

Науковий вісник Львівського національного університету
ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького.

Серія: Ветеринарні науки

Scientific Messenger of Lviv National University
of Veterinary Medicine and Biotechnologies.

Series: Veterinary sciences

ISSN 2518–7554 print

ISSN 2518–1327 online

doi: 10.32718/nvlvet10709

<https://nvlvet.com.ua/index.php/journal>

UDC 619:616-084+578.834:574:001.4

Coronaviruses: modern taxonomy and research chronology

O. S. Kalinina¹✉, I. K. Avdosieva²

¹Stepan Gzhytskyi National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies Lviv, Ukraine

²State Scientific Research Control Institute of Veterinary Medicinal Products and Feed Additives, Lviv, Ukraine

Article info

Received 21.06.2022

Received in revised form

21.07.2022

Accepted 22.07.2022

Stepan Gzhytskyi National
University of Veterinary Medicine
and Biotechnologies Lviv,
Pekarska Str., 50, Lviv,
79010, Ukraine.
Tel.: +38-096-483-67-86
E-mail: kalininaos@ukr.net

State Scientific Research Control
Institute of Veterinary Medicinal
Products and Feed Additives,
Donetska Str., 11, Lviv,
79019, Ukraine.
Tel.: +38-098-738-13-17
E-mail: irena361@i.ua

Kalinina, O. S., & Avdosieva, I. K. (2022). Coronaviruses: modern taxonomy and research chronology. Scientific Messenger of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Veterinary sciences, 24(107), 49–57. doi: 10.32718/nvlvet10709

The classification of coronaviruses began in 1968 when five viruses (IBV, MHV, B814, 229E, and OC43) were united into an independent group, “coronaviruses”, based on the characteristic morphology of the virions. In 1971, the genus *Coronavirus* was formed, and in 1975, the family *Coronaviridae*, which in 1996 was included in the order *Nidovirales*. In 2009, the *Coronaviridae* family was divided into subfamilies. In 2018, new taxa of viruses were created – region, suborder, and subgenus, and in 2019 – kingdom, type, and class. According to the International Committee on Taxonomy of Viruses, issue No. 37 of 07.2021 (ratification of 03.2022), the family *Coronaviridae* belongs to the region *Riboviria*, kingdom *Orthornavirae*, phylum *Pisuviricota*, class *Pisoniviricetes*, order *Nidovirales*, suborder *Cornidovirineae*. The *Coronaviridae* family includes 54 viruses, which are grouped into three subfamilies (*Letovirinae*, *Orthocoronavirinae*, *Pitovirinae*), six genera (*Alphatovirus*, *Alphacoronavirus*, *Betacoronavirus*, *Deltacoronavirus*, *Gammacoronavirus*, *Alphapirnavirus*) and 28 subgenera. Representatives of the most numerous subfamily *Orthocoronavirinae* infect various species of mammals and birds, causing various pathologies: respiratory and intestinal infections, polyserositis, myocarditis, hepatitis, nephritis, neuroinfections, immunopathology. In particular, viruses that cause infectious bronchitis in chickens, transmissible gastroenteritis in pigs, epidemic diarrhea in pigs, encephalomyelitis in pigs, coronavirus infection in cattle, and epizootic catarrhal gastroenteritis in minks are relevant for veterinary practice. The natural reservoirs of coronaviruses from the genera *Alphacoronavirus* and *Betacoronavirus* are bats and birds from the genera *Gammacoronavirus* and *Deltacoronavirus*. Particularly dangerous human coronaviruses are SARS-CoV, MERS-CoV and SARS-CoV-2, which cause emergent infections. The circulation of SARS-CoV, MERS-CoV, and SARS-CoV-2 among animals is shown. The natural reservoir of these viruses is bats, and the intermediate hosts for SARS-CoV are Himalayan civets, one-humped camels for MERS-CoV, and pangolins for SARS-CoV-2. The circulation of SARS-CoV-2 among different species of domestic and wild animals leads to the accumulation of mutations, which causes the adaptation of the virus to new hosts and ecological niches and its subsequent introduction into the human population.

Key words: coronaviruses, taxa, pathotypes, *Coronaviridae*, *Alphacoronavirus*, *Betacoronavirus*, *Deltacoronavirus*, *Gammacoronavirus*.

Коронавіруси: сучасна таксономія та хронологія дослідження

O. S. Kalinina¹✉, I. K. Avdosieva²

¹Львівський національний університет ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького, м. Львів, Україна

²Державний науково-дослідний контрольний інститут ветеринарних препаратів та кормових добавок, м. Львів, Україна

Класифікація коронавірусів почалася в 1968 р., коли 5 вірусів (IBV, MHV, B814, 229E і OC43) були об'єднані в самостійну групу “coronaviruses” на основі характерної морфології віріонів. У 1971 р. сформовано рід *Coronavirus*, а в 1975 р. – родину *Coronaviridae*, яка в 1996 р. увійшла до порядку *Nidovirales*. У 2009 р. родину *Coronaviridae* поділено на підродини. У 2018 р. ство-

рено нові таксони вірусів – регіон, підпорядок і підрід, а в 2019 р. – царство, тип і клас. За інформацією Міжнародного комітету з таксономії вірусів випуску № 37 від 07.2021 р. (ратифікація 03.2022 р.), родина *Coronaviridae* належить до регіону *Riboviria*, царства *Orthornavirae*, типу *Pisuviricota*, класу *Pisoniviricetes*, порядку *Nidovirales*, підпорядку *Cornidovirineae*. Родина *Coronaviridae* налічує 54 види вірусів, які об'єднані в 3 підродини (*Letovirinae*, *Orthocoronavirinae*, *Pitovirinae*), 6 родів (*Alphaletovirus*, *Alphacoronavirus*, *Betacoronavirus*, *Deltacoronavirus*, *Gammacoronavirus*, *Alpharionavirus*) і 28 підродів. Представники найчисленнішої підродини *Orthocoronavirinae* уражають різні види ссавців і птахів, зумовлюючи різноманітну патологію: респіраторні та кишкові інфекції, полісерозит, міокардит, гепатит, нефрит, нейроінфекції, імунопатологію. Зокрема, актуальними для ветеринарної практики є віруси, які спричиняють інфекційний бронхіт курей, трансмісивний гастроентерит свиней, епідемічну діарею свиней, енцефаломієліт свиней, коронавірусну інфекцію великої рогатої худоби, епізоотичний катаральний гастроентерит норок. Природними резервуарами коронавірусів із родів *Alphacoronavirus* і *Betacoronavirus* є рукокрилі, а з родів *Gammacoronavirus* і *Deltacoronavirus* – птахи. Особливо небезпечними коронавірусами людини є *SARS-CoV*, *MERS-CoV* і *SARS-CoV-2*, які спричиняють емерджентні інфекції. Показано циркуляцію *SARS-CoV*, *MERS-CoV* і *SARS-CoV-2* серед тварин. Природним резервуаром цих вірусів є рукокрилі, а проміжними хазяями для *SARS-CoV* – гімалайські цівети, для *MERS-CoV* – одноголові верблюди, для *SARS-CoV-2* – панголіни. Циркуляція *SARS-CoV-2* серед різних видів свійських і диких тварин призводить до накопичення мутацій, що зумовлює адаптацію вірусу до нових хазяїв та екологічних ніш і подальше вкорінення його в людській популяції.

Ключові слова: коронавіруси, МКТВ, таксони, патотипи, *Coronaviridae*, *Alphacoronavirus*, *Betacoronavirus*, *Deltacoronavirus*, *Gammacoronavirus*.

Класифікація коронавірусів почалася в 1968 р., коли 5 вірусів (збудників інфекційного бронхіту курей, гепатиту мишей і гострих респіраторних захворювань людини) були виділені в самостійну групу “*coronaviruses*” на основі характерної морфології віріонів (Almeida et al., 1968). У 1971 р. Міжнародний комітет із таксономії вірусів (МКТВ) сформував рід *Coronavirus*, а в 1975 р. – родину *Coronaviridae*, яка в 1996 р. увійшла до порядку *Nidovirales*. У 2009 р. родину *Coronaviridae* поділено на 2 підродини: *Coronavirinae* (перейменовану в 2018 р. на *Orthocoronavirinae*) і *Torovirinae* (переміщену в 2018 р. до родини *Tobamiviridae*). У 2018 р. створено нові таксони вірусів – регіон, підпорядок і підрід, а в 2019 р. – царство, тип і клас.

За останньою інформацією МКТВ випуску № 37 від 07.2021 р. (ратифікація 03.2022 р.), родина *Coronaviridae* належить до регіону *Riboviria*, царства *Orthornavirae*, типу *Pisuviricota*, класу *Pisoniviricetes*, порядку *Nidovirales*, підпорядку *Cornidovirineae*. Родина *Coronaviridae* налічує 54 види вірусів, які об'єднані в 3 підродини (*Letovirinae*, *Orthocoronavirinae*, *Pitovirinae*), 6 родів і 28 підродів (Current ICTV Taxonomy Release).

Найчисленнішою в родині *Coronaviridae* є підродина *Orthocoronavirinae*, яка поділена на 4 роди (*Alphacoronavirus*, *Betacoronavirus*, *Deltacoronavirus*, *Gammacoronavirus*) і 26 підродів. Представники підродини *Orthocoronavirinae* уражають ссавців і птахів. Підродина *Letovirinae* створена в 2018 р., має 1 рід (*Alphaletovirus*), 1 підрід (*Milecovirus*) та 1 вид (*Microhyala letovirus* 1, уражає вузькоротих квакш). Підродина *Pitovirinae* створена в 2021 р., має 1 рід (*Alpharionavirus*), 1 підрід (*Samovirus*) та 1 вид (*Alpharionavirus bona*, уражає тихоокеанських лососів). Поява в родині *Coronaviridae* коронавірусів земноводних і риб порушила її екологічну цілісність, набуту в 2018 р. після виключення з неї підродини *Torovirinae*, що містила віруси риб (Current ICTV Taxonomy Release).

Термін “коронавірус” (від лат. *corona*) був прийнятий у 1968 р. у зв'язку зі своєю морфологією віріонів (Almeida et al., 1968). Віріони плеоморфні, частіше сферичної форми, діаметром 80–220 нм. Вони містять одониткову позитивну РНК, оточену спіра-

льним капсидом і зовнішньою ліпопротеїновою оболонкою. Завдяки булавоподібним пепломерам цієї оболонки на негативно контрастованих електронних мікрофотографіях віріони немовби огорнуті сонячною короною (рис. 1). До складу пепломерів входить S-протеїн, який забезпечує адсорбцію віріонів на мембранних рецепторах клітин-мішеней (Current ICTV Taxonomy Release).

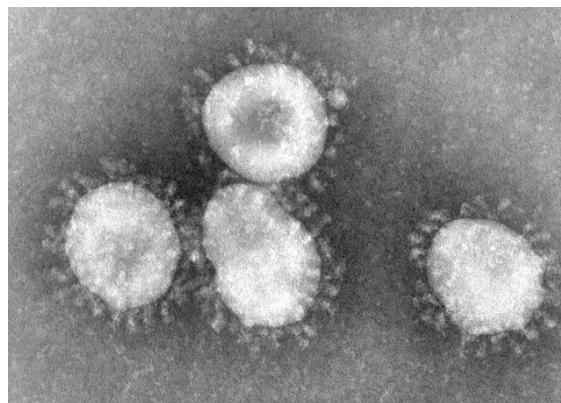


Рис. 1. Коронавірус людини 229E (Murphy F. A., 1975)

Дослідження коронавірусів почалося в 1931 р., коли американські ветеринарні лікарі А. Ф. Schalk та М. С. Hawn описали “нове респіраторне захворювання” в курчат (Schalk & Hawn, 1931) – інфекційний бронхіт курей. “Новим” це захворювання було названо у зв'язку з необхідністю диференціювати його від зареєстрованого в 1925 р. у США інфекційного ларинготрахеїту птахів, що спричинюється альфагерпесвірусом курячих 1 (*Gallid alphaherpesvirus 1* – *GalHV-1*) з родини *Herpesviridae* (Current ICTV Taxonomy Release).

Вірус інфекційного бронхіту (*Infectious bronchitis virus* – IBV) був виділений у США в 1936 р., а з 2009 р. його видова назва – коронавірус птахів (*Avian coronavirus* – ACoV) (рід *Gammacoronavirus*, підрід *Igacovirus*). ACoV об'єднав раніше самостійні види – коронавірус індиків (*Turkey coronavirus* – TCoV), коронавірус фазанів (*Pheasant coronavirus* – PhCoV), коронавірус голубів (*Pigeon coronavirus* – PCoV), коронавірус качок (*Duck coronavirus* – DCoV) і коронавірус гусей (*Goose coronavirus* – GCoV) (Current ICTV Taxonomy Release).

Природним резервуаром ACoV, ймовірно, є азійські представники родини *Phasianidae* (фазанові) (Bande et al., 2017). ACoV повсюдно поширений у популяціях свійських птахів, здебільшого – курей та індичок. Захворювання висококонтагіозне, характеризується респіраторним, нефрозонефритним і репродуктивним синдромами і завдає птахівництву значних економічних збитків, зумовлених зниженням приросту ваги і несучості та високою летальністю в курчат першого місяця життя (5–25 %, іноді – до 60–90 %) (Schalk & Hawn, 1931; Bande et al., 2017).

У 1946 р. у США уперше описано трансмісивний гастроентерит свиней (Doyle & Hutchings, 1946), а в 1970 р. в Японії був виділений збудник. З 2009 р. сучасна видова назва вірусу трансмісивного гастроентериту (*Transmissible gastroenteritis virus* – TGEV) – альфакоронавірус 1 (*Alphacoronavirus 1* – AlphaCoV-1) (рід *Alphacoronavirus*, підрід *Tegacovirus*) (Current ICTV Taxonomy Release). Захворювання – висококонтагіозне, характеризується катарально-геморагічним гастроентеритом, блюванням, профузною діареєю та високою летальністю (90–100 %) серед поросят до двотижневого віку (Doyle & Hutchings, 1946; Rossen et al., 1994).

У 1986 р. в Бельгії був ізольований споріднений до TGEV респіраторний коронавірус свиней (*Porcine respiratory coronavirus* – PRCV), який на відміну від TGEV уражає здебільшого респіраторний тракт (від верхніх відділів до легенів) (Pensaert et al., 1986). Згодом було встановлено, що PRCV – це не самостійний вид вірусу, а патотип TGEV, який відрізняється делецією 227 амінокислотних залишків у N-кінцевій частині S-протеїну, що бере участь у взаємодії віріонів із мембранними рецепторами клітин-мішеней (Schultze et al., 1996).

До зараження TGEV, окрім свиней, сприйнятливі представники родини *Canidae* (псові), які можуть виділяти вірус із калом (McClurkin et al., 1970). Однак у 1974 р. від собак був виділений власний коронавірус, що спричинює ураження кишечника (Binn et al., 1974). Пізніше цей вірус (як і TGEV) розділено на 2 патотипи, що мають відмінності в амінокислотній послідовності S-протеїну: менш вірулентний коронавірус собак 1 (*Canine coronavirus 1* – CCoV-1) і близький до TGEV більш вірулентний коронавірус собак 2 (*Canine coronavirus 1* – CCoV-2) (Decaro & Buonavoglia, 2008).

Аналогічна ситуація з поділом на патотипи виникла і в коронавірусів, що уражають представників родини *Felidae* (котові): дуже поширений менш вірулентний коронавірус ентериту котів (*Feline enteritis coronavirus* – FECV) та вірус інфекційного перитоніту котів (*Feline infectious peritonitis virus* – FIPV), який трапляється рідше, але спричинює системне летальне захворювання. FIPV є результатом природної мутації FECV *in vivo* внаслідок набуття тропізму до макрофагів, що призводить до смертельного перитоніту (Pedersen et al., 1981). У 2009 р. CCoV-1, CCoV-2, FECV, FIPV, PRCV і TGEV були об'єднані в єдиний вид – AlphaCoV-1 і нині розглядаються як патотипи AlphaCoV-1 (Current ICTV Taxonomy Release).

Подальше дослідження коронавірусів показало, що респіраторний коронавірус собак (*Canine respiratory coronavirus* – CRCoV) є штамом коронавірусу великої рогатої худоби зі зміненим S-протеїном (Lorusso et al., 2009), а пантропний коронавірус собак (*Pantropic canine coronavirus* – PanCCoV) – штамом CCoV-2 (AlphaCoV-1) з єдиною заміною в S-протеїні, а саме: D125N (Decaro et al., 2007).

У 1949 р. описано вірус гепатиту мишей (*Murine hepatitis virus* – MHV) (Bailey et al., 1949), який дуже поширений серед диких, лабораторних і домашніх мишей та зумовлює високу летальність (до 100 %) серед мишенят-сисунців у віваріях (Barthold, 1987). З 2009 р. видова назва вірусу – коронавірус мишей (*Murine coronavirus* – MCoV). (рід *Betacoronavirus*, підрід *Embecovirus*) (Current ICTV Taxonomy Release). До початку XXI століття MCoV був найбільш дослідженим представником родини *Coronaviridae* (поки не з'явилися особливо небезпечні коронавіруси людини – SARS-CoV і MERS-CoV). MCoV спочатку розглядали як спільний для мишей і пацюків, оскільки експериментальна інфекція відтворювалася на пацюках-сисунцях. Однак у 1970 р. описано коронавірус пацюків (*Rat coronavirus* – RtCoV), що спричинює ураження респіраторного тракту, сіалодакріоаденит і 40 % летальність серед новонароджених пацюків (Parker et al., 1970). Відкритий ще в 1948 р. коронавірус пухфіноза (*Puffinosis coronavirus* – PCoV), який уражає звичайних буревісників на південно-західному узбережжі Уельса (Велика Британія) (Nuttall & Harrap, 1982), виявився спорідненим до MCoV і RtCoV. Тепер MCoV включає в себе RtCoV і PCoV як патотипи.

У 1958 р. у канадській провінції Онтаріо серед поросят раннього віку описано енцефаломієліт, що супроводжувався блюванням, запорами, критичним виснаженням і 100 % летальністю (Roe & Alexander, 1958). У 1962 р. канадськими дослідниками ідентифіковано збудник – гемаглютинувальний вірус енцефаломієліту свиней (*Porcine hemagglutinating encephalomyelitis virus* – PHEV) (Greig et al., 1962).

У 1972 р. у США в калі новонароджених телят, хворих з ураженням кишечника і респіраторного тракту, ідентифіковано коронавірус великої рогатої худоби (*Bovine coronavirus* – BCoV) (Stair et al., 1972). У 1999 р. у США в калі лоша, хворих із діарейним синдромом, ідентифіковано споріднений до BCoV коронавірус коней (*Equine coronavirus* – ECoV) (Guy et al., 2000).

З 2009 р. PHEV, BCoV і ECoV об'єднані як патотипи в один вид – бетакоронавірус 1 (*Betacoronavirus 1* – BetaCoV-1) (рід *Betacoronavirus*, підрід *Embecovirus*) (Current ICTV Taxonomy Release).

Перший штам коронавірусу людини (*Human coronavirus* – HCoV) виділили в 1965 р. співробітники відділу гострих респіраторних захворювань Медичного госпіталю в м. Солсбері (Велика Британія). При цьому використано органну культуру трахеї 14–22-тижневого ембріона людини (HETOC), яку заразили назальними змивами хворого хлопчика. Цей штам отримав назву B814 (згідно з маркуванням відповідного змиву) (Tyrrell & Bynoe, 1965). Було встановлено, що ізолят, на відміну від інших відомих респіра-

торних вірусів, не розмножується в одношарових клітинних культурах людини, але передається в пасажах на волонтерах.

У 1966 р. науковці з Чиказького університету (США) опублікували результати ізоляції 5 коронавірусних штамів із дихальних шляхів хворих студентів-медиків. Штам 229Е був адаптований для репродукції в диплоїдній культурі клітин легенів ембріона людини Wi-38 (Hamre & Procknow, 1966).

У 1967 р. американські науковці виділили в організмі культури НЕТОС цілу серію коронавірусних штамів (McIntosh et al., 1967), з яких найбільшу популярність отримав штам ОС43 (Bruckova et al., 1970). Відкриті в ті роки коронавіруси людини вважалися настільки безпечними, що їх навіть пасажували на волонтерах (Callow et al., 1990). Переважна більшість штамів, виділених у 1960–1970 рр., не збереглися у вірусних колекціях, за винятком двох зазначених вище вірусів: *Human coronavirus 229E* (HCoV-229E), (рід *Alphacoronavirus*, підрід *Duvinacovirus*) і *Human coronavirus OC43* (HCoV-OC43), який входить до BetaCoV-1 як патотип (Current ICTV Taxonomy Release).

У 1968 р. 5 вірусів IBV, MHV, B814, 229E і ОС43 об'єднано в групу “coronaviruses” (Almeida et al., 1968), що в 1971 р. отримала статус роду *Coronavirus*, а в 1975 р. – родини *Coronaviridae*, до якої були включені також TGEV, CCoV, PHEV, RtCoV і BCoV (Current ICTV Taxonomy Release).

У 1972 р. у Великій Британії описано у свиней нове захворювання – епідемічну вірусну діарею, подібну до трансмісивного гастроентериту, але з переважним ураженням відлучених поросят (Oldham, 1972). У 1976 р. встановлено, що епідемічна вірусна діарея може уражати свиней усіх вікових груп (Wood, 1977). У 1978 р. бельгійські науковці виявили значну відмінність збудника цього захворювання від TGEV, PRCV і PHEV (Pensaert & de Bouck, 1978). З 1995 р. збудник називається “вірус епідемічної діареї свиней” (*Porcine epidemic diarrhea virus – PEDV*) (рід *Alphacoronavirus*, підрід *Pedacovirus*) (Current ICTV Taxonomy Release). PEDV є одним із найбільш економічно значущих для свинарства вірусів, оскільки спричинює 50 % летальність серед усіх вікових груп тварин із максимумом (до 100 %) у поросят 5–6-тижневого віку, а також значне зниження приросту ваги відгодівельного молодняка (Weng et al., 2016). У 2016 р. корейськими дослідниками встановлено, що 10 % диких кабанів у Республіці Корея інфіковано PEDV. Це свідчить, що, ймовірно, дикі кабани можуть бути природним резервуаром цього вірусу (Lee et al., 2016).

У 1975 р. на звірофермах США серед американських норок уперше зареєстровано епізоотичний катаральний гастроентерит (Larsen & Gorham, 1975). Спочатку захворювання не розглядали як інфекційне, оскільки втрату ваги і зниження якості хутра у тварин віком від 4 місяців і старших за відносно невисокої летальності (< 5 %) могли спричинити різні чинники. Інфекційну природу захворювання встановлено в 1984 р., а в 1985 р. під час епізоотії в Данії виявлено характерні віріони в калі американських норок. Тоді

з'явився термін – вірус епізоотичного катарального гастроентериту (*Epizootic catarrhal gastroenteritis virus – ECGV*) (Gorham et al., 1990). Офіційно вірус визнаний МКТВ із 2015 р. і називається “коронавірус норок 1” (*Mink coronavirus 1 – MkCoV-1*) (рід *Alphacoronavirus*, підрід *Minacovirus*) (Current ICTV Taxonomy Release).

У 1993 р. у США серед фреток виникла епізоотія з інтенсивною діареєю і незначною (до 3 %) летальністю. У калі хворих тварин було виявлено віріони з характерною морфологією. Так був відкритий вірус епізоотичного катарального ентериту (*Epizootic catarrhal enteritis virus – ECEV*) (Williams et al., 2017).

У 2002 р. описано коронавірус системного захворювання тхорів (*Ferret systemic disease coronavirus – FSCV*), що спричинює ентерит із високою летальністю (Martinez et al., 2008). FSCV виявився ідентичним ECEV і відрізняється лише за структурою S-протеїну (Wise et al., 2010). У 2018 р. ECEV і FSCV об'єднані в один вид – коронавірус тхорів (*Ferret coronavirus – FrCoV*) (рід *Alphacoronavirus*, підрід *Minacovirus*), а в 2019 р. FrCoV увійшов до складу MkCoV-1 як патотип (Current ICTV Taxonomy Release).

У 1979 р. американські науковці описали коронавірус кролів, що спричинює кардіоміопатію (*Rabbit coronavirus provoking cardiomyopathy – RbCoV-CMP*), який був антигенно споріднений HCoV-229E (рід *Alphacoronavirus*) (Small et al., 1979). У 2012 р. гонконзькими науковцями відкрито коронавірус кролів HKU14 (*Rabbit coronavirus HKU14 – RbCoV-HKU14*) з ознаками роду *Betacoronavirus* (Lau et al., 2012). Проте ці віруси не зареєстровані у випуску МКТВ № 37 від 07.2021 р. (ратифікація 03.2022 р.).

До початку XXI століття про коронавіруси склалася думка як про патогени, актуальні для ветеринарної практики, а для людини вони не становлять особливої небезпеки. Ситуація кардинально змінилася в листопаді 2002 р., коли в південних провінціях Китаю почалася епідемія нової вірусної інфекції, що згодом отримала назву “тяжкий гострий респіраторний синдром” (*Severe acute respiratory syndrome – SARS*), або атипова пневмонія. Захворювання стрімко набуло пандемічного поширення в 30 країнах світу з найбільшою кількістю хворих у Китаї, Сінгапурі, В'єтнамі, Канаді та США. До серпня 2003 р. ВООЗ повідомила про 8422 випадки захворювання з 916 (10,9 %) летальними наслідками (World Health Organization).

У березні 2003 р. китайські науковці з Гонконгу ідентифікували збудника. Коронавірусну природу збудника було підтверджено в лабораторіях США і Німеччини, де здійснено секвенування геному вірусу. 16.04.2003 р. ВООЗ остаточно визнала етіологічну роль нового коронавірусу людини в розвитку SARS. Його спочатку назвали “SARS-асоційований коронавірус Урбані” на честь померлого італійського лікаря-інфекціоніста, який першим діагностував хворобу. З 2009 р. видова назва збудника – коронавірус, пов'язана із тяжким гострим респіраторним синдромом (*Severe acute respiratory syndrome-related coronavirus – SARS-CoV*) (рід *Betacoronavirus*, підрід *Sarbecovirus*) (Current ICTV Taxonomy Release).

Пошуки можливого джерела інфікування людей виявили тваринне походження SARS-CoV. Встановлено, що зараження людей відбулося від гімалайських цівет ([Greig et al., 1962](#)), яких розводять у Китаї для ресторанів екзотичної східної кухні. Подальші дослідження екології SARS-CoV показали, що основним природним резервуаром вірусу є кажани (*Microchiroptera*) ([Menachery et al., 2015](#)), в яких розвивається інпаарантна інфекція з екскрецією збудника зі слиною, сечею і калом у навколишнє середовище. Це приводить до зараження дрібних ссавців (гімалайських цівет, снотоподібних собак, бірманських борсуків та ін.), які широко використовуються в країнах Південно-Східної Азії в їжу і для потреб східної медицини.

Епідемія, спричинена SARS-CoV, стимулювала процес дослідження коронавірусів. У 2004 р. голландські дослідники описали коронавірус людини NL63 (*Human coronavirus NL63* – HCoV-NL63) ([Van der Hoek et al., 2004](#)) (рід *Alphacoronavirus*, підрід *Setracovirus*) ([Current ICTV Taxonomy Release](#)). У 2005 р. співробітники Гонконзького університету ізолювали від 71-літнього пацієнта з двосторонньою пневмонією коронавірус людини HKU1 (*Human coronavirus HKU1* – *Human coronavirus HKU1*) ([Woo et al., 2005](#)) (рід *Betacoronavirus*, підрід *Embecovirus*) ([Current ICTV Taxonomy Release](#)). Це дало початок використанню префікса HKU (англ. Hong Kong University) з порядковим номером штаму, який трапляється у видових назвах багатьох вірусів.

Упродовж 2005–2019 рр. було відкрито 16 видів коронавірусів рукокрилих (*Chiroptera*), які належать до родів *Alphacoronavirus* і *Betacoronavirus*. Коронавірус поджовиків HKU3 (*Rhinolophus bat coronavirus HKU3* – BtCoV-HKU3) увійшов до складу SARS-CoV ([Current ICTV Taxonomy Release](#)).

У 2008 р. під час дослідження печінки загиблої в аквапарку Сан-Дієго (США) білуги був відкритий коронавірус білуг SW1 (*Beluga whale coronavirus SW1* – BWCov-SW1) ([Mihindikulasuriya et al., 2008](#)) (рід *Gammacoronavirus*, підрід *Cegacovirus*) ([Current ICTV Taxonomy Release](#)). У 2014 р. BWCov-SW1 виділено від індійських афалін гонконзького океанаріуму, що свідчить про циркуляцію цього вірусу серед зубатих китів ([Woo et al., 2014](#)).

Дослідження коронавірусу, пов'язаного з респіраторним синдромом Близького Сходу (*Middle East respiratory syndrome-related coronavirus* – MERS-CoV) (рід *Betacoronavirus*, підрід *Merbecovirus*) ([Current ICTV Taxonomy Release](#)), почалося в червні 2012 р. Із назофарингеального змиву 60-річного чоловіка з позалікарняною пневмонією, який пізніше помер у госпіталі м. Джидда (Саудівська Аравія), був виділений коронавірус у перещеплюваних клітинних лініях нирок африканської зеленої мавпи (Vero) і макаки-резус (LLC-MK-2) ([Zaki et al., 2012](#)). Секвенуванням вірусного геному встановлено, що новий коронавірус є спорідненим, але не ідентичним до SARS-CoV, та генетично найближче стоїть до коронавірусу бамбукових кажанів HKU4 (*Tylonycteris bat coronavirus HKU4* – BtCoV-HKU4) і коронавірусу нетопирів

HKU5 (*Pipistrellus bat coronavirus HKU5* – BtCoV-HKU5) ([Van Boheemen et al., 2012](#)).

У вересні 2012 р. аналогічний вірус ізолювано з трахеальних аспіратів 49-річного пацієнта з позалікарняною пневмонією, який був доставлений у лондонську клініку із госпіталю Катару (а до цього відвідував Саудівську Аравію) і помер на 30-ту добу захворювання ([Bermingham et al., 2012](#)). Ретроспективні серологічні дослідження, проведені серед пацієнтів йорданських госпіталів у березні–квітні 2012 р., виявили зв'язок із MERS-CoV не менше 9 випадків позалікарняних пневмоній, з яких 2 завершилися летально ([Al-Abdallat et al., 2014](#)). Стало зрозуміло, що людство зіткнулося з новим особливо небезпечним коронавірусом. За даними ВООЗ, на початок січня 2020 р. MERS зареєстровано в 27 країнах світу з летальністю 34,4 % (866/2519) ([World Health Organization](#)). MERS-CoV, як і SARS-CoV, спричинює гострий респіраторний дистрес-синдром (легеневу недостатність із ризиком смерті).

Природні вогнища MERS-CoV знаходяться на Аравійському півострові, де резервуаром вірусу є рукокрилі (*Chiroptera*) ([Mohd et al., 2016](#)). Людина може заражатися MERS-CoV унаслідок контактів із продуктами життєдіяльності рукокрилих або проміжних хазяїв. Серологічний моніторинг у популяціях свійських тварин в Омані показав 100 % серопозитивність до MERS-CoV серед одnogорбих верблюдів. Імунний прошарок проти MERS-CoV серед одnogорбих верблюдів виявлено в Африці ([Reusken et al., 2013](#)). Отримано прямі докази циркуляції в організмі верблюдів штамів MERS-CoV, ідентичних епідемічним, і можливості зараження людини від цих тварин ([Drosten et al., 2014](#)). Рукокрилі заражають верблюдів під час своїх днювань в укриттях для свійських тварин. Антитіла до MERS-CoV виявлено в альпак у Катарі ([Reusken et al., 2016](#)). Припускається, що всі мозолоногі (*Tylopoda*) чутливі до MERS-CoV і можуть бути проміжними хазяями цього вірусу за наявності природного резервуару – рукокрилих.

Проведений у Гонконгу в 2007–2011 рр. молекулярно-генетичний скринінг калу клінічно здорових свиней виявив у 10 % проб новий коронавірус HKU15 (*Coronavirus HKU15* – CoHKU15) ([Woo et al., 2012](#)) (рід *Deltacoronavirus*, підрід *Buldecovirus*) ([Current ICTV Taxonomy Release](#)). У 2014 р. CoHKU15 спричинив епізоотії серед свиней в американських штатах Огайо та Індіана ([Wang et al., 2014](#)).

Молекулярно-вірусологічним дослідженням популяції гризунів у східнокитайській провінції Чжецзян у 2011–2013 рр. виявлено коронавірус пацюків Лунцюань Rn (*Lucheng Rn rat coronavirus* – LRNV) ([Wang et al., 2015](#)) (рід *Alphacoronavirus*, підрід *Luchacovirus*) ([Current ICTV Taxonomy Release](#)). Два інші коронавіруси, виділені від мишей і пацюків, виявилися патотипами BetaCoV-1 і MCoV.

Аналогічними дослідженнями гризунів у південних провінціях Китаю в 2010–2012 рр. відкрито коронавірус пацюків Китаю HKU24 (*China Rattus coronavirus HKU24* – CRCov-HKU24) (рід *Betacoronavirus*, підрід *Embecovirus*) ([Lau et al., 2015](#)).

У 2014 р. німецькі вірусологи ідентифікували нового представника родини *Coronaviridae*, генетично близького до MERS-CoV, – коронавірус їжаків 1 (*Hedgehog coronavirus 1* – HdCoV-1) (Corman et al., 2014) (рід *Betacoronavirus*, підрід *Merbecovirus*) (Current ICTV Taxonomy Release).

У 2009 р. науковці з Гонконгу провели молекулярно-генетичне дослідження понад 1500 мертвих птахів та виявили 2 нових представників родини *Coronaviridae*: коронавірус бюльбюлів HKU11 (*Bulbul coronavirus HKU11* – BuCoV-HKU11) і коронавірус муній HKU13 (*Munia coronavirus HKU13* – MuCoV-HKU13) (Woo et al., 2009) (рід *Deltacoronavirus*, підрід *Buldecovirus*) (Current ICTV Taxonomy Release). Коронавірус, виділений від дроздів, виявився патотипом BuCoV-HKU11 (Woo et al., 2009).

У 2012 р. гонконгські науковці виділили з трахеальних змивів птахів 4 нових представників роду *Deltacoronavirus*: коронавірус білочок (*White-eye coronavirus HKU16* – WECOV-HKU16), коронавірус нічних чапель (*Night heron coronavirus HKU19* – NHCoV-HKU19) (підрід *Herdecovirus*), коронавірус связів HKU20 (*Wigeon coronavirus HKU20* – WiCoV-HKU20) (підрід *Andecovirus*), коронавірус очеретівниць HKU21 (*Common moorhen coronavirus HKU21* – CMCoV-HKU21) (підрід *Buldecovirus*) (Current ICTV Taxonomy Release; Woo et al., 2012). Два інші коронавіруси, виділені від горобців і сорочих славок, виявилися патотипами PDCoV і MuCoV-HKU13 відповідно (Woo et al., 2012).

Перший випадок нової особливо небезпечної коронавірусної інфекції людини, яка супроводжується тяжкими (часто смертельними) пневмоніями, зареєстровано 08.12.2019 р. у 11-мільйонному місті Ухань китайської провінції Хубей. 30.12.2019 р. медичне управління міського комітету охорони здоров'я Уханя опублікувало термінове повідомлення про появу пневмонії нез'ясованої етіології. 03.01.2020 р. ВООЗ оголосила про 44 хворих, з яких 27 (61,4 %) відвідували оптовий ринок морепродуктів Уханя, де продавалися також птиця, змії, кажани та інші дикі тварини. 07.01.2020 р. під час дослідження бронхоальвелярних змивів пацієнта з тяжким респіраторним синдромом виявленого методом метагеномного секвенування нового представника родини *Coronaviridae*, який отримав тимчасову назву “novel coronavirus 2019” (2019-nCoV) (Wu et al., 2020). Уже 12.01.2020 р. китайські вчені анонсували структуру геному 2019-nCoV, що дало змогу розробити діагностичні тест-системи для ПЛР і почати роботу над створенням вакцин (Chen et al., 2020). Захворювання, пов'язане з 2019-nCoV, назвали COVID-2019 (COVID-19) (Coronavirus disease 2019).

Ухань є столицею однієї з найбільш густонаселених китайських провінцій із розвинутою транспортною системою. 30.01.2020 р. ВООЗ оголосила епідемічний спалах COVID-19 у провінції Хубей надзвичайною ситуацією в сфері охорони здоров'я, яка має міжнародне значення. Епідемія швидко поширилася з провінції Хубей в інші провінції та за межі Китаю. Неготовність багатьох країн світу до проведення жорстких протиепідемічних заходів, які запровадив Ки-

тай, зробила реальним переростання епідемії в глобальну пандемію. Пандемія COVID-19, оголошена ВОЗ 11.03.2020 р., за 11 місяців охопила 228 країн світу. Станом на 24.10.2022 р. у світі заразилися 632,97 млн людей і померли 6,58 млн. Найвищі показники захворюваності й смертності зафіксовані у США, Індії, Франції, Німеччині та Бразилії. Летальність від COVID-19 у цілому світі на початку пандемії становила 3,4 %, потім швидко почала зростати, досягнувши піка всередині квітня 2020 р. – 6,5 %, у подальшому знизилася до 2,7 % наприкінці жовтня 2020 р., 2,2 % всередині лютого 2021 р. (Zadorozhna, 2021) і зараз становить 1 %.

За генетичного дослідження геном 2019-nCoV виявився гомологічним із MERS-CoV на 50 %, SARS-CoV – на 79 % і BtRCoV (коронавірус китайських підковиків – *Rhinolophus sinicus coronavirus*) – на 88 %. З огляду на особливості структури геному 2019-nCoV із 2020 р. перейменовано у коронавірус, пов'язаний із тяжким гострим респіраторним синдромом 2 (*Severe acute respiratory syndrome-related coronavirus* – SARS-CoV-2) (Gorbalenya et al., 2020). Варто зазначити, що у випуску МКТБ № 37 від 07.2021 р. (ратифікація 03.2022 р.) SARS-CoV-2 не зареєстрований. Ймовірно, за даними наукових досліджень (Gorbalenya et al., 2020; Zadorozhna, 2021) у наступному випуску МКТБ SARS-CoV-2 буде зареєстрований до роду *Betacoronavirus*, підроду *Sarbecovirus*, як і SARS-CoV.

COVID-19 є природно-вогнищевою інфекцією з резервацією SARS-CoV-2 у популяціях рукокрилих (*Chiroptera*) і панголінів (ящерів, *Manis*), м'ясо яких є делікатесом у країнах Південно-Східної Азії, а луска широко використовується в східній медицині. За інформацією китайських учених, найбільш близькоспорідними до SARS-CoV-2 коронавірусами є BetaCoV/bat/Yunnan/RaTG13/2013 (bat/RaTG13) (коронавірус кажанів виду *Rhinolophus affinis*) і BetaCoV/Pangolin/Guangdong/1/2020 (Pangolin/1) (коронавірус панголінів), геномна послідовність яких збігається з SARS-CoV-2 на 96 % і 90,5 % відповідно (Zhang et al., 2020). Однак деякі науковці спростовують роль панголінів як природного резервуару чи можливих проміжних хазяїв SARS-CoV-2 на підставі дослідження сайту в геномі вірусів, що кодує S-протеїн, та акцентують увагу на походження SARS-CoV-2 від рекомбінантного коронавірусу кажанів. Кажани забезпечують багатий генофонд для міжвидового обміну фрагментами геномів коронавірусів і появі рекомбінантів, які адаптуються до нових хазяїв. З'явилися генетичні варіанти SARS-CoV-2 (альфа, бета, гамма, дельта) за рахунок адаптивних мутацій у ділянці S-протеїну, що збільшує ефективність взаємодії S-протеїну з мембранними рецепторами клітин та підвищує контагіозність вірусу (Zadorozhna, 2021).

SARS-CoV-2 може переходити від людини в популяції свійських і диких тварин – котів, собак, норок, тигрів, левів, сніжних барсів, горил. Зворотної передачі вірусу від тварин людині не виявлено, за винятком випадків зараження людей від норок, які зареєстровані в 2020 р. у Нідерландах і Данії (Zadorozhna, 2021). Циркуляція SARS-CoV-2 серед різних видів

тварин призводить до накопичення мутацій, що зумовлює адаптацію вірусу до нових хазяїв та екологічних ніш і подальше вкорінення його в людській популяції.

Висновки

За інформацією МКТВ випуску № 37 від 07.2021 р. (ратифікація 03.2022 р.), родина *Coronaviridae* налічує 54 види вірусів, які об'єднані в 3 підродини, 6 родів і 28 підродів. Найчисленніша підродина *Orthocoronavirinae* включає багато актуальних для ветеринарної практики вірусів ссавців і птахів, які спричинюють різноманітну патологію: респіраторні та кишкові інфекції, полісерозити, міокардити, гепатити, нефрити, нейроінфекції, імунопатологію. Природними резервуарами коронавірусів із родів *Alphacoronavirini* і *Betacoronavirus* є рукокрилі, а з родів *Gammacoronavirus* і *Deltacoronavirus* – птахи. Із відомих 6 видів коронавірусів людини емерджентними є SARS-CoV, MERS-CoV і SARS-CoV-2, які резервуються в популяціях рукокрилих.

Відомості про конфлікт інтересів

Автори стверджують про відсутність конфлікту інтересів.

References

- Al-Abdallat, M. M., Payne, D. C., Alqasrawi, S., Rha, B., Tohme, R. A., Abedi, G. R., Al Nsour, M., Iblan, I., Jarour, N., Farag, N. H., Haddadin, A., Al-Sanouri, T., Tamin, A., Harcourt, J. L., Kuhar, D. T., Swerdlow, D. L., Erdman, D. D., Pallansch, M. A., Haynes, L. M., & Gerber, S. I. (2014). Hospital associated outbreak of Middle East respiratory syndrome coronavirus: a serologic, epidemiologic, and clinical description. *Clin. Infect. Dis.*, 59(9), 1225–1233. DOI: 10.1093/cid/ciu359.
- Almeida, J. D., Berry, D. M., Cunningham, C. H., Hamre, D., Hofstad, M. S., Mallucci, L., McIntosh, K., & Tyrrell, D. A. J. (1968). Virology: Coronaviruses. *Nature*, 220, 650. DOI: 10.1038/220650b0.
- Bailey, O. T., Pappenheimer, A. M., Cheever, F. S., & Daniels, J. B. (1949). A murine virus (JHM) causing disseminated encephalomyelitis with extensive destruction of myelin: II. Pathology. *J. Exp. Med.*, 90(3), 195–212. DOI: 10.1084/jem.90.3.195.
- Bande, B., Arshad, S. S., Omar, A. R., Hair-Bejo, M., Mahmuda, A., & Nair, V. (2017). Global distributions and strain diversity of avian infectious bronchitis virus: a review. *Anim. Health Res. Rev.*, 18(1), 70–83. DOI: 10.1017/S1466252317000044.
- Barthold, S. W. (1987). Host age and genotypic effects on enterotropic mouse hepatitis virus infection. *Lab. Anim. Sci.*, 37(1), 36–40. URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/3035277>.
- Bermingham, A., Chand, M. A., Brown, C. S., Aarons, E., Tong, C., Langrish, C., Hoschler, K., Brown, K., Galiano, M., Myers, R., Pebody, R.G., Green, H. K., Bodington, N. L., Gopal, R., Price, N., Newsholme, W., Drosten, C., Fouchier, R. A., & Zambon, M. (2012). Severe respiratory illness caused by a novel coronavirus, in a patient transferred to the United Kingdom from the Middle East, September 2012. *Euro Surveill.*, 17(40), 10290. DOI: 10.2807/ese.17.40.20290-en.
- Binn, L. N., Lazar, E. C., Keenan, K. P., Huxsoll, D. L., Marchwicki, R. H., & Strano, A. J. (1974). Recovery and characterization of a coronavirus from military dogs with diarrhea. *Proc. Annu. Meet. US Anim. Health Assoc.*, 78, 359–366. URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/4377955>.
- Bruckova, M., McIntosh, K., Kapikian, A. Z., & Chanock, R. M. (1970). The adaptation of two human coronavirus strains (OC38 and OC43) to growth in cell monolayers. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 135(2), 431–435. DOI: 10.3181/00379727-135-35068.
- Callow, K. A., Parry, H. F., Sergeant, M., & Tyrrell, D. A. (1990). The time course of the immune response to experimental coronavirus infection of man. *Epidemiol. Infect.*, 105(2), 435–446. DOI: 10.1017/s0950268800048019.
- Chen, Y., Liu, Q., & Guo, D. (2020). Emerging coronaviruses: Genome structure, replication, and pathogenesis. *J. Med. Virol.*, 92(4), 418–423. DOI: 10.1002/jmv.25681.
- Corman, V. M., Kallies, R., Philipps, H., Gopner, G., Müller, M. A., Eckerle, I., Brünink, S., Drosten, C., & Drexler, J. F. (2014). Characterization of a novel betacoronavirus related to Middle East respiratory syndrome coronavirus in European hedgehogs. *J. Virol.*, 88(1), 717–724. DOI: 10.1128/JVI.01600-13.
- Current ICTV Taxonomy Release. Virus Taxonomy: 2021 Release [Electronic resource]. URL: <https://ictv.global/taxonomy>.
- Decaro, N., & Buonavoglia, C. (2008). An update on canine coronaviruses: viral evolution and pathobiology. *Vet. Microbiol.*, 132(3-4), 221–234. DOI: 10.1016/j.vetmic.2008.06.007.
- Decaro, N., Martella, V., Elia, G., Campolo, M., Desario, C., Cirone, F., Tempesta, M., & Buonavoglia, C. (2007). Molecular characterisation of the virulent canine coronavirus CB/05 strain. *Virus Res.*, 125(1), 54–60. DOI: 10.1016/j.virusres.2006.12.006.
- Doyle, L. P., & Hutchings, L. M. (1946). A transmissible gastroenteritis in pigs. *J. Am. Vet. Med. Assoc.*, 108, 257–259. URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21020443>.
- Drosten, C., Kellam, P., & Memish, Z. A. (2014). Evidence for camel-to-human transmission of MERS coronavirus. *N. Engl. J. Med.*, 371(14), 1359–1360. DOI: 10.1056/NEJMc1409847.
- Gorbalenya, A. E., Baker, S. C., Baric, R. S., de Groot, R. J., Drosten, C., Gulyaeva, A. A., Haagmans, B. L., Lauber, C., Leontovich, A. M., Neuman, B. W., Penzar, D., Perlman, S., Poon, L. L. M., Samborskiy, D., Sidorov, I. A., Sola, I., & Ziebuhr, J. (2020). Severe acute respiratory syndrome-related coronavirus: The species and its viruses – a statement of the Coronavirus Study Group. *bioRxiv*, 2020, e937862. DOI: 10.1101/2020.02.07.937862.
- Gorham, J. R., Evermann, J. F., Ward, A., Pearson, R., Shen, D., Hartsough, G. R., & Leathers, C. (1990). Detection of coronavirus-like particles from mink with epizootic catarrhal gastroenteritis. *Can. J. Vet. Res.*, 54(3), 383–384. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1255674>.
- Greig, A. S., Mitchell, D., Corner, A. H., Bannister, G. L., Meads, E. B., Julian, R. J. (1962). A hemagglutinating virus producing encephalomyelitis in baby pigs. *Can. J.*

- Comp. Med. Vet. Sci., 26(3), 49–56. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1583410>.
- Guan, Y., Zheng, B. J., He, Y. Q., Liu, X. L., Zhuang, Z. X., Cheung, C. L., Luo, S. W., Li, P. H., Zhang, L. J., Guan, Y. J., Butt, K. M., Wong, K. L., Chan, K. W., Lim, W., Shortridge, K. F., Yuen, K. Y., Peiris, J. S., & Poon, L. L. (2003). Isolation and characterization of viruses related to the SARS coronavirus from animals in southern China. *Science*, 302, 276–278. DOI: 10.1126/science.1087139.
- Guy, J. S., Breslin, J. J., Breuhaus, B., Vivrette, S., & Smith, L. G. (2000). Characterization of a coronavirus isolated from a diarrheic foal. *J. Clin. Microbiol.*, 38, 4523–4526. DOI: 10.1128/jcm.38.12.4523-4526.2000.
- Hamre, D., & Procknow, J. J. (1966). A new virus isolated from the human respiratory tract. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 121, 190–193. DOI: 10.3181/00379727-121-30734.
- Larsen, A. E., & Gorham, J. R. (1975). A new mink enteritis: an initial report. *Vet. Med. Small Anim. Clin.*, 70, 291–292.
- Lau, S. K., Woo, P. C., Li, K. S., Tsang, A. K., Fan, R. Y., Luk, H. K., Cai, J. P., Chan, K. H., Zheng, B. J., Wang, M., & Yuen, K. Y. (2015). Discovery of a novel coronavirus, China Rattus coronavirus HKU24, from Norway rats supports the murine origin of Betacoronavirus 1 and has implications for the ancestor of Betacoronavirus lineage A. *J. Virol.*, 89(6), 3076–3092. DOI: 10.1128/JVI.02420-14.
- Lau, S. K., Woo, P. C., Yip, C. C., Fan, R. Y., Huang, Y., Wang, M., Guo, R., Lam, C. S., Tsang, A. K., Lai, K. K., Chan, K. H., Che, X. Y., Zheng, B. J., & Yuen, K. Y. (2012). Isolation and characterization of a novel Betacoronavirus subgroup A coronavirus, rabbit coronavirus HKU14, from domestic rabbits. *J. Virol.*, 86(10), 5481–5496. DOI: 10.1128/JVI.06927-11.
- Lee, D. U., Kwon, T., Je, S. H., Yoo, S. J., Seo, S. W., Sunwoo, S. Y., & Lyoo, Y. S. (2016). Wild boars harboring porcine epidemic diarrhea virus (PEDV) may play an important role as a PEDV reservoir. *Vet. Microbiol.*, 192, 90–94. DOI: 10.1016/j.vetmic.2016.07.003.
- Lorusso, A., Desario, C., Mari, V., Campolo, M., Lorusso, E., Elia, G., Martella, V., Buonavoglia, C., & Decaro, N. (2009). Molecular characterization of a canine respiratory coronavirus strain detected in Italy. *Virus Res.*, 141(1), 96–100. DOI: 10.1016/j.virusres.2008.12.011.
- Martinez, J., Reinacher, M., & Perpinan, D. (2008). Identification of group 1 coronavirus antigen in multisystemic granulomatous lesions in ferrets (*Mustela putorius furo*). *J. Comp. Pathol.*, 138, 54–58. DOI: 10.1016/j.jcpa.2007.10.002.
- McClurkin, A. W., Stark, S. L., & Norman, J. O. (1970). Transmissible gastroenteritis (TGE) of swine: the possible role of dogs in the epizootiology of TGE. *Can. J. Comp. Med.*, 34(4), 347–349.
- McIntosh, K., Dees, J. H., Becker, W. B., Kapikian, A. Z., & Chanock, R. M. (1967). Recovery in tracheal organ cultures of novel viruses from patients with respiratory disease. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 57, 933–940. DOI: 10.1073/pnas.57.4.933.
- Menachery, V. D., Yount, B. L. Jr., Debbink, K., Agnihothram, S., Gralinski, L. E., Plante, J. A., Graham, R. L., Scobey, T., Ge X. Y., Donaldson, E. F., Randell, S. H., Lanzavecchia, A., Marasco, W. A., Shi, Z. L., & Baric, R. S. (2015). A SARS-like cluster of circulating bat coronaviruses shows potential for human emergence. *Nat. Med.*, 21(12), 1508–1513. DOI: 10.1038/nm.3985.
- Mihindukulasuriya, K. A., Wu, G., St Leger, J., Nordhausen, R. W., & Wang, D. (2008). Identification of a novel coronavirus from a beluga whale by using a panviral microarray. *J. Virol.*, 82(10), 5084–5088. DOI: 10.1128/JVI.02722-07.
- Mohd, H. A., Al-Tawfiq, J. A., & Memish, Z. A. (2016). Middle East respiratory syndrome coronavirus (MERS-CoV) origin and animal reservoir. *Virol. J.*, 13, 87. DOI: 10.1186/s12985-016-0544-0.
- Nuttall, P. A., & Harrap, K. A. (1982). Isolation of a coronavirus during studies on puffinosis, a disease of the Manx shearwater (*Puffinus puffinus*). *Arch. Virol.*, 73(1), 1–13. DOI: 10.1007/bf01341722.
- Oldham, J. (1972). Letter to the editor. *Pig Farming*, 10, 72–73.
- Parker, J. C., Cross, S. S., & Rowe, W. P. (1970). Rat coronavirus (RCV): a prevalent, naturally occurring pneumotropic virus of rats. *Arch. Gesamte Virusforsch.*, 31(3), 293–302. DOI: 10.1007/bf01253764.
- Pedersen, N. C., Boyle, J. F., Floyd, K., Fudge, A., & Barker, J. (1981). An enteric coronavirus infection of cats and its relationship to feline infectious peritonitis. *Am. J. Vet. Res.*, 42, 368–377. URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/6267960>.
- Pensaert, M. B., & de Bouck, P. (1978). A new coronavirus-like particle associated with diarrhea in swine. *Arch. Virol.*, 58, 243–247. DOI: 10.1007/bf01317606.
- Pensaert, M., Callebaut, P., & Vergote, J. (1986). Isolation of a porcine respiratory, non-enteric coronavirus related to transmissible gastroenteritis. *Vet. Q.*, 8, 257–261. DOI: 10.1080/01652176.1986.9694050.
- Reusken, C. B., Haagmans, B. L., Muller, M. A., Gutierrez, C., Godeke, G. J., Meyer, B., Muth, D., Raj, V. S., Smits-De Vries, L., Corman, V. M., Drexler, J. F., Smits, S. L., El Tahir, Y. E., De Sousa, R., van Beek, J., Nowotny, N., van Maanen, K., Hidalgo-Hermoso, E., Bosch, B. J., Rottier, P., Osterhaus, A., Gortázar-Schmidt, C., Drosten, C., & Koopmans, M. P. (2013). Middle East respiratory syndrome coronavirus neutralising serum antibodies in dromedary camels: a comparative serological study. *Lancet Infect. Dis.*, 13(10), 859–866. DOI: 10.1016/S1473-3099(13)70164-6.
- Reusken, C. B., Schilp, C., Raj, V.S., De Bruin, E., Kohl, R. H., Farag, E. A., Haagmans, B. L., Al-Romaihi, H., Le Grange, F., Bosch, B. J., & Koopmans, M. P. (2016). MERS-CoV infection of alpaca in a region where MERS-CoV is endemic. *Emerg. Infect. Dis.*, 22, 1129–1131. DOI: 10.3201/eid2206.152113.
- Roe, C. K., & Alexander, T. J. (1958). A disease of nursing pigs previously unreported in Ontario. *Can. J. Comp. Med. Vet. Sci.*, 22(9), 305–307. URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17649076>.
- Rossen, J. W., Bekker, C. P., Voorhout, W. F., Strous, G. J., van der Ende, A., & Rottier, P. J. (1994). Entry and release of transmissible gastroenteritis coronavirus are restricted to ap-

- ical surfaces of polarized epithelial cells. *J. Virol.*, 68(12), 7966–7973. DOI: 10.1128/JVI.68.12.7966-7973.1994.
- Schalk, A. F., & Hawn, M. C. (1931). An apparently new respiratory disease of baby chicks. *J. Am. Vet. Med. Assoc.*, 78, 19. URL: <https://www.cabi.org/isc/abstract/19312200297>.
- Schultze, B., Krempf, C., Ballesteros, M. L., Shaw, L., Schauer, R., Enjuanes, L., & Herrler, G. (1996). Transmissible gastroenteritis coronavirus, but not the related porcine respiratory coronavirus, has a sialic acid (N-glycolylneuraminic acid) binding activity. *J. Virol.*, 70(8), 5634–5637. DOI: 10.1128/JVI.70.8.5634-5637.1996.
- Small, J. D., Aurelian, L., Squire, R. A., Strandberg, J. D., Melby, E. C. Jr., Turner, T. B., & Newman, B. (1979). Rabbit cardiomyopathy associated with a virus antigenically related to human coronavirus strain 229E. *Am. J. Pathol.*, 95(3), 709–729. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2042305>.
- Stair, E. L., Rhodes, M. B., White, R. G., & Mebus, C. A. (1972). Neonatal calf diarrhea: purification and electron microscopy of a coronavirus-like agent. *Am. J. Vet. Res.*, 33(6), 1147–1156. URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/4553881>.
- Tyrell, D. A., & Bynoe, M. L. (1965). Cultivation of a novel type of common-cold virus in organ cultures. *Br. Med. J.*, 1, 1467–1470. DOI: 10.1136/bmj.1.5448.1467.
- Van Boheemen, S., De Graaf, M., Lauber, C., Bestebroer, T. M., Raj, V. S., Zaki, A. M., Osterhaus, A. D., Haagmans, B. L., Gorbalenya, A. E., Snijder, E. J., & Fouchier, R. A. (2012). Genomic characterization of a newly discovered coronavirus associated with acute respiratory distress syndrome in humans. *mBio*, 3(6), e00473-12. DOI: 10.1128/mBio.00473-12.
- Van der Hoek, L., Pyrc, K., Jebbink, M. F., Vermeulen-Oost, W., Berkhout, R. J., Wolthers, K. C., Wertheim-van Dillen, P. M., Kaandorp, J., Spaargaren, J., & Berkhout, B. (2004). Identification of a new human coronavirus. *Nat. Med.*, 10, 368–373. DOI: 10.1038/nm1024.
- Wang, L., Zhang, Y., & Byrum, B. (2014). Complete genome sequence of porcine coronavirus HKU15 strain IN2847 from the United States. *Genome Announcements*, 2(2), e00291–14. DOI: 10.1128/genomeA.00291-14.
- Wang, W., Lin, X. D., Guo, W. P., Zhou, R. H., Wang, M. R., Wang, C. Q., Ge, S., Mei, S. H., Li, M. H., Shi, M., Holmes, E. C., & Zhang, Y. Z. (2015). Discovery, diversity and evolution of novel coronaviruses sampled from rodents in China. *Virology*, 474, 19–27. DOI: 10.1016/j.virol.2014.10.017.
- Weng, L., Weersink, A., Poljak, Z., de Lange, K., & von Massow, M. (2016). An economic evaluation of intervention strategies for porcine epidemic diarrhea (PED). *Prev. Vet. Med.*, 134, 58–68. DOI: 10.1016/j.prevetmed.2016.09.018.
- Williams, B. H., Kiupel, M., West, K. H., Raymond, J. T., Grant, C. K., & Glickman, L. T. (2017). Coronavirus associated epizootic catarrhal enteritis in ferrets. *J. Am. Vet. Med. Assoc.*, 217, 526–530. DOI: 10.2460/javma.2000.217.526.
- Wise, A. G., Kiupel, M., Garner, M. M., Clark, A. K., & Maes, R. K. (2010). Comparative sequence analysis of the distal one-third of the genomes of a systemic and an enteric ferret coronavirus. *Virus Res.*, 149(1), 42–50. DOI: 10.1016/j.virusres.2009.12.011.
- Woo, P. C., Lau, S. K., Chu, C. M., Chan, K. H., Tsoi, H. W., Huang, Y., Wong, B. H., Poon, R. W., Cai, J. J., Luk, W. K., Poon, L. L., Wong, S. S., Guan, Y., Peiris, J. S., & Yuen, K. Y. (2005). Characterization and complete genome sequence of a novel coronavirus, coronavirus HKU1, from patients with pneumonia. *J. Virol.*, 79, 884–895. DOI: 10.1128/JVI.79.2.884-895.2005.
- Woo, P. C., Lau, S. K., Lam, C. S., Lai, K. K., Huang, Y., Lee, P., Luk, G. S., Dyrting, K. C., Chan, K. H., & Yuen, K. Y. (2009). Comparative analysis of complete genome sequences of three avian coronaviruses reveals a novel group 3c coronavirus. *J. Virol.*, 83(2), 908–917. DOI: 10.1128/JVI.01977-08.
- Woo, P. C., Lau, S. K., Lam, C. S., Lau, C. C., Tsang, A. K., Lau, J. H., Bai, R., Teng, J. L., Tsang, C. C., Wang, M., Zheng, B.J., Chan, K.H., & Yuen, K. Y. (2012). Discovery of seven novel mammalian and avian coronaviruses in the genus deltacoronavirus supports bat coronaviruses as the gene source of alphacoronavirus and betacoronavirus and avian coronaviruses as the gene source of gammacoronavirus and deltacoronavirus. *J. Virol.*, 86(7), 3995–4008. DOI: 10.1128/JVI.06540-11.
- Woo, P. C., Lau, S. K., Lam, C. S., Tsang, A. K., Hui, S. W., Fan, R. Y., Martelli, P., & Yuen, K. Y. (2014). Discovery of a novel bottlenose dolphin coronavirus reveals a distinct species of marine mammal coronavirus in Gammacoronavirus. *J. Virol.*, 88(2), 1318–1331. DOI: 10.1128/JVI.02351-13.
- Wood, E. N. (1977). An apparently new syndrome of porcine epidemic diarrhea. *Vet. Rec.*, 100, 243–244. DOI: 10.1136/vr.100.12.243.
- World Health Organization. MERS situation update, January 2020. [Electronic resource]. URL: <http://www.emro.who.int/health-topics/mers-cov/mers-outbreaks.html>.
- World Health Organization. Summary of probable SARS cases with onset of illness from 1 November 2002 to 31 July 2003 [Electronic resource]. URL: <https://www.who.int/publications/m/item/summary-of-probable-sars-cases-with-onset-of-illness-from-1-november-2002-to-31-july-2003>.
- Wu, F., Zhao, S., Yu, B., Chen, Y. M., Wang, W., Song, Z. G., Hu, Y., Tao, Z. W., Tian, J. H., Pei, Y. Y., Yuan, M. L., Zhang, Y. L., Dai, F. H., Liu, Y., Wang, Q. M., Zheng, J. J., Xu, L., Holmes, E. C., & Zhang, Y. Z. (2020). A new coronavirus associated with human respiratory disease in China. *Nature*, 579, 265–269. DOI: 10.1038/s41586-020-2008-3.
- Zadorozhna, V. I. (2021). Molekuliarno-epidemiologichni aspekty SARS-COV-2. *Infektsiini khvoroby*, 1(103), 32–44. DOI: 10.11603/1681-2727.2021.1.11949.
- Zaki, A. M., Van Boheemen, S., Bestebroer, T. M., Osterhaus, A. D., & Fouchier, R. A. (2012). Isolation of a novel coronavirus from a man with pneumonia in Saudi Arabia. *N. Engl. J. Med.*, 367(19), 1814–1820. DOI: 10.1056/NEJMoa1211721.
- Zhang, J., Jia, W., Zhu, J., Xing, J., Liao, M., & Qi, W. (2020). Insights into the cross-species evolution of 2019 novel coronavirus. *J. of Infection*, 80(6), 671–693. DOI: 10.1016/j.jinf.2020.02.025.