

НАУЧНАЯ СЕССИЯ ОБЩЕГО СОБРАНИЯ ЧЛЕНОВ РАН
“РОЛЬ НАУКИ В ПРЕОДОЛЕНИИ ПАНДЕМИЙ
И ПОСТКРИЗИСНОМ РАЗВИТИИ ОБЩЕСТВА”

КОРОНАВИРУСНЫЕ ИНФЕКЦИИ ЖИВОТНЫХ:
РИСКИ ПРЯМЫХ И ОБРАТНЫХ ЗООНОЗОВ

© 2022 г. И. М. Донник^{a,*}, И. А. Чвала^{b,**}, Л. К. Киш^{c,***}, А. М. Ермаков^{d,****}

^a Российская академия наук, Москва, Россия

^b Федеральный центр охраны здоровья животных – ВНИИ защиты животных, Владимир, Россия

^c Всероссийский государственный центр качества и стандартизации лекарственных средств для животных и кормов, Москва, Россия

^d Донской государственный технический университет, Ростов-на-Дону, Россия

*E-mail: imdonnik@presidium.ras.ru

**E-mail: chvala@arriah.ru

***E-mail: vgnki@fsvps.gov.ru

****E-mail: reception@donstu.ru

Поступила в редакцию 31.01.2022 г.

После доработки 10.02.2022 г.

Принята к публикации 25.02.2022 г.

В статье анализируются публикации по коронавирусным инфекциям животных, имеющим наибольший эмерджентный потенциал, а также официальные данные Всемирной организации здравоохранения животных (МЭБ) о случаях заражения животных COVID-19.

Как и большинство инфекционных заболеваний, общих с человеком, коронавирусные инфекции впервые были обнаружены у животных. Благодаря повышенному по сравнению с другими вирусами темпу репликации и рекомбинаторной активности в геноме коронавирусов чаще происходят мутации, способствующие приобретению новых качеств с целью закрепления в организме хозяина. Примеры межвидовой трансмиссии – не только опасные для человека SARS-CoV, MERS-CoV и SARS-CoV-2, но и коронавирусы сельскохозяйственных и домашних животных, между которыми присутствует генетическое родство. Известно несколько случаев проявления у зоопарковых, диких, домашних и сельскохозяйственных животных симптомов, характерных для COVID-19, и идентификации у них генома вируса SARS-CoV-2. Широко обсуждается вопрос межвидовой трансмиссии коронавирусных инфекций, в особенности обратного зооноза SARS-CoV-2 от животных к человеку. Согласно заключениям множества исследователей, в том числе экспертов МЭБ, прямая доказательная база заражения COVID-19 человека от животных отсутствует. Однако людям с подозрением на COVID-19 и с подтверждённым диагнозом всё-таки рекомендуется изолироваться не только от людей, но и от животных. Во ВНИИ защиты животных разрабатывается ряд методов специфической профилактики, диагностики и иммунизации от широкого спектра коронавирусных инфекций.

Ключевые слова: коронавирусы, животные, вирусоносительство, SARS-CoV, распространение COVID-19, коронавирусные инфекции животных, эмерджентные вирусы, межвидовая трансмиссия, вакцина коронавирусная, иммунопрофилактика.

DOI: 10.31857/S0869587322080035

Коронавирусы (Coronaviridae – CoV) – семейство патогенных вирусов, поражающих человека

ДОННИК Ирина Михайловна – академик РАН, вице-президент РАН. ЧВАЛА Илья Александрович – кандидат ветеринарных наук, заместитель директора по научно-исследовательской работе ВНИИЗЖ. КИШ Леонид Карольевич – кандидат ветеринарных наук, директор ВГНКИ. ЕРМАКОВ Алексей Михайлович – доктор биологических наук, декан факультета биоинженерии и ветеринарной медицины ДГТУ.

и животных и вызывающих заболевания дыхательной, желудочно-кишечной и нервной систем различной степени тяжести. Семейство Coronaviridae – одно из трёх семейств РНК-вирусов в порядке Nidovirales. Остальные два семейства в этом порядке – Arteriviridae (вирусы птиц) и Roniviridae (вирусы насекомых). Семейство CoV включает два подсемейства: Coronavirinae, которое подразделяется на четыре рода (*Alphacoronavirus*, *Betacoronavirus*, *Gammacoronavirus* и *Deltacoronavi-*

rus, делящиеся на ряд подродов), и *Torovirinae*, состоящее из двух родов (*Torovirus* и *Bafinivirus*).

История изучения коронавирусов началась в 1930-х годах, когда у цыплят с признаками поражения респираторной системы был обнаружен микроорганизм, впоследствии названный вирусом инфекционного бронхита (*Gammacoronavirus*). В настоящее время в различных популяциях домашних и диких животных описано множество коронавирусов, относящихся к 4 родам, вызывающих заболевание различной степени тяжести. До недавнего времени 7 из 11 видов альфакоронавирусов, классифицированных Международным комитетом по систематике вирусов (ICTV), и 4 из 9 видов бетакоронавирусов были идентифицированы только у летучих мышей. Таким образом, летучие мыши, вероятно, являются их основными естественными резервуарами. Периодически систематика коронавирусных инфекций дополняется, как, например, в случае с SARS-CoV-2.

Альфа- и бетакоронавирусы могут вызывать тяжёлые заболевания и протекать в острой форме у домашних животных. К альфакоронавирусам животных относят вирусы трансмиссивного гастроэнтерита свиней (TGEV), эпидемической диареи свиней (PEDV), респираторный коронавирус свиней (PRCV), кишечный коронавирус кошек (FECV), недавно появившийся коронавирусный синдром острой диареи свиней (SADS-CoV). К бетакоронавирусам относят патогены буйволов (BuCoV), лошадей (ECoV), кроликов (RbCoV), крупного рогатого скота (BCoV), респираторный коронавирус собак (RCoV) и др. Гаммакоронавирусы (вирус инфекционного бронхита кур (IBV), коронавирусы дельфинов и китов (BdCoV и BwCoV), индеек (TCoV) и дельтакоронавирусы (коронавирус свиней – PDCoV) поражают птиц и млекопитающих. Благодаря уникальному механизму репликации CoV наблюдается высокая частота возникновений генетических мутаций, что в совокупности обеспечивает способность CoV к быстрой адаптации к новым хозяевам и экологическим нишам [1, 2]. Животные-носители вовлечены в глобальную экосистему, в том числе в качестве основополагающих звеньев зоонозных вирусных инфекций – первичных и вторичных резервуаров [3, 4]. Наибольшим эмерджентным зоонозным потенциалом обладают бетакоронавирусы SARS-CoV, MERS-CoV и SARS-CoV-2. К их возникновению и распространению причастны как домашние, так и дикие животные, в частности летучие мыши [5]. Особенности антивирусных иммунных реакций этих животных создали удобный фундамент для интенсивного развития прародителей трёх вышеперечисленных вирусов [6].

На данный момент перед научным сообществом стоит задача разработки стратегии предот-

вращения потенциальной четвёртой вспышки новой коронавирусной инфекции, что весьма вероятно с учётом недостаточности изучения экологии как коронавирусов, так и потенциальных носителей инфекции в дикой природе. Представители отряда Chiroptera (рукокрылые) причастны к возникновению множества эпидемиологических вспышек зоонозных вирусных инфекций, а также общих для других животных и людей. Среди человеческих вирусов, предшественники которых замечены у этих животных, выделяют филовирусы (Эбола и Марбург) [7, 8], парамиксовирусы (Нипах, Хендра) [9] и, конечно, CoV [10]. Уже установлено свыше 30 видов CoV, для которых рукокрылые – природный резервуар [11]. Эти животные – единственные млекопитающие, способные на длительные перелёты, что повышает число контактов с другими животными [12].

До начала 2000-х годов коронавирусы считались актуальными для ветеринарии, но не для здравоохранения. Идентификация в 2002 г. вируса тяжёлого острого респираторного синдрома (SARS-CoV – Severe acute respiratory syndrome-related coronavirus) и эпидемическое распространение инфекции в Китае изменили мнение вирусологов. Источником инфекции для заражения людей стали гималайские циветы (у циветы и енотовидной собаки выделен SARS-подобный CoV, гомологичный SARS-CoV на 99.8%) [13]. Успешное экспериментальное заражение циветы позволило считать их резервуаром SARS-CoV. Предшественник SARS-CoV ранее был обнаружен в популяции китайских рыжих подковоносовых летучих мышей, которую следует рассматривать как природный резервуар болезни. Летучие мыши считаются идеальными инкубаторами для новых патогенных вирусов, в том числе CoV, так как имеют бессимптомное вирусоносительство, обусловленное ограниченными ответными иммунно-воспалительными реакциями. При попадании вирусов в организм у большинства млекопитающих активируются провоспалительные цитокины, что приводит к воспалительным заболеваниям и летальному исходу [14, 15].

Вторая вспышка с участием животных ранее неизвестной коронавирусной инфекции ближневосточного респираторного синдрома (MERS-CoV, *Betacoronavirus*) была зарегистрирована в 2012 г. в Саудовской Аравии. Природный резервуар – однопородный верблюд (выделен MERS-CoV, на 100% гомологичный тому, что был у людей). В 2014–2015 гг. на основании 1309 образцов ректальных и назальных мазков, отобранных у верблюдов, были обнаружены два представителя рода *Betacoronavirus* (MERS-CoV и HKU23-CoV) и один представитель рода *Alphacoronavirus*, которые оказались генетически гомологичны CoV, выявленному ранее у альпака *Vicugna pacos* в США в 2007 г., и HCoV-229E – у человека [16].

Верблюдовые – идеальный промежуточный хозяин зоонозных инфекций за счёт тесного повторяющегося контакта с человеком. Одногорбые верблюды являются резервуаром 37 зоонозных инфекций, 13 – вирусной природы.

В декабре 2019 г. в городе Ухань китайской провинции Хубэй начались работы по идентификации вирусного агента SARS-CoV-2, имеющего ряд генетических и фенотипических сходств с SARS-CoV [17, 18]. Группа исследователей провела обширное экспериментальное исследование. В него включили множество разных видов мелких домашних и сельскохозяйственных животных, которым интраназально инокулировали 10^5 бляшкообразующих единиц вируса SARS-CoV-2. Результаты вызвали множество вопросов о возможности участия мелких домашних животных, в частности кошек, в путях трансмиссии SARS-CoV-2 [18]. Обнаружено, что 15% образцов плазмы кошек, взятых во время вспышки COVID-19, были серопозитивны по отношению к домену связывания рецептора SARS-CoV-2, что указывало на их возможное инфицирование. Наибольший титр нейтрализации был также отмечен у трёх кошек, хозяева которых болели COVID-19. Однако исследованные в марте–мае 2019 г. 39 образцов плазмы были отрицательные [19]. Данный экспериментальный путь заражения неестественен, так как вероятность возникновения реальных условий, при которых напрямую интраназально будет введена экстремально большая доза вирусного патогена животным, крайне низка. Получены данные лишь о возможности использования кошек и хорьков в качестве модельных животных, но не более того [20].

В настоящее время одна из самых обсуждаемых тем – участие домашних животных-компаньонов в цепи трансмиссии эмерджентных коронавирусных инфекций, поскольку эти животные находятся в тесном контакте с человеком. Пока не существует достаточной доказательной базы, что мелкие домашние животные задействованы в возникновении и распространении эмерджентных CoV. Они могут играть важную роль в качестве промежуточных хозяев, которые обеспечивают передачу вируса от естественных хозяев к человеку. Кроме того, сами домашние животные могут заболевать при инфицировании патогенами, переносимыми летучими мышами или близкородственными коронавирусами: геномные последовательности, очень похожие на вирус эпидемической диареи свиней (PEDV), были обнаружены у летучих мышей, а коронавирусный синдром острой диареи свиней (SADS-CoV), вероятно, появился в результате передачи коронавируса от летучих мышей к свиньям (первый случай произошёл в 2016 г. в Китае).

В период пандемии COVID-19, обусловленной передачей инфекции от человека человеку, случаи заражения животных SARS-CoV-2 пока достаточно редки, однако их количество и спектр инфицированных животных продолжают расти. В мире зарегистрировано 625 случаев среди животных, затрагивающих 17 видов в 32 странах. Первый случай инфицирования установлен в Гонконге в феврале 2020 г., когда у собаки, проживавшей с инфицированным владельцем, был выявлен вирус SARS-CoV-2, инфекция протекала бессимптомно. Второй случай зафиксирован в марте 2020 г. в Бельгии у кошки с признаками поражения респираторного и желудочно-кишечного трактов. Животное принадлежало пациенту, инфицированному COVID-19.

Следующим событием, подтвердившим возможность заражения разных видов животных, стало обнаружение инфекции COVID-19 у 5 тигров и 3 львов в двух вольерах зоопарка в США. Если 27.03.2020 г. заболел один из тигров, то уже к 03.04.2020 г. заболели остальные тигры и львы. У них отмечались сухой кашель, хрипы, потеря аппетита (одно животное). Тигры и львы были изолированы, заболевание других животных не выявлено. В течение нескольких дней их состояние было стабильным с улучшениями. Предположительно заражение произошло от одного из работников зоопарка – бессимптомного носителя вируса. В апреле 2020 г. компетентное ведомство Нидерландов сообщило о заражении норок в зверохозяйствах и о подозрении заражения от них людей. В последующие месяцы ряд стран заявили об обнаружении вируса SARS-CoV-2 у пушных зверей в звероводческих хозяйствах (Дания, Испания, Греция, Польша и др.).

Несмотря на относительно небольшое количество случаев обнаружения инфекции в 2020–2021 гг., по мере проведения надзорных мероприятий и лабораторных исследований неуклонно увеличивается число вспышек заболевания. Так, только за декабрь 2021 г. во Всемирную организацию здравоохранения животных (МЭБ) поступили срочные сообщения о выявлении вируса SARS-CoV-2 (<https://www.oie.int/app/uploads/2022/01/sars-cov-2-situation-report-8.pdf>): 1 из Канады (белохвостый олень), 1 из Колумбии (лев), 1 из Хорватии (рысь, лев), 2 из Дании (львы), 1 из Финляндии (кошка), 2 из Польши (американские норки), 1 из Сингапура (львы), 3 из Швейцарии (кошки и собаки), 1 из Таиланда (кошки и собаки), 2 из Великобритании (собака и тигры), 1 из США (рысь и тигры). Особые опасения у вирусологов вызывают случаи обнаружения инфекции у диких животных (норки, олени), в популяции которых крайне сложно проведение противоэпизоотических мероприятий. Формирование природных очагов и, возможно, эндемичности заболевания COVID-19 на ограниченных территориях среди

диких животных станет постоянной угрозой для сельскохозяйственных животных и человека.

У собак *Canis lupus familiaris* установлены два CoV: *Alphacoronavirus*, вызывающий воспалительные кишечные заболевания, и *Betacoronavirus*, поражающий респираторные органы [21, 22]. У обоих вирусов наблюдаются высокая репликационная активность и закономерное стремительное эволюционное развитие. Собачий кишечный CoV обнаружили в 1971 г. в Германии у служебных собак с острым вирусным энтеритом [23]. Собачий респираторный CoV выявлен в 2003 г. в Великобритании. Установлено близкое родство собачьего респираторного CoV с CoV крупного рогатого скота и HCoV-OC43 [24]. Удалось экспериментально воспроизвести инфекцию у щенков с помощью CoV крупного рогатого скота [25]. На основании данных о гомологичности между CoV разных видов можно предположить, что собаки, как и кошки, участвуют в межвидовой трансмиссии этих вирусов. Однако ряд исследователей установили, что в г. Ухань собаки оказались невосприимчивыми к SARS-CoV-2 при интраназальной инокуляции экстремально высокого количества бляшкообразующих единиц вируса [18]. За несколько месяцев пандемии у собак провинции Хубэй не идентифицировали SARS-подобных CoV и не обнаружили антител к этим вирусам, то есть собаки не задействованы в трансмиссии SARS-CoV-2, и даже возможность их носительства в качестве биологического тупика крайне маловероятна.

Некоторые авторы убеждены, что если инфицирование SARS-CoV-2 кошек подтвердится, то эти животные станут для вируса биологическим тупиком. Для критического обсуждения факта носительства SARS-CoV-2 и его трансмиссии кошками необходимо проведение полномасштабного когортного клинического исследования, притом слепого и рандомизированного, что исключит влияние человеческого фактора на результаты, поскольку неверная их интерпретация может привести к необратимым последствиям. Кроме того, необходимо применить методы обнаружения субгеномной РНК вируса, что с наибольшей вероятностью укажет на факт репликации SARS-CoV-2 в клетках животных.

Предполагается, что развитие SARS-CoV по сравнению с MERS-CoV произошло намного стремительнее из-за вмешательства человека в дикую природу [26–28]. Невозможно предугадать вектор генетического развития CoV, что представляет опасность возникновения вируса с неизвестными свойствами. Кроме того, в результате бесконтрольной трансмиссии CoV не успевает адаптироваться к какому-либо одному животному, что не снижает его способность к преодолению межвидового барьера и не стабилизирует ре-

пликационную активность, приобретённую благодаря рукокрылым [29]. Предложены два сценария возникновения эмерджентных CoV, различающихся степенью человеческого вмешательства в дикую природу.

Первый сценарий не подразумевает выраженного влияния людей на цепь трансмиссий CoV, а именно преднамеренного вторжения в жизнедеятельность диких животных, приводящего к встрече видов, ареалы которых в естественных условиях не пересекаются. Достоверно известно, что MERS-CoV циркулировал в популяции одногорбых верблюдов в течение десятилетий, что подтверждается меньшим генетическим сродством с потенциальными предшественниками CoV летучих мышей (75–87%) по сравнению с SARS-CoV (95%) [26–28]. Вирус MERS-CoV недавно попал в организм человека, что объясняет его низкую адаптацию к новому хозяину, выражающуюся в сравнительно малой способности к трансмиссии между людьми [30]. Коронавирусы животных представляют эпидемиологическую опасность ввиду их повышенной способности к межвидовой трансмиссии, репликационной и рекомбинаторной активности. У множества видов обнаруживаются гомологичные коронавирусы с общими качествами, что указывает на их непрерывное эволюционное развитие.

Второй сценарий предполагает, что наибольший вклад в создание условий для возникновения новых эмерджентных коронавирусов вносит человек посредством вторжения в природу, изъятия диких животных из их ареала, обеспечения контактов между видами, которые в естественных условиях никогда не встречаются, и закономерного создания новых трансмиссионных путей коронавирусов между дикими животными и человеком. Группы экспертов МЭБ констатировали, что доказательств передачи вируса, вызывающего COVID-19 от животных человеку, не существует. Однако инфицированным людям необходимо ограничить контакты с животными. В случае инфицирования владельца желательно передать домашних животных на содержание родственникам или изолировать их в отдельном помещении, строго соблюдая при этом правила личной гигиены. Домашних питомцев, проживающих вместе с инфицированными SARS-CoV-2 людьми, следует содержать в закрытых помещениях, а контакт с другими животными должен быть исключён.

В России главным научным учреждением, занимающимся инфекциями у животных, является Федеральный центр охраны здоровья животных – ВНИИ защиты животных Россельхознадзора (ВНИИЗЖ). В 1995 г. учреждению был присвоен статус Региональной референтной лаборатории МЭБ по ящуру для стран Восточной Европы, Центральной Азии и Закавказья; в 1997 – Центра

МЭБ по сотрудничеству в области диагностики и контроля болезней животных для стран Восточной Европы, Центральной Азии и Закавказья. В 2018 г. ВНИИЗЖ стал координатором стран СНГ по бешенству, референтной лабораторией МЭБ по гриппу птиц, референтной лабораторией МЭБ по болезни Ньюкасла. В 2019 г. институту присвоен статус координатора стран СНГ по гриппу птиц и болезни Ньюкасла. В 2021 г. подана заявка на статус Референтного центра ФАО по зоонозным коронавирусам.

Основными достижениями последних двух лет стала разработка комплекса средств и методов диагностики и профилактики COVID-19 животных:

- Методические рекомендации по обнаружению РНК вируса SARS-CoV-2 методом ПЦР-РВ (21.03.2020 г.);

- нормативно-техническая документация на “Тест-систему для обнаружения РНК вируса SARS-CoV-2 в биоматериале от животных, пищевых продуктах и объектах окружающей среды методом ОТ-ПЦР” (04.04.2020 г.);

- Методические рекомендации по отбору, хранению, транспортировке проб биоматериала животных для лабораторных исследований по выявлению возбудителя COVID-19 (на основании данных ФАО и МЭБ, 27.05.2021 г.);

- Методические рекомендации по выявлению антител к вирусу SARS-CoV-2 в сыворотках крови восприимчивых животных иммуноферментным методом (22.01.2021 г.);

- нормативно-техническая документация на “Диагностический набор для выявления антител к вирусу SARS-CoV-2 в сыворотках крови восприимчивых животных в ИФА” (28.12.2021 г.).

Результаты тестирования диагностических препаратов доказали их высокую эффективность. Так, специфичность и чувствительность разработанного метода иммуноферментного анализа относительно реакции нейтрализации для поствакцинальных сывороток составили 100 и 92,6% соответственно [31]. При содействии Россельхознадзора были реализованы мониторинговые программы в популяциях пушных зверей (норка, соболь, хорь) на 34 зверофермах, в 36 животноводческих хозяйствах (крупный и мелкий рогатый скот, свиньи, птица), 274 частных домовладениях, контактных зоопарках. Всего исследовано 1773 пробы биоматериала животных. Геном вируса SARS-CoV-2 был выявлен у кошки в Тюменской области.

В связи с ухудшением эпидемической ситуации, выявлением инфицированных животных, в том числе множественными вспышками болезни в популяции норок в условиях звероферм в ряде стран мира, актуальной стала задача разработки вакцины против COVID-19 животных. При создании вакцины был применён ветеринарный

опыт, накопленный в отношении иных коронавирусных инфекций животных. Одним из требований к вакцине была её универсальность, то есть возможность применения для разных видов животных. На начальном этапе во ВНИИЗЖ изготовлено 8 экспериментальных образцов, но наилучшие показатели отмечены у цельновирионного инактивированного препарата, где в качестве адъюванта использовалась гидроокись алюминия. Двукратная иммунизация с интервалом в 21 сутки позволила индуцировать выработку напряжённого иммунитета длительностью не менее 6 месяцев. Регистрационное удостоверение на вакцину против коронавирусной инфекции (COVID-19) плотоядных животных сорбированную инактивированную “Карнивак-Ков” было выдано 26 марта 2021 г. К особенностям препарата относятся:

- вакцина представляет собой цельновирионный инактивированный препарат, обеспечивающий полный спектр иммунологической защиты против возбудителя SARS-CoV-2;

- используемый адъювант способствует выработке активного иммунного ответа, обладая при этом низкой реактогенностью;

- целевые животные – кошки, собаки, все виды пушных зверей (потенциально – иные виды теплокровных животных);

- прививная доза 1 мл;

- ревакцинация через 21 день;

- продолжительность иммунитета не менее 6 месяцев;

- применение вакцины не требует особых условий и мер предосторожности.

С учётом прогнозирования ситуации по COVID-19 животных в планы работ ВНИИЗЖ включены: проведение мониторинговых исследований среди групп животных высокого риска заражения; изучение свойств вирусов при их обнаружении (антигенность, иммуногенность, вирулентность, тропизм к различным культурам и др.); совершенствование методов лабораторной диагностики и средств специфической профилактики; образовательная деятельность и издание методических материалов; участие в международных проектах по изучению коронавирусов, в том числе МАГАТЭ/ФАО.

Итак, коронавирусные инфекции представляют наибольшую эмерджентную опасность за счёт непредсказуемых мутаций и межвидовых трансмиссий. В настоящий момент, согласно МЭБ, отсутствует доказательная база заражения COVID-19 человека от животных, тем не менее человеку с коронавирусной инфекцией рекомендуется ограничить контакт не только с другими людьми, но и с домашними животными для исключения всех возможных рисков межвидовой трансмиссии.

Одну из ведущих ролей в контроле будущих эмерджентных инфекций, в том числе коронавирусных, должен играть ветеринарный контроль и иммунизация животных при помощи вакцинных препаратов.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Часть работы выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-04-60263.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ji W., Wang W., Zhao X. et al. Cross-species transmission of the newly identified coronavirus 2019-nCoV // *J. Med. Virol.* 2020. № 4. P. 433–440.
2. Lu R., Zhao X., Li J., Niu P. et al. Genomic characterisation and epidemiology of 2019 novel coronavirus: implications for virus origins and receptor binding // *Lancet.* 2020. № 10224. P. 565–574.
3. Omrani A.S., Al-Tawfiq J.A., Memish Z.A. Middle East respiratory syndrome coronavirus (MERS-CoV): animal to human interaction // *Pathog. Glob. Health.* 2015. № 8. P. 354–362.
4. Shi W., Li J., Zhou H., Gao G.F. Pathogen genomic surveillance elucidates the origins, transmission and evolution of emerging viral agents in China // *Sci. China Life Sci.* 2017. № 12. P. 1317–1330.
5. Popov I.V., Mazanko M.S., Kulaeva E.D. et al. Gut microbiota of bats: pro-mutagenic properties and possible frontiers in preventing emerging disease // *Sci. Rep.* № 1. P. 21075.
6. Li X., Luk H.K.H., Lau S.K.P., Woo P.C.Y. Human Coronaviruses: General Features // *Ref. Mod. Biomed. Sci.* 2019. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801238-3.95704-0>
7. Goldstein T., Anthony S.J., Gbakima A. et al. The discovery of Bombali virus adds further support for bats as hosts of ebolaviruses // *Nat. Microbiol.* 2018. № 10. P. 1084–1089.
8. Forbes K.M., Webala P.W., Jääskeläinen A.J. et al. Bombali Virus in Mops condylurus Bat, Kenya // *Emerg. Infect. Dis.* 2019. № 5. P. 955–957.
9. Drexler J.F., Corman V.M., Müller M.A. et al. Bats host major mammalian paramyxoviruses // *Nat. Commun.* 2012. V. 3. P. 796.
10. Ye Z.W., Yuan S., Yuen K.S. et al. Zoonotic origins of human coronaviruses // *Int. J. Biol. Sci.* 2020. № 10. P. 1686–1697.
11. Wong A.C.P., Li X., Lau S.K.P., Woo P.C.Y. Global Epidemiology of bat coronaviruses // *Viruses.* 2019. № 2. P. 174.
12. Hawkins J.A., Kaczmarek M.E., Müller M.A. et al. A metaanalysis of bat phylogenetics and positive selection based on genomes and transcriptomes from 18 species // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2019. № 23. P. 11351–11360.
13. Guan Y., Zheng B.J., He Y.Q. et al. Isolation and characterization of viruses related to the SARS coronavirus from animals in southern China // *Science.* 2003. № 5643. P. 276–278.
14. Tseng C.T., Sbrana E., Iwata-Yoshikawa N. et al. Immunization with SARS coronavirus vaccines leads to pulmonary immunopathology on challenge with the SARS virus // *PLoS One.* 2012. № 4. P. e35421.
15. Li W., Shi Z., Yu M. et al. Bats are natural reservoirs of SARS-like coronaviruses // *Science.* 2005. № 5748. P. 676–679.
16. Sabir J.S., Lam T.T., Ahmed M.M. et al. Co-circulation of three camel coronavirus species and recombination of MERS-CoVs in Saudi Arabia // *Science.* 2016. № 6268. P. 81–84.
17. Gorbalenya A.E., Baker S.C., Baric R.S. et al. The species Severe acute respiratory syndrome-related coronavirus: classifying 2019-nCoV and naming it SARS-CoV-2 // *Nat. Microbiol.* 2020. № 4. P. 536–544.
18. Shi J., Wen Z., Zhong G. et al. Susceptibility of ferrets, cats, dogs, and other domesticated animals to SARS-coronavirus 2 // *Science.* 2020. V. 368. № 6494. P. 1016–1020.
19. Zhang Q., Zhang H., Gao J. et al. A serological survey of SARS-CoV-2 in cat in Wuhan // *Emerg. Microb. Infect.* 2021. № 1. P. 2013–2019.
20. Haagmans B.L., van den Brand J.M., Provacia L.B. et al. Asymptomatic Middle East respiratory syndrome coronavirus infection in rabbits // *J. Virol.* 2015. № 11. P. 6131–6135.
21. Ermakov A., Lipilkina T., Lipilkin P., Popov I. Feline coronavirus infection // *E3S Web of Conferences.* 2021. V. 273. P. 02025.
22. Lu S., Wang Y., Chen Y. et al. Discovery of a novel canine respiratory coronavirus support genetic recombination among betacoronavirus1 // *Virus. Res.* 2017. V. 237. P. 7–13.
23. Binn L.N., Lazar E.C., Keenan K.P. et al. Recovery and characterization of a coronavirus from military dogs with diarrhea // *Proc. Annu. Meet. US Anim. Health. Assoc.* 1974. V. 78. P. 359–366.
24. Erles K., Brownlie J. Canine respiratory coronavirus: an emerging pathogen in the canine infectious respiratory disease complex // *Vet. Clin. North Am. Small Anim. Pract.* 2008. № 4. P. 815–825.
25. Kaneshima T., Hohdatsu T., Hagino R. et al. The infectivity and pathogenicity of a group 2 bovine coronavirus in pups // *J. Vet. Med. Sci.* 2007. № 3. P. 301–303.
26. Donnik I.M., Popov I.V., Sereda S.V. et al. Coronavirus Infections of Animals: Future Risks to Humans // *Biol. Bull.* 2021. № 1. P. 26–37.
27. Lau S.K.P., Zhang L., Luk H.K.H. et al. Receptor usage of a novel bat lineage C betacoronavirus reveals evolution of Middle East respiratory syndrome-Related coronavirus spike proteins for human dipeptidyl peptidase 4 binding // *J. Infect. Dis.* 2018. № 2. P. 197–207.
28. Luo C.M., Wang N., Yang X.L. et al. Discovery of novel bat coronaviruses in South China that use the same receptor as Middle East respiratory syndrome coronavirus // *J. Virol.* 2018. № 13. P. e00116–00118.
29. Lam T.T., Jia N., Zhang Y.W. et al. Identifying SARS-CoV-2-related coronaviruses in Malayan pangolins // *Nature.* 2020. № 7815. P. 282–285.
30. Petrosillo N., Viceconte G., Ergonul O. et al. COVID-19, SARS and MERS: are they closely related? // *Clin. Microbiol. Infect.* 2020. № 6. P. 729–734.
31. Волкова М.А., Зиняков Н.Г., Ярославцева П.С. и др. Разработка тест-системы для выявления антител к вирусу SARS-CoV-2 в сыворотках крови восприимчивых животных // *Ветеринария сегодня.* 2021. № 2. С. 97–102.