

емии на
13. — №
логии.//
иологи-
Лабин-
— М.,
здатель
754.
за И.С.,
за Т.Н.,
Мут-
стаков
в О.В.,
просы
ов ин-
зание,
аблю-
3.
ртмент
Fran-
— С.
208.15

Л.А.Хляп¹, М.Косой², В.П.Попов³, Ж.-Ф.Коссон⁴, С.Моранд⁵

КРЫСЫ РОДА RATTUS КАК ХОЗЯЕВА ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ПРИРОДНО-ОЧАГОВЫХ ИНФЕКЦИЙ

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН, Москва, Россия

²Национальный центр зоонозных инфекционных болезней, г. Форт Коллинз, Колорадо, США, США

³ФКУЗ «Противочумный центр» Роспотребнадзора, г. Москва, Россия

⁴Центр биологии и управления популяциями, Монферре-сюр-Лез, Франция, Франция

⁵Научный Институт Эволюции, CNRS, Университет Монпелье, Франция

Крысы рода *Rattus* относятся к числу животных, роль которых в циркуляции возбудителей природно-очаговых инфекций и, особенно, в передаче возбудителей зоонозов человеку, трудно переоценить. Несмотря на многочисленные исследования крыс в качестве носителей и/или резервуаров инфекций, работ обобщающих их медицинское значение немного. В отечественной литературе это небольшие очерки, посвященные роду *Rattus* в целом и отдельно серой (*R. norvegicus*) и черной (*R. rattus*) крысам [1] и раздел «Медицинское значение» в монографии «Серая крыса» [7]. Имеются публикации последних лет [14, 20, 37, 44, 54, 68 и др.].

Естественный (нативный) ареал крыс рода *Rattus* лежит в Южной и Юго-Восточной Азии. Там в доисторическую эпоху шло видообразование крыс этого рода и связанных с ними патогенов. Эпидемическая роль крыс резко возросла с развитием у них синантропного образа жизни (обитание в поселениях и жилищах человека) и расселением (инвазиями) некоторых видов вместе с человеком за пределы нативного ареала, преодолевая океанические барьеры [2, 59].

В задачи настоящей статьи входит оценка и сравнение значения крыс, как хозяев возбудителей в регионах их нативного ареала с таковыми в регионах, где крысы инвазионны, т. е. там, где один или несколько видов крыс появились в историческое время. Работа основана на анализе опубликованной литературы, поиск которой организован с использованием различных баз данных, в том числе: Medline, PubMed, OVID, Bio One, Web of Science, BIOSIS Zoological Records, Scopus 264, Research Gate, Global Health и Google Scholar. Цитируются преимущественно обзорные публикации. Сведения по выделению культур возбудителя туларемии от крыс в России взяты из архивов ЦГиЭ РФ. Учтены изменения таксономии крыс рода *Rattus*, полученные в результате применения новых генетических подходов [35, 78].

Систематика крыс рода *Rattus* сложна и быстро меняется. Крысы австрало-папуасских линий живут преимущественно в природных местообитаниях. Линии крыс Юго-Восточной Азии включают 3 крупные систематические группы: 1) серая крыса с несколькими родственными видами; 2) полинезийская крыса (*R. exulans*), — в группе только 1 вид; 3) черная крыса с большим количеством близкородственных видов [69]. Крысы этих групп могут осваивать как природные, так и антропогенные местообитания, включая города. Формирование синантропизма началось еще в области древнего обитания рода *Rattus*, в Юго-Восточной Азии [41, 48, 69]. Первичные адаптации к существованию вместе с человеком и их развитие послужили основой инвазий крыс некоторых видов за пределы их нативного ареала. Из многих видов крыс только 3: серая

(*R. norvegicus*), черная (*R. rattus*) и близкая к ней восточная (*R. tanezumi*), — за исторический период заняли практически все материковые, колонизировали городские экосистемы, включая жилища человека [2, 9, 10, 14, 54]. Четвертый инвазионный вид — *R. exulans*, но его ареал ограничен тропической частью Азиатско-Тихоокеанского региона. Жилища человека — экстремальное местообитание, в котором из свободноживущих диких млекопитающих кроме крыс могут постоянно обитать только домовые мыши (*Mus musculus* s. lato). Эти несколько видов проявляют одну из высших степеней синантропии, которую В.В.Кучерук определил как «настоящие синантропы» [2, 59]. Синантропизм черных крыс возник неоднократно и в разных регионах [14].

Синантропность и инвазионность тесно связаны [9, 10]. Расселение крыс за пределы мест, где они существовали с древнейших времен, — это динамичный и непрерывный процесс, продолжающийся в некоторых регионах и в наши дни.

Из 4 инвазионных видов крыс, 3 встречаются в России. Шире всех распространена серая крыса. У черной крысы сохранились небольшие участки относительно сплошного ареала, но чаще это локальные места встреч. Восточная крыса встречена лишь однажды [6].

Считают, что серая крыса произошла и расселялась из равнин в провинции Хэйлунцзян на севере Китая [72]. Северная часть ее первичного ареала, по мнению В.В.Кучерука [7], заходила на российский Дальний Восток. В Европе она известна с XIV в. [26], в Европейской России с XVII в. [7]. В настоящее время в России свободными от крыс сохраняются малонаселенные части Западной и Восточной Сибири [7]. Северной Америки (Аляска) серая крыса достигла между 1750 и 1775 гг. [72], отсюда расселилась до Атлантического океана, обосновавшись во многих городах США [38, 63]. Заселила Центральную Америку, северо-западные и восточные окраины Южной Америки, местами — побережье Африки и Австралии [7].

Группа черных крыс разделяется на 6 хорошо дифференцированных генетических линий [14], из которых для нашего обзора важны две. Они описаны как самостоятельные виды, различающиеся кариотипом: черная (*R. rattus*, 2n=38) и восточная (*R. tanezumi*, 2n=42) крысы. Эти крысы широко расселились по всему миру, особенно первая из них. В некоторых местах, например, в Южной Африке [19] и Калифорнии [63] найдены оба вида. Предполагается, что родина *R. rattus* — Индия, оттуда она начала расселяться около 10–12 тыс. лет назад [14, 69] и в неолите достигла Восточного побережья Черного моря. Через Римскую империю черные крысы в начале I в. прошли в Англию [31], а в V в. по торговым путям вышли к Балтийскому морю, включая Финский залив. В

X—XII вв. были многочисленны в европейской части России, в т. ч. в Москве [3, 10]. В азиатской части России черная крыса встречается в основном в крупных портовых городах, куда к концу XIX в. завезена на морских судах; отдельные группировки проникли вглубь материка до Иркутской области [4]. В X в. в период активизации морских торговых связей Китая и Средиземноморья эти крысы достигли Восточной Африки и островов на западе Индийского океана [83]; в XV в. с португальскими моряками оказались на морском побережье Западной Африки и в XVIII—XIX вв. по большим рекам и дорогам проникли в некоторые внутренние районы запада и юга Африки [19, 55]. Будучи теплолюбивы, черные крысы заселили многие океанические острова тропического пояса [5]. Они — постоянные обитатели многих морских судов. В настоящее время ареал черной крысы существенно фрагментируется и сокращается, особенно во внутриконтинентальных и холодных регионах, откуда ее вытесняет серая крыса.

Таким образом, расселение инвазионных видов крыс имеет сложную многовековую историю, связанную, в основном, с освоением материков человеком и развитием его торговых и транспортных связей. Более полно вопросы истории расселения инвазионных крыс изложены ранее [58]. Набор обнаруженных у крыс возбудителей инфекций достаточно велик и он возрастал по мере освоения крысами новых территорий.

Серая крыса — основной резервуар хантавируса Сеул, одного из нескольких связанных с грызунами хантавирусов, вызывающего у людей геморрагическую лихорадку с почечным синдромом. Хантавирус Сеул, в отличие от других хантавирусов, распространен на многих материках: Азия, Европа, Африка, обе Америки [15, 23, 24, 53]. Антиген вируса находили в европейской и восточных частях России, в Грузии [7]. Генетический анализ 136 изолятов вируса Сеул показал, что они группируются в 4 кластера: в 3 из них входили все варианты из горных районов Китая, но большинство других китайских вариантов и все, изолированные вне Китая, образовали отдельную филогруппу (A). Предполагается, что вирусы филогруппы «A» возникли в Китае и в последние несколько веков разнесены серыми крысами в другие регионы [66], что согласуется с гипотезой возникновения серой крысы в Китае и последующей ее миграцией в Европу, а в XVIII в. — в Америку [66]. Это также подтверждается сходством вариантов вируса Сеул от серых крыс из Бельгии, с таковыми от серых крыс из Франции, Индонезии, Японии, Сингапура, Камбоджи и Вьетнама [75].

В инвазионной части ареала серые крысы известны как носители бешенства [7], серые и черные, как показано недавно, гепатита E (HEV) [62]. Антитела к HEV были найдены у серых и черных крыс на всей территории США [33, 52, 77], в Японии — у 32% серых крыс и 13% черных крыс [45]. Современные методы диагностики (RT-PCR) позволили обнаружить в фекалиях серых крыс из Германии новый вариант вируса HEV [51].

Находки у крыс риккетсий *Orientia tsutsugamushi* — возбудителя лихорадки цуцугамуши — известны из Таиланда. В 8 провинциях этой страны возбудитель цуцугамуши найден у 10 из 22 видов мелких млекопитающих. Самая высокая зараженность отмечена у *R. bukit* (25%), *R. rattus* (23%) и *R. argentiventer* (22%), но только 2 из 146 (1% обследованных) *R. exulans* были инфицированы [27]. В другом исследовании [65] предполагается, что области наиболее активных очагов цуцугамуши приурочены к регионам, где обильны

крысы рода *Rattus*. Недавнее вторжение в населенные пункты Тайваня *R. exulans* продемонстрировало потенциальное значение этого вида для распространения *O. tsutsugamushi* [60]. Этот возбудитель связан с крысами и за пределами их нативного ареала [7].

Другая риккетсия *Rickettsia typhi* — возбудитель эндемического блошиного тифа найдена только в инвазионной части ареала крыс. Она передается блохами среди крыс и от крыс людям, в частности, *X. cheopis* [25, 44]. В крысинах блохах, собранных на серых крысах в США (Лос-Анджелес, штат Калифорния), найдено ДНК двух видов риккетсий: *R. typhi* и *R. felis* [11]. На Кипре риккетсия *R. felis* также были выявлены в кошачьих блохах (*Ctenocephalides felis*), способных паразитировать на крысах [76].

К числу риккетсиозов, возбудители которых выделены от серых крыс на территории России, относятся еще: клещевой сыпной тиф, везикулезный риккетсиоз [7].

Бактерии рода *Bartonella* представляют еще одну группу возбудителей, обнаруженных у многих видов крыс и, предположительно, передающихся блохами. Исследования бартонелл, обнаруженных у крыс *Rattus*, показали, что большинство из них объединяется в отдельную филогенетическую линию [57]. Бартонеллы этой линии относят к патогенной для человека *Bartonella elizabethae*. Они возникли в Азии, о чем свидетельствует их высокое разнообразие у крыс Юго-Западного Китая [88]. Исследование грызунов из Таиланда, Лаоса, Камбоджи, Тайваня и Вьетнама показали высокую распространенность бартонелл среди крыс многих видов [18, 46, 49]. В наибольшей степени бартонеллами были поражены *R. norvegicus* (86,4%), в наименьшей — *R. exulans* (3,2%) [18].

Формирование бактерии *Bartonella elizabethae* как биологического вида шло в Азии параллельно с процессом синантропизации крыс, и вместе с крысами они укоренились в городской и сельской местности по всему миру [23, 30]. Генетический анализ бартонелл, полученных от крыс из 17 стран, показал, что этот бактериальный комплекс длительно эволюционировал в Юго-Восточной Азии, прежде чем был разнесен серыми и черными крысами в другие регионы Земного шара. Бартонеллы, изолированные от *R. norvegicus* в США (Новый Орлеан, Лос-Анджелес, Балтимор) и Перу, а также от *R. rattus* из Португалии, близки к бартонеллам крыс из Бангладеш, Индонезии, Южного Китая, Таиланда и Вьетнама [57, 88]. Бартонеллы, циркулирующие среди *B. bengalensis* и *R. rattus* в Дакке (Бангладеш), генотипически сходны с бартонеллами, выделенными от черных крыс из Франции, Португалии и США [17]. Все бартонеллы, выделенные от черных крыс из Тель-Авива (Израиль), были идентичны бартонеллам, найденным у *R. rattus* в Дакке [39]. Эти результаты говорят также о множестве волн инвазии этого возбудителя, как в пределах Азии, так и в другие регионы, с явной глобальной инвазией шести основных клад [40], что согласуется с выводом о многократном переходе черных крыс с синантропным образом жизни [14].

Роды *Bartonella* и *Brucella* — филогенетически близкие таксоны, поэтому уместно отметить, что от крыс *R. fuscipes*, отловленных в Северном Квинсленде (Австралия), изолированы новые формы бруцелл [82]. В России от серых крыс выделяли *B. melitensis* и *B. abortus* [7].

Исторически сложилось так, что чума, возбудитель которой *Yersinia pestis*, а основной переносчик — блохи, привлекла особое внимание, как специалистов, так и широкой общественности. Не касаясь вопросов

пр...
чу...
ми...
ми...
ле...
бо...
сва...
са...
по...
Вост...
зату...
в М...
— в...
врем...
Цент...
Ур...
Вост...
резер...
бенг...
и сер...
мер...
годы ч...
кры...
лучен...
тивны...
(15,4%
Инд...
конце...
[61]. В...
R. lutea
не наш...
Юньнан...
жает, пр...
flavipes
tus, а ра...
[90].

Наибо...
зоонозн...
демии чу...
популяци...
внико...
крыса т...
сами в 1...
других м...
ния и по...
другом м...
ными оби...
по 1927 г.
Нью-Йор...
Сан-Фран...
заражены

Третья...
Китае и ра...
крысами на...
демии воз...
ей незатрон...
некоторых...
и на Мадаг...
ные на разн...
чумы, отно...
возбудителя...
меньше, чем...
[36].

У крыс...
которые сов...
тивного ареа...
ных в некото...
*Y. pseudotubercu...
пад Токио) из...
Республике С...*



происхождения и существования крысиных очагов чумы, констатируем, что ведущая роль крыс в эпидемиях была доказана еще на заре изучения чумного микрона: А.Йерсеном (1894 г., Гонконг) и Н.Ф.Гамалеем (1901–1902 гг., Одесса) [7, 85]. В последние годы большинство случаев заболеваемости человека чумой связано с крысами и вызывается свойственным крысам биоваром *Orientalis*. Перед 1970 годами область повышенной заболеваемости была приурочена к Юго-Восточной Азии [85], постепенно она начала здесь затухать: последние случаи чумы у человека отмечены в Мьянме в 1994 г., в Лаосе — в 1996 г., во Вьетнаме — в 2002 г., в Индонезии — в 2008 г. [87]. В настоящее время чуму у человека чаще отмечают в Восточной и Центральной Африке. Однако это не означает, что *Y pestis* больше не циркулирует среди грызунов Юго-Восточной Азии. Показано, что в Индии основными резервуарами чумы служат синантропные грызуны: бенгальская бандикота (*Bandicota bengalensis*), черная и серая крысы. Несмотря на неоднократные находки мертвых крыс в Индии, серологически в последние годы чума подтверждена только у нескольких черных крыс. Из Мьянмы самые последние данные были получены в 1970-х годах; самая высокая доля серопозитивных грызунов отмечена в Янгоне: *B.bengalensis* (15,4%), *R.norvegicus* (11,1%) и *R.rattus* (7,6%) [21]. В Индонезии в Центральной Яве *Y pestis* обнаружили в конце 1970-х гг. у *R.rattus diardii* и *R.exulans ephippium* [61]. Во Вьетнаме чуму чаще обнаруживали у *R.rattus*, *R.norvegicus*, *B.bengalensis* и *Suncus murinus* [81]. В плане нашего обзора важно отметить очаги в провинции Юньнань (Юго-Западный Китай), где *Y pestis* поражает, прежде всего, синантропных крыс *R.tanezumi flavigaster* (в публикациях прежних лет как *R.flavipes*), а разнообразие возбудителя относительно велико [90].

Наиболее яркий пример заноса крысами новых зоонозных заболеваний в обширные регионы — пандемии чумы. В середине XIV в. одна треть человеческой популяции в Европе погибла от чумы. Основным виновником этой пандемии считают черную крысу (серая крыса тогда еще не вселилась в Европу). Завоз с крысами в 1899 г. чумы в Сан-Франциско и несколько других морских портов США — начало распространения и последующего укоренения этой инфекции на другом материке [36]. В то время крысы были обычными обитателями многих океанических судов. С 1925 по 1927 гг. они заселяли 50% судов, заходящих в порт Нью-Йорка [22]. В 1907 г. во время эпидемии чумы в Сан-Франциско около 1% собранных здесь крыс были заражены *Y pestis* [22].

Третья и последняя пандемия чумы началась в Китае и распространилась по всему миру вместе с крысами на кораблях в начале XX в. С последней пандемии возникли новые угрозы чумы в регионах, ранее ей незатронутых, например, в западной части США, в некоторых частях Южной Америки, в Южной Африке и на Мадагаскаре [36]. Все варианты *Y pestis*, завезенные на разные континенты во время третьей пандемии чумы, относятся к биовару *Orientalis*, и разнообразие возбудителя, завезенного крысами на кораблях, было меньше, чем обнаруженное в Юго-Восточной Азии [36].

У крыс найдены также иерсинии других видов, которые совсем не зарегистрированы в пределах нативного ареала рода *Rattus*. От серых крыс, отловленных в некоторых городах Грузии, получено 17 изолятов *Y.pseudotuberculosis* [70]. От серых крыс из Японии (запад Токио) изолирована *Y.enterocolitica* [47]. В Чешской Республике от серых и черных крыс изолированы *Y.*

pseudotuberculosis и *Y.enterocolitica* [12]. Возбудители псевдотуберкулеза и кишечного иерсинеоза выделены от серых крыс в России [7].

Крысы хорошо известны как важные носители лептоспир. Люди, как правило, заражаются этим спирохетами в результате контакта с водой или пищей, загрязненной мочой инфицированных животных, которыми нередко становятся крысы. Среди образцов, собранных от 1164 грызунов из северо-восточных, северных, центральных и южных регионах Таиланда, антитела к лептоспирям найдены у *R.exulans* (6,9%), *R.norvegicus* (2,6%) и *R.rattus* (5,0%); у первых двух видов преобладал серовар *pyrogenes*, а у *R.rattus* — *sejroe* [86]. В другом исследовании в Таиланде обнаружены антитела к сероварам *pyrogenes* (39,1%), *sejroe* (19,1%), *bataviae* (10,0%), *romona* (6,4%), *autumnalis* (5,5%), *cerpenhageni* (3,6%) и *javanica* (3,6%); при этом серопозитивными были *R.norvegicus* (7,9%), *R.exulans* (6,8%) и *R.rattus* (4,7%) [56]. В Камбодже лептоспирозы среди грызунов чаще встречались в пологой местности, соответствующей богарным рисовым полям, особенно в сезон дождей; установлено также, что зараженность *R.exulans*, живущих в населенных пунктах, значительно ниже, чем грызунов, обитающих в лесах и вблизи них [48].

Вне нативного ареала зараженность крыс лептоспирями (*Leptospira interrogans*) может быть очень высокой [37]. Например, в Италии (близ Тибра в Риме) лептоспирзы найдены у 45% серых крыс [73], а на побережье Черного моря в Турции — в 16,9% тканях мозга и 27,1% ткани почек серых крыс [80]. В Бразилии (Сальвадор) серые крысы городских трущоб были высоко поражены лептоспирозами, их выделяли из почек или мочи более 80% крыс [28, 32]. В Канаде зараженность серых крыс в разных городских кварталах варьировала от 0% до 66,7% [43]. В России у серых крыс обнаружены лептоспирзы нескольких сероваров. Теснее всего они связаны с лептоспирями *Icterohaemorrhagiae*, которые вызывают у людей болезнь Васильева-Вейля [7], отличающуюся нередкими летальными исходами. Ведущая роль серых крыс в эпидемиях этого лептоспироза была доказана во время его вспышки в блокадном Ленинграде [8]. Лептоспирзы *Icterohaemorrhagiae* обнаружены у серых крыс в природных биотопах юга России, в сельской местности и в городах; вместе с крысами завезены на Таймыр и в Среднюю Азию [7]. Черная крыса зарегистрирована как носитель лептоспир сероваров *Ballum* и *Icterohaemorrhagiae* в Абхазии [1].

Крысы рода *Rattus* входят в число хозяев боррелий (*Borrelia*) и могут способствовать поддержанию синантропических (городских) очагов клещевых боррелиозов. В Португалии на острове Мадейра *B.burgdorferi* были обнаружены у половины исследованных черных крыс, пораженных клещами [67]. Предполагается, что очаг болезни Лайма сформировался на острове Монхеган (штат Мэн, США) в результате заноса *B.burgdorferi* серыми крысами [79].

У крыс рода *Rattus* в Юго-Восточной Азии обнаружены сальмонеллы (*Salmonella*). На рисовых полях в 5 провинциях дельты Меконга (Вьетнам) от 116 из 600 крыс *R.argentinenter* (19,3%) изолированы сальмонеллы девяти серотипов, из которых чаще встречались *S.london*, *S.weltevreden* и *S.derby* [74]. В Илохе (Малайзия) носительство сальмонелл бактериологически установлено у 2 из 8 исследованных черных крыс [50]. Инфицированные сальмонеллами крысы за пределами их нативного ареала встречаются чаще, обычно на фермах и вблизи них. Из содержимого кишечника 6 из 35 серых крыс, отловленных на 4 птицефермах Германии,

изолированы сальмонеллы, в 5 случаях это были *Salmonella gallinarum* [16]. В Великобритании (Уэст-Мидлендс) сальмонеллез обнаружен у 8% серых крыс [42], на Кипре в кишечнике 56 как серых, так и черных крыс обнаружено 12 различных видов сальмонелл [13]. Исследование кур на фермах восточной Японии продемонстрировало участие черных крыс в эпизоотиях сальмонеллеза: из 851 крысы у 113 (13,3%) обнаружена *S. enteritidis* и у 158 (18,6%) — *S. infantis* [64]. В портовом японском городе Йокогама из содержимого кишечника серых и черных крыс выделена *S. enterica typhimurium* [89]. При экспертизе образцов фекалий 204 крысы, пойманных на острове Тринидад, сальмонеллы были выделены у 4 особей (2%) [71]. Недавнее экспериментальное исследования передачи и диссеминации сальмонелл естественно инфицированными черными крысами на фермах Японии показали, что сальмонеллы персистируют в организме черных крыс и вместе с их фекалиями попадают на продукты [84].

Один из крысиных зоонозов — болезнь Содоку, передается среди животных и человеку через крысиный укус. К настоящему времени у крыс выявлено 2 близких вида возбудителя: *Streptobacillus moniliformis* и *Spirillum minus* [29, 34, 44, 68].

Возбудитель туляремии (*Francisella tularensis*) не известен из области нативного ареала крыс, но широко распространен в Северной Америке и Северной Евразии. Крысы нередко вовлекаются в эпизоотический процесс. В период с 1947 по 2012 гг. на территории России *F. tularensis* изолирована от 75 серых и 2 черных крыс. Больше всего культур (76,6%) выделено с 1974 по 1992 гг., когда исследованиям крыс уделяли специальное внимание. Культуры выделяли в различных регионах России: от Ленинградской области до Краснодарского края в европейской части России и до Якутии на востоке. Инфицированные черные крысы отловлены в 1976 г. в Наро-Фоминском и Серпуховском районах Московской области.

К числу бактериозов, возбудители которых выделены на территории России от серых крыс относятся пастереллез, эризипелоид и листериоз [7].

Крысы рода *Rattus* и связанные с ними возбудители зоонозных инфекций представляют уникальную модель формирования и развития системы «хозяин-патоген». Найдется немного теплокровных, которые бы из области первичного ареала расселились так широко, что могут быть названы космополитами. Это расселение и весь образ жизни инвазионных видов крыс тесно связаны с человеком, что поддерживает высокий риск передачи возбудителей от крыс человеку. Разнообразие крыс рода *Rattus* и разнообразие возбудителей, связанных с ними, охватывают почти весь спектр путей передачи патогенов и паразитохозяйственных отношений: есть инфекция, передающаяся через укус (садоку); трансмиссивные инфекции, отличающиеся разнообразием переносчиков: блохи могут передать человеку чуму, бартонеллез и некоторые риккетсиозы, краснотелковые клещи — лихорадку цицугамуши, иксодовые клещи — боррелиоз и клещевой сыпной тиф, гамазовые клещи — везикулезный риккетсиоз. Большая часть заболеваний передается человеку через выделения крыс.

В азиатских странах, где возникло большинство видов рода *Rattus*, крысы по-прежнему представляют огромную угрозу для здоровья человека, вызывая значительную заболеваемость и смертность [41]. Вторжение крыс в городские экосистемы далеко за пределы

их первичного ареала и последующая натурализация крыс в этих местах имеет существенные последствия для здоровья человека. Считается, что заболевания, связанные с крысами, унесли больше человеческих жизней, чем все войны вместе взятые [72].

В нашем обзоре приведены сведения о связях крыс с возбудителями 7 инфекций в областях их природных ареалов. Все они обнаружены у крыс и в областях их инвазий, но в последней перечень инфекций существенно шире за счет обширности и разнообразия освоенных крысами территорий, где они включаются в циркуляцию новых для них возбудителей. В дальнейшем крысы могут разносить и этих возбудителей. Не исключено развитие в популяциях крыс новых инфекций.

Чрезвычайно важно, что в современный период усиливающейся урбанизации, крысы входят в число немногих теплокровных носителей, которые могут существовать в городах и достигать там высокой численности. Кроме того, если во многих регионах, где крысы чужеродны, в городе может обитать 1—2 вида крыс, то в городах Юго-Восточной Азии видовое разнообразие крыс больше. Это дополнительно определяет многообразие возбудителей и переносчиков зоонозных инфекций в больших азиатских городах.

Поддержано РФФИ, проект № 15-29-02550.

ЛИТЕРАТУРА

- Дубровский Ю.А. Род *Rattus* Fischer, 1803 — обыкновенные крысы; *Rattus norvegicus* Berkentheut, 1769 — серая крыса (пасюк); *Rattus rattus* Linnaeus, 1758 — черная крыса. // Мед. терапия. — М., 1979. — С. 222—236.
- Кучерук В.В. Грызуны — обитатели построек человека и населенных пунктов различных регионов СССР. // Общая и региональная териогеография. — М., 1988. — С. 165—237.
- Кучерук В.В. Распространение черной крысы в СССР. Европейская часть и Кавказ. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. — 1991. — Т. 96, вып. 6. — С. 19—30.
- Кучерук В.В. Распространение черной крысы в России: Сибирь и Дальний Восток. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1994. — Т. 99, вып. 5. — С. 33—36.
- Кучерук В.В., Лапшин В.А. Океанический ареал черной крысы (*Rattus rattus*). // Зоол. журн. — 1994. — Т. 73, вып. 8. — С. 179—193.
- Павлинов И.Я., Хляп Л.А. Семейство (Family Muridae Illiger), 1811. // Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М., 2012. — С. 276—312.
- Серая крыса. — М., 1990.
- Токаревич К.Н. Лептоспирозная желтуха в Ленинграде во время Великой Отечественной войны и блокады. — Л., 1947.
- Хляп Л.А., Бобров В.В., Варшавский А.А. Биологические инвазии на территории России: млекопитающие. // Росс. журн. биол. инвазий. — 2008. — № 2. — С. 78—95.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие. // Росс. журн. биол. инвазий. — 2010. — № 3. — С. 73—91.
- Abramowicz K.F., Rood M.P., Krueger L., Eremeeva M.E. Urban focus of *Rickettsia typhi* and *Rickettsia felis* in Los Angeles, California. // Vector Borne Zoonot. Dis. — 2011. — Vol. 11. — P. 979—984.
- Aldova E., Cerny J., Chmela J. Findings of yersinia in rats and sewer rats. // Zentralbl. Bakteriol. Orig. A. — 1977. — Vol. 239. — P. 208—212.
- Antoniou M., Psaroulaki A., Toumazos P., Mazeris A. et al. Rats as indicators of the presence and dispersal of pathogens in Cyprus: Ectoparasites, parasitic helminths, enteric bacteria, and encephalomyocarditis virus. // Vector Borne Zoonot. Dis. — 2010. — Vol. 10. — P. 867—873.
- Aplin K.P., Suzuki H., Chinen A.A., Chesser R.T. et al. Multiple geographic origins of commensalism and complex dispersal history of black rats. // PLoS One. — 2011. — Vol. 6. — P. e26357.
- Arikawa J., Yoshimatsu K., Kariwa H. Epidemiology and epizootiology of hantavirus infection in Japan. // Japan J. Infect. Dis. — 2001. — Vol. 54. — P. 95—102.

- Badi M.A., Iliadis N., Sarris K. Natural and experimental infection of rodents (*Rattus norvegicus*) with *Salmonella gallinarum*.// Berl. Munch. Tierarztl. Wochenschr. — 1992. — Vol. 105. — P. 264—267.
- Bai Y., Montgomery S., Sheff K., Chowdhury M. et al. *Bartonella* strains in small mammals from Dhaka, Bangladesh, related to *Bartonella* in America and Europe.//Am. J. Trop. Med. Hyg. — 2007. — Vol. 77. — P. 567—570.
- Bai Y., Kosoy M., Lerdthusnee K., Peruski L., Richardson J. Prevalence and genetic heterogeneity of *Bartonella* strains cultured from rodents from 17 provinces in Thailand.//Am. J. Trop. Med. Hyg. — 2009. — Vol. 81. — P. 811—816.
- Bastos A.D., Nair D., Taylor P.J., Brettschneider H. et al. Genetic monitoring detects an overlooked cryptic species and reveals the diversity and distribution of three invasive *Rattus* congeners in South Africa.//BMC Genet. — 2011. — Vol. 12. — P. 26.
- Battersby S., Hirschhorn R.B., Amman B.R. Commensal rodents. Public Health Significance of Urban Pests/X. Bonnefoy H., Kampen, K. Sweeney (Eds.).//World Health Org. — Copenhagen, 2008. — P. 387—419.
- Brooks J.E., Naing H., Walton D.W., Myint D.S. et al. Plague in small mammals and humans in Rangoon, Burma.//South. Asian J. Trop. Med. Publ. Health. — 1977. — Vol. 8. — P. 335—344.
- Caten J.L., Kartman L. Human plague in the United States.//J. Am. Med. Assoc. — 1968. — Vol. 205. — P. 333—336.
- Childs J.E., Korch G.W., Glass G.E., LeDuc J.W. et al. Epizootiology of hantavirus infections in Baltimore: Isolation of a virus from Norway rats, and characteristics of infected rat populations.//Am. J. Epidemiol. — 1987. — Vol. 126. — P. 55—68.
- Childs J.E., Glass G.E., Ksiazek T.G., Rossi C.A. et al. Human-rodent contact and infection with lymphocytic choriomeningitis and Seoul viruses in an inner-city population.//Am. J. Trop. Med. Hyg. — 1991. — Vol. 148. — P. 78—87.
- Civen R., Ngo V. Murine typhus: An unrecognized suburban vectorborne disease.//Clin. Infect. Dis. — 2008. — Vol. 46. — P. 913—918.
- Clark G., Costantini L., Finetti A., Giorgi J. et al. Food refuse from Tarquinia. Papers of the British School at Rome 1989. — Vol. 57. — P. 201—321.
- Coleman R.E., Monkanna T., Linthicum K.J., Strickman D.A. et al. Occurrence of Orientia tsutsugamushi in small mammals from Thailand.//Am. J. Trop. Med. Hyg. — 2003. — Vol. 69. — P. 519—524.
- Costa F., Porter F.H., Rodrigues G., Faria H. et al. Infections by Leptospira interrogans, Seoul Virus, and *Bartonella* spp. among Norway rats (*Rattus norvegicus*) from the urban slum environment in Brazil.//Vector Borne Zoonot. Dis. — 2014. — Vol. 14. — P. 33—40.
- Elliott S.P. Rat bite fever and Streptococcus moniliformis.//Clin. Microbiol. Rev. — 2007. — Vol. 20. — P. 13—22.
- Ellis B.A., Regnery R.L., Beati L., Bacellar F. et al. Rats of the genus *Rattus* are reservoir hosts for pathogenic *Bartonella* species: An Old World origin for a New World disease?//J. Infect. Dis. — 1999. — Vol. 180. — P. 220—224.
- Engels D.W. Classical Cats: The Rise and Fall of the Sacred Cat. — London, 1999.
- Faria M.T., Calderwood M.S., Athanazio D.A., McBride A.J. et al. Carriage of Leptospira interrogans among domestic rats from an urban setting highly endemic for leptospirosis in Brazil.//Acta Trop. — 2008. — Vol. 108. — P. 1—5.
- Fedorov M.O., Kosoy M.Y., Tsarev S.A., Childs J.E. et al. Prevalence of antibody to hepatitis E virus among rodents in the United States.//J. Infect. Dis. — 2000. — Vol. 181. — P. 449—455.
- Groves C., Butchart A., Butchart S., Groombridge B. et al. *Rattus* W., Boot R., Ho H.T.K., Lipman L.J.A. Rat bite fever.//Clin. Microbiol. — 2009. — Vol. 133. — P. 211—228.
- Hall M., Pages M., Casson J.-F. Next-generation sequencing for rodent barcoding: Species identification from fresh, degraded and environmental samples.//PLoS One. — 2012. — Vol. 7. — P. e48374.
- Heggen K., Kosoy M. Natural history of plague: Perspectives from more than a century of research.//Ann. Rev. Entomol. — 2005. — Vol. 50. — P. 505—528.
- Henzel N.G. The vector- and rodent-borne diseases of Europe and North America: Their distribution and public health burden. — 2006, Cambridge.
- Hirston F.C., Wright C.T. Distribution and control of rats in the Rocky Mountain states.//Publ. Health Rep. — 1960. — Vol. 75. — P. 1077—1084.
- Hruska S., Bar-Gal G., Golan A., Elazari-Volcani R. et al. Isolation and genetic characterization of a *Bartonella* strain closely related to *Bartonella tribocorum* and *B. elizabethae* in Israeli commensal rats.//Am. J. Trop. Med. Hyg. — 2009. — Vol. 81. — P. 55—58.
- Hayman D.T., Kosoy M., McDonald K. Evolutionary history of rat-borne *Bartonella*: The importance of commensal rats in the dissemination of bacterial infections globally.//Ecol. Evol. — 2013. — Vol. 3. — P. 3195—3203.
- Herbreteau V., Bordes F., Jittapalapong S., Supputamongkol Y. et al. Rodent-borne diseases in Thailand: Targeting rodent carriers and risky habitats.//Infect. Ecol. Epidemiol. — 2012. — Vol. 2. — P. 18637.
- Hilton A.C., Willis R.J., Hickie S.J. Isolation of *Salmonella* from urban wild brown rats (*Rattus norvegicus*) in the West Midlands, UK.//Int. J. Environ. Health Res. — 2002. — Vol. 12. — P. 163—168.
- Himsworth C.G., Bidulka J., Parsons K.L., Feng A.Y. et al. Ecology of *Leptospira* interrogans in Norway rats (*Rattus norvegicus*) in an inner-city neighborhood of Vancouver, Canada.//PLoS Negl. Trop. Dis. — 2013a. — Vol. 7. — P. e2270.
- Himsworth C.G., Parsons K.L., Jardine C., Patrick D.M. Rats, cities, people, and pathogens: A systematic review and narrative synthesis of literature regarding the ecology of rat-associated zoonoses in urban centers.//Vector Borne Zoonot. Dis. — 2013b. — Vol. 13. — P. 349—359.
- Hirano M., Ding X., Li T.C., Takeda N. et al. Evidence for widespread infection of hepatitis E virus among wild rats in Japan.//Hepatol. Res. — 2003. — Vol. 27. — P. 1—5.
- Hsieh J.W., Tung K.C., Chen W.C., Lin J.W. et al. Epidemiology of *Bartonella* infection in rodents and shrews in Taiwan.//Zoonoses Publ. Health. — 2010. — Vol. 57. — P. 439—446.
- Inuma Y., Hayashidani H., Kaneko K., Ogawa M. et al. Isolation of *Yersinia enterocolitica* serovar O8 from free-living small rodents in Japan.//J. Clin. Microbiol. — 1992. — Vol. 30. — P. 240—242.
- Ivanova S., Herbreteau V., Blasdell K., Chaval Y. et al. Leptospira and rodents in Cambodia: Environmental determinants of infection.//Am. J. Trop. Med. Hyg. — 2012. — Vol. 86. — P. 1032—1038.
- Jiyipong T., Jittapalapong S., Morand S., Raoult F.D. et al. Prevalence and genetic diversity of *Bartonella* spp. in small mammals from southeastern Asia.//Appl. Environ. Microbiol. — 2012. — Vol. 80. — P. 8463—8466.
- Joseph P.G., Yee H.T., Sivanandan S.P. The occurrence of *Salmonella* in house shrews and rats in Ipoh, Malaysia.//South. Asian J. Trop. Med. Publ. Health. — 1984. — Vol. 15. — P. 326—330.
- Johns R., Dremsek P., Kindler E., Schielke A. et al. Rat hepatitis E virus: Geographical clustering within Germany and serological detection in wild Norway rats (*Rattus norvegicus*).//Infect. Genet. Evol. — 2012. — Vol. 12. — P. 947—956.
- Kabrone-Lazizi Y., Fine J.B., Elm J., Glass G.E. et al. Evidence for widespread infection of wild rats with hepatitis E virus in the United States.//Am. J. Trop. Med. Hyg. — 1999. — Vol. 61. — P. 331—335.
- Kariwa H., Yoshimatsu K., Ariyakawa J. Hantavirus infection in East Asia.//Comp. Immunol. Microbiol. Infect. Dis. — 2007. — Vol. 30. — P. 341—356.
- Klyiap L., Glass G., Kosoy M. Rodents in urban ecosystems of Russia and the USA: Rodents: Habitat, Pathology and Environmental Impact/A. Triunvir, D. Scalise (Eds.). — Hauppauge, 2012. — P. 1—22.
- Konecny A., Estoup A., Duplantier J., Bryja J. et al. Invasion genetics of the introduced black rat (*Rattus rattus*) in Senegal, West Africa.//Mol. Ecol. — 2013. — Vol. 22. — P. 286—300.
- Kositanon U., Naigowit P., Imvithaya A., Singchai C. et al. Prevalence of antibodies to *Leptospira* serovars in rodents and shrews trapped in low and high endemic areas in Thailand.//J. Med. Ass. Thai. — 2003. — Vol. 86. — P. 136—142.
- Kosoy M., Hayman D., Chan K.-S. *Bartonella* bacteria in nature: Where does population variability end and a species start?//Infect. Genet. Evol. — 2012. — Vol. 12. — P. 894—904.
- Kosoy M., Klyiap L., Cosson J.-F., Morand S. Aboriginal and Invasive Rats of Genus *Rattus* as Hosts of Infectious Agents.//Vector Borne Zoonot. Dis. — 2015. — Vol. 15, No. 1. — P. 3—12.
- Kucheruk V.V. Synanthropic Rodents and their Significance in the Transmission of Infections.//Theoret. Natur. Foci Dis. Proc. Symposium held of Prague Nov. 26—29. 1965. Prague. — P. 353—366.
- Kuo C.-C., Wang H.-C., Huang C.-L. The potential effect of exotic Pacific rats *Rattus exulans* on vectors of scrub typhus.//Appl. Ecol. — 2011. — Vol. 48. — P. 192—198.
- Kusharyono C., Sustriayu N., Lim B.L. Surveillance of small



- mammals and their flea indices in plague endemic area at Boyolali, Central Java, Indonesia.//Int. J. Zoonoses. — 1980. — Vol. 7. — P. 1—14.
62. Lack J.B., Volk K., Van Den Bussche R.A. Hepatitis E virus genotype 3 in wild rats, United States.//Emerg. Infect. Dis. — 2012. — Vol. 18. — P. 1268—1273.
63. Lack J.B., Hamilton M.J., Braun J.K., Mares M.A. et al. Comparative phylogeography of invasive *Rattus rattus* and *R. norvegicus* in the U.S. reveals distinct colonization histories and dispersal.//Biol. Invasions. — 2013. — Vol. 15. — P. 1067—1087.
64. Lapuz R., Tani H., Sasai K., Shirota K. et al. The role of roof rats (*Rattus rattus*) in the spread of *Salmonella enteritidis* and *S. infantis* contamination in layer farms in eastern Japan.//Epidemiol. Infect. — 2008. — Vol. 136. — P. 1235—1243.
65. Lerdthusnee K., Nigro J., Monkanna T., Leepitakrat W. et al. Surveys of rodent-borne disease in Thailand with a focus on scrub typhus assessment.//Integr. Zool. — 2008. — Vol. 3. — P. 267—273.
66. Lin X.D., Guo W.P., Wang W., Zou Y. et al. Migration of Norway rats resulted in the worldwide distribution of Seoul hantavirus today.//J. Virol. — 2012. — Vol. 86. — P. 972—981.
67. Matuschka F.R., Endepols S., Richter D., Ohlenbusch A. et al. Risk of urban Lyme disease enhanced by the presence of rats.//J. Infect. Dis. — 1996. — Vol. 174. — P. 1108—1111.
68. Meerburg B.G., Singleton G.R., Kijlsstra A. Rodent-borne diseases and their risks for public health.//Crit. Rev. Microbiol. — 2009. — Vol. 35. — P. 221—270.
69. Musser G.G., Carlton M.D. Superfamily Muroidea. Mammal Species of the World, 3rd ed./D.E. Wilson, D.M. Reeder (Eds.). — Baltimore, 2005. — P. 894—1531.
70. Nersesov V.A., Imnadze P.G., Katsitadze G.K. Isolation of the agent of pseudotuberculosis from rodents in Georgia.//Med. Parazitol. — 1997. — Vol. 4. — P. 48—49.
71. Nkogwe C., Ralelobana J., Stewart-Johnson A., Suepaul S. et al. Frequency of detection of *Escherichia coli*, *Salmonella* spp., and *Campylobacter* spp. in the faeces of wild rats (*Rattus* spp.) in Trinidad and Tobago.//Vet. Med. Int. — 2011. — P. 1—7.
72. Nowak R. Walker's Mammals of the World, vol. 2., 6th ed. — Baltimore, 1999.
73. Pezzella M., Lillini E., Sturchio E., Ierardi L.A. et al. Leptospirosis survey in wild rodents living in urban areas of Rome.//Ann. Med. Prev. Com. — 2004. — Vol. 16. — P. 721—726.
74. Phan T.T., Tam N.T., Khai L.T.L., Ogawara N. et al. Prevalence of *Salmonella* spp. in Rice-Field Rats in the Mekong Delta, Vietnam.//J. Vet. Epidemiol. — 2005. — Vol. 9. — P. 85—88.
75. Plyusnina A., Heyman P., Baert K., Stuyck J. et al. Genetic characterization of Seoul hantavirus originated from Norway rats (*Rattus norvegicus*) captured in Belgium.//J. Med. Virol. — 2012. — Vol. 84. — P. 1298—1303.
76. Psaroulaki A., Antoniou M., Papaeustathou A., Toumazos P. et al. First detection of *Rickettsia felis* in *Ctenocephalides felis* fleas parasitizing rats in Cyprus.//Am. J. Trop. Med. Hyg. — 2006. — Vol. 74. — P. 120—122.
77. Purcell R.H., Engle R.E., Rood M.P., Kabrane-Lazizi Y. et al. Hepatitis E virus in rats, Los Angeles, California, USA.//Emerg. Infect. Dis. — 2011. — Vol. 17. — P. 2216—2222.
78. Robins J.H., Hingston M., Matisoo-Smith E., Ross H.A. Identifying *Rattus* species using mitochondrial DNA.//Mol. Ecol. Notes. — 2007. — Vol. 7. — P. 717—729.
79. Smith R.P., Rand P.W., Lacombe E.H., Telford S.R. et al. Norway rats as reservoir hosts for Lyme disease spirochetes on Monhegan Island, Maine.//J. Infect. Dis. — 1993. — Vol. 68. — P. 687—691.
80. Sunbul M., Esen S., Leblebicioglu H., Hokelek M. et al. *Rattus norvegicus* acting as reservoir of *Leptospira interrogans* in the Middle Black Sea region of Turkey, as evidenced by PCR and presence of serum antibodies to *Leptospira* strain.//Scand. J. Infect. Dis. — 2001. — Vol. 33. — P. 896—898.
81. Sunsov V.V., Huong L.T.V., Sunsova N.I., Gratz N.G. Plague foci in Viet Nam: Zoological and parasitological aspects.//Bull. WHO. — 1997. — No. 74. — P. 117—123.
82. Tiller R.V., Gee J.E., Frace M.A., Taylor T.K. et al. Characterization of novel *Brucella* strains originating from wild native rodent species in North Queensland, Australia.//Appl. Environ. Microbiol. — 2010. — Vol. 76. — P. 5837—5845.
83. Tollenaere C., Brouat C., Duplantier J.-M., Rahalison L. et al. Phylogeography of the introduced species *Rattus rattus* in the western Indian Ocean, with special emphasis on the colonization history of Madagascar.//J. Biogeogr. — 2010. — Vol. 37. — P. 398—410.
84. Umali D.V., Lapuz R.R., Suzuki T., Shirota K. et al. Transmission and shedding patterns of *Salmonella* in naturally infected captive wild roof rats (*Rattus rattus*) from a *Salmonella* contaminated layer farm.//Avian Dis. — 2012. — Vol. 56. — P. 288—294.
85. Velimirovic B. Plague in South-East Asia. A brief historical summary and present geographical distribution.//Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg. — 1972. — Vol. 66. — P. 479—504.
86. Wangroongsarb P., Petkanchanapong W., Yasaeng S., Invithaya A. et al. Survey of leptospirosis among rodents in epidemic areas of Thailand.//J. Trop. Med. Parasitol. — 2002. — Vol. 25. — P. 55—58.
87. World Health Organization. Human plague: Review of regional morbidity and mortality.//Wkly. Epidemiol. Rec. — 2010. — Vol. 6. — P. 37—48.
88. Ying B., Kosoy M.Y., Maupin G.O., Tsuchiya K.R. et al. Genetic and ecological characteristics of *Bartonella* communities in rodents in southern China.//Am. J. Trop. Med. Hyg. — 2002. — Vol. 66. — P. 622—627.
89. Yokoyama E., Maruyama S., Kabeya H., Hara S. et al. Prevalence and genetic properties of *Salmonella enterica* serovar typhimurium definitive phage type 104 isolated from *Rattus norvegicus* and *Rattus rattus* house rats in Yokohama City, Japan.//Appl. Environ. Microbiol. — 2007. — Vol. 73. — P. 2264—2230.
90. Zhang Z., Hai R., Song Z., Xia L. et al. Spatial variation of *Yersinia pestis* from Yunnan province of China.//Am. J. Trop. Med. Hyg. — 2009. — Vol. 81. — P. 714—717.

Поступила 12.08.15

RATS OF THE GENUS RATTUS AS HOSTS FOR NATURAL FOCAL INFECTIOUS AGENTS

L.A. Khlyap, M. Kosoy,
V.P. Popov, J.-F. Cosson, S. Morand

The paper reviews the significance of rats of the genus *Rattus* as hosts for zoogenous infections in a genus formation area (Southeast Asia) as compared to the invasion part of the genus area. The rats of the genus *Rattus* and their related disease agents are shown to be a unique model for the formation and development of a host-pathogen system. In the modern period of urbanization growth, the rats are among few species of warm-blooded vectors that can maintain the anthropogenic foci of feral nodal infections in the cities and towns and transmit their pathogens to the urban population. There are all prerequisites for the high activity of these foci in the native area of rats. By having settled, the rats have carried infectious agents outside this area along all continents in historical times. During invasions, the rats have become carriers of many other infections.

Key words: *Rattus*, Old World rats, rodent-related infections, zoonotic diseases, biological invasions.