

УДК: 616.98:578.828HIV:575.22(100)

РАСПРОСТРАНЕННОСТЬ ГЕНОВАРИАНТОВ ВИЧ-1 В МИРЕ И РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

В.О. Котова, О.Е. Троценко, Л.А. Балахонцева, Е.А. Базыкина

ФБУН Хабаровский НИИ эпидемиологии и микробиологии Роспотребнадзора, г. Хабаровск, Российская Федерация

В обзоре литературы представлены основные сведения о распространении различных генотипов ВИЧ в мире и Российской Федерации, полученные в результате проведения молекулярно-эпидемиологических исследований. Особенностью современной эпидемии ВИЧ-инфекции в мире и в России стало частое выявление новых, ранее не встречавшихся, или редко встречавшихся генетических вариантов ВИЧ-1, например, субтипов С и Д, а также рекомбинантных форм ВИЧ-1 (CRF 02_AG, CRF 63_02 A1, CRF 03_AB, CRF 01_AE, CRF06_cpx, CRF11_cpx). Последние получили преимущественное распространение в некоторых регионах России (Калининград, Сибирь), в странах Юго-Восточной и Средней Азии (Таджикистан, Туркменистан и др.) и Африки.

Ключевые слова: ВИЧ-инфекция, генотипы, субтипы, рекомбинантные формы, молекулярная эпидемиология

ABUNDANCE OF HIV-1 GENOVARIANTS IN THE WORLD AND IN THE RUSSIAN FEDERATION (LITERATURE REVIEW)

V.O. Kotova, O.E. Trotsenko, L.A. Balakhonseva, E.A. Bazykina

FBIS Khabarovsk research institute of epidemiology and microbiology of Rospotrebnadzor (Federal service for surveillance on consumers rights protection and human wellbeing), Khabarovsk, Russian Federation

Current literature review presents main data on abundance of different HIV genovariants according to molecular-epidemiological research conducted in world and in the Russian Federation. Modern HIV-infection epidemic distinctive features are frequent identification of new and recently unknown or rare genetic variants of HIV-1 such as subtypes C and D, HIV-1 recombinant forms (CRF 02_AG, CRF 63_02 A1, CRF 03_AB, CRF 01_AE, CRF06_cpx) in some regions of the Russian Federation (Kaliningrad, Siberia), Southeast Asian nations and Central Asian countries (Tajikistan, Turkmenistan and other) and Africa.

Key words: HIV-infection, genotypes, subtypes, recombinant forms, molecular epidemiology

Вирус иммунодефицита человека (ВИЧ) является причиной одной из крупнейших вирусных пандемий в истории человечества. Несмотря на согласованные глобальные меры по профилактике и лечению, количество ВИЧ-инфицированных людей в мире продолжает увеличиваться. На сегодняшний день ВИЧ унес более 35 миллионов человеческих жизней. В 2017 г. от причин, связанных с ВИЧ, во всем мире умерло 940 000 человек. По оценкам Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ) к 2018 г. в мире насчитывалось примерно 36,9 миллионов человек с ВИЧ-инфекцией, а 1,8 миллионов человек приобрели ВИЧ-инфекцию в 2017 году. Наиболее пораженным регионом, на который приходится почти две трети общего глобального числа новых случаев инфицирования ВИЧ, является Африканский регион — здесь в 2017 г. проживало 25,7 миллиона человек с ВИЧ-инфекцией [49].

В Российской Федерации на 31 декабря 2018 г. кумулятивное количество зарегистрированных случаев ВИЧ-инфекции составило 1 326 239 человек. К концу 2018 г. в стране проживало 1 007 369 россиян с диагнозом ВИЧ-инфекция, исключая 318 870 умерших больных. В 2018 г. в Российской Федерации было сообщено, по предварительным данным, о 101 345 новых случаях выявления ВИЧ-инфекции. Показатель заболеваемости составил 69,0 на 100 тыс. населения. Пораженность ВИЧ-инфекцией на 31 декабря 2018 г. составила 686,2 на 100 тыс. населения России. Случаи ВИЧ-инфекции зарегистрированы во всех субъектах Российской Федерации [17].

Внедрение в лабораторную диагностику ВИЧ-инфекции современных молекулярно-генетических методов исследования (генотипирование, филогенетический анализ), позволило значительно расширить современные представления о генетическом разнообразии ВИЧ. Изучение генетических характеристик ВИЧ-1 как постоянно циркулирующих, так и появляющихся новых его вариантов, представляется крайне актуальным в связи с тем, что генетические варианты вируса могут разли-

чаться по своим биологическим свойствам, по скорости эволюции вируса и прогрессирования заболевания.

Одной из основных причин широкой распространенности вируса является его высокая генетическая вариабельность, что является предметом углубленного изучения многочисленных исследователей в мире.

В современной классификации различают два основных вида ВИЧ — ВИЧ-1 и ВИЧ-2. Эти вирусы предположительно возникли в результате независимой передачи людям SIV (вируса иммунодефицита обезьян) шимпанзе и мангбеев соответственно [39]. В отличие от ВИЧ-1, молекулярно-генетическая характеристика ВИЧ-2, который впервые был впервые обнаружен в 1986 году в Западной Африке, недостаточно изучена, что, вероятно, связано с его меньшей эпидемиологической значимостью.

ВИЧ-2 сконцентрирован преимущественно в странах Западной Африки, таких как Сенегал, Нигерия, Гана и Кот-д'Ивуар. Встречается в Анголе, Мозамбике и в некоторых районах Индии, а также в таких странах, как Франция и Португалия, где проживает большое число иммигрантов из регионов, эндемичных по ВИЧ-2 [26, 28, 33].

На основании филогенетического анализа нуклеотидных последовательностей геномов ВИЧ-1 все известные варианты вируса подразделяют на три филогенетические группы — М (major – основной), О (outlier – посторонний) и N (non-M, non-O) [40]. Недавно была обнаружена еще одна филогенетическая группа вируса (группа Р), которая представляет собой отдельную линию ВИЧ-1, содержащую последовательности SIV западной гориллы (SIVgor, *Gorilla gorilla gorilla*), что позволяет предположить происхождение ВИЧ-1 группы Р от этого подвида обезьян [42]. Тип М несет основную ответственность за глобальную эпидемию ВИЧ в мире, в то время как тип О встречается достаточно редко, в основном, в западной части Центральной Африки [20, 21]. Что же касается типов N и Р, лишь несколько случаев инфекции, вызванных данными типами вируса, были обнаружены в Камеруне, расположенном в западной Африке [45, 46].

В группе М, которая включает наиболее распространенные варианты вируса, сформировались филогенетические кластеры, представленные 9 подтипами (субтипами), обозначаемые буквами от А до К (рис. 1) [31, 40].

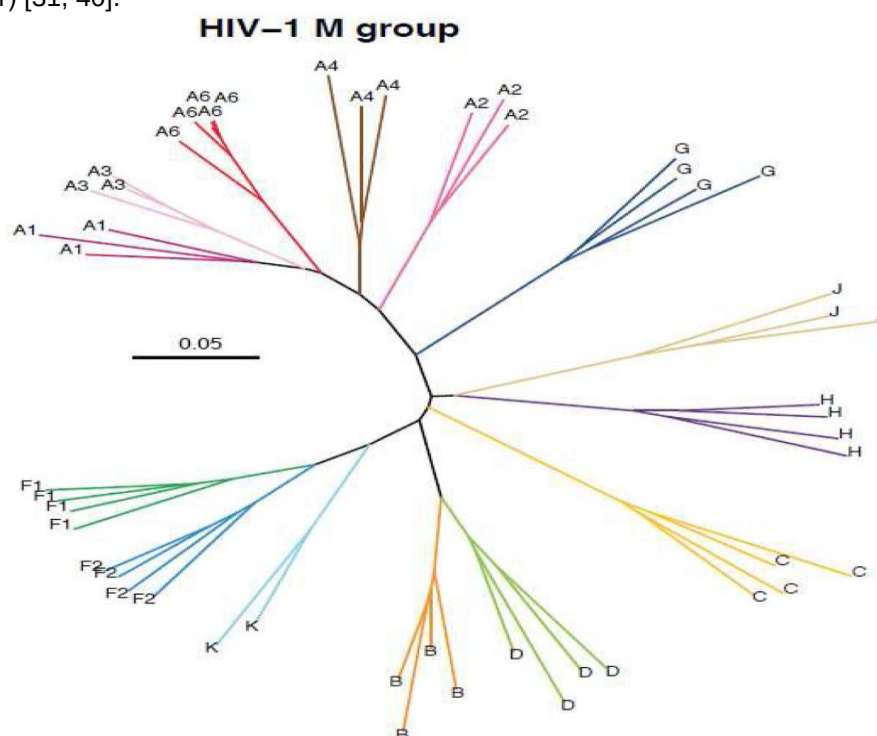


Рис. 1. Филогенетическое дерево последовательностей генома ВИЧ, представляющее генетическое разнообразие группы М ВИЧ-1 [Foley B.T. et al., 2016].

Внутри подтипов А и F выделяются дополнительные суб-субтипы, обозначаемые, как А1-А4 и А6, а также F1 и F2 [29, 30, 31, 44]. По нуклеотидному составу между собой суб-субтипы различаются на 25-30% для *env*-гена, на 20% для *gag* и на 10% для гена *pol* [1, 43].

В настоящее время (апрель 2019 года), в группе М, помимо девяти субтипов описано 97 циркулирующих рекомбинантных форм (circulating recombinant forms, CRFs), которые произошли в результате рекомбинации вирусов разных подтипов и представляют собой вирусы с мозаичной структурой генома [4, 19, 37, 40]. Кроме того, существует множество уникальных рекомбинантных форм

(URF, unique recombinant form), которые не отвечают требованиям включения в CRF (известная последовательность, наличие трех не связанных между собой случаев инфицирования) [34].

Первые рекомбинантные формы вируса были описаны в Таиланде и Центральной Африке.

Большинство случаев ВИЧ-инфекции в мире вызваны вирусом субтипа С — 46,6%, на долю субтипов В и А приходится 12,1 и 10,3% соответственно. На долю рекомбинантных форм ВИЧ-1 приходится до 16,7% случаев, при этом наиболее распространенными из них являются CRF02_AG (7,7%) и CRF01_AE (5,3%) [35].

Распределение различных субтипов и вариантов в мире неоднородно. Практически все подтипы ВИЧ-1, а также ВИЧ-2 можно обнаружить в странах Центральной и Западной Африки. Центральная Африка является единственным регионом, где были идентифицированы все группы ВИЧ-1 и подтипы группы М [38, 48]. Этот широкий диапазон разнообразия предполагает, что центральная Африка является эпицентром пандемии ВИЧ-1 [48]. Субтип С, в наибольшей степени, распространен в странах Юго-Восточной Азии. В Северной и Южной Америке, Западной Европе, Австралии, Юго-Восточной Азии и Японии чаще встречается вирус В субтипа [36, 41]. Однако в последние десятилетия, вследствие активной миграции населения и заноса вариантов ВИЧ из других регионов мира, число случаев инфицирования вирусами не В субтипа увеличилось во Франции, Бельгии, Испании и Швейцарии [25, 32, 44, 47]. Наиболее распространенные рекомбинантные формы - CRF01_AE и CRF02_AG встречаются, главным образом, в странах Африки и Юго-Восточной Азии (рис. 2) [35].

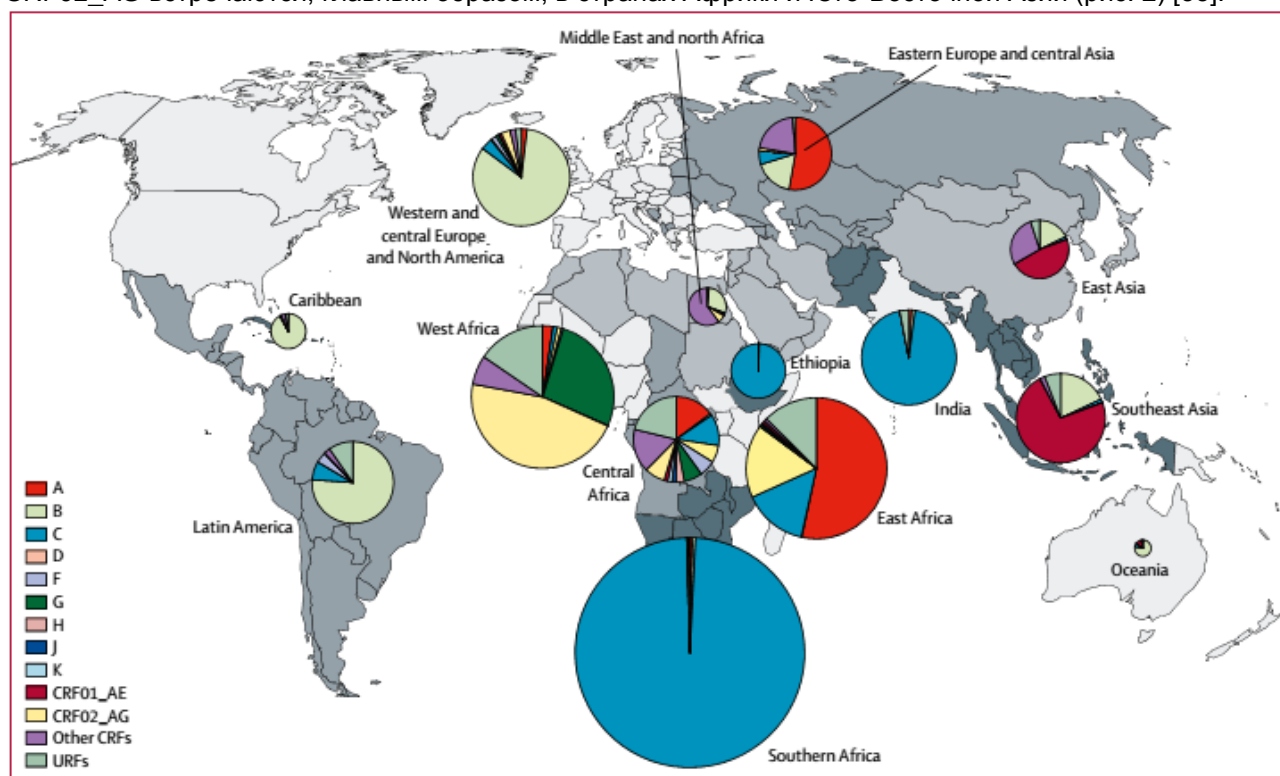


Рис. 2. Распределение геновариантов ВИЧ-1 в мире. [Nemelaar J. et al., 2011].

В ряде регионов мира наблюдается постепенное замещение первоначально доминировавших штаммов ВИЧ-1 новыми эпидемически значимыми CRF. Так, в Юго-Восточной Азии за период 2005–2011 гг. появились новые рекомбинантные формы — CRF33_01B, CRF48_01B, CRF52_01B, CRF53_01B, CRF54_01B, - образовавшиеся в результате мутаций между субтипом В и CRF01_AE [27].

Молекулярно-генетический мониторинг распространения вариантов ВИЧ-1 на территории Российской Федерации проводится, начиная с первого случая ВИЧ-инфекции в 1987 году. В России в настоящее время обнаруживаются представители 7 субтипов и 6 рекомбинантных форм ВИЧ-1 (по данным Лос-Аламосской базы данных), частота выявления которых варьирует в зависимости от региона [6, 9, 37].

С момента регистрации первых случаев ВИЧ-инфекции в стране циркулировали ВИЧ-1 разных подтипов, таких как А, В, С, D, F, G, H с преобладанием варианта В, который выявлялся у 99% мужчин, практикующих секс с мужчинами (ММ), и субтипа G, выделенного из образцов биоматериала инфицированных ВИЧ детей из нозокомиального очага юга России [2, 3, 9].

В настоящее время наибольшую распространенность получил генетический вариант IDU-A (injecting drug use - А), который впервые был обнаружен в 90-х годах в группе потребителей наркотиков. Позднее он был классифицирован как суб-субтип А6 [31]. Данный тип вируса был привнесен на территорию России из Украины. Впоследствии он вышел за пределы уязвимой группы населения и

стал распространяться среди половых партнеров ПИН, а также среди детей с перинатальным контактом по ВИЧ. Наибольшее распространение данный суб-субтип получил на территории Восточной Европы (в республиках бывшего СССР, за исключением стран Балтии) и Центральной Азии [24]. В настоящее время он продолжает доминировать на большинстве территорий РФ [11].

Особенностью современной эпидемии ВИЧ-инфекции на территории РФ стало все более частое выявление новых, ранее не встречавшихся (или редко встречавшихся) генетических вариантов вируса (субтипа С, Д, рекомбинантных форм ВИЧ-1 (CRF 02_AG, CRF 63_02 A1, CRF 03_AB, CRF 01_AE, CRF06_crx, CRF11_crx), которые получили преимущественное распространение в некоторых регионах России (Калининград, Сибирь), в странах Юго-Восточной и Средней Азии (Таджикистан, Туркменистан и др.) и Африки.

В последние годы на отдельных территориях страны регистрируется все более активное распространение новой циркулирующей рекомбинантной формы ВИЧ-1, обозначаемой CRF63_02-A1 и сформированной вирусами A6 и CRF02_AG [5, 7, 22]. Данная рекомбинантная форма впервые была выявлена и описана в 2008 году в Новосибирске, а в настоящее время встречается в других регионах азиатской части РФ, а также в странах Центральной Азии [15, 16, 22].

На территории Российской Федерации были зарегистрированы две вспышки, вызванные рекомбинантной формой CRF03_AB ВИЧ-1: в Калининградской области в 1998 г. и в 2006 г. в г. Череповце Вологодской области [10, 23]. В настоящее время данный геновариант вируса обнаруживается на большинстве территорий страны.

Молекулярно-генетический анализ, проведенный на территории Сахалинской области, входящей в состав Дальневосточного федерального округа (ДФО), выявил две уникальные рекомбинантные формы – URF02_AG и впервые обнаруженный в России рекомбинант CRF11_crx [14, 18]. В Республике Саха (Якутия) кроме доминирующего варианта IDU-A, в 2007 году выявлен подтип IDU-B-East у пациента, заразившегося гетеросексуальным путем, что свидетельствует о выходе данного штамма за пределы группы риска ПИН [12].

На территории Приморского края, где отмечаются наиболее высокие в ДФО уровни пораженности и заболеваемости населения ВИЧ-инфекцией, установлено явное преобладание восточноевропейского варианта вируса подтипа В [13].

С 2000 года на территории Санкт-Петербурга регистрируется циркулирующая рекомбинантная форма CRF06_crx, что, очевидно, является следствием географического соседства с Эстонией, где данный геновариант доминирует среди потребителей инъекционных наркотиков [8].

В настоящее время проведение молекулярно-эпидемиологического мониторинга, включающего анализ территориальной специфики распространения различных генетических вариантов вируса (в том числе новых рекомбинантных форм) в конкретных очагах, группах риска и т.д., является важной составной частью системы эпидемиологического надзора за распространением ВИЧ-инфекции. Отслеживание появляющегося генетического разнообразия ВИЧ-1 имеет огромное значение для разработки эффективной вакцины, диагностики и выбора оптимальных схем терапии.

Литература

1. Беляков Н.А., Рахманова А.Г. Вирус иммунодефицита человека — медицина. 2-е издание. СПб.: Балтийский медицинский образовательный центр. - 2011. - 656 с.
2. Бобков А.Ф., Казеннова Е.В., Селимова Л.М., Ладная Н.Н., Бобкова М.Р., Кравченко А.В., Покровский В.В. Субтипы ВИЧ-1 в России в 1987–1998 гг. // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. 1999. № 1. - С. 43–45.
3. Бобков А.Ф., Казеннова Е.В., Бобкова М.Р. и др. Молекулярно-генетическая характеристика ВИЧ-1 на территории России // Вестник Российской академии медицинских наук. - 2002. - № 8. — С. 40–42.
4. Бобкова М.Р. Лекарственная устойчивость ВИЧ. М.: Человек. - 2014. - 288 с.
5. Богачев В.В., Тотменин А.В., Барышев П.Б., Мещерякова Ю.В., Черноусова Н.Я., Гашникова Н.М. Молекулярно-генетическая характеристика вариантов ВИЧ-1 субтипов А и В, выделенных на территории Новосибирской области // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. - 2012. - №6. - С.45–52.
6. Вазкез де Парга Е., А. Г. Рахманова А.Г., Перез-Альварез Л., Виноградова А.Н., Дельгадо Е., Томсон М. и др. Анализ мутаций, связанных с лекарственной резистентностью, у нелеченных пациентов, зараженных различными генетическими формами ВИЧ 1 типа, распространенными в странах бывшего Советского Союза // ВИЧ-инфекция и иммуносупрессии. - 2009. - Т1, №2. - С.50–56.
7. Гашникова Н.М., Сафронов П.Ф., Никонова Ю.В., Унагаева Н.В., Лаптева Т.А. Свойства изолятов CRF02_AG ВИЧ-11, циркулирующих на территории Новосибирской области // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. - 2011. - №3. С.38–43.
8. Дементьева Н.Е., Сизова Н.В., Лисицина З.Н. и др. Анализ субтипов и фармакорезистентных вариантов ВИЧ, циркулирующих среди ВИЧ-инфицированных пациентов Санкт-Петербурга // ВИЧ-инфекция и иммуносупрессии. - 2011. - Т. 3, № 4. - С. 34–43.

9. Казеннова, Е.В., Бобков А.Ф. Подтипы вируса иммунодефицита человека 1 типа: классификация, происхождение и распространение в Европе // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. – 2003. – № 1. – С.90-96.
10. Казеннова Е.В., Бронникова А.В., Кузин С.Н., Кириллова И.Л., Ершова О.Н., Афанасьева Л.Р. и др. Молекулярно-генетическая характеристика вариантов ВИЧ-1, циркулирующих в г. Череповце Вологодской области: второй случай эпидемической вспышки, вызванной рекомбинантом gagA envB // Вопросы вирусологии. – 2008. Т.53, №5. - С.23-27.
11. Казеннова Е.В., Лаповок И.А., Васильев А.В. и др. Проблемы субтипирования ВИЧ-1 на основе анализа гена pol и способы их разрешения // ВИЧ-инфекция и иммуносупрессии. - 2010. – Т.2, №3. - С. 42–48.
12. Казеннова Е.В., Антонова О.В., Кузин С.Н., Серкина Е.П., Соколова С.С., Васильев А.В., Лаповок И.А., Бобкова М.Р. Молекулярно-эпидемиологическое исследование распространения ВИЧ-1 на территории Республики Саха (Якутия) // Вопросы вирусологии. - 2011, Т.56, №5. - С.30-34.
13. Казеннова Е.В., Нешумаев Д.А., Рукавицин Д.В., Лаповок И.А., Лага В.Ю., Ракчеева О.В. и др. Молекулярно-эпидемиологический анализ эпидемии ВИЧ-инфекции в Благовещенске и Хабаровске (Дальний Восток России) // Вопросы вирусологии. – 2014. - Т.59. - С. 31-33.
14. Котова В.О., Балахонцева Л.А., Троценко О.Е. Анализ лекарственной устойчивости ВИЧ-1 в регионах Дальневосточного федерального округа // ВИЧ-инфекция и иммуносупрессии. – 2016. – Т.8. – N 3. – С. 53-58.
15. Котова В.О., Троценко О.Е., Балахонцева Л.А., Базыкина Е.А., Янович О.А., Щиканов Ю.В., Павлова М.Н., Шамова Т.И. Молекулярно-эпидемиологическая характеристика вариантов ВИЧ-1, циркулирующих на территории Еврейской автономной области // ВИЧ-инфекция и иммуносупрессии. - 2018. – Т.10, №4. - С. 90-99.
16. Лага В.Ю., Казеннова Е.В., Васильев А.В., Лаповок И.А., Исмаилова А. и др. Молекулярно-генетическая характеристика вариантов ВИЧ-1, распространенных на территории Киргизии // Вопросы вирусологии, - 2012. – Т.57, №5. – С.26-32.
17. Справка Федерального научно-методического центра по профилактике и борьбе со СПИДом ФБУН Центрального НИИ эпидемиологии Роспотребнадзора «ВИЧ-инфекция в Российской Федерации в 2018 г.».
18. Туманов А.С., Казеннова Е.В., Громов, К.Б., Ломакина Е.А., Зозуля Е.Ю., Берсенев П.Г., Бобкова М.Р. Молекулярно-эпидемиологический анализ ВИЧ-инфекции в Сахалинской области // ВИЧ-инфекция и иммуносупрессии. – 2017. – Т.9. – N 3. – стр. 113-120.
19. Arien K.K., Vanham G., Arts E.J. Is HIV-1 evolving to a less virulent form for humans? // Nat Rev Microbiol. – 2007. - Vol.5, №2. – P.141–151.
20. Ayoub A., Mauclore P., Martin PM, Cunin P., Mfoupouendoun J. et al. HIV-1 group O infection in Cameroon, 1986 to 1998 // Emerg Infect Dis. – 2001. – Vol.7, №3. - P.466–467.
21. Barin F., Cazein F., Lot F., Pillonel J., Brunet S. et al. Prevalence of HIV-2 and HIV-1 group O infections among new HIV diagnoses in France: 2003–2006 // AIDS. - 2007. - 21(17). – P.2351–2353.
22. Baryshev P. B., Bogachev V. V., Gashnikova N. M. Genetic characterization of an isolate of HIV type 1 AG recombinant form circulating in Siberia, Russia // Arch. Virol. – 2012. – Vol.157, №12. – P.2335–2341.
23. Bobkov A., Kazennova E., Selimova L., Bobkova M., Khanina T., Ladnaya N., et al. A sudden epidemic of HIV type 1 among injecting drug users in the former Soviet Union: Identification of subtype A, subtype B, and novel gagA/envB recombinants. AIDS Res // Hum. Retroviruses. – 1998. – Vol.14, №8. – P.669-676.
24. Bobkova M. Current status of HIV-1 diversity and drug resistance monitoring in the former USSR // AIDS Rev. - 2013. – Vol.15, №4. P.204–212.
25. Boni J., Pyra H., Gebhardt M., Perrin L., Burgisser P., Matter L. et al. High frequency of non-B subtypes in newly diagnosed HIV-1 infections in Switzerland // J Acquir Immune Defic Syndr. – 1999. – Vol.22. – P.174–179.
26. Cazein F., Lot F., Pillonel J. et al. HIV and AIDS surveillance in France, 2006 // Bull Epidemiol Hebd. - 2007(46-47). – P.386-393.
27. Chow W.Z., Takebe Y., Syafina N.E., Prakasa M.S., Chan K.G., Abed Al-Darraj H.A., Koh C., Kamarulzaman A., Tee K.K. A newly emerging HIV-1 recombinant lineage (CRF58_01B) disseminating among people who inject drugs in Malaysia // PLoS ONE, - 2014. - Vol.9, N 1: e85250.
28. De Cock KM, Brun-Vezinet F. Epidemiology of HIV-2 infection // AIDS. – 1989.-3 (Suppl. 1) - P.89-95. (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/2514761>).
29. Delgado E., Thomson M.M., Villahermosa M.L., Sierra M., Ocampo A., Miralles C. et al. Identification of a newly characterized HIV-1 BG intersubtype circulating recombinant form in Galicia, Spain, which exhibits a pseudotype-like virion structure // J. Acquir. Immune Defic. Syndr. – 2002. Vol.29. - P.536-543.
30. Esteves A., Parreira R., Venenno T., Franco M., Piedade J., Germano de Sousa J. et al. Molecular epidemiology of HIV type 1 infection in Portugal: high prevalence of non-B subtypes // AIDS Res Hum Retroviruses. – 2002. Vol.18. - P.313–325.

31. Foley B.T., Leitner T., Paraskevis D., Peeter M. Primate immunodeficiency virus classification and nomenclature // *Infect Genet Evol.* – 2016. – Vol.46. P. 150–158.
32. Fransen K., Buve A., Nkengasong JN, Laga M., van der Groen G. Longstanding presence in Belgians of multiple non-B HIV-1 subtypes // *Lancet.* – 1996. – Vol.347. – P.1403.
33. Heitzinger K., Sow P.S., Dia Badiane N.M, et al. Trends of HIV-1, HIV-2, and dual infection in women attending outpatient clinics in Senegal, 1990-2009 // *Int J STD AIDS.* – 2012. – Vol.23, №10. – P.710-716.
34. Hemelaar J. Implications of HIV diversity for the HIV-1 pandemic // *Journal of Infections.* – 2013. – Vol.66. – P.391–400.
35. Hemelaar J., Elangovan R., Yun J., Dickson-Tetteh L., Fleminger I., Kirtley S., Williams B. et al. Global and regional molecular epidemiology of HIV-1, 1990-2015: a systematic review, global survey, and trend analysis // *Lancet Infect Dis.* – 2019. – Vol.19, №2. – P.143-155.
36. Korber B., Theiler J., Wolinsky S. Limitations of a molecular clock applied to considerations of the origin of HIV-1 // *Science.* – 1998. – Vol.280 (5371). – P.1868-1871.
37. Los Alamos Database. HIV Circulating Recombinant Forms (CRFs). <https://www.hiv.lanl.gov/content/sequence/HIV/CRFs/CRFs.html>. Accessed 2019 April.
38. Murphy E., Korber B., Georges-Courbot MC, You B., Pinter A., Cook D. et al. Diversity of V3 region sequences of human immunodeficiency viruses type 1 from the central African Republic // *AIDS Res Hum Retroviruses.* – 1993. – Vol.9. – P.997–1006.
39. Nyamweya S., Hegedus A., Jaye A., Rowland-Jones S., Flanagan K. L., Macallan D. C. Comparing HIV-1 and HIV-2 infection: Lessons for viral immunopathogenesis // *Reviews in medical virology.* — 2013. — Vol. 23, №. 4. — P. 221–240.
40. Robertson D.L., Anderson J.P., Bradac J.A. et al. HIV-1 nomenclature proposal // *Science.* – 2000. – Vol. 288 – №. 5463. – P. 55–56.
41. Sharman A. Acquired immune deficiency syndrome: Akademija profilakticheskoy mediciny. NeiroNex, Bethesda, MD, USA. – 2006. – P.89-91.
42. Takehisa J., Kraus M.H., Ayoub A., Bailes E. et al. Origin and biology of simian immunodeficiency virus in wild-living western gorillas // *J. Virol.* – 2009. – Vol. 83, № 4. – P.1635–1648.
43. Tebit, D. M. Tracking a century of global expansion and evolution of HIV to drive understanding and to combat disease // *Lancet Infect Dis.* – 2011. – Vol.11, №1. – P.45–56.
44. Thomson, M. M., Delgado E., Manjon N., Ocampo A., Villahermosa M.L., Mariño A. et al. HIV-1 genetic diversity in Galicia, Spain: BG intersubtype recombinant viruses circulating among injecting drug users // *AIDS.* 2001. – Vol.15. – P.509-516.
45. Vallari A., Bodelle P., Ngansop C., Makamche F., Ndambi N. et al. Four new HIV-1 group N isolates from Cameroon: Prevalence continues to be low // *AIDS Res Hum Retroviruses.* – 2010. – Vol.26, №1. – P.109–115.
46. Vallari A., Holzmayer V., Harris B., Yamaguchi J., Ngansop C. et al. (2011) Confirmation of putative HIV-1 group P in Cameroon // *J Virol.* – 2011. – 85. – P.1403–1407.
47. Vallet S., Legrand-Quillien MC, Roger C., Bellein V., Perfezou P., de Saint-Martin L. et al. HIV-1 genetic diversity in Western Brittany, France // *FEMS Immunol Med Microbiol.* – 2002. – Vol.34, – P.65–71.
48. Vidal N., Peeters M., Mulanga-Kabeya C., Nzilambi N., Robertson D., Ilunga W. et al. Unprecedented degree of human immunodeficiency virus type 1 (HIV-1) group M genetic diversity in the Democratic Republic of Congo suggests that the HIV-1 pandemic originated in Central Africa // *J Virol.* – 2000. – Vol.74. – P.10498–10507.
49. World Health Organization. Global report: UNAIDS report on the global AIDS epidemic 2017. [Electronic resource]. Available from: (<http://www.unaids.org/en/resources/documents/2018/unaids-data-2018>).

Сведения об авторах:

Ответственный автор Котова Валерия Олеговна – руководитель лаборатории эпидемиологии и профилактики вирусных гепатитов и СПИД ФБУН Хабаровский НИИ эпидемиологии и микробиологии Роспотребнадзора, тел. (4212) 46-18-54, e-mail: dvaids@mail.ru