.

Fig. 2. Phylogenetic tree based on the full-length rabies virus *N* gene nucleotide sequences and the "relaxed molecular clock model"

Note: The numbers (0–1) shown above the branches denote posterior probability values for the corresponding clades. Branch colors reflect the rate of nucleotide substitution fixation, with the color legend provided in the adjacent scale. The horizontal time axis at the base of the tree denotes the time to the most recent common ancestor for each respective clade; 95% confidence intervals are represented by purple bars at the nodes. The isolates from this study are shown as black diamonds, and the previously characterized isolate RVHN from the Novosibirsk Oblast is indicated by a black triangle. Genetic groups are denoted in pink text, whereas genetic subgroups and clusters are represented in blue.

из них приходилось на диких животных и лишь около 12% – на домашних плотоядных (рис. 1). Из всех случаев регистрации бешенства среди сельскохозяйственных животных более 80% приходится на крупный рогатый скот.

Образцы головного мозга животных, собранные в 2023–2025 гг., исследованы с помощью ПЦР; наличие вируса бешенства было установлено во всех образцах. Распределение изолятов вируса для филогенетиче-

ского анализа по видам животных примерно соответствовало структуре заболеваемости: дикие животные – 47,1%, сельскохозяйственные животные – 35,8%, домашние плотоядные – 17,0%. В группе диких животных преобладали изоляты от лисиц – 23 (43,4% от общего количества изолятов), по 1 изоляту было от корсака и енотовидной собаки (по 1,9%).

Около 23,0% изолятов собрано в лесостепи севернее оз. Чаны и группы других крупных озер

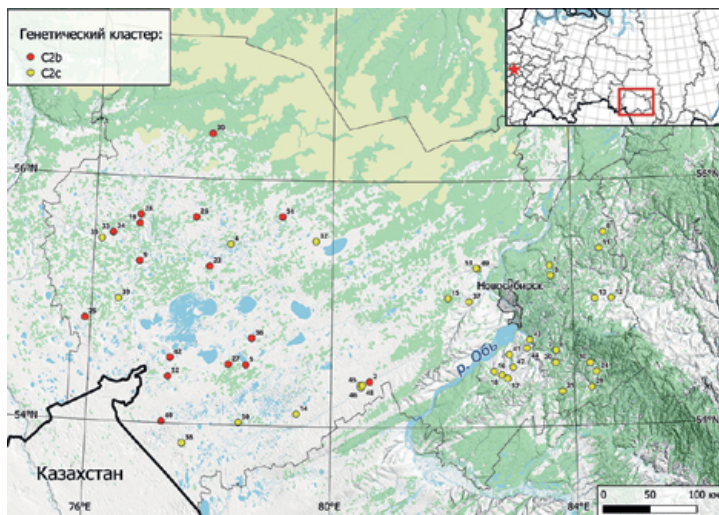


Рис. 3. Распространение генетических кластеров вируса бешенства на территории Новосибирской области

Примечание: Номера на карте соответствуют номерам изолятов (см. раздел «Дополнительные файлы»: <https://doi.org/10.29326/2304-196X-2026-15-3-252-261>). Открытые степные и лесостепные пространства показаны светлой заливкой.

Fig. 3. Spatial distribution of rabies virus genetic clusters across the Novosibirsk Oblast

Note: The numbers on the map correspond to the isolate numbers (see the "Supplementary Files" section: <https://doi.org/10.29326/2304-196X-2026-15-3-252-261>). Steppe and forest-steppe areas are highlighted with a light background fill.

в центральной части Новосибирской области, 26,0% происходит из Кулундинской степи, граничащей с Павлодарской областью Казахстана и Алтаем. Большая группа (36,0%) – изоляты с правобережья р. Оби. Таким образом, представлены основные неблагоприятные по бешенству природно-климатические зоны.

Для всех изолятов вируса бешенства была определена полноразмерная нуклеотидная последовательность гена N (1353 н. о.). Полученные последовательности депонировали в международную базу данных GenBank (номера доступа в GenBank представлены в таблице, размещенной в разделе *Дополнительные файлы* по адресу <https://doi.org/10.29326/2304-196X-2026-15-3-252-261>).

На основе полноразмерной нуклеотидной последовательности гена N был проведен филогенетический анализ изолятов вируса бешенства с применением байесовских филогенетических методов. Согласно предварительному анализу, все изученные изоляты из Новосибирской области отнесены нами к генетической группе С (степная) вируса бешенства по классификации, предложенной I. V. Kuzmin et al. [10]. Поэтому для филогенетического анализа из базы данных GenBank были получены полноразмерные последовательности всех имеющихся изолятов этой группы, выявленных на территории РФ с известным годом выявления (за исключением идентичных или близкородственных, с генетическим родством более 99%, изолятов). Кроме того, поиск с помощью онлайн-сервиса BLAST позволил определить близкородственные изоляты, выявленные в Казахстане и Иране, которые также были включены в анализ.

Для наглядного представления группы С среди других генетических вариантов вируса бешенства были включены по несколько изолятов из других генетических групп, чей ареал перекрывается с территорией России (кроме представителей генетических групп

Arctic и *Arctic-like* ввиду очень отдаленного генетического родства). Таким образом, в филогенетический анализ было включено 206 полноразмерных последовательностей гена N вируса бешенства, из них 194 последовательности относились к представителям генетической группы С, по три изолята – к группам D и E, пять изолятов – к группе F. В качестве корня был использован изолят RVHK, относящийся к группе *Arctic* [10, 18, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31].

В результате филогенетического анализа было построено дерево, представленное на рисунке 2. Для лучшей читаемости рисунка группы изолятов, не имеющих близкого генетического родства с изучаемыми изолятами, были «свернуты».

Из 53 изучаемых 35 образывали группы идентичных изолятов (от 2 до 14 в группе). Остальные 18 изолятов были уникальны. Впервые изученные в данном исследовании изоляты (обозначены ромбами на рисунке 2) отчетливо распределились на 2 группы, отличия между группами составили 2,51–3,18%. В одной из групп уровень отличий между изолятами был 0,00–1,78% (на рисунке 2 – верхняя группа), а в другой – 0,00–0,67% (нижняя группа).

Топология филогенетического дерева подтверждает, что все изученные изоляты относятся к генетической группе С. При сравнении с ранее охарактеризованными вирусами изучаемые изоляты классифицируются в два генетических кластера – C2c (35 изолятов) и C2b (18 изолятов). Точки выявления изолятов с указанием кластеров представлены на рисунке 3.

К изолятам из Новосибирской области, относящимся к кластеру C2b, генетически близки изоляты из Северо-Казахстанской, Карагандинской (выявлены в 2021 г.) и Акмолинской (выявлен в 2014 г.) областей Казахстана [25]. Внутри кластера они образуют генетически однородную группу с родством между собой не менее 99,33%. Предположительно, эта группа возникла относительно недавно, в 2011 г. (2007,8–2013,9 гг., учитывая 95%-й ДИ). Группа поддержана высокой оценкой апостериорной вероятности – 1,0. В целом же кластер C2b возник, предположительно, в 1974 г. (1966,4–1982,7 гг.).

Изоляты, относящиеся к кластеру C2b, были выявлены в Новосибирской области только в междуречье р. Оби и Иртыша, преимущественно в западной части области, но не найдены на правом берегу р. Оби (рис. 3). В то же время кластер C2b содержит изоляты, выявленные в Омской области, Алтайском и Красноярском краях, а также в Алматинской области Казахстана, но имеющие более отдаленное родство с новосибирскими изолятами (от 2,14 до 2,88%).

В рамках кластера C2c выделяется группа, поддержанная высоким значением апостериорной вероятности (1,0), включающая изоляты, выявленные в Новосибирской области, и пять изолятов, выявленных в Казахстане в 2021 г. в Северо-Казахстанской и Восточно-Казахстанской областях. Предположительно, эта группа возникла в 2006 г. (1999,1–2013,0 гг.). Изоляты кластера C2c выявлялись от западных до восточных границ в Новосибирской области (рис. 3). Кроме того, в кластере C2c присутствуют изоляты из Омской области России и Алматинской области Казахстана, но они имеют более отдаленное родство с изолятами из Новосибирской области (0,52–1,26%). Предположительно, кластер C2c возник в 1984 г. (1981,4–1987,0 гг.).

Средняя скорость фиксации нуклеотидных замен для кластера C2c составила $3,11 \times 10^{-4}$ (95%-й ДИ, $2,48-3,83 \times 10^{-4}$) замен на сайт в год, для кластера C2b – $3,14 \times 10^{-4}$ (95%-й ДИ, $2,46-3,87 \times 10^{-4}$) замен на сайт в год.

Один из выявленных в 2025 г. изолятов вируса бешенства, 1051/11/2025/Novosibirsk, выделен в культуре клеток нейробластомы мыши и прошел 12 последовательных пассажей. В ходе адаптации вируса в культуре клеток наблюдали значительное снижение количества фокусов инфицированных клеток в 2-м и 3-м пассажах относительно 1-го пассажа с последующим увеличением количества фокусов в дальнейших пассажах, что может указывать на гетерогенность микропопуляции вируса в конкретном изоляте. В 12-м пассаже степень инфицирования монослоя достигла около 70%, поэтому 13-й пассаж был проведен с целью масштабирования полученного штамма вируса, оценки его инфекционной активности и депонирования. Инфекционная активность полученного штамма вируса бешенства составила 6,12 TCID₅₀/мл. Данный вирус депонирован во Всероссийскую государственную коллекцию экзотических типов вируса ящура и других патогенов животных ФГБУ «ВНИИЗЖ» (г. Владимир) как штамм вируса бешенства «RV/RU/Novosibirsk/1051-11/Fox/2025».

ОБСУЖДЕНИЕ

В статье впервые приведены результаты филогенетического анализа представительной выборки ($n = 53$) полных последовательностей гена нуклеопротеина вируса бешенства (1353 н. о.) с территории одного из наиболее неблагополучных субъектов Сибирского федерального округа, ранее крайне скудно охарактеризованного в этом отношении. На момент проведения исследования в GenBank имелась только одна опубликованная полноразмерная последовательность гена N изолята вируса бешенства из Новосибирской области – изолята RVHN, выявленного в 2001 г. у человека [10].

В Новосибирской области достоверно подтверждена циркуляция нескольких кластеров степного (steppe) варианта вируса бешенства (генетическая группа C), которая входит в состав генетической клады *Cosmopolitan*. Доминирование этой группы вируса бешенства было вполне ожидаемым, так как она наиболее распространена на территории Российской Федерации, в том числе в соседних с Новосибирской областью степных и лесостепных ландшафтах Омской области, Алтайского края и Казахстана [10, 11, 25] и далее на восток – в Хакасии, на юге Красноярского края и Забайкалья [11, 16]. Однако генетическое разнообразие в пределах группы C оказалось низким. В Новосибирской области выявлено всего три кластера, встречавшихся с разной частотой: C2c – 64,8%, C2b – 33,3%, C1b – 1,9%. При этом среди изолятов, собранных в 2023–2025 гг., обнаружены только первые два; кластер C1b представлен единственным изолятом 2001 г. По нашему мнению, относительно низкая генетическая гетерогенность вирусной популяции объясняется расположением Новосибирской области на северо-восточной периферии ареала генетической группы C. В недавно выполненном аналогичном исследовании для территории Волгоградской области генетическое разнообразие изолятов было значительно выше [26].

Новосибирские изоляты кластера C2c проявляют высокое родство и в некоторых случаях идентичность между собой, а также с изолятами, выявленными в Казахстане, и чуть меньшее родство с изолятами из Омской области. Они распространены на всей южной части Новосибирской области. В междуречье Оби и Иртыша представители этого кластера выявлены преимущественно вдоль южной границы Новосибирской области, а на юго-востоке отмечены вблизи Новосибирска на левом берегу р. Оби (в том числе изолят от енотовидной собаки). Только 12,1% всех изолятов кластера C2c выявлено на западе недалеко от границ с Омской областью. Опубликованы данные о находках изолятов этого кластера в Омской области в 2001–2009 гг. и в Казахстане (в районе г. Алма-Аты) в 1988 г. [10, 11].

Изоляты из Новосибирской области, относящиеся к кластеру C2b, также проявляют высокое родство или идентичность между собой и с изолятами из Казахстана, но не имеют близких родственников в Омской области. Они обнаружены преимущественно в западной части Новосибирской области, характеризующейся равнинными лесостепными ландшафтами и обилием озер. Ранее описанные находки этого кластера на Алтае, в Омской области и Казахстане относятся к 2008–2014 гг., а наиболее ранняя, в восточной части Казахстана, датирована 1988 г. Только один изолят обнаружен севернее 56° с. ш. на стыке лесостепи и тайги. В таежной зоне на севере Новосибирской области бешенство в этот период регистрировалось редко.

Особенности ландшафтного распределения изолятов вируса бешенства, по-видимому, связаны с различиями в численности населения естественных хозяев вируса бешенства. Основная часть исследованных изолятов от диких животных получена от лисиц (25 из 27) и лишь единичные изоляты – от корсака и енотовидной собаки. Численность лисицы наиболее высока в лесостепи в центральной и южной частях области и составляет 12–16 тыс. особей. Корсак распространен на незначительных по площади степных территориях, граничащих с Казахстаном, и его численность значительно меньше – 2,2–2,7 тыс. особей [32]. Енотовидная собака распространяется с запада на восток преимущественно по южной лесостепи и на недавно заселенных участках встречается спорадически. По данным учетов, ее общая численность в области составляет всего около 400 особей [15]. Распространение всех этих видов в таежную зону лимитируется высоким и рыхлым снежным покровом [8]. В совокупности эти данные подтверждают, что в качестве основного резервуара вируса бешенства в Новосибирской области в настоящее время является лисица. Изоляты от енотовидной собаки и корсака генетически близки к изолятам от лисиц из тех же районов.

Возникновение групп внутри кластеров C2c и C2b, объединяющих новосибирские и казахские изоляты, произошло недавно: C2c – предположительно в 2006 г., C2b – в 2011 г.

Кластер C1b представлен одним изолятом, локализация которого точно не установлена. Он был выделен в 2001 г. и генетически значительно отличается от всех новосибирских изолятов последних лет (более чем на 2,37%). О распространении этого кластера в Новосибирской области в прошлом ничего

не известно. Но описаны изоляты этого кластера, обнаруженные в Астраханской (2003 г.) [33], Оренбургской (1990 г.), Тульской (1988 г.) [10], Волгоградской (2021 г.) [26] областях, а также в Иране (2000 г.) [27]. Кроме того, по результатам анализа нуклеотидных последовательностей гена нуклеопротеина длиной 1110 н. о. установлено его присутствие в Омской области в 2008 и 2009 гг., Казахстане и Китае в 2013–2014 гг. [11].

Согласно нашему анализу, кластер возник, предположительно, в 1962 г. (1948,9–1975,0 гг.). Изолят RVHN наибольшее сходство (99,33%) проявляет внутри кластера C1b с двумя изолятами (Rb-349 и Rab-6-1), выявленными в Восточно-Казахстанской области в 2013 и 2021 гг. соответственно [25].

Таким образом, представители всех кластеров группы С, выявленных в Новосибирской области, и раньше обнаруживались в Казахстане. Наиболее устойчивые связи прослеживаются с Восточно-Казахстанской (кластеры C2c, C1b) и Северо-Казахстанской (кластеры C2c, C2b) областями. Кластер C1b продолжает циркулировать преимущественно на территориях, расположенных южнее государственной границы России. Генетически близкие изоляты кластеров C2c, C2b обнаружены в соседних с Новосибирской областью регионах РФ – в Омской области, Алтайском и Красноярском краях. Как показывают результаты нашего анализа, изоляты вируса бешенства, выявленные к востоку от Новосибирской области – в республиках Тыва, Хакасия, на юге Красноярского края, в Бурятии и Забайкальском крае, – имеют относительно отдаленное генетическое родство с изолятами из Новосибирской области (96,60–98,15%), хотя и относятся к кластеру C2a.

Результаты филогенетического анализа согласуются с ранними описаниями «лисьего» бешенства и с результатами эпизоотологического мониторинга на сопредельных территориях Западной Сибири и Казахстана в современный период. Эпизоотии среди лисиц стали регистрироваться здесь с 1957 г.; первые заболевания людей бешенством после укусов лисиц выявлены в Новосибирской области и Казахстане одновременно – в 1958 г. [6, 9, 34]. Для степей Казахстана и юга Западной Сибири характерны сезонные миграции лисиц и корсаков в широтном направлении, что при отсутствии естественных барьеров определяет тесную связь природных очагов бешенства на смежных территориях [1, 4, 8]. Омская, Новосибирская области и Алтайский край имеют протяженную границу с Павлодарской и Восточно-Казахстанской областями Казахстана, которые отнесены к зоне повышенного риска по бешенству [35, 36]. В 2013–2025 гг. в Казахстане было зарегистрировано 985 случаев бешенства у животных [36]. Энзоотичность территории и значительная доля диких и сельскохозяйственных животных в структуре заболеваемости свидетельствуют о преобладании эпизоотий природного типа.

Сопоставление пространственного распространения бешенства в Казахстане [35, 37] с данными по Новосибирской области (рис. 3) позволяет обозначить основные направления распространения вируса бешенства между этими территориями. Очевидно, что обмен возбудителем между Павлодарской областью Казахстана, Новосибирской и Омской обла-

стями России происходит непосредственно через государственную границу. Периодические миграции лисицы и корсака в зимнее время из степи в лесостепные районы связаны с колебаниями численности мышевидных грызунов и возможностей кормодобывания из-за состояния снежного покрова [8]. Пойма р. Иртыша рассматривалась в качестве пути для миграций лисиц и распространения бешенства между Павлодарской областью Казахстана и Омской областью России [1, 8]. Из восточной части Казахстана имеются возможности для распространения вируса бешенства через Алтайский край по обеим берегам р. Оби, для которых характерны своеобразные ландшафты в виде ленточных сосновых боров. Севернее, на правом берегу р. Оби в предгорьях Салаира, распространены всхолмленные лесостепные ландшафты, благоприятные для обитания лисицы. Кормовая база и условия для ее норения здесь улучшаются за счет присутствия в фауне сурка (*Marmota kastschenkoii*) [32]. По-видимому, так в последнее время сформировалась компактная группа изолятов кластера C2c в Новосибирской области на правом берегу р. Оби. В этом направлении возможно дальнейшее распространение вируса бешенства, что подтверждается обнаружением генетически близких изолятов в сопредельных районах Красноярского края.

Результаты филогенетического анализа изолятов вируса бешенства из Новосибирской области подтверждают актуальность укрепления межгосударственного взаимодействия между соседними странами при организации мониторинга и противоэпизоотических мероприятий, включая проведение барьерной оральной вакцинации диких плотоядных. В перспективе следует предусмотреть сбор и генетический анализ изолятов вируса бешенства при возобновлении эпизоотий в Томской и Кемеровской областях РФ для установления и блокирования путей заноса бешенства на эти территории.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Новосибирской области установлена циркуляция вируса бешенства трех кластеров генетической группы С, состоящих в близком генетическом родстве с изолятами из Казахстана и соседних субъектов Сибирского федерального округа РФ. В настоящее время на территории Новосибирской области персистируют вирусы кластеров C2b и C2c, имеющих независимое друг от друга происхождение. Для уточнения связей эпизоотического процесса на сопредельных территориях изучено пространственно-временное распределение выявленных генетических вариантов вируса бешенства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. 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. <https://elibrary.ru/gxvcij>
2. Полещук Е. М., Сидоров Г. Н., Нашатырева Д. Н., Градобоева Е. А., Пакскина Н. Д., Попова И. В. Бешенство в Российской Федерации: информационно-аналитический бюллетень. Омск: Издательский центр КАН; 2019. 110 с. <https://elibrary.ru/bouwsu>
3. Гулюкин А. М., Шабейкин А. А. Обзор современной эпизоотической ситуации по бешенству в Российской Федерации. Динамика изменений за 35-летний период, закономерности, влияющие факторы. *Ветеринария сегодня*. 2025; 14 (3): 232–240. <https://doi.org/10.29326/2304-196X-2025-14-3-232-240>

4. Мальков Г. Б. Концепция о популяционно-биологических аспектах природной очаговости бешенства. В кн.: *Природноочаговые болезни человека (вопросы эпидемиологии и профилактики): республиканский сборник научных работ*. Омск: Омский государственный медицинский институт им. М. И. Калинина; 1981; 105–115.
5. Рихтер А. С., Шилова Н. В., Чернышова Л. Ю., Юрченко Ю. А., Рубцова Е. В., Семенова Е. В. Эпидемиологическая обстановка по бешенству на территории Новосибирской области. *Актуальные проблемы болезней, общих для человека и животных: материалы V Всероссийской научно-практической конференции с международным участием (Ставрополь, 24–25 апреля 2024 г.)*. Ставрополь: Экспо-Медиа; 2024; 74–76. <https://elibrary.ru/yfyudi>
6. Шатко П. Д., Корнилова А. Л., Ермилов Д. К. Природные очаги бешенства в условиях Новосибирской области. *Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии*. 1963; (6): 33–38.
7. Джунина С. И., Куликов В. Т. Эпизоотология бешенства сельскохозяйственных животных в Новосибирской области. *Сборник научных работ Новосибирской научно-исследовательской ветеринарной станции*. 1968; (3): 163–166.
8. Абашкин С. А. Лисица и корсак, их распространение и численность. В кн.: *Биологическое районирование Новосибирской области (в связи с проблемой природно-очаговых инфекций): сборник статей*. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение; 1969; 165–178.
9. Вяжнев В. К. Случай возникновения бешенства у человека при заражении от дикой лисы. *Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии*. 1959; (10): 146–147.
10. Kuzmin I. V., Botvinkin A. D., McElhinney L. M., Smith J. S., Orciari L. A., Hughes G. J., et al. Molecular epidemiology of terrestrial rabies in the former Soviet Union. *Journal of Wildlife Diseases*. 2004; 40 (4): 617–631. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-40.4.617>
11. Deviatkin A. A., Lukashev A. N., Poleshchuk E. M., Dedkov V. G., Tkachev S. E., Sidorov G. N., et al. The phylodynamics of the rabies virus in the Russian Federation. *PLoS ONE*. 2017; 12 (2): e0171855. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171855>
12. Ботвинкин А. Д., Сидоров Г. Н., Полещук Е. М., Зарва И. Д., Нашатырева Д. Н., Якович Н. В. и др. Ретроспективная оценка реализации долгосрочного прогноза пространственного распространения бешенства в азиатской части России. *Проблемы особо опасных инфекций*. 2020; (2): 13–21. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2020-2-13-21>
13. Юдкин В. А. О возможной связи популяций мелких млекопитающих с природным очагом бешенства. *Актуальные вопросы ветеринарной биологии*. 2015; (4): 53–59. <https://elibrary.ru/vbevrz>
14. Кирюхин С. Т., Тепленев В. Г., Крючков В. С., Кузнецов Э. В. Расселение енотовидной собаки по территории Новосибирской области. *Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 90-летию ВНИИОЗ им. проф. Б. М. Житкова (22–25 мая 2012 г.)*. Киров; 2012; 400. <https://elibrary.ru/boklms>
15. Скалон Н. В., Скалон В. Н. Енотовидная собака на юго-востоке Западной Сибири. *Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов: материалы Международной научно-практической конференции, приуроченной к 120-летию со дня рождения профессора В. Н. Скалона, в рамках XII международной научно-практической конференции «Климат, экология, сельское хозяйство Евразии» (Молодежный, 24–28 мая 2023 г.)*. Часть II. Молодежный: ФГБОУ ВО Иркутский ГАУ; 2023; 179–184. <https://elibrary.ru/hgldjb>
16. Якович Н. В., Бондарюк А. Н., Адельшин Р. В., Носков А. К., Андаев Е. И., Ботвинкин А. Д. Вирус бешенства в Красноярском крае: две независимых филогруппы. *Дальневосточный журнал инфекционной патологии*. 2019; (37): 38–40. <https://elibrary.ru/nkcgau>
17. Полещук Е. М., Савкина Е. С., Сидоров Г. Н. Особенности эпидемической и эпизоотической ситуации по бешенству в Российской Федерации в 2023 г. в сравнении с многолетними данными. *Проблемы особо опасных инфекций*. 2025; (1): 65–73. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2025-1-65-73>
18. 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. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11102526>
19. Suchard M. A., Lemey P., Baele G., Ayres D. L., Drummond A. J., Rambaut A. Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. *Virus Evolution*. 2018; 4 (1): vey016. <https://doi.org/10.1093/ve/vey016>
20. Stecher G., Suleski M., Tao Q., Tamura K., Kumar S. MEGA 12.1: Cross-platform release for macOS and Linux operating systems. *Journal of Molecular Evolution*. 2026; 94: 14–18. <https://doi.org/10.1007/s00239-025-10287-z>
21. Rambaut A., Drummond A. J., Xie D., Baele G., Suchard M. A. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*. 2018; 67 (5): 901–904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
22. Sauvage T., Plouviez S., Schmidt W. E., Fredericq S. TREE2FASTA: a flexible Perl script for batch extraction of FASTA sequences from exploratory phylogenetic trees. *BMC Research Notes*. 2018; 11:164. <https://doi.org/10.1186/s13104-018-3268-y>
23. МУ 35-16 Методические указания по выделению вируса бешенства в культуре клеток нейробластомы мыши: утв. Россельхознадзором 06.06.2016. Владимир: ФГБУ «ВНИИЗЖ»; 2016. 19 с.
24. Назаров Н. А., Киселева В. В., Чернышова Е. В. Методические рекомендации по определению инфекционной активности вируса бешенства методом титрования в культуре клеток. Владимир: ФГБУ «ВНИИЗЖ»; 2024. 29 с.
25. Yessembekova G. N., Xiao Sh., Abenov A., Karibaev T., Shevtsov A., Asylulan A., et al. Molecular epidemiological study of animal rabies in Kazakhstan. *Journal of Integrative Agriculture*. 2023; 22 (4): 1266–1275. <https://doi.org/10.1016/j.jia.2022.11.011>
26. Чулин С. А., Чернышова Е. В., Чернышев Р. С., Груздев К. Н., Спиридонов А. Н., Варкентин А. В. и др. Филогенетический анализ изолятов вируса бешенства, выделенных от животных на территории Волгоградской области. *Ветеринария сегодня*. 2025; 14 (3): 241–248. <https://doi.org/10.29326/2304-196X-2025-14-3-241-248>
27. Nadin-Davis S. A., Simani S., Armstrong J., Fayaz A., Wandeler A. I. Molecular and antigenic characterization of rabies viruses from Iran identifies variants with distinct epidemiological origins. *Epidemiology and Infection*. 2003; 131 (1): 777–790. <https://doi.org/10.1017/S095026880300863x>
28. Adelshin R. V., Melnikova O. V., Trushina Y. N., Botvinkin A. D., Borisova T. I., Andaev E. I., et al. A new outbreak of fox rabies at the Russian-Mongolian border. *Virologica Sinica*. 2015; 30 (4): 313–315. <https://doi.org/10.1007/s12250-015-3609-0>
29. Poleshchuk E. M., Deviatkin A. A., Dedkov V. G., Sidorov G. N., Ochkasova J. V., Hodjakova I. A., et al. Complete genome sequences of four virulent rabies virus strains isolated from rabid animals in Russia. *Genome Announcements*. 2013; 1 (3): e00140-13. <https://doi.org/10.1128/genomeA.00140-13>
30. Bourhy H., Kissi B., Audry L., Smreczak M., Sadkowska-Todys M., Kulonen K., et al. Ecology and evolution of rabies virus in Europe. *Journal of General Virology*. 1999; 80 (10): 2545–2557. <https://doi.org/10.1099/0022-1317-80-10-2545>
31. Condori R. E., Kartskhia N., Avaliani L., Donduashvili M., Elbakidze T., Kapanadze A., et al. Comparing the genetic typing methods for effective surveillance and rabies control in Georgia. *Frontiers in Microbiology*. 2023; 14:1243510. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1243510>
32. Чернобай Л. П., Чернобай О. Л. Особо охраняемые природные территории Новосибирской области. *Растительный и животный мир. Вестник Новосибирского государственного педагогического университета*. 2014; 4 (2): 175–187. <https://doi.org/10.15293/2226-3365.1402.16>
33. Dedkov V. G., Lukashev A. N., Deviatkin A. A., Kuleshov K. V., Safonova M. V., Poleshchuk E. M., et al. Retrospective diagnosis of two rabies cases in humans by high throughput sequencing. *Journal of Clinical Virology*. 2016; 78: 74–81. <https://doi.org/10.1016/j.jcv.2016.03.012>
34. Сансызбаев Б. К. Некоторые эпизоотологические и эпидемиологические аспекты бешенства в Казахстане. *Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии*. 1975; (5): 139–140.
35. Mukhanbetkaliyeva A. A., Kabzhanova A. M., Kadyrov A. S., Mukhanbetkaliyev Y. Y., Bakishev T. G., Bainiyazov A. A., et al. Application of modern spatio-temporal analysis technologies to identify and visualize patterns of rabies emergence among different animal species in Kazakhstan. *Geospatial Health*. 2024; 19 (2):1290. <https://doi.org/10.4081/gh.2024.1290>
36. Abdrakhmanov S. K., Abenova A. Z., Mukhanbetkaliyeva A. A., Korennoy F. I., Perez A. M. Animal rabies in Kazakhstan: stable endemicity, surveillance pitfalls, and priority actions. *Pathogens*. 2025; 14 (11):1079. <https://doi.org/10.3390/pathogens14111079>
37. Kabzhanova A. M., Kadyrov A. S., Mukhanbetkaliyeva A. A., Yessembekova G. N., Mukhanbetkaliyev Y. Y., Korennoy F. I., et al. Rabies in the Republic of Kazakhstan: spatial and temporal characteristics of disease spread over one decade (2013–2022). *Frontiers in Veterinary Science*. 2023; 10:1252265. <https://doi.org/10.3389/fvets.2023.1252265>

REFERENCES

3. Gulyukin A. M., Shabeykin A. A. Rabies in the Russian Federation: a 35-year review of trends, patterns, and influencing factors. *Veterinary Science Today*. 2025; 14 (3): 232–240. <https://doi.org/10.29326/2304-196X-2025-14-3-232-240>
4. Malkov G. B. Kontseptsiya o populyatsionno-biologicheskikh aspektakh prirodnoi ochagovosti beshenstva = The concept of population and biological aspects of rabies sylvatic cycle. In: *Human Diseases with a Sylvatic Cycle (Issues of Epidemiology and Prevention): Republican Collection of Scientific Works*. Omsk: Mikhail Kalinin Omsk State Medical Institute; 1981; 105–115. (in Russ.)
5. Rikhter A. S., Shilova N. V., Chernyshova L. Yu., Yurchenko Yu. A., Rubtsova E. V., Semenova E. V. Epidemiologicheskaya obstanovka po beshenstvu na territorii Novosibirskoi oblasti = The epidemiological situation regarding rabies in the Novosibirsk Oblast. *Aktual'nye problemy boleznei, obshchikh dlya cheloveka i zhivotnykh: materialy V Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem (Stavropol', 24–25 aprelya 2024 g.) = Current Issues of Zoonotic Diseases: Proceedings of the V All-Russian Scientific and Practical Conference with International Participation (Stavropol, April 24–25, 2024)*. Stavropol: Ehkspos-Media; 2024; 74–76. <https://elibrary.ru/yfyudi> (in Russ.)
6. Shat'ko P. D., Kornilova A. L., Ermilov D. K. Prirodnye ochagi beshenstva v usloviyakh Novosibirskoi oblasti = Sylvatic rabies outbreaks in the Novosibirsk Oblast. *Journal of Microbiology, Epidemiology and Immunobiology*. 1963; (6): 33–38 (in Russ.)
7. Dzhupina S. I., Kulikov V. T. Epizootologiya beshenstva sel'skokhozyaistvennykh zhivotnykh v Novosibirskoi oblasti = Rabies Epizootology in Farm Animals in the Novosibirsk Oblast. *Proceedings of the Novosibirsk Research Veterinary Station*. 1968; (3): 163–166. (in Russ.)
8. Abashkin S. A. The red fox and corsac fox: patterns of distribution and population density. In: *Biological Division into Districts of the Novosibirsk Region (in Relation to the Problem of Natural Focality of Diseases)*. Novosibirsk: Nauka. Siberian branch; 1969; 165–178. (in Russ.)
9. Vyazhevich V. K. Sluchai vozniknoveniya beshenstva u cheloveka pri zarazhenii ot dikoi lisy = Human rabies case following a bite from a wild fox. *Journal of Microbiology, Epidemiology and Immunobiology*. 1959; (10): 146–147. (in Russ.)
10. Kuzmin I. V., Botvinkin A. D., McElhinney L. M., Smith J. S., Orciari L. A., Hughes G. J., et al. Molecular epidemiology of terrestrial rabies in the former Soviet Union. *Journal of Wildlife Diseases*. 2004; 40 (4): 617–631. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-40.4.617>
11. Deviatkin A. A., Lukashev A. N., Poleshchuk E. M., Dedkov V. G., Tkachev S. E., Sidorov G. N., et al. The phylogenetics of the rabies virus in the Russian Federation. *PLoS ONE*. 2017; 12 (2): e0171855. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171855>
12. Botvinkin A. D., Sidorov G. N., Poleshchuk E. M., Zarva I. D., Nashatyreva D. N., Yakovchits N. V., et al. Retrospective evaluation of implementation of rabies so-term forecast on spatial spread of rabies in the Asian part of Russia. *Problems of Particularly Dangerous Infections*. 2020; (2): 13–21. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2020-2-13-21> (in Russ.)
13. Yudin V. A. Possible relation of small mammals populations with the natural rabies focus. *Actual Questions of Veterinary Biology*. 2015; (4): 53–59. <https://elibrary.ru/vbevzr> (in Russ.)
14. Kiruhin S. T., Telepnev V. G., Kruchkov V. S., Kuznetsov E. V. The introduction of raccoon dog on the territory of Novosibirsk Region. *Recent problems of nature use, game biology and fur farming: Proceedings of International Scientific and Practical Conference dedicated to the 90th anniversary of Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming (May 22–25, 2012)*. Kirov; 2012; 400. <https://elibrary.ru/boklms> (in Russ.)
15. Skalon N. V., Skalon V. N. Raccoon dog in the southeast Western Siberia. *Okhrana i ratsional'noe ispol'zovanie zhivotnykh i rastitel'nykh resursov: materialy mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, priurochennoi k 120-letiyu so dnya rozhdeniya professora V. N. Skalona, v ramkakh XII mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii «Klimat, ekologiya, sel'skoe khozyaistvo Evrazii» (Molodezhny, 24–28 maya 2023 g.) = Conservation and Sustainable Use of Animal and Plant Resources: Proceedings of the International Conference Dedicated to the 120th Anniversary of Professor V. N. Skalon, held within the XII International Conference «Climate, Ecology, Agriculture of Eurasia» (Molodezhny, May 24–28, 2023)*. Part II. Molodezhny: Irkutsk State Agrarian University named after A. A. Ezhevsky; 2023; 179–184. <https://elibrary.ru/hgldjb> (in Russ.)
16. Yakovchits N. V., Bondaruk A. N., Adelshin R. V., Noskov A. K., Andae E. I., Botvinkin A. D. Rabies virus in Krasnoyarsk territory: two independent phylogroups. *Far Eastern Journal of Infectious Pathology*. 2019; (37): 38–40. <https://elibrary.ru/nkcgau> (in Russ.)
17. Poleshchuk E. M., Savkina E. S., Sidorov G. N. Features of the epidemic and epizootic situation on rabies in the Russian Federation in 2023 in comparison with long-term data. *Problems of Particularly Dangerous Infections*. 2025; (1): 65–73. <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2025-1-65-73> (in Russ.)
18. 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. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11102526>
19. Suchard M. A., Lemey P., Baele G., Ayres D. L., Drummond A. J., Rambaut A. Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. *Virus Evolution*. 2018; 4 (1): vey016. <https://doi.org/10.1093/ve/vey016>
20. Stecher G., Suleski M., Tao Q., Tamura K., Kumar S. MEGA 12.1: Cross-platform release for macOS and Linux operating systems. *Journal of Molecular Evolution*. 2026; 94: 14–18. <https://doi.org/10.1007/s00239-025-10287-z>
21. Rambaut A., Drummond A. J., Xie D., Baele G., Suchard M. A. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*. 2018; 67 (5): 901–904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
22. Sauvage T., Plouviez S., Schmidt W. E., Fredericq S. TREE2FASTA: a flexible Perl script for batch extraction of FASTA sequences from exploratory phylogenetic trees. *BMC Research Notes*. 2018; 11:164. <https://doi.org/10.1186/s13104-018-3268-y>
23. MU 35-16 Methodological Guidelines for the Isolation of Rabies Virus in Mouse Neuroblastoma Cell Culture: approved by Rosselkhoz nadzor on 06.06.2016. Vladimir: Federal Centre for Animal Health; 2016. 19 p. (in Russ.)
24. Nazarov N. A., Kiseleva V. V., Chernyshova E. V. Methodological Guidelines for the Assessment of Rabies Virus Infectivity by Titration in Cell Culture. Vladimir: Federal Centre for Animal Health; 2024. 29 p. (in Russ.)
25. Yessembekova G. N., Xiao Sh., Abenova A., Karibaev T., Shevtsov A., Asylulan A., et al. Molecular epidemiological study of animal rabies in Kazakhstan. *Journal of Integrative Agriculture*. 2023; 22 (4): 1266–1275. <https://doi.org/10.1016/j.jia.2022.11.011>
26. Chupin S. A., Chernyshova E. V., Chernyshev R. S., Gruzdev K. N., Spiridonov A. N., Varkentin A. V., et al. Phylogenetic analysis of rabies virus isolates recovered from animals in Volgograd Oblast. *Veterinary Science Today*. 2025; 14 (3): 241–248. <https://doi.org/10.29326/2304-196X-2025-14-3-241-248>
27. Nadin-Davis S. A., Simani S., Armstrong J., Fayaz A., Wandeler A. I. Molecular and antigenic characterization of rabies viruses from Iran identifies variants with distinct epidemiological origins. *Epidemiology and Infection*. 2003; 131 (1): 777–790. <https://doi.org/10.1017/S095026880300863x>
28. Adelshin R. V., Melnikova O. V., Trushina Y. N., Botvinkin A. D., Borisova T. I., Andae E. I., et al. A new outbreak of fox rabies at the Russian-Mongolian border. *Virologica Sinica*. 2015; 30 (4): 313–315. <https://doi.org/10.1007/s12250-015-3609-0>
29. Poleshchuk E. M., Deviatkin A. A., Dedkov V. G., Sidorov G. N., Ochkasova J. V., Hodjakova I. A., et al. Complete genome sequences of four virulent rabies virus strains isolated from rabid animals in Russia. *Genome Announcements*. 2013; 1 (3): e00140-13. <https://doi.org/10.1128/genomeA.00140-13>
30. Bourhy H., Kissi B., Audry L., Smreczak M., Sadkowska-Todys M., Kulonen K., et al. Ecology and evolution of rabies virus in Europe. *Journal of General Virology*. 1999; 80 (10): 2545–2557. <https://doi.org/10.1099/0022-1317-80-10-2545>
31. Condori R. E., Kartschia N., Avaliani L., Donduashvili M., Elbakidze T., Kapanadze A., et al. Comparing the genetic typing methods for effective surveillance and rabies control in Georgia. *Frontiers in Microbiology*. 2023; 14:1243510. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1243510>
32. Chernobay L. P., Chernobay O. L. Specially protected natural areas of the Novosibirsk region. Flora and Fauna. *Novosibirsk State Pedagogical University Bulletin*. 2014; 4 (2): 175–187. <https://doi.org/10.15293/2226-3365.1402.16> (in Russ.)
33. Dedkov V. G., Lukashev A. N., Deviatkin A. A., Kuleshov K. V., Safonova M. V., Poleshchuk E. M., et al. Retrospective diagnosis of two rabies cases in humans by high throughput sequencing. *Journal of Clinical Virology*. 2016; 78: 74–81. <https://doi.org/10.1016/j.jcv.2016.03.012>
34. Sansyzbaev B. K. Some epizootiological and epidemiological aspects of rabies in Kazakhstan. *Journal of Microbiology, Epidemiology and Immunobiology*. 1975; (5): 139–140. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/128963> (in Russ.)
35. Mukhanbetkaliyeva A. A., Kabzhanova A. M., Kadyrov A. S., Mukhanbetkaliyev Y. Y., Bakishev T. G., Bainiyazov A. A., et al. Application of modern spatio-temporal analysis technologies to identify and visualize patterns of rabies emergence among different animal species in Kazakhstan. *Geospatial Health*. 2024; 19 (2):1290. <https://doi.org/10.4081/gh.2024.1290>
36. Abdrakhmanov S. K., Abenova A. Z., Mukhanbetkaliyeva A. A., Korennoy F. I., Perez A. M. Animal rabies in Kazakhstan: stable endemicity, surveillance pitfalls, and priority actions. *Pathogens*. 2025; 14 (11):1079. <https://doi.org/10.3390/pathogens14111079>
37. Kabzhanova A. M., Kadyrov A. S., Mukhanbetkaliyeva A. A., Yessembekova G. N., Mukhanbetkaliyev Y. Y., Korennoy F. I., et al. Rabies in the Republic of Kazakhstan: spatial and temporal characteristics of disease spread over one decade (2013–2022). *Frontiers in Veterinary Science*. 2023; 10:1252265. <https://doi.org/10.3389/fvets.2023.1252265>

Поступила в редакцию / Received 17.06.2026

Поступила после рецензирования / Revised 21.07.2026

Принята к публикации / Accepted 03.08.2026

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ / INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Чупин Сергей Александрович, канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник референтной лаборатории по бешенству и BSE ФГБУ «ВНИИЗЖ», г. Владимир, Россия; <https://orcid.org/0000-0002-2114-5589>, chupin@arriah.ru

Sergei A. Chupin, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Reference Laboratory for Rabies and BSE, Federal Centre for Animal Health, Vladimir, Russia; <https://orcid.org/0000-0002-2114-5589>, chupin@arriah.ru

Чернышова Елена Владимировна, канд. вет. наук, заведующий референтной лабораторией по бешенству и BSE ФГБУ «ВНИИЗЖ», г. Владимир, Россия; <https://orcid.org/0000-0003-4054-8532>, chernishova@arriah.ru

Elena V. Chernyshova, Cand. Sci. (Veterinary Medicine), Head of Reference Laboratory for Rabies and BSE, Federal Centre for Animal Health, Vladimir, Russia; <https://orcid.org/0000-0003-4054-8532>, chernishova@arriah.ru

Ботвинкин Александр Дмитриевич, д-р мед. наук, профессор кафедры эпидемиологии ФГБОУ ВО ИГМУ Минздрава России, г. Иркутск, Россия; <https://orcid.org/0000-0002-1324-7374>, botvinkin_ismu@mail.ru

Aleksandr D. Botvinkin, Dr. Sci. (Medicine), Professor, Department of Epidemiology, Irkutsk State Medical University of the Ministry of Healthcare of the Russian Federation, Irkutsk, Russia; <https://orcid.org/0000-0002-1324-7374>, botvinkin_ismu@mail.ru

Зарва Иван Дмитриевич, канд. мед. наук, заведующий кафедрой эпидемиологии ФГБОУ ВО ИГМУ Минздрава России, г. Иркутск, Россия; <https://orcid.org/0000-0002-4225-5998>, ivan_zarva@mail.ru

Ivan D. Zarva, Cand. Sci. (Medicine), Head of Department of Epidemiology, Irkutsk State Medical University of the Ministry of Healthcare of the Russian Federation, Irkutsk, Russia; <https://orcid.org/0000-0002-4225-5998>, ivan_zarva@mail.ru

Чвала Илья Александрович, канд. вет. наук, заместитель директора ФГБУ «ВНИИЗЖ», г. Владимир, Россия; <https://orcid.org/0000-0002-1659-3256>, chvala@arriah.ru

Ilya A. Chvala, Cand. Sci. (Veterinary Medicine), Deputy Director, Federal Centre for Animal Health, Vladimir, Russia; <https://orcid.org/0000-0002-1659-3256>, chvala@arriah.ru

Назаров Николай Алексеевич, канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник референтной лаборатории по бешенству и BSE ФГБУ «ВНИИЗЖ», г. Владимир, Россия; <https://orcid.org/0000-0002-8224-2454>, nazarov_na@arriah.ru

Nikolay A. Nazarov, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Reference Laboratory for Rabies and BSE, Federal Centre for Animal Health, Vladimir, Russia; <https://orcid.org/0000-0002-8224-2454>, nazarov_na@arriah.ru

Грехнева Алена Дмитриевна, ведущий специалист референтной лаборатории вирусных болезней птиц ФГБУ «ВНИИЗЖ», г. Владимир, Россия; <https://orcid.org/0009-0001-6119-0202>, grekhneva@arriah.ru

Alena D. Grekhneva, Leading Specialist, Reference Laboratory for Avian Viral Diseases, Federal Centre for Animal Health, Vladimir, Russia; <https://orcid.org/0009-0001-6119-0202>, grekhneva@arriah.ru

Чередникова Ирина Михайловна, заместитель руководителя Новосибирской испытательной лаборатории ФГБУ «ВНИИЗЖ», г. Новосибирск, Россия; <https://orcid.org/0009-0004-5345-5292>, cherednikova@arriah.ru

Irina M. Cherednikova, Deputy Head of the Novosibirsk Testing Laboratory, Federal Centre for Animal Health, Novosibirsk, Russia; <https://orcid.org/0009-0004-5345-5292>, cherednikova@arriah.ru

Тимофеева Марина Александровна, руководитель Новосибирской испытательной лаборатории ФГБУ «ВНИИЗЖ», г. Новосибирск, Россия; <https://orcid.org/0009-0004-5420-4292>, timofeeva_ma@arriah.ru

Marina A. Timofeeva, Head of the Novosibirsk Testing Laboratory, Federal Centre for Animal Health, Novosibirsk, Russia; <https://orcid.org/0009-0004-5420-4292>, timofeeva_ma@arriah.ru

Вклад авторов: Чупин С. А. – формирование идеи, формулировка или развитие ключевых целей и задач, проведение исследований, анализ и интерпретация полученных данных, подготовка и редактирование текста; Чернышова Е. В. – принятие ответственности за все аспекты работы, целостность всех частей статьи и за ее окончательный вариант; Ботвинкин А. Д. – формирование идеи, формулировка или развитие ключевых целей и задач, анализ и интерпретация полученных данных, подготовка и редактирование текста; Зарва И. Д. – подготовка рисунков, картография; Чвала И. А. – формирование идеи, развитие ключевых целей и задач; Назаров Н. А. – выделение вируса в культуре клеток, редактирование текста; Грехнева А. Д. – секвенирование генома вируса бешенства, редактирование текста; Чередникова И. М. – сбор материала для исследования; Тимофеева М. А. – сбор материала для исследования.

Contribution of the authors: Chupin S. A. – conception of the idea, formulation or development of the key objectives and tasks, conducting research, analysis and interpretation of the obtained data, preparation and editing of the text; Chernyshova E. V. – responsible for all aspects of the work, ensuring the integrity of all parts of the article and its final version; Botvinkin A. D. – conception of the idea, formulation or development of the key objectives and tasks, analysis and interpretation of the data, preparation and editing of the text; Zarva I. D. – figure preparation, cartography; Chvala I. A. – conception of the idea, development of the key objectives and tasks; Nazarov N. A. – virus isolation in tissue culture, editing of the text; Grekhneva A. D. – rabies virus genome sequencing, editing of the text; Cherednikova I. M. – collecting research materials; Timofeeva M. A. – collecting research materials.