

# ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И СОВРЕМЕННАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ КОРОНАВИРУСОВ (*NIDOVIRALES: CORONAVIRIDAE*)

М.Ю. Щелканов<sup>1,2,3</sup>, А.Ю. Попова<sup>4,5</sup>, В.Г. Дедков<sup>6</sup>, В.Г. Акимкин<sup>7</sup>, В.В. Малеев<sup>7</sup>

<sup>1</sup>Международный научно-образовательный центр биологической безопасности Роспотребнадзора в Дальневосточном федеральном университете, г. Владивосток, Россия

<sup>2</sup>Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, г. Владивосток, Россия

<sup>3</sup>ФБУЗ Центр гигиены и эпидемиологии в Приморском крае, г. Владивосток, Россия

<sup>4</sup>Федеральная служба по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека, Москва, Россия

<sup>5</sup>Российская медицинская академия непрерывного профессионального образования, Москва, Россия

<sup>6</sup>ФБУН НИИ эпидемиологии и микробиологии имени Пастера, Санкт-Петербург, Россия

<sup>7</sup>Центральный НИИ эпидемиологии Роспотребнадзора, Москва, Россия

**Резюме.** Возникшая на рубеже 2019–2020 гг. сначала в г. Ухань (китайской провинции Хубэй) и распространившаяся затем во многие страны мира эпидемия COVID-19 (Coronavirus disease 2019), этиологически связанная с вирусом тяжелого острого респираторного синдрома 2 типа (SARS-CoV-2 — Severe acute respiratory syndrome 2), породила новую волну интереса к коронавирусам. Первые коронавирусы — представители семейства *Coronaviridae* из отряда *Nidovirales* — были открыты еще в первой половине прошлого века. Первый коронавирус человека, HCoV-B814, был изолирован в 1965 г. и к настоящему времени не сохранился в вирусологических коллекциях. За прошедшее время произошло многократное наложение устаревших названий. К началу XXI в. коронавирусы представляли серьезную ветеринарную проблему, однако считалось, что эпидемические коронавирусы не относятся к числу особо опасных. Научному сообществу пришлось пересматривать эти представления сначала в 2002 г., когда вирус тяжелого острого респираторного синдрома (SARS-CoV — Severe acute respiratory syndrome-related coronavirus) проник в популяцию людей из популяции летучих мышей в Юго-Восточной Азии, а потом в 2012 г., когда были открыты природные очаги вируса Ближневосточного респираторного синдрома (MERS-CoV — Middle East respiratory syndrome-related coronavirus) на территории Аравийского полуострова. В результате активизации интереса к коронавирусам, в первые два десятилетия XXI в. было открыто большое количество новых представителей *Coronaviridae*, что потребовало нескольких ревизий таксономической структуры этого семейства. Настоящий обзор посвящен истории изучения коронавирусов и системе их современной классификации, которая сложилась на начало 2020 г. в соответствии с последними рекомендациями Международного Комитета по таксономии вирусов.

**Ключевые слова:** коронавирус, *Nidovirales*, *Coronaviridae*, SARS-CoV, MERS-CoV, SARS-CoV-2, 2019-nCoV, COVID-19, таксономия.

## Адрес для переписки:

Щелканов Михаил Юрьевич  
690091, Россия, г. Владивосток, ул. Уткинская, 36.  
ФБУЗ Центр гигиены и эпидемиологии в Приморском крае.  
Тел.: 8 924 529-71-09, 8 903 268-90-98.  
E-mail: adorob@mail.ru

## Contacts:

Mikhail Yu. Shchelkanov  
690091, Russian Federation, Vladivostok, Utkinskaya str., 36,  
Center for Hygiene and Epidemiology in the Primorsky Territory.  
Phone: +7 924 529-71-09, +7 903 268-90-98.  
E-mail: adorob@mail.ru

## Библиографическое описание:

Щелканов М.Ю., Попова А.Ю., Дедков В.Г., Акимкин В.Г., Малеев В.В.  
История изучения и современная классификация коронавирусов  
(*Nidovirales: Coronaviridae*) // Инфекция и иммунитет. 2020. Т. 10, № 2.  
С. 221–246. doi: 10.15789/2220-7619-HOI-1412

## Citation:

Shchelkanov M.Yu., Popova A.Yu., Dedkov V.G., Akimkin V.G., Maleev V.V.  
History of investigation and current classification of coronaviruses  
(*Nidovirales: Coronaviridae*) // Russian Journal of Infection and Immunity =  
Infektsiya i immunitet, 2020, vol. 10, no. 2, pp. 221–246. doi: 10.15789/2220-  
7619-HOI-1412

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ «Комплексный эколого-вирусологический мониторинг коронавирусов в экосистемах Дальнего Востока»

## HISTORY OF INVESTIGATION AND CURRENT CLASSIFICATION OF CORONAVIRUSES (NIDOVIRALES: CORONAVIRIDAE)

Shchelkanov M.Yu.<sup>a,b,c</sup>, Popova A.Yu.<sup>d,e</sup>, Dedkov V.G.<sup>f</sup>, Akimkin V.G.<sup>g</sup>, Maleev V.V.<sup>g</sup>

<sup>a</sup> International Scientific and Educational Center for Biological Security of Rospotrebnadzor, Vladivostok, Russian Federation

<sup>b</sup> Federal Scientific Center of East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of RAS, Vladivostok, Russian Federation

<sup>c</sup> Center of Hygiene and Epidemiology in the Primorsky Territory, Vladivostok, Russian Federation

<sup>d</sup> Federal Service for Surveillance on Consumer Rights Protection and Human Wellbeing (Rospotrebnadzor), Moscow, Russian Federation

<sup>e</sup> Russian Medical Academy of Continuing Professional Education, Moscow, Russian Federation

<sup>f</sup> St. Petersburg Pasteur Institute, St. Petersburg, Russian Federation

<sup>g</sup> Central Research Institute of Epidemiology and Microbiology of Rospotrebnadzor, Moscow, Russian Federation

**Abstract.** An epidemic of COVID-19 (Coronavirus disease 2019) etiologically associated with the SARS-CoV-2 (Severe acute respiratory syndrome-related coronavirus 2) that occurred at the turn of 2019–2020 firstly in Wuhan (Hubei province of China) and then spread to many countries around the world rose a new wave of interest to coronaviruses. The first coronaviruses – members of the *Coronaviridae* family belonging to the order *Nidovirales* – were discovered in the first half of the last century. The first human coronavirus, HCoV-B814, was isolated in 1965 that was not preserved in available virological collections. Over the last time, old-fashioned names and terms have been overlapped. By the beginning of the XXI century coronaviruses posed a serious veterinary problem but it was believed that epidemic coronaviruses were not among highly dangerous viruses. Scientific community had to revise such views first in 2002 when SARS-CoV (Severe acute respiratory syndrome-related coronavirus) was transferred to human population in the Southeast Asia from bats, and then in 2012 when natural foci of the MERS-CoV (Middle East respiratory syndrome-related coronavirus) were found on the territory of the Arabian Peninsula. Due to an increased interest in coronaviruses, a large number of new *Coronaviridae* members was discovered in the first two decades of the XXI century, which required to revise its taxonomic structure several times. This review is aimed at outlining a history of investigating coronaviruses and their current classification that was shaped in early 2020 in accordance to the last recommendations of the International Committee on Taxonomy of Viruses.

**Key words:** coronavirus, *Nidovirales*, *Coronaviridae*, SARS-CoV, MERS-CoV, SARS-CoV-2, 2019-nCoV, COVID-19, taxonomy.

История изучения коронавирусов началась в 1931 г., когда американские ветеринары А.Ф. Schalk и М.С. Hawn описали «новое респираторное заболевание»<sup>1</sup> у цыплят [107], в русскоязычной литературе получившее название «инфекционный бронхит кур» [3, 5]. Этиологический агент этого заболевания, ранее называвшийся вирус инфекционного бронхита (IBV — Infectious bronchitis virus), в настоящее время носит название коронавирус птиц (ACoV — Avian coronavirus) (*Gammacoronavirus*, *Igacovirus*)<sup>2</sup> и включает в себя прежде самостоятельные коронавирус индеек<sup>3</sup> (TCoV — Turkey coronavirus) [26, 85] и коронавирус фазанов (PhCoV — Pheasant coronavirus) [26] (табл. 1). В СССР инфекционный бронхит кур был впервые идентифицирован в 1946 г. у цыплят, выведенных из импортированных яиц [5]. Природным резервуаром ACoV, по-видимому, являются азиатские представители семейства фазановых (*Galliformes: Phasianidae*) [19, 115]. ACoV повсеместно распространен в популяциях домашних птиц, главным образом кур (*Gallus gallus domesticus*) и индеек (*Meleagris gallopavo*), является высококонтагиозным и наносит серьезный экономический ущерб сельскому хозяйству, поражая респираторный тракт, почки

и репродуктивную систему инфицированных птиц, вызывая снижение привеса и яйценоскости взрослых особей, а также летальные (5–25%, в некоторых случаях — до 60–90%) эпизоотии у цыплят первого месяца жизни [3, 5, 19, 75, 107, 115].

В 1946 г. американские исследователи L.P. Doyle и L.M. Hutchings описали вирус трансмиссивного гастроэнтерита свиней (TGEV — Transmissible gastroenteritis virus) [43], который широко распространен во всем мире, протекает в форме тяжелого катарально-геморрагического гастроэнтерита, профузной диареи, рвоты и характеризуется высокой летальностью (до 100%) среди поросят в возрасте до двух недель [3, 43, 102]. В 1986 г. на территории Бельгии был впервые описан родственный респираторный коронавирус свиней (PRCV — Porcine respiratory coronavirus) [95], который в отличие от TGEV поражает главным образом респираторный тракт — от верхних его отделов до легких [3, 95]. Было установлено, что PRCV не является не только самостоятельным вирусом, но даже отдельным генотипом — этот вирусный вариант идентичен TGEV и представляет собой его патотип, отличающийся делецией 227 аминокислотных остатков в N-концевой

<sup>1</sup> «Новым» это заболевание было названо, чтобы отличить его от описанного в 1920-х гг. заболевания, этиологически связанного с вирусом инфекционного ларинготрахеита птиц (ILT — infectious laryngotracheitis virus), который сегодня называется герпесвирус куриных 1-го типа (GaHV-1 — Gallid herpesvirus 1) (*Herpesvirales: Herpesviridae, Iltovirus*) [3, 5].

<sup>2</sup> Здесь и далее таксономическое положение коронавирусов будет указываться по сокращенному формату (*Под, Подрод*) — см. табл. 1.

<sup>3</sup> Коронавирусный энтерит индеек, вызываемый TCoV, назывался болезнью сизого гребня (bluecomb) [5].

части S-белка [108], участвующего во взаимодействии вириона с поверхностными рецепторами клеток-мишеней. Представители семейства псовых (*Carnivora: Canidae*) способны заражаться TGEV и порядка 2 недель выделять вирус с фекалиями [77]. Однако в 1974 г. у собак был описан собственный коронавирус, вызывающий поражение кишечника [22]. Позже этот вирус тоже разделили на два патотипа, имеющие различия в аминокислотной последовательности S-гена: менее патогенный коронавирус собак 1-го типа (CCoV-1 — Canine coronavirus 1) и близкий к TGEV более патогенный CCoV-2 [3]. Аналогичная ситуация с разделением на патотипы в результате различий в структуре S-гена возникла и у коронавирусов кошачьих (*Carnivora: Felidae*): менее летальный коронавирус энтерита кошек (FECV — Feline enteritis coronavirus) широко распространен среди диких и домашних животных, вызванная им болезнь протекает относительно легко и может хронизироваться [94], а вирус инфекционного перитонита кошек (FIPV — Feline infectious peritonitis virus) встречается реже, но способен вызывать системное летальное заболевание [93]. В настоящее время, CCoV-1, CCoV-2, FECV, FIPV, PRCV и TGEV рассматриваются как подвиды альфакоронавируса 1-го типа (AlphaCoV-1 — Alphacoronavirus 1)<sup>4</sup> (*Alphacoronavirus, Tegacovirus*). Вместе с тем респираторный коронавирус собак (CRCoV — Canine respiratory coronavirus) оказался штаммом коронавируса крупного рогатого скота (BetaCoV-1) с видоизмененным S-белком [71], а пантропный коронавирус собак (PanCCoV — Pantropic canine coronavirus) — штаммом CCoV-2 (AlphaCoV-1) с единственной характерной заменой в спайковом белке S: D125N [40] (табл. 1).

В 1949 г. был описан вирус гепатита мышей (MHV — Murine hepatitis virus) [17, 29], который чрезвычайно широко распространен среди диких и лабораторных домашних мышей (*Mus musculus*), вызывает поражение печени и приводит к значительной летальности (до 100%) среди мышат-сосунков в виварных колониях [3, 20]. С 2011 г. MHV носит современное название «коронавирус мышей» (MCoV — Murine coronavirus) (*Betacoronavirus, Embecovirus*) [124]. К началу XXI в. MCoV был наиболее изученным представителем *Coronaviridae* (уступив затем этот «титул» особо опасным коронавирусам человека SARS-CoV и MERS-CoV). Подобно многим другим коронавирусам, многочисленные штаммы MHV были разделены на два патотипа, получившие названия энтеротропных<sup>5</sup>

(вызывающих цитолиз энтероцитов и многочисленные некрозы слизистой кишечника) и политропных (репродуцирующиеся в эпителии носоглотки, поражающие лимфоузлы, но не эпителий кишечника; известны нейротропные штаммы) [18]. В экспериментальных условиях крысы-сосунки могут быть заражены MHV, поэтому некоторое время этот вирус рассматривался как общий для мышей и крыс. Однако в 1970 г. был описан самостоятельный коронавирус крыс (RtCoV — Rat coronavirus), вызывающий поражение респираторного тракта и легких, а также сиалодакриоаденит [92]. К RtCoV чувствительны животные всех возрастов, но в наибольшей степени — новорожденные крысята, среди которых наблюдается умеренная летальность (до 40%) [3, 92]. Описанный еще в 1948 г. J.A. Miles и M.G. Stoker коронавирус пуффиноза (PCoV — Puffinosis coronavirus), который вызывает конъюнктивиты, волдыри на плавательных перепонках лап и спазмы разгибательных мышц у обыкновенных буревестников (*Puffinus puffinus*) на островах Скомер и Скохольм у юго-западного побережья Уэльса (Великобритания) [82, 88], оказался близок к MHV и RtCoV. Причина кроется в популяционных взаимодействиях мышевидных грызунов и буревестников, откладывающих яйца в норах, которые заселяются грызунами в межгнездовой период. В настоящее время MCoV включает в себя RtCoV и PCoV в качестве подвидов (табл. 1). Вероятнее всего, к MCoV принадлежит и вирус Рунде (RNDV — Runde virus), так и оставшийся еще с 1970-х гг. в статусе неклассифицированного [3]. RNDV был изолирован в 1977 г. из иксодовых клещей *Ixodes uriae*, собранных в гнездовых колониях морских птиц на норвежском острове Рунде [118]. Птицы вынуждены использовать для гнезд расщелины скал или рыть норы [например, так делают атлантические тупики (*Fratercula arctica*)]. Эти же укрытия используют затем грызуны, а питавшиеся иксодиды могут содержать вирус по крайней мере в кишечнике (поскольку факт биологической трансмиссии RNDV не установлен). Косвенно в пользу этой гипотезы свидетельствует отсутствие коронавирусов среди штаммов, изолированных от *I. uriae* на небольших лишенных пресной воды островах, где грызуны отсутствуют [9, 73, 104].

Осенью 1958 г. в канадской провинции Онтарио было зарегистрировано тяжелое заболевание поросят: по достижению 6–7-дневного возраста у животных отмечались дрожь конеч-

<sup>4</sup> Альфакоронавирусы других типов пока отсутствуют, и указание на «1-й тип» является историческим артефактом, поскольку вирусы в составе AlphaCoV-1 объединялись не сразу, а постепенно, и некоторое время существовали терминологические предложения по альфакоронавирусам разных типов.

<sup>5</sup> Энтеротропные штаммы MHV некоторое время рассматривались как самостоятельный летальный кишечный вирус мышат [18], но это таксономическое предложение не получило широкой поддержки.

**Таблица 1. Таксономическая структура\* семейства *Coronaviridae* (*Nidovirales*, *Coronavirineae*)**  
 Table 1. Taxonomic structure\* of *Coronaviridae* family (*Nidovirales*, *Coronavirineae*)

Род Genus	Подрод Subgenus	Вид Species		Прототипные штаммы Prototype strains			
		современное название** modern name**	аббревиатура abbreviation	обозначение*** designation***	источник изоляции source of isolation	GenBank ID	
<i>Alphacoronavirus</i>	<i>Milicosovirus</i>	Летовирус узкоротых квакш 1-го типа <i>Microhyla letovirus 1</i>	ЛВУК-1 MLeV-1	MLeV-1	<i>Microhyla fissipes</i>	Отсутствует на 29.02.2020	
		<b>Подсемейство <i>Letovirinae</i></b>					
	<i>Colacovirus</i>	Коронавирус летучих мышей CDRHE15 <i>Bat coronavirus CDRHE15</i>	КВЛМ-CDRHE15 BtCoVCDRHE15	USA-2006		<i>Myotis lucifugus</i>	NC_022103
		Альфакоронавирус больших подковоносов HuB2013 <i>Rhinolophus ferrumequinum alphacoronavirus HuB2013</i>	АКВБП-HuB2013 BtRtAlphaCoV-HuB2013	BtRf-HuB2013		<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	NC_028814
		Коронавирус летучих мышей HKU10 <i>Bat coronavirus HKU10</i>	КВЛМ-HKU10 HCoV-HKU10	HKU10/183A		<i>Rousettus leschenaultii</i>	NC_018871
		Коронавирус человека 229E <i>Human coronavirus 229E</i>	КВЧ-229E HCoV-229E	Inf-1		<i>Homo sapiens sapiens</i>	NC_002645
		Коронавирус крыс Лунцюань Rn <i>Lucheng Rn rat coronavirus</i>	КВКЛ-Rn LRNV	Lucheng-19		<i>Rattus norvegicus</i>	NC_032730
		Коронавирус норок 1-го типа <i>Mink coronavirus 1</i>	КВН-1 MkCoV-1	ECGV/WD1127		<i>Mustela vison</i>	NC_023760
		Коронавирус хорьков <i>Ferret coronavirus</i>	КВХ FrCoV	ECEV/FECV1 FSCV/FSCV6		<i>Mustela putorius furo</i>	KX512809 KX512810
		Коронавирус длиннокрылов 1-го типа <i>Miniopterus bat coronavirus 1</i>	КВДК-1 BtMiCoV-1	AFCD62		<i>Miniopterus magnater</i>	EU420138
		Коронавирус длиннокрылов HKU8 <i>Miniopterus bat coronavirus HKU8</i>	КВДК-HKU8 BtCoV-HKU8	HKU8/AFCD77		<i>Miniopterus pusillus</i>	NC_010438
		Альфакоронавирус азиатских рыбоядных ночниц Sax-2011 <i>Myotis ricketti alphacoronavirus Sax2011</i>	АКВАРН-Sax-2011 BtMiAlphaCoV-Sax-2011	BtMi-SAX2011		<i>Myotis ricketti</i>	NC_028811
	<i>Nyctacovirus</i>	Альфакоронавирус китайских вечерниц SC2013 <i>Nyctalus velutinus alphacoronavirus SC2013</i>	АККВ-SC2013 BtNv-AlphaCoV-SC2013	BtNv-SC2013		<i>Nyctalus plancyi velutinus</i>	NC_028833

Род Genus	Подрод Subgenus	Вид Species		Прототипные штаммы Prototype strains			
		современное название** modern name**	аббревиатура abbreviation	обозначение*** designation***	источник изоляции source of isolation	GenBank ID	
<i>Alphacoronavirus</i>	<i>Pedacovirus</i>	Вирус эпизоотической диареи свиней Porcine epidemic diarrhea virus	ВЭДС PEDV	CV777	<i>Sus scrofa domestica</i>	KT323979	
		Коронавирус домашних гладкошубов 512 Scotophilus bat coronavirus 512	КВДГ-512 BtCoV-512	BtCoV/512/2005	<i>Scotophilus kuhlii</i>	NC_009657	
	<i>Rhinacovirus</i>	Коронавирус подковоносов HKU2 Rhinolophus bat coronavirus HKU2	КВПН-HKU2 BtCoV-HKU2	HKU2/GD/430/2006		<i>Rhinolophus sinicus</i>	NC_009988
		Коронавирус человека NL63 Human coronavirus NL63	КВЧ-NL63 HCoV-NL63	Amsterdam I		<i>Homo sapiens sapiens</i>	AY567487
	<i>Setracovirus</i>	NL63-подобный коронавирус BtKYNL63-9b NL63-related bat coronavirus BtKYNL63-9b	NL63-ПКВЛМ-9b NL63-rBtCoV-9b	BtKYNL63-9b		<i>Triaenops afer</i>	KY073745
				CCoV-1/259/01			AF502583
				CCoV-2/Insavc-1		<i>Canis lupus familiaris</i>	D13096
				PanCCoV/CB/05			KP981644
			Альфакоронавирус 1-го типа Alphacoronavirus 1	АКВ-1 AlphaCoV-1	FECV/RM FIPV/79-1146 PRCV/OH7269 TGEV/Purdue		<i>Felis silvestris catus</i>  <i>Sus scrofa domestica</i>
	<i>Incertae sedis</i>	Коронавирус кроликов, вызывающий кардиомиопатию Rabbit coronavirus provoking cardiomyopathy	КВК-КМП RbCoVCMR	Stockholm agent		<i>Oryctolagus cuniculus domesticus</i>	Отсутствует на 29.02.2020
<i>Betacoronavirus</i>				LAMV/Longquan-343	<i>Apodemus agrarius</i>	KF294357	
			BCoV/Mebus		<i>Bos taurus taurus</i>	BCU00735	
			CRCoV/BJ232		<i>Canis lupus familiaris</i>	KX432213	
			ECov/NC99		<i>Equus ferus caballus</i>	EF446615	
		Бетакоронавирус 1-го типа Betacoronavirus 1	БКВ-1 BetaCoV-1	HCoV-OC43/ATCC VR-759 RbCoV-HKU14 PHEV/CC14		<i>Homo sapiens sapiens</i> <i>Oryctolagus cuniculus domesticus</i> <i>Sus scrofa domestica</i>	AY391777 NC_017083 MF083115
	Коронавирус крыс Китая HKU24 China Rattus coronavirus HKU24	КВКК-HKU24 CRCoV-HKU24	HKU24-R050051		<i>Rattus norvegicus</i>	NC_026011	

**Окончание таблицы 1. Таксономическая структура\* семейства *Coronaviridae* (*Nidovirales*, *Coronavirineae*)**  
 Table 1. Taxonomic structure\* of *Coronaviridae* family (*Nidovirales*, *Coronavirineae*) (continued)

Род Genus	Подрод Subgenus	Вид Species		Прототипные штаммы Prototype strains			
		современное название** modern name**	аббревиатура abbreviation	обозначение*** designation***	источник изоляции source of isolation	GenBank ID	
<i>Embecovirus</i>		Коронавирус мышей <i>Murine coronavirus</i>	КВМ MCoV		MHV/JHM LRLV/Longquan-370 RtCoV/Parker PCoV	Mus musculus Rattus losea Rattus norvegicus Puffinus puffinus	AC_000192 KF294371 NC_012936 AJ544718
		Коронавирус человека HKU1 <i>Human coronavirus HKU1</i>	КВЧ-HKU1 HCoV-HKU1		HKU1	<i>Homo sapiens sapiens</i>	NC_006577
		Бетакоронавирус листяносов Пратта <i>Zhejiang2013</i> <i>Bat Hp-beta coronavirus Zhejiang2013</i>	БКВЛП-Zh13 BtHp-BetaCoV-Zh13		Zhejiang2013	<i>Hipposideros pratti</i>	NC_025217
<i>Hibecovirus</i>		Коронавирус Ближневосточного респираторного синдрома <i>Middle East respiratory syndrome-related coronavirus</i>	КВ-БВРС MERS-CoV		Jeddah/Camel-1 EMC/2012 Italy/206645-63/2011	<i>Camelus dromedarius</i> <i>Homo sapiens sapiens</i> <i>Pipistrellus kuhlii</i>	KF917527 JX869059 MG596803
		Коронавирус ежей 1 типа <i>Hedgehog coronavirus 1</i>	КВЕ-1 HdCoV-1		EriCoV	<i>Erinaceus europaeus</i>	MK679660
<i>Merbecovirus</i>		Коронавирус косопалых кожанов HKU4 <i>Tylonycteris bat coronavirus HKU4</i>	КВКК-HKU4 BtCoV-HKU4		HKU4/B04f	<i>Tylonycteris pachypus</i>	NC_009019
		Коронавирус нетопырей HKU5 <i>Pipistrellus bat coronavirus HKU5</i>	КВНП-HKU5 BtCoV-HKU5		HKU5/LMH03f	<i>Pipistrellus abramus</i>	NC_009020
<i>Nobecovirus</i>		Коронавирус ночных крыланов GCCDC1 <i>Roussetus bat coronavirus GCCDC1</i>	КВНК-GCCDC1 BtCoV-GCCDC1		GCCDC1/356	<i>Roussetus leschenaulti</i>	NC_030886
		Коронавирус ночных крыланов HKU9 <i>Roussetus bat coronavirus HKU9</i>	КВНК-HKU9 BtCoV-HKU9		HKU9/BF_0051	<i>Roussetus leschenaultii</i>	NC_009021
		Коронавирус пальмовых крыланов C704 <i>Eidolon bat coronavirus C704</i>	КВПК-C704 BtCoV-C704		KY24/2006	<i>Eidolon helvum</i>	KX285106
<i>Sarbecovirus</i>		Коронавирус китайских подковоносов <i>Rhinolophus sinicus coronavirus</i>	КВКП BtRsCoV		CoVZC45 CoVZXC21	<i>Rhinolophus sinicus</i> <i>Rhinolophus sinicus</i>	MG772933 MG772934
		Коронавирус тяжелого острого респираторного синдрома <i>Severe acute respiratory syndrome-related coronavirus</i>	КВ-ТОРС SARS-CoV		GD01 SZ3 Rs672/2006	<i>Homo sapiens sapiens</i> <i>Paguma larvata</i> <i>Rhinolophus sinicus</i>	AY278489 AY304486 FJ588686
		Коронавирус тяжелого острого респираторного синдрома 2-го типа <i>Severe acute respiratory syndrome-related coronavirus 2</i>	КВ-ТОРС-2 SARS-CoV-2		Wuhan-Hu-1 PaCoV-1420 RaTG13	<i>Homo sapiens sapiens</i> <i>Manis javanica</i> <i>Rhinolophus affinis</i>	NC_045512 Отсутствует на 29.02.2020 MN996532

Род Genus	Подрод Subgenus	Вид Species		Прототипные штаммы Prototype strains		
		современное название** modern name**	аббревиатура abbreviation	обозначение*** designation***	источник изоляции source of isolation	GenBank ID
<b>Deltacoronavirus</b>	<b>Andecovirus</b>	Коронавирус связей HKU20 Wigeon coronavirus HKU20	КВС-НКУ20 WiCoV-HKU20	HKU20-9243	<i>Anas penelope</i>	NC_016995
		Дельтакоронавирус свиней Porcine deltacoronavirus	ДКВС PDCoV	HKU15-44 HKU15/IN2847 SpCoV-HKU17	<i>Sus scrofa domestica</i> <i>Sus scrofa domestica</i> <i>Passer montanus</i>	JQ065042 KJ569799 NC_016992
	<b>Buldecovirus</b>	Коронавирус белглазок НКУ16 White eye coronavirus HKU16	КВБГ-НКУ16 WECoV-HKU16	HKU16-6847	<i>Zosterops palpebrosus</i>	NC_016991
		Коронавирус бульбюлей НКУ11 Bulbul coronavirus HKU11	КВББ-НКУ11 BuCoV-HKU11	HKU11-796	<i>Pycnonotus sinensis</i>	FJ376620
		Коронавирус муний НКУ13 Munia coronavirus HKU13	КВА-НКУ13 MuCoV-HKU13	HKU13-3514 MRCoV-HKU18	<i>Lonchura striata</i> <i>Copsychus saularis</i>	NC_011550 NC_016993
	<b>Herdcovirus</b>	Коронавирус квакв НКУ19 Night heron coronavirus HKU19	КВК-НКУ19 NHCoV-HKU19	HKU19-6918	<i>Nycticorax nycticorax</i>	NC_016994
		Коронавирус камышиц НКУ21 Common moorhen coronavirus HKU21	КВК-НКУ21 CMCoV-HKU21	HKU21-8295	<i>Gallinula chloropus</i>	NC_016996
	<b>Segacovirus</b>	Коронавирус китообразных Cetacean coronavirus	КВКО CetCoV	SW1 HKU22	<i>Delphinapterus leucas</i> <i>Tursiops aduncus</i>	EU11742 KF793826
		<b>Igacovirus</b>	Коронавирус птиц Avian coronavirus	КВП ACoV	IBV/Connecticut IBV/Massachusetts TCoV/MG10 KQ6 PhCoV/IO623/17	<i>Gallus gallus domesticus</i> <i>Gallus gallus domesticus</i> <i>Meleagris gallopavo</i> <i>Pavo cristatus</i> <i>Phasianus colchicus</i>

\* Порядок следования родов и подродов внутри каждого рода соответствует их латинскому названию, вирусов внутри каждого подрода — их русскому названию, прототипных штаммов каждого вируса — латинскому названию источника их изоляции.

\*\* Прототипные вирусы каждого рода представлены в табл. 2.

\*\*\* Косая черта в данном столбце используется как необходимый элемент идентификация штамма.

\* The consequence of genera and subgenera within each genus corresponds to their Latin name, viruses within each subgenus — to their Russian name, prototypical strains of each virus — to the Latin name of the source of their isolation.

\*\* Prototype viruses of each genus are presented in table 2.

\*\*\* The slash in this column is used as the required element strain identification.

ностей, съеживание и визг, а затем развивался энцефаломиелит, сопровождающийся рвотой, запорами и критическим истощением [101]. Данное заболевание получило широкое распространение в провинции Онтарио и на сопредельных территориях в течение нескольких последующих лет [14]. А.С. Greig с соавт. (1962), изолировавшие этиологический агент этого заболевания из мозга больных поросят на первичной клеточной культуре почки свиньи, дали ему название гемагглютинирующий вирус энцефаломиелита свиней (PHEV — Porcine hemagglutinating encephalomyelitis virus) [48]. В 1972 г. Е.Л. Stair с соавт. описали выделение и электронно-микроскопическую идентификацию коронавируса из фекалий новорожденных телят, страдающих поражением кишечника и респираторного тракта [114]. Этот вирус сначала получил название вирус диареи телят Небраски, а потом — коронавирус крупного рогатого скота (BCoV — Bovine coronavirus). Родственный коронавирус лошадей (ECoV — Equine coronavirus) был идентифицирован в 1999 г. [52]. BCoV, ECoV и PHEV входят в состав бетакоронавируса 1-го типа (BetaCoV-1 — Betacoronavirus 1)<sup>6</sup> (*Betacoronavirus*, *Embecovirus*) (табл. 1).

В 1965 г. D.A. Tyrrell и M.L. Вупое, сотрудники отдела ОРЗ Медицинского госпиталя в г. Солсбери (Великобритания), использовали органную культуру трахеи 14–22-недельного человеческого эмбриона (НЕТОС — human embryonic tracheal organ culture) для изоляции вирусов из назальных смывов больных ОРЗ и получили штамм первого коронавируса человека (HCoV — Human coronavirus). Этот штамм вошел в историю вирусологии под названием B814 (в связи с маркировкой соответствующего смыва) [119]. Год спустя D. Hamre и J.J. Procknow из Чикагского университета опубликовали результаты изоляции штамма 229E от студента с симптомами ОРЗ [53]. В 1967 г. К. McIntosh с соавт. сообщили об изоляции обширной серии штаммов с помощью НЕТОС, которые они обозначали ОС1, ОС2 и т.д. [78]. Наибольшую известность из них получил штамм ОС43 [23]. Известные в те годы коронавирусы человека считались настолько безопасными, что их даже пассировали на волонтерах [25, 119]. К сожалению, подавляющее большинство указанных выше штаммов 1960–1970 гг. не сохранились в коллекциях и оказались утерянными,

за исключением HCoV-229E (*Alphacoronavirus*, *Duvinacovirus*) и HCoV-OC43. Последний входит в BetaCoV-1 в ранге подвида (табл. 1).

«Коронация» коронавирусов состоялась 16.11.1968 г., когда в свет вышел очередной 5168-й выпуск журнала *Nature*, в котором группа из восьми вирусологов (включая некоторых авторов первых эпидемических коронавирусов) опубликовала краткое таксономическое предложение: вследствие характерной морфологии вирионов (рис. 1) IBV, MNV, B814, 229E, OC43 на негативно контрастированных электронных фотографиях — выраженного зубчатого (коронообразного)<sup>7</sup> обрамления (порядка 20 нм) округлых плейоморфных частиц (120–160 нм) — объединить эти вирусы в группу «coronaviruses» [15]. Поскольку перечисленные вирусы первоначально рассматривались как миксовирусы<sup>8</sup>, то предложение было направлено профессору А.Р. Waterson, возглавлявшему тогда Группу изучения миксовирусов в составе Международного комитета по таксономии вирусов (ICTV — International Committee on Taxonomy of Viruses). Уже год спустя при описании RtCoV J.C. Parker с соавт. (1970) использовали в названии статьи термин «coronavirus». В I Таксономическом каталоге ICTV (1971 г.) [34] коронавирусы были выделены в отдельную группу (род), а в 1976 г. ICTV присвоил коронавирусам статус семейства [35] и включил в него известные в то время, но не учтенные в первоначальном предложении [15] TCoV, TGEV, SCoV, PHEV, RtCoV, BCoV и возбудитель EVD.

В 1972 г. английский ветеринарный врач J. Oldham описал новое инфекционное кишечное заболевание свиней, которое напоминало TGEV-индуцированный гастроэнтерит, но в отличие от TGEV поражало не столько поросят-сосунков, сколько поросят-отъемышей [89]. Заболевание было названо эпизоотической вирусной диареей (EVD — Epidemic viral diarrhea). В 1976 г. этиологический агент подразделили на два типа, и считалось, что EVD-2 способен поражать не только отъемышей, но свиней всех возрастных групп [140]. В 1978 г. специалисты из Гентского Университета (Бельгия) показали значительное отличие EVD от известных тогда TGEV, PRCV и PHEV, предложив считать EVD самостоятельным коронавирусом [96], который вскоре получил временное название: эпизоотическая диарея свиней (PEDV — Porcine epidemic diarrhea virus)

<sup>6</sup> Бетакоронавирусы других типов пока отсутствуют, и указание на «1-й тип» является историческим артефактом, поскольку вирусы в составе BetaCoV-1 объединялись не сразу, а постепенно, и некоторое время существовали терминологические предложения по бетакоронавирусам разных типов.

<sup>7</sup> В оригинальной статье [15] «зубчатое обрамление» названо «бахромой», а именно: «...there is also a characteristic «fringe» of projections 200 Å long...».

<sup>8</sup> Миксовирусы (от др.-греч. μίξα — слизь) — устаревшая таксономическая группа вирусов, предложенная в 1955 г. С.Н. Andrewes и включавшая в себя вирусы, способные связываться с полисахаридами и гликопротеинами на поверхности клетки-мишени. Впоследствии была разделена на несколько семейств: *Orthomyxoviridae*, *Paramyxoviridae*, *Coronaviridae*, *Pneumoviridae*.

(*Alphacoronavirus, Pedacovirus*) [31]. PEDV является одним из наиболее экономически значимым вирусом для современного свиноводства, приводя к значительной (до 50%) летальности среди всех возрастных групп с пиком (до 100%) у поросят 5–6-недельного возраста и значительным потерям привеса во время откорма животных [129]. D.U. Lee с соавт. (2016) с помощью ОТ-ПЦР показал, что порядка 10% диких кабанов (*Sus scrofa*) в Республике Корея инфицированы PEDV, на основании чего было сделано предположение о том, что дикие кабаны могут служить природным резервуаром этого вируса.

Эпизоотический катаральный энтерит (ECG — epizootic catarrhal gastroenteritis) среди американских<sup>9</sup> норок (*Neovison vison*), описанный на зверофермах А.Е. Larsen и J.R. Gorham (1975), сначала не рассматривался как инфекционное заболевание: потеря веса и снижение качества меха у животных в возрасте 4 мес. и старше при относительно невысокой летальности (< 5%) могли быть вызваны множеством причин. Инфекционная природа ECG была установлена лишь в начале 1980-х гг. [109], а в 1985 г., после того как М. Hansen описал вирусные частицы в фекалиях американских норок во время эпизоотии ECG в Дании, появился термин ECGV (ECG virus), рассматриваемый в то время как «коронавирус-подобный» [47, 54]. В настоящее время, ECGV носит название коронавируса норок 1-го типа (MkCoV-1 — Mink coronavirus 1)<sup>10</sup> (*Alphacoronavirus, Minacovirus*).

Весной 1993 г. по восточному побережью США прокатилась эпизоотия среди фреток (*Mustela putorius furo*)<sup>11</sup>, сопровождавшаяся обильной диареей ярко-зеленого цвета с высоким содержанием слизи. Заболевание быстро охватывало все стадо в питомнике, но летальность не превышала 3%. В фекалиях больных животных были найдены вирусные частицы с характерной коронавирусной морфологией, что позволило сразу же классифицировать новый вирус эпизоотического катарального энтерита (ECEV — Epizootic catarrhal enteritis virus) с точностью до семейства [130]. Известный с 2002 г. коронавирус системного заболевания хорьков (FSCV — Ferret systemic disease coronavirus), вызывающий энтерит с высокой летальностью [76, 97], оказался идентичен ECEV и отличается от него лишь структурой S-белка [132]. На сегодняшний день, ECEV и FSCV объединены под общим названием ко-

ронавирус хорьков (FrCoV — Ferret coronavirus) (*Alphacoronavirus, Minacovirus*).

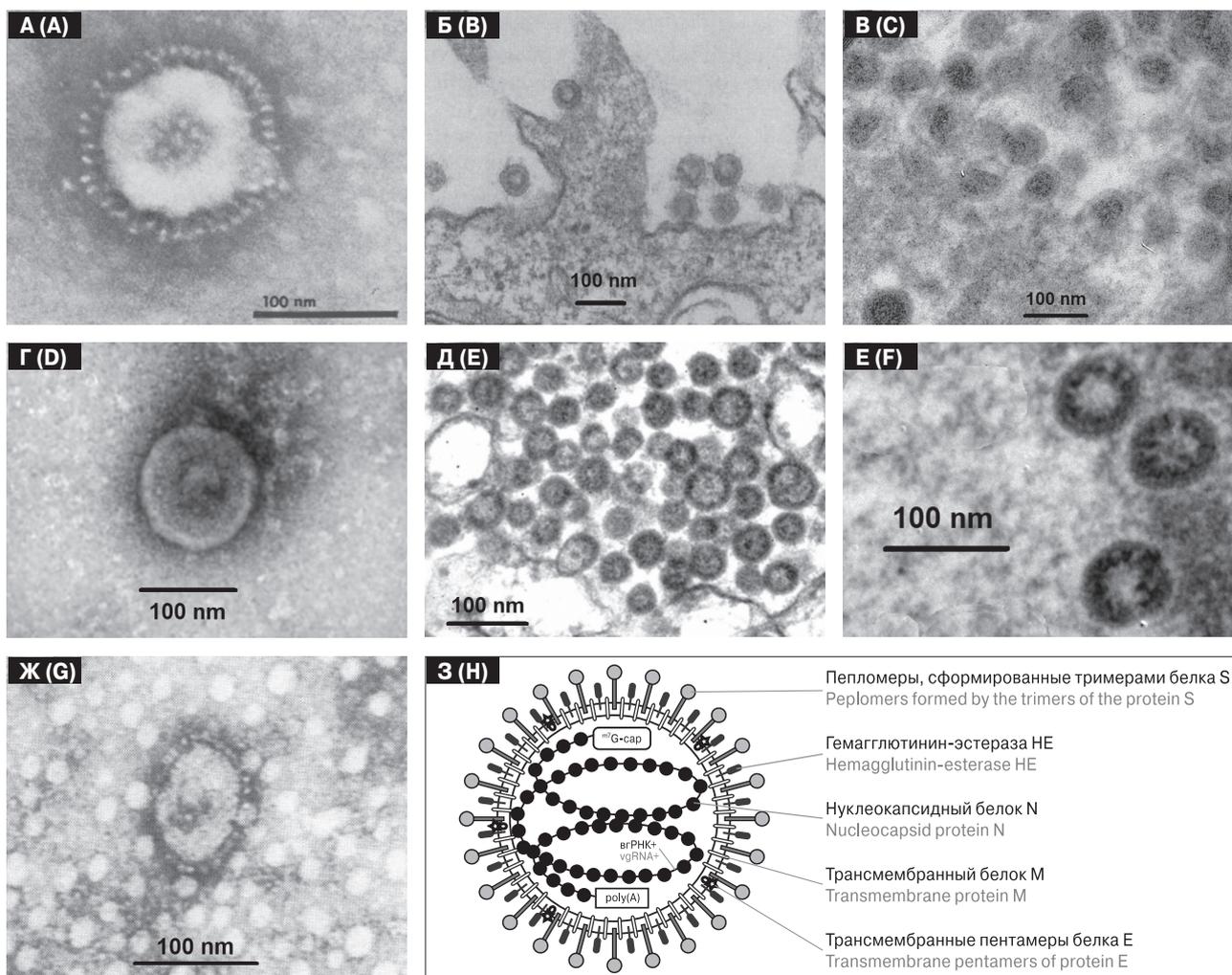
J.D. Small с соавт. (1979), идентифицируя так называемый «Стокгольмский агент», описали коронавирус кроликов, вызывающий кардиомиопатию (RbCoV-CMP — Rabbit coronavirus cardiomyopathy provoking) (*Incertae sedis*) с характерной морфологией вирионов (рис. 1Ж). Историю «Стокгольмского агента» следует начинать с 1912 г., когда из цереброспинальной жидкости пациента с нейросифилисом был изолирован один из наиболее известных прототипных штаммов бледной трепонемы (*Treponema pallidum*) Nichols, который начали пассировать на домашних кроликах (*Oryctolagus cuniculus domesticus*) путем интестестукулярного (в яичко) введения [86]. С 1953 г. этот штамм успешно перевивался на кроликах в Швеции вплоть до 1961 г., когда сначала у отдельных инокулированных животных, а потом все чаще стало развиваться заболевание, характеризующееся ректальной температурой свыше 40°C, выраженным отеком легких, застойными явлениями в поверхностных лимфатических узлах и летальностью на уровне 50–75% на фоне выраженной кардиомиопатии. Гомогенат кроличьих яичников, пропущенный через бактериальные фильтры после температурной инактивации<sup>12</sup> трепаном, сохранял свою патогенность [51]. Полученный таким образом инфекционный препарат и получил название «Стокгольмского агента», природа которого несколько лет оставалась неизвестной [50], пока десять лет спустя не появилась работа J.D. Small с соавт. (1979). Источник RbCoV-CMP остался неизвестен. Нельзя исключать, что это результат лабораторной контаминации. Антисыворотка против RbCoV-CMP в реакции связывания компонента взаимодействовала с антигенами HCoV-229E, но не MHV [110]; в реакции нейтрализации методом бляшек *in situ* — с TGEV и CCoV, но не с FIPV; вакцина против CCV, FIPV и TGEV лишь незначительно снижала летальность от RbCoV-CMP-инфекции [111]. Вероятнее всего, RbCoV-CMP представляет собой самостоятельный вирус из семейства *Alphacoronavirus* (табл. 1), однако отсутствие молекулярно-генетических данных не позволяет верифицировать эту гипотезу. Долгое время RbCoV-CMP был единственным коронавирусом кроликов и постепенно утратил вторую часть названия (CMP) — так же, как и открытый позже коронавирус кроли-

<sup>9</sup> В настоящее время географический термин «американская» в названии данного вида следует рассматривать в историческом контексте, поскольку в результате искусственной интродукции этот вид широко распространился на территории Северной Евразии, существенно потеснив и сократив ареал европейской норки (*Mustela lutreola*).

<sup>10</sup> Коронавирусы норок иных типов пока неизвестны, однако название «MkCoV-1» отражает надежду на существование у европейских норок (*Mustela lutreola*) собственного варианта возбудителя ECG.

<sup>11</sup> Фретки, или фуры (*Mustela putorius furo*), — одомашненная форма лесного хорька (*M. putorius*).

<sup>12</sup> *T. pallidum* сохраняет жизнеспособность в узком диапазоне температур в районе 37°C, поэтому может быть инактивирована незначительным повышением температуры, при котором сохраняется жизнеспособность оболочечных вирусов.



**Рисунок 1. Морфология вириона коронавирусов: электронно-микроскопические фотографии и схематическое изображение вириона**

Figure 1. Morphology of the virion of coronaviruses: electron microscopy images and schematic image of the virion

**А.** Вирус инфекционного бронхита кур, или коронавирус птиц, ACoV (*Gammacoronavirus, Igcovirus*), из работы G. Marsolais с соавт. (1971). **Б.** Почкующиеся частицы вируса трансмиссивного гастроэнтерита свиней, или альфакоронавируса 1 типа, TGEV (*Alphacoronavirus, Tegacovirus*), из работы J.W. Rossen с соавт. (1994). **В.** Коронавирус SW1, CctCoV (*Gammacoronavirus, Cegacovirus*), из работы К.А. Mihindukulasuriya с соавт. (2008). **Г.** Коронавирус человека NL63, HCoV-NL63 (*Alphacoronavirus, Setracovirus*), из работы J.A. Lednicky с соавт. (2013). **Д.** Коронавирус Ближневосточного респираторного синдрома, MERS-CoV (*Betacoronavirus, Merbecovirus*), из работы W.B. Park с соавт. (2016). **Е.** Коронавирус тяжелого острого респираторного синдрома 2 типа, SARS-CoV-2 (*Betacoronavirus, Sarbecovirus*), из работы W.B. Park с соавт. (2020). **Ж.** Коронавирус кроликов, вызывающий кардиомиопатию, RbCoV-CMP (*Incertae sedis*), из работы J.D. Small с соавт. (1970). **З.** Схематическое изображение вириона коронавирусов. Оболочечные вирусные частицы имеют округлую (120–160 нм) плеоморфную форму. Булавовидные поверхностные пепломеры, формирующие «зубцы короны» длиной 10–25 нм, представляют собой тримеры спайкового гликопротеина S (150–220 kDa), первая субъединица (S1) которого взаимодействует с рецептором клетки-мишени. Поверхностный гликопротеин HE (9–12 kDa), обладающий гемагглютинин-эстеразной активностью, имеется лишь у BetaCoV-1, CRCoV-NKU24, HCoV-NKU1, MCoV. Белок M (23–35 kDa) является трансмембранным с трехзаходной N<sup>exo</sup>S<sup>endo</sup>-топологией (AlphaCoV-1 дополнительно содержит трансмембранный белок M' с четырехзаходной N<sup>exo</sup>S<sup>exo</sup>-топологией). Пентамеры белка E (9–12 kDa) способны формировать ионные каналы и представляют собой важный фактор вирулентности коронавирусов (таких пентамеров в оболочке вириона очень мало — всего нескольких копий на вирион). Нуклеокапсид (60–70 нм) спиральной симметрии формируется фосфорилированным белком N (50–60 kDa) в комплексе с вирионной геномной РНК в форме одиночного сегмента позитивной полярности (vrРНК+), который <sup>m7</sup>G кэпирован<sup>13</sup> на 5'- и полиаденилирован на 3'-конце [3, 124].

**А.** Chicken infectious bronchitis virus, or avian coronavirus, ACoV (*Gammacoronavirus, Igcovirus*), from the article of G. Marsolais et al. (1971). **В.** Budding particles of porcine transmissible gastroenteritis virus, or alphacoronavirus 1, TGEV

<sup>13</sup>m<sup>7</sup>G кэпирование означает наличие на 5'-конце молекулы РНК модифицированного рибонуклеотида — 7-метилгуанозина, который соединен 5',5'-трифосфатным мостиком с первым нуклеотидным остатком.

(*Alphacoronavirus*, *Tegacovirus*), from the article of J.W. Rossen et al. (1994). **C.** Coronavirus SW1, CetCoV (*Gammacoronavirus*, *Cegacovirus*), from the article of K.A. Mihindukulasuriya et al. (2008). **D.** Human coronavirus NL63, HCoV-NL63 (*Alphacoronavirus*, *Setracovirus*), from the article of J.A. Lednicky et al. (2013). **E.** Middle East respiratory syndrome coronavirus, MERS-CoV (*Betacoronavirus*, *Merbecovirus*), from the article of W.B. Park et al. (2016). **F.** Coronavirus of severe acute respiratory syndrome 2, SARS-CoV-2 (*Betacoronavirus*, *Sarbecovirus*), from the article of W.B. Park et al. (2020). **G.** Rabbit coronavirus that causes cardiomyopathy, RbCoV-CMP (*Incertae sedis*), from the article of J.D. Small et al. (1970). **H.** Schematic representation of the coronavirus virion. Enveloped virus particles have a rounded (120–160 nm) pleomorphic shape. Petal-shaped surface peplomers that form "crown teeth" 10–25 nm long are trimers of spike glycoprotein S (150–220 kDa), the first subunit (S1) of which interacts with the target cell receptor. Surface glycoprotein HE (9–12 kDa), which has hemagglutinin-esterase activity, is available only in BetaCoV-1, CRCoV-HKU24, HCoV-HKU1, and MCoV. Protein M (23–35 kDa) is a transmembrane with a triple-spanning N<sup>exo</sup>C<sup>endo</sup> topology (AlphaCoV-1 additionally contains a transmembrane protein M' with a tetra-spanning N<sup>exo</sup>C<sup>exo</sup> topology). Pentamers of protein E (9–12 kDa) are able to form ion channels and are an important factor in the virulence of coronaviruses (there are very few such pentamers in the virion envelope — only a few copies per virion). A nucleocapsid (60–70 nm) of helical symmetry is formed by phosphorylated protein N (50–60 kDa) in complex with virion genomic RNA in the form of a single segment of positive polarity (vgRNA+), which is <sup>m7</sup>G-capped at the 5'- and polyadenylated at the 3'-end [3, 124].

ков HKU14 (RbCoV-HKU14 — Rabbit coronavirus HKU14) [64], что часто затрудняет анализ каталогов вирусных штаммов. В настоящее время RbCoV-HKU14 включен в BetaCoV-1.

Еще в V Таксономическом каталоге ICTV (1991 г.) [122] семейство *Coronaviridae* подразделялось на два рода (*Coronavirus*<sup>14</sup> и *Torovirus*<sup>15</sup>) и не входило в таксоны более высокого порядка. В 1996 г. С.Р. Pringle по итогам X Международного вирусологического конгресса (Иерусалим, 11–16.08.1996) формулирует таксономическое предложение о формировании отряда *Nidovirales* на основе *Arteriviridae* (повысив до статуса семейства ранее отдельный род *Arterivirus*) и *Coronaviridae* [98]. Название нового отряда было выбрано от лат. *nidos* (гнезда), поскольку экспрессия генома включает синтез 3'-котерминальных вложенных субгеномных мРНК (рис. 2). Современная структура семейств и родов *Nidovirales* представлена в таблице 2.

К началу XXI в. о коронавирусах сложилось мнение как об актуальных ветеринарных патогенах, но не представляющих особой опасности для человека. Ситуация кардинально поменялась в 2002 г., когда вирус тяжелого острого респираторного синдрома (SARS-CoV — Severe acute respiratory syndrome-related coronavirus) (*Betacoronavirus*, *Sarbecovirus*) был идентифицирован как этиологический агент эпидемии в южных провинциях<sup>16</sup> Китая. В период этой эпидемии, 01.11.2002–31.07.2003, на территории Китая<sup>17</sup> летальность составила 9,2% (685/7429), а по всему миру, с учетом 667 заболевших и 89 умерших в 29 странах за пределами Китая<sup>18,19</sup> вследствие завозных случаев — 9,6% (774/8096)<sup>20</sup> [3, 4, 6, 11, 141]. Было установлено, что зараже-

ние людей произошло от гималайских цивет (*Paguma larvata*) [49]. Дальнейшее изучение экологии SARS-CoV позволило установить, что этот вирус является природно-очаговым, его природным резервуаром являются летучие мыши (*Chiroptera*, *Microchiroptera*) [3, 68, 79], которые переносят инфекцию инаппарантно, но выделяют вирус со слюной, мочой и фекалиями, заражая мелких млекопитающих, широко используемых в странах Юго-Восточной Азии для нужд восточной медицины и употребляемых в пищу.

Эпидемия, вызванная SARS-CoV, подстегнула процесс изучения коронавирусов. В 2004 г. голландские исследователи описали коронавирус человека NL63 (от англ. Sample number 63 from the Netherlands) (HCoV-NL63 — Human coronavirus NL63) (*Alphacoronavirus*, *Setracovirus*) [45, 66, 121]. В январе 2005 г. сотрудники Гонконгского университета изолировали от 71-летнего пациента с ОРЗ, осложненным двусторонней пневмонией, новый коронавирус человека HKU1 (HCoV-HKU1 — Human coronavirus HKU1) (*Betacoronavirus*, *Hibecovirus*) [135], положив начало использованию префикса HKU (от англ. Hong Kong University) с порядковым номером штамма, который встречается в названиях многих вирусов (табл. 1). Однако на протяжении «трех пятилеток», 2005–2019 гг., «ударными темпами» открывались новые коронавирусы рукокрылых (*Chiroptera*): коронавирус подковоносов HKU2 (BtCoV-HKU2 — Rhinolophus bat coronavirus HKU2) (*Alphacoronavirus*, *Rhinacovirus*); коронавирус подковоносов HKU3 (BtCoV-HKU3 — Rhinolophus bat coronavirus HKU3), в настоящее время вошедший в SARS-CoV; коронавирус косолапых кожанов HKU4 (BtCoV-

<sup>14</sup> В настоящее время *Coronavirus* разделен на два рода: *Alphacoronavirus* и *Betacoronavirus* (табл. 1).

<sup>15</sup> В настоящее время род *Torovirus* является прототипным для подсемейства *Torovirinae* семейства *Tobaniviridae* в отряде *Nidovirales*.

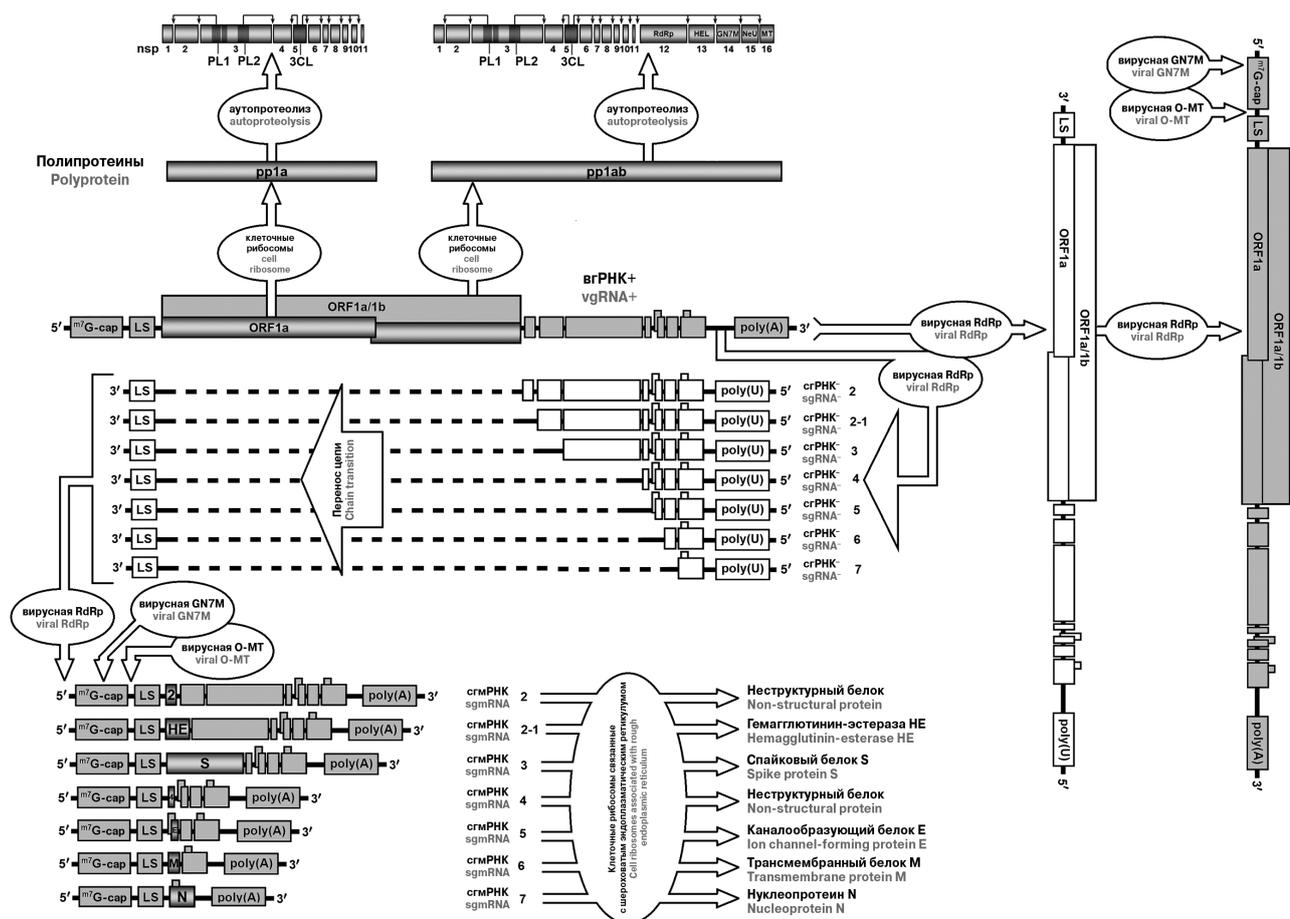
<sup>16</sup> Эпицентром эпидемии стала китайская провинция Гуандун.

<sup>17</sup> Включая Гонконг, Макао и Тайвань, которые в статистике ВОЗ выделяются отдельными строками, но согласно законодательству Китайской Народной Республики, входят в ее состав.

<sup>18</sup> Количество собственно завозных случаев было равно 121, еще 546 случаев стали результатом последующих заражений.

<sup>19</sup> Один завозной случай SARS-CoV был зарегистрирован на территории Российской Федерации в г. Благовещенске.

<sup>20</sup> В некоторых источниках приводится увеличенная статистика: 10,9% (916/8422). Это связано с тем, что ВОЗ исключила из статистики 326 случаев заболевания и 142 смертельных случая по формальным причинам недостаточности документального подтверждения, хотя эти случаи продолжают использоваться в национальной статистике.



**Рисунок 2. Экспрессия генома коронавирусов на примере коронавируса мышей, MCoV (*Betacoronavirus, Embecovirus*), прототипного вируса этого семейства<sup>21</sup>**

Figure 2. Expression of the coronavirus genome on the example of Murine coronavirus, MCoV (*Betacoronavirus, Embecovirus*), a prototype virus of this family

Вирионная геномная РНК<sup>+</sup> (vRНК<sup>+</sup>) представляет собой односегментную молекулу РНК позитивной полярности. Будучи <sup>7</sup>G-кэпирована на 5'-конце и 3'-полиаденилирована vRНК<sup>+</sup> выступает в качестве мРНК для синтеза двух протяженных полипротеинов pp1a и pp1ab длиной порядка 4000 и 7000 аминокислотных остатков соответственно (см. верхнюю часть рисунка). Полипротеин pp1ab включает в себя pp1a и образуется в результате игнорирования рибосомой в 20–30% случаев стоп-сигнала из-за шпильки, смещающей рамку считывания. Полипротеины pp1a и pp1ab не существуют в клетке как единые молекулы и котрансляционно нарезаются протеазами на 16 неструктурных белков (nsp — non-structural protein): nsp1 — расщепляет хозяйские мРНК, ингибирует продукцию интерферонов, блокирует клеточный цикл; nsp2, nsp4, nsp6, nsp11 — преобразуют складки эндоплазматического ретикулума и формируют двухслойные везикулы, в которых происходят ранние этапы сборки дочерних вирусных частиц; nsp3 — АДФ-рибоза-1'-фосфатаза, а также содержит два аутопротеолитических фрагмента папаин-подобных протеаз (PL1 и PL2 — сайты расщепления показаны стрелками); nsp5 — 3С-подобная протеаза (сайты расщепления показаны стрелками); nsp7, nsp9 — эффективно связываются с одноцепочечными РНК; nsp8 — в комплексе с nsp7 способен выполнять функцию дополнительной РНК-зависимой РНК-полимеразы (RdRp — RNA-dependent RNA-polymerase); nsp10 — формирует «цинковый палец»; nsp12 — основная RdRp; nsp13 — 5'→3'-геликаза (Hel — Helicase); nsp14 — 3'→5' экзорибонуклеаза (требуется для исправления ошибок RdRp) и гуанин-N7-метилтрансфераза (GN7M — guanine-N7-methyltransferase); nsp15 — эндорибонуклеаза (NendoU, NeU, — Endoribonuclease); nsp16 — 2'-O-метилтрансфераза (O-MT — 2'-O-methyltransferase), метилирующая два первых нуклеотида после <sup>7</sup>G-кэпа. Используя vRНК<sup>+</sup> в качестве матрицы, RdRp синтезирует комплементарную геномной РНК негативной полярности (vRНК<sup>-</sup>), которая, в свою очередь, выступает в качестве матрицы для синтеза vRНК<sup>+</sup> для дочерних вирионов (правая часть рисунка). Помимо этого, RdRp синтезирует на матрице vRНК серию субгеномных РНК негативной полярности (сРНК<sup>-</sup>) с разрывом цепи и переносом ее к 5'-концу матрицы, в результате чего все сРНК<sup>-</sup> этой серии имеют одинаковые 3'-/5'-фланги и центральные части различной степени вложенности друг в друга (нижняя часть рисунка). Эта особенность синтетического аппарата является общей для всех представителей отряда *Nidovirales*, из-за которой он и получил свое название от лат. nidus (гнездо). Далее сРНК<sup>-</sup> используются

<sup>21</sup> Другие коронавирусы могут не иметь HE и несколько отличаться структурой 3'-концевого набора генов, участвующих в формировании сРНК.

в качестве матрицы для синтеза субгеномных матричных РНК позитивной полярности (сгмРНК)<sup>22</sup>, с которых считываются структурные и некоторые неструктурные белки. Сборка дочерних вирионов происходит в эндоплазматическом ретикулуме, и затем они покидают хозяйскую клетку путем экзоцитоза.

Virion genomic RNA<sup>+</sup> (vgRNA<sup>+</sup>) is a monomeric positive-sense RNA molecule. Being m<sup>7</sup>G-capped at the 5'-terminus and 3'-polyadenylated vgRNA<sup>+</sup> acts as an mRNA for the synthesis of two extended pp1a and pp1ab polyproteins about 2000 and 7000 amino acid residues long, respectively (see the upper part of the figure). The pp1ab polyprotein includes pp1a and is formed as a result of the ribosome ignoring the stop signal in 20–30% of cases due to a hairpin RNA loop that shifts the reading frame. Polyproteins pp1a and pp1ab do not exist in the cell as single molecules and are cotranslationally cut by proteases into 16 non-structural proteins (nsp): nsp1 — cleaves host mRNAs, inhibits interferon production, blocks the cell cycle; nsp2, nsp4, nsp6, nsp11-transform the folds of the endoplasmic reticulum and form two-layer vesicles in which the early stages of the assembly of new virus particles occur; nsp3 — ADP-ribose-1'-phosphatase and also contains two autoproteolytic fragments of papain-like proteases (PL1 and PL2 — cleavage sites are shown by arrows); nsp5 — 3C-like protease (cleavage sites are shown by arrows); nsp7, nsp9 — effectively bind to single-stranded RNAs; nsp8 — in combination with nsp7 is able to perform the function of an additional RNA-dependent RNA polymerase (RdRp — RNA-dependent RNA-polymerase); nsp10 — forms a “zinc finger”; nsp12 — basic RdRp; nsp13 — 5'→3'-helicase (Hel — helicase); nsp14 — 3'→5'-exoribonuclease (required for RdRp error correction) and guanine-N7-methyltransferase (GN7M — guanine-N7-methyltransferase); nsp15 — endoribonuclease (NendoU, NeU, — Endoribonuclease); nsp16 — 2'-O-methyltransferase (O-MT — 2'-O-methyltransferase) methylating the first two nucleotides after the m<sup>7</sup>G-cap. Using vgRNA<sup>+</sup> as a matrix RdRp synthesizes a complement negative-sense genomic RNA (cgRNA<sup>-</sup>), which in turn acts as a matrix for the synthesis of vgRNA<sup>+</sup> for new virions (right part of the figure). In addition RdRp synthesizes a series of subgenomic RNAs of negative polarity (sgRNA<sup>-</sup>) on the vgRNA matrix with a chain break and transition into the 5'-terminus of the matrix, as a result all sgRNAs of this series have the same 3'/5'-flanks and central parts of various degrees of nesting in each other (lower part of the figure). This feature of the synthetic apparatus is common to all representatives of the order *Nidovirales*, which is why it got its name from Latin *nidos* (nests). Further sgRNAs are used as a matrix for the synthesis of subgenomic positive-sense matrix RNA (sgmRNA), from which structural and some non-structural proteins are translated. Assembly of new virions occurs to the endoplasmic reticulum and then they leave the host cell by exocytosis.

HKU4 — Tylonycteris bat coronavirus HKU4) (*Betacoronavirus, Merbecovirus*); коронавирус непотырей HKU5 (BtCoV-HKU5 — Pipistrellus bat coronavirus HKU5) (*Betacoronavirus, Merbecovirus*); коронавирус длиннокрылов HKU8 (BtCoV-HKU8 — Miniopterus bat coronavirus HKU8) (*Alphacoronavirus, Minunacovirus*); коронавирус ночных крыланов HKU9 (BtCoV-HKU9 — Rousettus bat coronavirus HKU9) (*Betacoronavirus, Nobecovirus*); коронавирус летучих мышей HKU10 (BtCoV-HKU10 — Bat coronavirus HKU10) (*Alphacoronavirus, Decacovirus*) [61, 62, 65, 134, 135, 137]; коронавирус длиннокрылов 1-го типа (BtMiCoV-1 — Miniopterus bat coronavirus 1) (*Alphacoronavirus, Minunacovirus*) [32]; коронавирус домашних гладконосов 512 (BtCoV-512 — Scotophilus bat coronavirus 512) (*Alphacoronavirus, Pedacovirus*), близкий к PEDV [116]; коронавирус ночных крыланов GCCDC1 (BtCoV-GCCDC1 — Rousettus bat coronavirus GCCDC1) (*Betacoronavirus, Nobecovirus*), родственный BtCoV-HKU9 [57]; альфакоронавирус азиатских рыбацких ночниц Sax-2011 (BtMr-AlphaCoV-Sax-2011 — Myotis ricketti alphacoronavirus Sax-2011) (*Alphacoronavirus, Myotacovirus*); альфакоронавирус китайских вечерниц SC2013 (BtNv-AlphaCoV-SC2013 — Nyctalus velutinus alphacoronavirus SC2013) (*Alphacoronavirus, Nyctacovirus*); альфакоронавирус больших подковоносов HuB2013 (BtRf-AlphaCoV-HuB2013 — Rhinolophus ferrumequinum alphacoronavirus HuB2013) (*Alphacoronavirus, Decacovirus*); коронавирус летучих мышей CDPHE15 (BtCoV-CDPHE15 — Bat corona-

virus CDPHE15) (*Alphacoronavirus, Colacovirus*); бетакоронавирус листоносов Пратта Zhejiang2013 (BtHp-BetaCoV-Zh13 — Bat Hp-betacoronavirus Zhejiang2013) (*Betacoronavirus, Hibecovirus*) [147]; NL63-подобный коронавирус BtKYNL63-9b (NL63-rBtCoV-9b — NL63-related bat coronavirus BtKYNL63-9b) (*Alphacoronavirus, Setracovirus*) [117], коронавирус китайских подковоносов (BtRsCoV — Rhinolophus sinicus coronavirus) [56].

В 2008 г. при вскрытии погибшего в аквапарке Сан-Диего 13-летнего самца белухи (*Delfinapterus leucas*), рожденного в неволе, было зарегистрировано генерализованное поражение легких и патологические изменения печени, в которой с помощью трансмиссионной электронной микроскопии были обнаружены вирусные частицы диаметром порядка 100 нм, не позволяющие провести достоверную идентификацию вируса. Молекулярно-генетические исследования позволили установить, что эти относительно небольшие для *Coronaviridae* вирионы содержат самый протяженный из всех известных науке РНК-содержащий геном (~31,5 kb) нового коронавируса, который сначала получил обозначение SW1 (от англ. San Diego whale N 1), а на сегодняшний день именуется коронавирусом китообразных (CetCoV — Cetacean coronavirus) (*Gammacoronavirus, Cegacovirus*) [81]. Изоляция в 2014 г. трех изолятов CetCoV от индийских афалин (*Tursiops aduncus*), содержащихся в гонконгском океанариуме, подтвердила гипотезу о широком распространении этого вируса по крайней мере среди зубатых китов (*Odontoceti*) [138].

<sup>22</sup> Знак «плюс» в аббревиатуре сгмРНК не пишется, поскольку используется термин «матричная РНК», из которого автоматически следует позитивность полярности РНК.

**Таблица 2. Структура \* семейств и родов в отряде *Nidovirales***  
 Table 2. Structure\* of families and genera in the order *Nidovirales*

Подотряд Suborder	Семейство Family	Подсемейство Subfamily	Род Genus	Прототипный вирус рода** Prototype virus for the genus**	Хозяева вирусов рода*** Hosts of the viruses from the genus***	
<i>Abnidovirineae</i>	<i>Abyssoviridae</i>	<i>Tiamatvirinae</i>	<i>Alphaabyssovirus</i>	<b>Абиссовирус морских зайцев</b> <i>Aplysia abyssovirus</i>	<b>Брюхоногие моллюски</b> Gastropods	
			<i>Muarterivirus</i>	<b>Муартеривирус африканских гигантских землероек</b> <i>Muarterivirus afrigant</i>	<b>Млекопитающие</b> Mammals	
			<i>Alphaarterivirus</i>	<b>Альфаартеривирус лошадей</b> <i>Alphaarterivirus equid</i>	<b>Млекопитающие</b> Mammals	
			<i>Lambdaarterivirus</i>	<b>Лямбдаартеривирус хомяковых крыс</b> <i>Lambdaarterivirus ariporav</i>	<b>Млекопитающие</b> Mammals	
			<i>Deltaarterivirus</i>	<b>Дельтаартеривирус геморрагической лихорадки обезьян</b> <i>Deltaarterivirus hemfev</i>	<b>Млекопитающие</b> Mammals	
			<i>Epsilonarterivirus</i>	<b>Эпсилонартеривирус геморрагического энцефалита обезьян</b> <i>Epsilonarterivirus hemsepe</i>	<b>Млекопитающие</b> Mammals	
			<i>Etaarterivirus</i>	<b>Этаартеривирус угандийских красных колобусов 1-го типа</b> <i>Etaarterivirus ugarcso 1</i>	<b>Млекопитающие</b> Mammals	
			<i>Iotaarterivirus</i>	<b>Йотаартеривирус краснохвостых мартышек Кибале</b> <i>Iotaarterivirus kibreg 1</i>	<b>Млекопитающие</b> Mammals	
			<i>Thetaarterivirus</i>	<b>Тетаартеривирус желтых бабуинов Микуми 1-го типа</b> <i>Thetaarterivirus mikelba 1</i>	<b>Млекопитающие</b> Mammals	
			<i>Zetaarterivirus</i>	<b>Зетаартеривирус угандийских красных колобусов 1-го типа</b> <i>Zetaarterivirus ugarcso 1</i>	<b>Млекопитающие</b> Mammals	
<i>Arteriviridae</i>	<i>Simarterivirinae</i>	<i>Betaarterivirus</i>	<b>Бетаартеривирус свиней 1-го типа, или вирус репродуктивно-респираторного синдрома свиней</b> <i>Betaarterivirus suid 1</i>	<b>Млекопитающие</b> Mammals		
		<i>Gammaarterivirus</i>	<b>Гаммаартеривирус повышения уровня лактатдегидрогеназы мышей</b> <i>Gammaarterivirus lacdeh</i>	<b>Млекопитающие</b> Mammals		
		<i>Kappaarterivirus</i>	<b>Каппаартеривирус синдрома шаткости поссумов</b> <i>Kappaarterivirus wobum</i>	<b>Млекопитающие</b> Mammals		
		<i>Alphaletovirus</i>	<b>Летовирус узкоротых квакш 1-го типа</b> <i>Microhyla letovirus 1</i>	<b>Земноводные</b> Amphibia		
		<i>Alphacoronavirus</i>	<b>Альфакооронавирус 1-го типа</b> <i>Alphacoronavirus 1</i>	<b>Млекопитающие</b> Mammals		
		<i>Betacoronavirus</i>	<b>Коронавирус мышей</b> <i>Murine coronavirus</i>	<b>Млекопитающие</b> Mammals		
		<i>Cornidovirineae</i>	<i>Coronaviridae</i>	<i>Orthocoronavirinae</i>		

Подотряд Suborder	Семейство Family	Подсемейство Subfamily	Род Genus	Прототипный вирус рода** Prototype virus for the genus**	Хозяева вирусов рода*** Hosts of the viruses from the genus***
<b>Cornidovirineae</b>	<b>Coronaviridae</b>	<b>Orthocoronavirinae</b>	<b>Deltacoronavirus</b>	Коронавирус бюлюболей НКU11 <i>Bulbul coronavirus HKU11</i>	Птицы, млекопитающие Birds, mammals
			<b>Gammacoronavirus</b>	Коронавирус птиц <i>Avian coronavirus</i>	Птицы, млекопитающие Birds, mammals
<b>Mesnidovirineae</b>	<b>Medioniviridae</b>	<b>Medionivirinae</b>	<b>Turrinivirus</b>	Нидовирус туррителл 1-го типа <i>Turrinivirus 1</i>	Брюхоногие моллюски Gastropods
			<b>Volenovirus</b>	Нидовирус темных колониальных асцидий <i>Botrylloides leachii nidovirus</i>	Асцидии Sea squirts
			<b>Alphamesonivirus</b>	Альфамезонивирус 1-го типа <i>Alphamesonivirus 1</i>	Насекомые Insects
<b>Monidovirineae</b>	<b>Mononiviridae</b>	<b>Mononivirinae</b>	<b>Alphamononivirus</b>	Нидовирус планарий 1-го типа <i>Planidovirus 1</i>	Ресничные черви Turbellarian worms
			<b>Charybnavirus 1</b>	Нидовирус морских плавающих крабов 1-го типа <i>Charybnavirus 1</i>	Высшие раки Malacostraca
<b>Ronidovirineae</b>	<b>Euroniviridae</b>	<b>Crustonivirinae</b>	<b>Paguronivirus 1</b>	Нидовирус рака-отшельника 1-го типа <i>Paguronivirus 1</i>	Высшие раки Malacostraca
			<b>Okavirus</b>	Нидовирус, поражающий жабры креветок <i>Gill-associated virus</i>	Высшие раки Malacostraca
<b>Tornidovirineae</b>	<b>Tobaniviridae</b>	<b>Piscanivirinae</b>	<b>Vafinivirus</b>	Нидовирус густер <i>White bream virus</i>	Рыбы Pisces
			<b>Oncotshavirus</b>	Нидовирус тихоокеанских лососей 1-го типа <i>Chinook salmon nidovirus 1</i>	Рыбы Pisces
		<b>Remotovirinae</b>	<b>Bostovirus</b>	Нидовирус крупного рогатого скота 1-го типа <i>Bovine nidovirus 1</i>	Млекопитающие Mammals
			<b>Infratovirus 1</b>		Хромодореи Chromadorea
		<b>Serpentovirinae</b>	<b>Pregotovirus</b>	Нидовирус королевских питонов <i>Ball python nidovirus 1</i>	Пресмыкающиеся Reptiles
			<b>Sectovirus 1</b>		Хромодореи Chromadorea
			<b>Tiruvirus</b>	Нидовирус короткохвостого сцинка 1-го типа <i>Shingleback nidovirus 1</i>	Пресмыкающиеся Reptiles
		<b>Torovirus</b>	Торовирус лошадей <i>Equine torovirus</i>	Млекопитающие Mammals	

\* Порядок следования подотрядов, семейств внутри каждого подотряда, подсемейств внутри каждого семейства и родов внутри каждого подсемейства соответствует их латинскому названию.

\*\* Названия вирусов, представляющие бинарную номенклатуру, выделены курсивом, уникальные названия вирусов — жирным шрифтом.

\*\*\* Указаны классы потенциальных хозяев.

\*\* The consequence of suborders, families within each suborder, subfamilies within each family, and genera within each subfamily corresponds to their Latin name.

\*\*\* Virus names that represent a binary nomenclature are shown in italics, whereas unique virus names are shown in bold font.

\*\*\* Classes of potential hosts are specified.

История изучения вируса Ближневосточного респираторного синдрома (MERS-CoV — Middle East respiratory syndrome-related coronavirus)<sup>23</sup> (*Betacoronavirus*, *Merbecovirus*) началась в июне 2012 г., когда из назофарингеального смыва 60-летнего мужчины с внебольничной пневмонией, позже скончавшегося в госпитале г. Джидда (западная часть Саудовской Аравии), был получен вирусный изолят с выраженным цитопатическим эффектом на модели перевиваемых клеточных линий почек африканской зеленой мартышки (Vero) и макаки-резус (LLC-MK-2). Полимеразная цепная реакция с универсальными коронавирусными праймерами позволила провести первичную идентификацию возбудителя как представителя *Coronaviridae* [149]. Последующим секвенированием, проведенным в университете Эразмус (Нидерланды), было установлено, что новый бетакоронавирус родственен, но не идентичен SARS-CoV, будучи наиболее близок в генетическом отношении к BtCoV-NKU4 и BtCoV-NKU5 [28, 120]. В сентябре 2012 г. в одну из лондонских клиник поступил 49-летний мужчина с внебольничной двусторонней пневмонией. Пациент был доставлен из госпиталя Катара, до этого посещал Саудовскую Аравию и скончался на 30 сутки от начала заболевания. Из трахеальных аспиратов пациента был также изолирован штамм MERS-CoV [21]. Ретроспективные серологические исследования показали, что по меньшей мере 9 случаев внебольничных пневмоний, из которых 2 завершились летально (подтверждены с помощью ОТ-ПЦР патологического материала), среди пациентов иорданских госпиталей в марте-апреле (12–24 недели) 2012 г. были связаны с MERS-CoV [13], и стало понятно, что человечество столкнулось с новым особо опасным коронавирусом. Анализ инфекционной динамика MERS-CoV позволил отечественным специалистам сделать в конце 2013 г. прогноз о «возросшем уровне эпидемической опасности» [11], который сбился с началом масштабной эпидемической вспышки весной–летом (14–24 недели) 2014 г. на территории Саудовской Аравии с летальностью 42,1% (110/261) [87]. В начале 2015 г. был сделан очередной прогноз о том, что с высокой вероятностью возможен завоз MERS-CoV в Восточную Азию [7]: действительно, в период 11.05–10.07.2015 в результате завозного случая на территории Республики Корея возникла крупнейшая за пределами Аравийского

полуострова эпидемическая вспышка, вызванная MERS-CoV, с летальностью 18,5% (35/189) [8, 90]. По данным ВОЗ на начало января 2020 г., летальность от MERS-CoV в 27 странах мира составила 34,4% (866/2519) [142].

Природные очаги MERS-CoV находятся на территории Аравийского полуострова, где в качестве резервуара вируса выступают рукокрылые [3, 83, 113]. Человек может заразиться MERS-CoV в результате контактов с выделениями рукокрылых либо от промежуточных хозяев. Сужение круга поиска последних методом аналогий с достаточно изученным к тому времени SARS-CoV не годилось, поскольку фауна аридных ландшафтов Аравии резко контрастирует с мусонно-субтропическими ландшафтами юго-восточного и влажными тропическими ландшафтами Южного Китая. Серологическая разведка в популяциях сельскохозяйственных животных на территории Омана показала, что 100% одногорбых верблюдов (*Camelus dromedarius*) имеют антитела против субъединицы S1 спайкового белка MERS-CoV [99]. Затем были получены прямые доказательства циркуляции в организме верблюдов вариантов MERS-CoV, идентичных эпидемическим, и возможности заражения человека от этих животных [16, 44]. Рукокрылые заражают верблюдов во время своих дневков в укрытиях для сельскохозяйственных животных. Оказалось, что иммунная прослойка против MERS-CoV среди одногорбых верблюдов имеется в Африке, включая Канарские острова [36, 84, 99]. Вместе с тем специфические анти-MERS-CoV антитела отсутствуют у одногорбых верблюдов в Австралии<sup>24</sup> [38], что свидетельствует о том, что эти животные не могут быть основным хозяином MERS-CoV. Специфические анти-MERS-CoV антитела были обнаружены у содержащихся в Катаре альпака (*Vicugna pacos*) [100]. Не исключено, что все мозолоногие (*Artiodactyla: Tylopoda*) чувствительны к MERS-CoV и могут являться промежуточным хозяином и удобным индикатором для этого вируса при наличии природного резервуара — рукокрылых, содержащих вирус. Это предположение согласуется с отсутствием иммунной прослойки у двугорбых верблюдов (*Camelus bactrianus*) на неэндемичных для MERS-CoV территориях: в Казахстане [80], Монголии [27] и Северном Китае [70]. Несмотря на то что поиск хозяев MERS-CoV

<sup>23</sup> Для MERS-CoV было предложено несколько временных названий: вирус острого респираторного синдрома с почечной недостаточностью (ARSFV — acute respiratory syndrome with renal failure), новый коронавирус (NCoV — novel coronavirus), EMC/2012 (от англ. Erasmus Medical Center, 2012). Последнее предложение являлось наиболее радикальной новацией, поскольку неизвестно ни одного названия вируса (в отличие от штаммов), в котором бы фигурировало название научно-исследовательского учреждения.

<sup>24</sup> Одногорбые верблюды были завезены в Австралию с территории Аравийского полуострова, Пакистана и Афганистана в XIX в. и активно использовались тогда как транспортное средство на аридных территориях. С появлением автомобилей в начале XX в. нужда в гужевом транспорте постепенно отпала, верблюды одичали и на сегодняшний день представляют крупнейшее (порядка 800 тыс. голов) и единственное дикое стадо одногорбых верблюдов в мире.

среди других домашних животных — крупного рогатого скота, лошадей, коз, овец — не увенчался успехом [55, 99], эти исследования существенно стимулировали изучение коронавирусов в популяциях млекопитающих помимо рукокрылых.

Молекулярно-генетический скрининг 169 образцов фекалий свиней без клинических признаков заболеваний, собранных в Гонконге в период 2007–2011 гг., показал, что в 17 (10,1%) из них присутствует новый коронавирус, получивший сначала обозначение HKU15, а затем — дельтакоронавирус свиней (PDCoV — Porcine deltacoronavirus) (*Deltacoronavirus*, *Buldecovirus*) [137]. В 2014 г. результаты расшифровки эпизоотий диареи среди домашних свиней в американских штатах Огайо и Индиана позволили обозначить PDCoV этиологическим агентом этого заболевания [125, 127]. Нуклеотидные последовательности *Hel*-, *S*- и *N*-генов PDCoV менее чем на 2% отличаются от коронавируса бенгальских кошек<sup>25</sup> (ALCCoV — Asian leopard cat coronavirus)<sup>26</sup> [42], что свидетельствует о более широком круге потенциальных хозяев PDCoV.

В результате молекулярно-вирусологического обследования популяций грызунов в восточнокитайской провинции Чжэцзян, выполненного в 2011–2013 гг., были идентифицированы три вируса (в названиях которых фигурируют название административного района и сокращенное латинское название хозяина): коронавирус мышей Лунцюань Aa (LAMV — Longquan Aa mouse coronavirus) от полевой мыши (*Apodemus agrarius*), коронавирус крыс Лунцюань R1 (LRLV — Longquan R1 rat coronavirus) от малой рисовой крысы (*Rattus losea*) и коронавирус крыс Лунцюань Rn (LRNV — Lucheng Rn rat coronavirus) от серой крысы (*R. norvegicus*) [126]. Последующий анализ геномов показал, что LAMV является вариантом BetaCoV-1, LRLV — MCoV, а LRNV (*Alphacoronavirus*, *Luchacovirus*) имеет статус самостоятельного вида. Аналогичные исследования грызунов сотрудники Гонконгского университета проводили в южных провинциях Китая в 2010–2012 гг., идентифицировав коро-

навирус крыс Китая HKU24 (CRCoV-HKU24 — China Rattus coronavirus HKU24) (*Betacoronavirus*, *Embecovirus*) [63].

В 2014 г. вирусологи из Боннского университета (Германия) сообщили об идентификации нового коронавируса, близкого к SARS-CoV, от обыкновенного ежа (*Erinaceus europaeus*) [37]. В научной литературе широко распространено первоначальное название этого вируса — EriCoV (*Erinaceus coronavirus*) — но в настоящее время, ICTV рекомендует другое название: коронавирус ежей 1-го типа (HdCoV-1 — Hedgehog coronavirus 1)<sup>27</sup> (*Betacoronavirus*, *Merbecovirus*). HdCoV широко распространен в популяциях *E. europaeus* Западной Европы, включая Великобританию [37, 106]. Вирус поражает слизистую кишечника и выделяется с фекалиями, которые могут приобретать желтый или зеленый оттенок, однако ни диарея, ни другие клинические проявления HdCoV-1-инфекции не наблюдаются. В генетическом отношении HdCoV близок к MERS-CoV, что требует проверки гипотезы о циркуляции MERS-CoV-подобных вирусов в популяциях эфиопских ежей (*Paraechinus aethiopicus*), ареал которых включает Северную Африку, Судан и Аравийский полуостров, и длинноиглых ежей (*Paraechinus hypomelas*) — типичных обитателей аравийских оазисов.

Р.С. Woo с соавт. (2009), проведя молекулярно-генетическое обследование более чем полтора тысяч мертвых птиц, собранных на территории Гонконга, обнаружили три новых представителя *Coronaviridae*: коронавирус бьюльбюлей<sup>28</sup> HKU11 (BuCoV-HKU11 — Bulbul coronavirus HKU11) (*Deltacoronavirus*, *Buldecovirus*); коронавирус дроздов<sup>29</sup> HKU12 (ThCoV-HKU12 — Thrush coronavirus HKU12), который является подвидом BuCoV-HKU11; коронавирус муний<sup>30</sup> HKU13 (MuCoV-HKU13 — Munia coronavirus HKU13) (*Deltacoronavirus*, *Buldecovirus*). Позже та же исследовательская группа опубликовала результаты выявления из трахеальных смывов гонконгских птиц коронавируса белоглазок<sup>31</sup> (WECoV-HKU16 — White eye coronavirus HKU16) (*Deltacoronavirus*, *Buldecovirus*); коронавируса воробьев HKU17 (SpCoV-HKU17 — Sparrow

<sup>25</sup> Бенгальская кошка (*Prionailurus bengalensis*) не относится к леопардам (*Panthera pardus*), но переводится на англ. как Asian leopard cat из-за ее пятнистой, «леопардовой», окраски. На юге российского Дальнего Востока этот вид называется «дальневосточный кот».

<sup>26</sup> Геном ALCCoV секвенирован лишь частично — см. GenBank ID EF584908.

<sup>27</sup> Предполагается, что в других родах настоящих ежей (*Erinaceinae*) могут встречаться коронавирусы других типов.

<sup>28</sup> В некоторых руководствах этот вирус ошибочно переводится как коронавирус соловьев HKU11, поскольку в английском языке слово «bulbul» является синонимом «nightingale» (соловья). Однако соловьи (*Luscinia* sp.) принадлежат семейству мухоловковых (*Passeriformes*: *Muscicapidae*) и отличаются от бьюльбюлей — представителей сем. бьюльбюлевых, или короткопалых дроздов (*Passeriformes*: *Pycnonotidae*). BuCoV-HKU11 был изолирован от китайских бьюльбюлей (*P. sinensis*) и красношеих бьюльбюлей (*P. jocosus*). Бьюльбюли распространены в тропических и субтропических лесах Африки и Азии.

<sup>29</sup> ThCoV-HKU12 был изолирован от сизых дроздов (*Turdus hortulorum*), гнездящегося в северных китайских провинциях и на юге российского Дальнего Востока, зимующего — на юге Китая, во Вьетнаме, Лаосе, Мьянме и севере Таиланда.

<sup>30</sup> MuCoV-HKU13 был изолирован от острохвостых бронзовых амадин (*Lonchura striata*) из рода муний семейства вьюрковых ткачиков (*Passeriformes*: *Estrildidae*), обитающих в Юго-Восточной Азии и на полуострове Индостан.

<sup>31</sup> Белоглазки (*Zosterops* sp.) — небольшие птицы из семейства белоглазковых (*Passeriformes*, *Zosteropidae*) с характерным ободком из белых перьев вокруг глаз, обитающие в лесах субсахаральной Африки, полуострова Индостан, Восточной (включая юг российского Дальнего Востока) и Юго-Восточной Азии, Австралии и Океании.

coronavirus HKU17), идентичного PDCoV; коронавируса сорочьих славков<sup>32</sup> HKU18 (MRCoV-HKU18 — magpie robin coronavirus HKU18), идентичного MuCoV-HKU13; коронавируса квакв<sup>33</sup> (NHCoV-HKU19 — Night heron coronavirus HKU19) (*Deltacoronavirus*, *Herdecovirus*); коронавируса связей HKU20 (WiCoV-HKU20 — Wigeon coronavirus HKU20); коронавируса камышниц HKU21 (CMCoV-HKU21 — Common moorhen coronavirus HKU21) (*Deltacoronavirus*, *Moordecovirus*) [137].

В начале декабря 2019 г. в срединной китайской провинции Хубэй стали развиваться эпидемические события, связанные с новым коронавирусом, способным вызывать у людей тяжелые (вплоть до летальных) первичные вирусные пневмонии. Первый случай такой пневмонии был официально зарегистрирован в г. Ухань 08.12.2019 г. [103]. Уже 30.12.2019 г. медицинское управление городского комитета здравоохранения Уханя выпустили «срочное уведомление о появлении пневмонии неясной этиологии». 03.01.2020 г. ВОЗ объявила о 44 заболевших, из которых 27 (61,4%) посещали Рыбный рынок Уханя, на котором продавалось большое количество диких животных. 07.01.2020 г. изолированный этиологический агент заболевания был идентифицирован как представитель *Coronaviridae* и получил временное обозначение 2019-nCoV (novel coronavirus 2019) [148]. 12.01.2020 г. был анонсирован полноразмерный геном нового коронавируса, что позволило приступить к разработке ОТ-ПЦР тест-систем и генно-инженерных препаратов [30, 143]. Заболевание, связанное с 2019-nCoV, получило название COVID-2019 (Coronavirus Disease 2019) [146].

Одиннадцатимиллионный г. Ухань является столицей одной из наиболее (60 млн человек) густонаселенных (323 человек/км<sup>2</sup>) китайских провинций с развитой системой транспортного сообщения, поэтому эпидемия быстро развивалась в эпицентре (в провинции Хубэй) и сопровождалась большим количеством завозных случаев как в другие провинции Китая, так и в другие страны [91, 131]. Уже к 30.01.2020 г. Комитет ВОЗ по чрезвычайным ситуациям объявил эпидемическую вспышку в провинции Хубэй, вызванную 2019-nCoV, чрезвычайной ситуацией в области общественного здравоохранения, имеющей международное значение: общая летальность по миру составила 2,2% (170/7818); вне Китая — 0,0% (0/82) (в 18 странах) [145]. Эти же цифры на момент завершения дан-

ной статьи 29.02.2020 г.: 3,4% (2924/85 403); 1,4% (86/6009) (в 53 странах) [144]. Неготовность многих стран мира к проведению столь же жестких противоэпидемических мероприятий, какие осуществил Китай, делает реальным разрастание нынешней эпидемии в полномасштабную пандемию<sup>34</sup>.

Геном 2019-nCoV оказался гомологичен MERS-CoV на 50%, SARS-CoV — 79%, BtRsCoV — 88%. Учитывая особенности структуры генома нового коронавируса 2019-nCoV, ICTV переименовал его в вирус острого респираторного синдрома 2-го типа (SARS-CoV-2 — Severe acute respiratory syndrome 2) и вместе с SARS-CoV и BtRsCoV включил в подрод *Sarbecovirus* (*Betacoronavirus*) [46]. SARS-CoV-2 является природно-очаговым с резервированием вируса в популяциях рукокрылых: наиболее близким штаммом от рукокрылых является RaTG13 (гомология 96%), который может быть сведен в синонимы SARS-CoV-2. Промежуточными хозяевами могут являться мелкие млекопитающие. Это, в частности, объясняет, почему источником вируса стал рынок Уханя [72, 105, 128, 150]. Хозяевами SARS-CoV-2 могут являться панголины: нуклеотидные последовательности, идентичные SARS-CoV-2, были обнаружены методом метагеномного секвенирования у яванских ящеров (*Manis javanica*) [39, 59, 69, 133]. Мясо панголинов является деликатесом в странах Юго-Восточной Азии, а кожные чешуи широко используются в восточной медицине, что делает этих животных, входящих в Международную Красную книгу, одними из наиболее массовых объектов нелегальной торговли [112].

Гипотеза W. Ji с соавт. (2020) о возможной роли китайской кобры (*Naja atra*) и южно-китайского многополосого крайта (*Bungarus multicinctus*) в качестве хозяев SARS-CoV2 опирается исключительно на сопоставлении частоты встречаемости синонимичных кодонов в геноме вируса и потенциального хозяина, не подтверждена результатами полевых исследований и крайне маловероятна, учитывая экологию вирусов из подрода *Sarbecovirus* и отсутствием известных науке коронавирусов пресмыкающихся (*Reptilia*). И хотя последние могут быть обнаружены в будущем, скорее всего они будут формировать отдельное подсемейство наподобие *Letovirinae* (см. далее).

Первая классификация коронавирусов сложилась к концу первого десятилетия XXI в. (в то время — рода *Coronavirus* в составе *Coronaviridae*,

<sup>32</sup> Сорочья славка, или сорочий шама-дрозд (*Copsychus saularis*), — небольшая птица из сем. мухоловковых (*Passeriformes: Muscipidae*) с характерной черной окраской и крупными белыми пятнами на боках, обитающая на полуострове Индостан и в Юго-Восточной Азии.

<sup>33</sup> NHCoV-HKU19 изолирован от обыкновенных квакв (*Nycticorax nycticorax*), широко распространенных в Северной и Южной Америке, Африке и южном поясе Евразии за исключением Восточной Сибири и Тибета.

<sup>34</sup> Уже после направления статьи в журнал, 11.03.2020, ВОЗ объявила начало пандемии COVID-19. — *Прим. ред.*

что соответствует сегодня подсемейству *Ortho-coronavirinae*, см. табл. 1, 2) и основывалась на различиях их рецепторной специфичности [2, 123]. К первой группе были отнесены коронавирусы, использующие в качестве клеточного рецептора N-аминопептидазу (APN — Aminopeptidase N), которая также известна как маркер клеточной дифференцировки CD13: ССoV-1, ССoV-2, FECV, FIPV, PRCV, TGEV (вошедшие позже в AlphaCoV-1); ECGV (MkCoV-1); ECEV, FSCV (FrCoV); HCoV-229E; PEDV. Вторая группа включала коронавирусы, для которых имелось два альтернативных клеточных рецептора — молекула клеточной адгезии, ассоциированная с раково-эмбриональным антигеном, 1 типа (CEACAM1 — Carcinoembryonic antigen-related cell adhesion molecule 1), или CD66a, и N-ацетил-9-О-ацетилнейраминавая кислота (Neu5,9Ac2 — N-acetyl-9-O-acetylneuraminic acid): BCoV, CRCoV, ECoV, HCoV-OC43 (BetaCoV-1); HCoV-НКУ1; MHV, RtCoV (MCoV). Третья группа объединяла в себе коронавирусы, специфичные к  $\alpha 2'$ -3'-сиалозидам — полисахаридам, терминированным сиаловой, или N-ацетилнейраминавой, кислотой (Neu5Ac — N-acetylneuraminic acid), связанной со следующим моносахаридом  $\alpha 2'$ -3'-связью: IBV, TCoV (ACoV), SW1 (CetCoV).

Классификация, основанная на рецепторной специфичности, с самого начала подвергалась критике, потому что спайковый белок S, взаимодействующий с клеточным рецептором, является наиболее варибельным и отражает процесс адаптации к потенциальным хозяевам, а не эволюционные связи между различными коронавирусами. В дальнейшем выяснилось, что вновь открытые HCoV-NL63 и SARS-CoV, генетически близкие по константным генам (RdRp, Hel, N) к вирусам второй группы, специфически связываются с ангиотензинпревращающим ферментом 2 типа (ACE2 — angiotensin-converting enzyme 2). Пришлось разделить группу 2 на две подгруппы: 2A (включающую прежнюю группу 2) и 2B (HCoV-NL63 и SARS-CoV). Специфичность представителей подгруппы 2A в отношении Neu5,9Ac2 объясняется наличием гликопротеина гемагглютинин-эстеразы, аффинного к такому типу сиалозидов. Открытие MERS-CoV, BtCoV-НКУ4 и BtCoV-НКУ5, для которых рецептором является дипептидилпептидаза 4 типа (DPP4 — dipeptidyl peptidase 4), или CD26, потребовало введения подгруппы 2C.

Очередная подгруппа 2D понадобилась в связи с открытием BtCoV-НКУ9 и BtCoV-GCCDC1. Первая группа дифференцировалась в две подгруппы из-за различий в структуре 3' концевых наборов генов: подгруппа 1a (ССoV, FIPV, FrCoV, MkCoV-1, TGEV) не имеет, а подгруппа 1b (HCoV-229E, HCoV-NL63, PEDV) имеет дополнительную рамку считывания для одного или двух неструктурных белков между генами S и E. Аналогичная дифференцировка имела место в третьей группе: подгруппа 3A (IBV, TCoV, PhCoV) содержит рамки считывания для двух, подгруппа 3B (SW1) — для трех, а подгруппа 3C (BuCoV-НКУ11, MuCoV-НКУ13 и др. — см. табл. 1) — для более чем трех неструктурных белков между генами S и E [3, 7, 11, 33, 41, 124, 136].

Таким образом, в начале второго десятилетия XXI в. таксономическая структура рода *Coronavirus* оказалась настолько мозаичной, что потребовалось повышение ранга таксонов, и в IX Таксономическом каталоге ICTV (2011 г.) [124] род *Coronavirus* перешел в статус подсемейства *Coronavirinae*. Поскольку нумерацию групп часто заменяли символьными обозначениями  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ , то первые четыре буквы древнегреческого алфавита и положили в основу названий четырех новых родов: группа 1 → *Alphacoronavirus*, группа 2 → *Betacoronavirus*, подгруппы 3a и 3b → *Gammacoronavirus*, подгруппа 3c → *Deltacoronavirus*.

В августе 2018 г. таксономическая структура *Coronaviridae* подверглась очередной серьезной ревизии. Во-первых, было введено понятие подрода<sup>35</sup>. В основу выделения подродов положены пороговые значения патристических дистанций на филогенетическом дереве, построенном методом наибольшего правдоподобия после множественного выравнивания полноразмерных геномов всех известных представителей семейства. В настоящее время этот порог для подрода принят равным 0,186, для рода — 0,789, для подсемейства — 1,583 (может постепенно меняться в зависимости от расширения множества известных коронавирусов) [151]. Во-вторых, исследуя транскрипты расширенных карликовых квакш (*Microhyla fissipes*)<sup>36</sup>, К. Bukhari с соавт. (2018) с помощью методов метагеномного анализа описали новый коронавирус, получивший название летовирус узкоротых квакш 1-го типа (MLEV-1 — *Microhyla letovirus 1*)<sup>37</sup> (*Alphaletovirus*, *Milecovirus*). Этот вирус, будучи генетически дистантен по отноше-

<sup>35</sup> Хотя таксономическое окончание подрода пока еще совпадает с окончанием рода — см. табл. 1 — не приходится сомневаться, что эта терминологическая неоднозначность будет исправлена.

<sup>36</sup> Этот вид из рода узкоротых квакш (*Microhylidae*, *Microhyla*) распространен на территории центрального и южного Китая и полуострова Малакка.

<sup>37</sup> MLEV других типов пока неизвестны. Однако узкоротые квакши (*Microhyla* spp.) — обширный род микроквакш (*Anura*: *Microhylidae*), включающий несколько десятков видов с разнообразной экологией на обширном ареале от полуострова Индостан до Японии и островов Малайского архипелага. Биологическое разнообразие этого рода потенциальных хозяев вируса столь велико, что требуется заранее учесть вероятность появления новых типов MLEV.

нию ко всем представителям *Orthocoronavirinae*, был выделен ICTV в отдельное подсемейство *Letovirinae*. Появление среди коронавирусов инфекционных агентов земноводных (*Amphibia*), с одной стороны, нарушает экологическую целостность этого семейства, лишь недавно обретенную после исключения из него подсемейства *Torovirinae*, содержавшего вирусы рыб<sup>38</sup> [3, 124] и имеющего теперь ранг самостоятельного семейства *Tobaniviridae* (табл. 2). С другой стороны, появляется надежда обнаружить в результате расширения спектра потенциальных хозяев следы более древней эволюции коронавирусов.

Учитывая обнаружение коронавирусов земноводных и гораздо большую близость птиц (одних из основных хозяев коронавирусов) к пресмыкающимся, нежели к амфибиям, можно предполагать существование вирусов этого семейства, поражающих и рептилий (вероятнее всего — в составе отдельного подсемейства).

Подсемейство *Orthocoronavirinae* тесно связано с крылатыми животными, которые являются природными резервуарами для этих вирусов: рукокрылые — для *Alphacoronavirus* и *Betacoronavirus*, птицы — для *Deltacoronavirus* и *Gammacoronavirus*. Наличие специализированных к млекопитающим подродов (см. табл. 1)

является результатом расширения коронавирусами спектра их потенциальных хозяев вследствие высокой экологической пластичности. И здесь на первый план выходит эпидемический (и пандемический) потенциал коронавирусов. Особо опасные для человека коронавирусы входят в состав двух бетакоронавирусных подродов: *Sarbecovirus* (SARS-CoV и SARS-CoV-2) и *Merbecovirus* (MERS-CoV). Понятно, что вирусы рукокрылых уже адаптированы к клеткам млекопитающих, и им проще проникать в популяции людей, однако и коронавирусы птиц не стоит исключать из контекстного анализа: их рецепторная специфичность к  $\alpha 2'-3'$ -сиалозидам подобна таковой у вирусов гриппа А птиц и некоторых вариантов эпидемических штаммов, способных поражать нижние отделы респираторного тракта человека [10, 73, 74]. Принимая во внимание миграционные способности рукокрылых и особенно птиц, следует не только включить коронавирусы в мониторинговые программы, но и существенно расширить масштаб и глубину эколого-вирусологического мониторинга [1, 3, 12, 73] с привлечением профильных научных советов Российской академии наук, проводящих комплексное изучение биологического разнообразия.

## Список литературы/References

1. Львов Д.К., Дерябин П.Г., Аристова В.А., Бутенко А.М., Галкина И.В., Громашевский В.Л., Давыдова А.А., Колобухина Л.В., Львов С.Д., Щелканов М.Ю. Атлас распространения возбудителей природноочаговых вирусных инфекций на территории Российской Федерации. М.: Изд-во МЗ РФ, 2001. 192 с. [Lvov D.K., Deryabin P.G., Aristova V.A., Butenko A.M., Galkina I.V., Gromashevsky V.L., Davydova A.A., Kolobukhina L.V., Lvov S.D., Shchelkanov M.Yu. Atlas of distribution of natural foci virus infections on the territory of Russian Federation. Moscow: Publishing House of the Ministry of Public Health of Russian Federation, 2001. 192 p. (In Russ.)]
2. Медицинская вирусология. Под ред. Д.К. Львова. М.: МИА, 2008. 656 с. [Medical virology. Ed. Lvov D.K. Moscow: Medical Information Agency, 2008. 656 p. (In Russ.)]
3. Руководство по вирусологии. Вирусы и вирусные инфекции человека и животных. Под ред. Д.К. Львова. М.: МИА, 2013. 1200 с. [Handbook of virology. Viruses and viral infections of humans and animals. Ed. Lvov D.K. Moscow: Medical Information Agency, 2013. 1200 p. (In Russ.)]
4. Пульмонология. Национальное руководство. Под ред. А.Г. Чучалина. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2016. 800 с. [Pulmonology. National guide. Ed. A.G. Chuchalin. Moscow: GEOTAR-Media, 2016. 800 p. (In Russ.)]
5. Сопиков П.М. Болезни птиц. М.—Л.: Сельхозгиз, 1953. 288 с. [Sopikov P.M. Avian diseases. Moscow—Leningrad: Selkhozgiz, 1953. 288 p. (In Russ.)]
6. Чучалин А.Г. Тяжелый острый респираторный синдром // Архив патологии. 2004. № 3. С. 5–11. [Chuchalin A.G. Severe acute respiratory syndrome. *Arkhiv patologii = Archive of Pathology*, 2004, no. 3, pp. 5–11. (In Russ.)]
7. Щелканов М.Ю., Ананьев В.Ю., Кузнецов В.В., Шуматов В.Б. Ближневосточный респираторный синдром: когда вспыхнет тлеющий очаг? // Тихоокеанский медицинский журнал. 2015. № 2. С. 94–98. [Shchelkanov M.Yu., Ananiev V.Yu., Kuznetsov V.V., Shumatov V.B. Middle East respiratory syndrome: when will smouldering focus outbreak? *Tikhookeanskiy meditsinskiy zhurnal = Pacific Medical Journal*, 2015, no. 2, pp. 94–98. (In Russ.)]
8. Щелканов М.Ю., Ананьев В.Ю., Кузнецов В.В., Шуматов В.Б. Эпидемическая вспышка Ближневосточного респираторного синдрома в Республике Корея (май-июль 2015 г.): причины, динамика, выводы // Тихоокеанский медицинский журнал. 2015. № 3. С. 25–29. [Shchelkanov M.Yu., Ananiev V.Yu., Kuznetsov V.V., Shumatov V.B. Epidemic outbreak of Middle East respiratory syndrome in the Republic of Korea (May–July, 2015): reasons, dynamics, conclusions. *Tikhookeanskiy meditsinskiy zhurnal = Pacific Medical Journal*, 2015, no. 3, pp. 25–29. (In Russ.)]
9. Щелканов М.Ю., Галкина И.В., Ананьев В.Ю., Самарский С.С., Лиенхо С.Ю., Дедков В.Г., Сафонова М.В., Орехов В.Е., Щелканов Е.М., Алексеев А.Ю., Шестопалов А.М., Питрук Д.Л., Серков В.М. Экологическая обстановка на о. Тюлений в акватории Охотского моря (2015 г.): популяционные взаимодействия между ластоногими, птицами, иксодовыми

<sup>38</sup> *Torovirinae* содержал род *Bafinivirus*, в который входили вирус густер (WBV — White beam virus) и нидовирус тупоголовых голяянов (FHMNV — Fathead minnow nidovirus). В настоящее время, *Bafinivirus* сохранил за собой статус рода в *Tobaniviridae*.

- клещами и вирусами // Юг России: экология, развитие. 2017. Т. 12, № 1. С. 30–43. [Shchelkanov M.Yu., Galkina I.V., Ananiev V.Yu., Samarsky S.S., Lienho S.Yu., Dedkov V.G., Safonova M.V., Orekhov V.E., Shchelkanov E.M., Alekseev A.Yu., Shestopalov A.M., Pitruk D.L., Serkov V.M. Ecological situation on the Tyulenyi Island in the Okhotsk Sea (2015): population interactions between pinnipeds, birds, Ixodidae ticks and viruses. *Yug Rossii: ekologiya, razvitie = South of Russia: Ecology, Development*, 2017, vol. 12, no. 1, pp. 30–43. doi: 10.18470/1992-1098-2017-1-30-43 (In Russ.)]
10. Шелканов М.Ю., Колобухина Л.В., Львов Д.К. Грипп: история, клиника, патогенез // Лечащий врач. 2011. № 10. С. 33–38. [Shchelkanov M.Yu., Kolobukhina L.V., Lvov D.K. Influenza: history, clinics, pathogenesis. *Lechashchiy vrach = The Attending Physician*, 2011, no. 10, pp. 33–38. (In Russ.)]
  11. Шелканов М.Ю., Колобухина Л.В., Львов Д.К. Коронавирусы человека (Nidovirales, Coronaviridae): возросший уровень эпидемической опасности // Лечащий врач. 2013. № 10. С. 49–54. [Shchelkanov M.Yu., Kolobukhina L.V., Lvov D.K. Human coronaviruses (Nidovirales, Coronaviridae): increased level of epidemic threat. *Lechashchiy vrach = The Attending Physician*, 2013, no. 10, pp. 49–54. (In Russ.)]
  12. Шелканов М.Ю., Львов Д.К. Новый субтип вируса гриппа А от летучих мышей и новые задачи эколого-вирусологического мониторинга // Вопросы вирусологии. 2012. Приложение 1. С. 159–168. [Shchelkanov M.Yu., Lvov D.K. New subtype of influenza A virus from bats and new tasks for ecologo-virological monitoring. *Voprosy virusologii. Prilozhenie 1 = Problems of Virology, suppl. 1*, 2012, pp. 159–168. (In Russ.)]
  13. 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. Hospital associated outbreak of Middle East respiratory syndrome coronavirus: a serologic, epidemiologic, and clinical description. *Clin. Infect. Dis.*, 2014, vol. 59, pp. 1225–1233. doi: 10.1093/cid/ciu359
  14. Alexander T.J., Richards W.P., Roe C.K. An encephalomyelitis of suckling pigs in Ontario. *Can. J. Comp. Med. Vet. Sci.*, 1959, vol. 23, pp. 316–319.
  15. Almeida J.D., Berry D.M., Cunningham C.H., Hamre D., Hofstad M.S., Mallucci L., McIntosh K., Tyrrell D.A.J. Virology: Coronaviruses. *Nature*, 1968, vol. 220, p. 650. doi: 10.1038/220650b0
  16. Azhar E.I., El-Kafrawy S.A., Farraj S.A., Hassan A.M., Al-Saeed M.S., Hashem A.M., Madani T.A. Evidence for camel-to-human transmission of MERS coronavirus. *N. Engl. J. Med.*, 2014, vol. 370, no. 26, pp. 2499–2505. doi: 10.1056/NEJMoa1401505
  17. Bailey O.T., Pappenheimer A.M., Cheever F.S., Daniels J.B. A murine virus (JHM) causing disseminated encephalomyelitis with extensive destruction of myelin. II. Pathology. *J. Exp. Med.*, 1949, vol. 90, pp. 195–212. doi: 10.1084/jem.90.3.195
  18. Baker D.G. Natural pathogens of laboratory mice, rats, and rabbits and their effects on research. *Clin. Microbiol. Rev.*, 1998, vol. 11, no. 2, pp. 231–266.
  19. Bande B., Arshad S.S., Omar A.R., Hair-Bejo M., Mahmuda A., Nair V. Global distributions and strain diversity of avian infectious bronchitis virus: a review. *Anim. Health Res. Rev.*, 2017, vol. 18, no. 1, pp. 70–83. doi: 10.1017/S1466252317000044
  20. Barthold S.W. Host age and genotypic effects on enterotropic mouse hepatitis virus infection. *Lab. Anim. Sci.*, 1987, vol. 37, no. 1, pp. 36–40.
  21. 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., Boddington N.L., Gopal R., Price N., Newsholme W., Drosten C., Fouchier R.A., Zambon M. Severe respiratory illness caused by a novel coronavirus, in a patient transferred to the United Kingdom from the Middle East, September 2012. *Euro Surveill.*, 2012, vol. 17, p. 10290.
  22. Binn L.N., Lazar E.C., Keenan K.P., Huxsoll D.L., Marchwicki R.H., Strano A.J. Recovery and characterization of a coronavirus from military dogs with diarrhea. *Proc. Annu. Meet. US Anim. Health Assoc.*, 1974, vol. 78, pp. 359–366.
  23. Bruckova M., McIntosh K., Kapikian A.Z., Chanock R.M. The adaptation of two human coronavirus strains (OC38 and OC43) to growth in cell monolayers. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 1970, vol. 135, no. 2, pp. 431–435. doi: 10.3181/00379727-135-35068
  24. Bukhari K., Mulley G., Gulyaeva A.A., Zhao L., Shu G., Jiang J., Neuman B.W. Description and initial characterization of metatranscriptomic nidovirus-like genomes from the proposed new family Abysoviridae, and from a sister group to the Coronavirinae, the proposed genus Alphaletovirus. *Virology*, 2018, vol. 524, pp. 160–171. doi: 10.1016/j.virol.2018.08.010
  25. Callow K.A., Parry H.F., Sergeant M., Tyrrell D.A. The time course of the immune response to experimental coronavirus infection of man. *Epidemiol. Infect.*, 1990, vol. 105, pp. 435–446. doi: 10.1017/s0950268800048019
  26. Cavanagh D. A nomenclature for avian coronavirus isolates and the question of species status. *Avian Pathol.*, 2001, vol. 30, no. 2, pp. 109–115. doi: 10.1080/03079450120044506
  27. Chan S.M.S., Damdinjav B., Perera R.A.P., Chu D.K.W., Khishgee B., Enkhbold B., Poon L.L., Peiris M. Absence of MERS-coronavirus in Bactrian camels, Southern Mongolia, November 2014. *Emerg. Infect. Dis.*, 2015, vol. 21, pp. 1269–1271. doi: 10.3201/eid2107.150178
  28. Chan J.F., Li K.S., To K.K., Cheng V.C., Chen H., Yuen K.Y. Is the discovery of the novel human betacoronavirus 2c EMC/2012 (HCoV-EMC) the beginning of another SARS-like pandemic? *J. Infect.*, 2012, vol. 65, no. 6, pp. 477–489. doi: 10.1016/j.jinf.2012.10.002
  29. Cheever F.S., Daniels J.B., Bailey O.T., Pappenheimer A.M. A murine virus (JHM) causing disseminated encephalomyelitis with extensive destruction of myelin. I. Isolation and biological properties of the virus. *J. Exp. Med.*, 1949, vol. 90, pp. 181–194.
  30. Chen Y., Liu Q., Guo D. Emerging coronaviruses: Genome structure, replication, and pathogenesis. *J. Med. Virol.*, 2020, vol. 92, no. 4, pp. 418–423. doi: 10.1002/jmv.25681
  31. Chen X., Zhang X.X., Li C., Wang H., Wang H., Meng X.Z., Ma J., Ni H.B., Zhang X., Qi Y., Sun D. Epidemiology of porcine epidemic diarrhea virus among Chinese pig populations: a meta-analysis. *Microb. Pathog.*, 2019, vol. 129, pp. 43–49. doi: 10.1016/j.micpath.2019.01.017
  32. Chu D.K., Poon L.L., Chan K.H., Chen H., Guan Y., Yuen K.Y., Peiris J.S. Coronaviruses in bent-winged bats (*Miniopterus* spp.). *J. Gen. Virol.*, 2006, vol. 87, pt 9, pp. 2461–246. doi: 10.1099/vir.0.82203-0
  33. Chuck C.P., Chow H.F., Wan D.C.C., Wong K.B. Profiling of substrate specificities of 3C-like proteases from group 1, 2a, 2b, and 3 coronaviruses. *PLoS One*, 2011, vol. 6, no. 11: e27228–e27228. doi: 10.1371/journal.pone.0027228

34. Classification and nomenclature of viruses. First report of the International committee on nomenclature of viruses. Ed. Wildy P. *Basel: Karger, 1971. 81 p.*
35. Classification and nomenclature of viruses. Second report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. Ed. Fenner F. *Basel: Karger, 1976. 115 p.*
36. Corman V.M., Jores J., Meyer B., Younan M., Liljander A., Said M.Y., Gluecks I., Lattwein E., Bosch B.J., Drexler J.F., Bornstein S., Drosten C., Muller M.A. Antibodies against MERS coronavirus in dromedary camels, Kenya, 1992–2013. *Emerg. Infect. Dis., 2014, vol. 20, no. 8, pp. 1319–1322. doi: 10.3201/eid2008.140596*
37. Corman V.M., Kallies R., Philipps H., Gopner G., Müller M.A., Eckerle I., Brünink S., Drosten C., Drexler J.F. Characterization of a novel betacoronavirus related to Middle East respiratory syndrome coronavirus in European hedgehogs. *J. Virol., 2014, vol. 88, no. 1, pp. 717–724. doi: 10.1128/JVI.01600-13*
38. Cramer G., Durr P., Barr J., Yu M., Graham K., Williams O., Kayali G. Absence of MERS-CoV antibodies in feral camels in Australia: implications for the pathogen's origin and spread. *One Health, 2015, vol. 1, pp. 76–82. doi: 10.1016/j.onehlt.2015.10.003*
39. Cyranoski D. Did pangolins spread the China coronavirus to people? *Nature, 2020. doi: 10.1038/d41586-020-00364-2*
40. Decaro N., Martella V., Elia G., Campolo M., Desario C., Cirone F., Tempesta M., Buonavoglia C. Molecular characterisation of the virulent canine coronavirus CB/05 strain. *Virus Res., 2007, vol. 125, no. 1, pp. 54–60. doi: 10.1016/j.virusres.2006.12.006*
41. Dijkman R., Jebbink M.F., Wilbrink B., Pyrc K., Zaaijer H.L., Minor P.D., Franklin S., Berkhout B., Thiel V., van der Hoek L. Human coronavirus 229E encodes a single ORF4 protein between the spike and the envelope genes. *Virol. J., 2006, no. 3, p. 106. doi: 10.1186/1743-422X-3-106*
42. Dong B.Q., Liu W., Fan X.H., Vijaykrishna D., Tang X.C., Gao F., Li L.F., Li G.J., Zhang J.X., Yang L.Q., Poon L.L., Zhang S.Y., Peiris J.S., Smith G.J., Chen H., Guan Y. Detection of a novel and highly divergent coronavirus from Asian leopard cats and Chinese ferret badgers in Southern China. *J. Virol., 2007, vol. 81, no. 13, pp. 6920–6926. doi: 10.1128/JVI.00299-07*
43. Doyle L.P., Hutchings L.M. A transmissible gastroenteritis in pigs. *J. Am. Vet. Med. Assoc., 1946, vol. 108, pp. 257–259.*
44. Drosten C., Kellam P., Memish Z.A. Evidence for camel-to-human transmission of MERS coronavirus. *N. Engl. J. Med., 2014, vol. 371, no. 14, pp. 1359–1360. doi: 10.1056/NEJMc1409847*
45. Fouchier R.A., Hartwig N.G., Bestebroer T.M., Niemeyer B., de Jong J.C., Simon J.H., Osterhaus A.D. A previously undescribed coronavirus associated with respiratory disease in humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2004, vol. 101, pp. 6212–6216. doi: 10.1073/pnas.0400762101*
46. 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. Severe acute respiratory syndrome-related coronavirus: the species and its viruses — a statement of the Coronavirus Study Group. *bioRxiv, 2020. doi: 10.1101/2020.02.07.937862*
47. Gorham J.R., Evermann J.F., Ward A., Pearson R., Shen D., Hartsough G.R., Leathers C. Detection of coronavirus-like particles from mink with epizootic catarrhal gastroenteritis. *Can. J. Vet. Res., 1990, vol. 54, no. 3, pp. 383–384.*
48. Greig A.S., Mitchell D., Corner A.H., Bannister G.L., Meads E.B., Julian R.J. A hemagglutinating virus producing encephalomyelitis in baby pigs. *Can. J. Comp. Med. Vet. Sci., 1962, vol. 26, pp. 49–56.*
49. 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. Isolation and characterization of viruses related to the SARS coronavirus from animals in southern China. *Science, 2003, vol. 302, pp. 276–278. doi: 10.1126/science.1087139*
50. Gudjonsson H., Newman B., Turner T.B. Demonstration of a virus-like agent contaminating material containing the Stockholm substrain of the Nichols pathogenic *Treponema pallidum*. *Br. J. Vener. Dis., 1970, vol. 46, pp. 435–440.*
51. Gudjonsson H., Skog E. Fever after inoculation of rabbits with *Treponema pallidum*. *Br. J. Vener. Dis., 1970, vol. 46, pp. 318–322.*
52. Guy J.S., Breslin J.J., Breuhaus B., Vivrette S., Smith L.G. Characterization of a coronavirus isolated from a diarrheic foal. *J. Clin. Microbiol., 2000, vol. 38, pp. 4523–4526.*
53. Hamre D., Procknow J.J. A new virus isolated from the human respiratory tract. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 1966, vol. 121, pp. 190–193. doi: 10.3181/00379727-121-30734*
54. Hansen M. Diseases and hygiene. In: Ed. G. Joergensen. Mink production. *Denmark: Scientific Publ., 1985, pp. 279–294.*
55. Hemida M.G., Perera R.A., Wang P., Alhammedi M.A., Siu L.Y., Li M., Poon L.L., Saif L., Alnaeem A., Peiris M. Middle East respiratory syndrome (MERS) coronavirus seroprevalence in domestic livestock in Saudi Arabia, 2010 to 2013. *Euro Surveill., 2013, vol. 8, no. 50, pp. 20659. doi: 10.2807/1560-7917.es2013.18.50.20659*
56. Hu D., Zhu C., Ai L., He T., Wang Y., Ye F., Yang L., Ding C., Zhu X., Lv R., Zhu J., Hassan B., Feng Y., Tan W., Wang C. Genomic characterization and infectivity of a novel SARS-like coronavirus in Chinese bats. *Emerg. Microbes Infect., 2018, vol. 7, no. 1, p. 154. doi: 10.1038/s41426-018-0155-5*
57. Huang C., Liu J., Xu W., Jin T., Shi Y., Ji W., Jia H., Zhou Y., Wen H., Zhao H., Liu H., Li H., Wang Q., Wu Y., Wang L., Liu D., Liu G., Yu H., Holmes E., Lu L., Gao G.F. A bat-derived putative cross-family recombinant coronavirus with a reovirus gene. *PLoS Pathog., 2016, vol. 12, no. 9: e1005883. doi: 10.1371/journal.ppat.1005883*
58. Ji W., Wang W., Zhao X., Zai J., Li X. Cross-species transmission of the newly identified coronavirus 2019-nCoV. *J. Med. Virol., 2020, vol. 92, no. 4, pp. 433–440. doi: 10.1002/jmv.25682*
59. Lam T.T., Shum M.H., Zhu H.C., Tong Y.G., Ni X.B., Liao Y.S., Wei W., Cheung W.Y., Li W.J., Li L.F., Leung G.M., Holmes E.C., Hu Y.L., Guan Y. Identification of 2019-nCoV related coronaviruses in Malayan pangolins in southern China. *bioRxiv, 2020. doi: 10.1101/2020.02.13.945485*
60. Larsen A.E., Gorham J.R. A new mink enteritis: an initial report. *Vet. Med. Small Anim. Clin., 1975, vol. 70, pp. 291–292.*
61. Lau S.K., Li K.S., Tsang A.K., Shek C.T., Wang M., Choi G.K., Guo R., Wong B.H., Poon R.W., Lam C.S., Wang S.Y., Fan R.Y., Chan K.H., Zheng B.J., Woo P.C., Yuen K.Y. Recent transmission of a novel alphacoronavirus, bat coronavirus HKU10, from Leschenault's rousettes to pomona leaf-nosed bats: first evidence of interspecies transmission of coronavirus between bats of different suborders. *J. Virol., 2012, vol. 86, no. 21, pp. 11906–11918. doi: 10.1128/JVI.01305-12*

62. Lau S.K., Poon R.W., Wong B.H., Wang M., Huang Y., Xu H., Guo R., Li K.S., Gao K., Chan K.H., Zheng B.J., Woo P.C., Yuen K.Y. Coexistence of different genotypes in the same bat and serological characterization of Roussetus bat coronavirus HKU9 belonging to a novel Betacoronavirus subgroup. *J. Virol.*, 2010, vol. 84, no. 21, pp. 11385–11394. doi: 10.1128/JVI.01121-10
63. 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. 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.*, 2015, vol. 89, no. 6, pp. 3076–3092. doi: 10.1128/JVI.02420-14
64. 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. Isolation and characterization of a novel Betacoronavirus subgroup A coronavirus, rabbit coronavirus HKU14, from domestic rabbits. *J. Virol.*, 2012, vol. 86, no. 10, pp. 5481–5496. doi: 10.1128/JVI.06927-11
65. Lau S.K., Woo P.C., Yip C.C., Tse H., Tsoi H.W., Cheng V.C., Lee P., Tang B.S., Cheung C.H., Lee R.A., So L.Y., Lau Y.L., Chan K.H., Yuen K.Y. Coronavirus HKU1 and other coronavirus infections in Hong Kong. *J. Clin. Microbiol.*, 2006, vol. 44, no. 6, pp. 2063–2071. doi: 10.1128/JCM.02614-05
66. Lednicky J.A., Waltzek T.B., McGeehan E., Loeb J.C., Hamilton S.B., Luetke M.C. Isolation and genetic characterization of human coronavirus NL63 in primary human renal proximal tubular epithelial cells obtained from a commercial supplier, and confirmation of its replication in two different types of human primary kidney cells. *Virology*, 2013, vol. 10, p. 213. doi: 10.1186/1743-422X-10-213
67. Lee D.U., Kwon T., Je S.H., Yoo S.J., Seo S.W., Sunwoo S.Y., Lyoo Y.S. Wild boars harboring porcine epidemic diarrhea virus (PEDV) may play an important role as a PEDV reservoir. *Vet. Microbiol.*, 2016, vol. 192, pp. 90–94. doi: 10.1016/j.vetmic.2016.07.003
68. Li W., Shi Z., Yu M., Ren W., Smith C., Epstein J.H., Wang H., Crameri G., Hu Z., Zhang H., Zhang J., McEachern J., Field H., Daszak P., Eaton B.T., Zhang S., Wang L.F. Bats are natural reservoirs of SARS-like coronaviruses. *Science*, 2005, vol. 310, pp. 676–679. doi: 10.1126/science.1118391
69. Liu P., Chen W., Chen J.P. Viral metagenomics revealed Sendai virus and coronavirus infection of Malayan pangolins (*Manis javanica*). *Viruses*, 2019, vol. 11, no. 11: e979. doi: 10.3390/v11110979
70. Liu R., Wen Z., Wang J., Ge J., Chen H., Bu Z. Absence of Middle East respiratory syndrome coronavirus in Bactrian camels in the West Inner Mongolia Autonomous Region of China: surveillance study results from July 2015. *Emerg. Microbes Infect.*, 2015, no. 4: e73. doi: 10.1038/emi.2015.73
71. Lorusso A., Desario C., Mari V., Campolo M., Lorusso E., Elia G., Martella V., Buonavoglia C., Decaro N. Molecular characterization of a canine respiratory coronavirus strain detected in Italy. *Virus Res.*, 2009, vol. 141, no. 1, pp. 96–100. doi: 10.1016/j.virusres.2008.12.011
72. Lu R., Zhao X., Li J., Niu P., Yang B., Wu H., Wang W., Song H., Huang B., Zhu N., Bi Y., Ma X., Zhan F., Wang L., Hu T., Zhou H., Hu Z., Zhou W., Zhao L., Chen J., Meng Y., Wang J., Lin Y., Yuan J., Xie Z., Ma J., Liu W.J., Wang D., Xu W., Holmes E.C., Gao G.F., Wu G., Chen W., Shi W., Tan W. Genomic characterisation and epidemiology of 2019 novel coronavirus: implications for virus origins and receptor binding. *Lancet*, 2020. doi: 10.1016/S0140-6736(20)30251-8
73. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Alkhovskiy S.V., Deryabin P.G. Zoonotic viruses of Northern Eurasia. Taxonomy and Ecology. *Academic Press*, 2015. 452 p.
74. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Prilipov A.G., Vlasov N.A., Fedyakina I.T., Deryabin P.G., Alkhovskiy S.V., Zaberezhny A.D., Soares D. Evolution of HPAI H5N1 virus in natural ecosystems of Northern Eurasia (2005–2008). *Avian Dis.*, 2010, vol. 54, pp. 483–495. doi: 10.1637/8893-042509-Review.1
75. Marsolais G., Berthiaume L., DiFranco E., Marois P. Rapid diagnosis by electron microscopy of avian coronavirus infection. *Can. J. Comp. Med.*, 1971, vol. 35, no. 4, pp. 85–288.
76. Martinez J., Reinacher M., Perpignan D. Identification of group 1 coronavirus antigen in multisystemic granulomatous lesions in ferrets (*Mustela putorius furo*). *J. Comp. Pathol.*, 2008, vol. 138, pp. 54–58. doi: 10.1016/j.jcpa.2007.10.002
77. McClurkin A.W., Stark S.L., Norman J.O. Transmissible gastroenteritis (TGE) of swine: the possible role of dogs in the epizootiology of TGE. *Can. J. Comp. Med.*, 1970, vol. 34, no. 4, pp. 347–349.
78. McIntosh K., Dees J.H., Becker W.B., Kapikian A.Z., Chanock R.M. Recovery in tracheal organ cultures of novel viruses from patients with respiratory disease. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1967, vol. 57, pp. 933–940. doi: 10.1073/pnas.57.4.933
79. 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. A SARS-like cluster of circulating bat coronaviruses shows potential for human emergence. *Nat. Med.*, 2015, vol. 21, no. 12, pp. 1508–1513. doi: 10.1038/nm.3985
80. Miguel E., Perera R.A.P., Baubekova A., Chevalier V., Faye B., Akhmetadykov N., Ng C.Y., Roger F., Peiris M. Absence of Middle East respiratory syndrome coronavirus in camelids, Kazakhstan, 2015. *Emerg. Infect. Dis.*, 2016, vol. 22, no. 3, pp. 555–557. doi: 10.3201/eid2203.151284
81. Mihindukulasuriya K.A., Wu G., St Leger J., Nordhausen R.W., Wang D. Identification of a novel coronavirus from a beluga whale by using a panviral microarray. *J. Virol.*, 2008, vol. 82, no. 10, pp. 5084–5088. doi: 10.1128/JVI.02722-07
82. Miles J.A.R., Stoker M.G.P. Puffinosis, a virus epizootic of the Manx shear-water (*Puffinus puffinus*). *Nature*, 1948, vol. 161, pp. 1016–1017. doi: 10.1038/1611016a0
83. Mohd H.A., Al-Tawfiq J.A., Memish Z.A. Middle East respiratory syndrome coronavirus (MERS-CoV) origin and animal reservoir. *Virology*, 2016, vol. 13, p. 87. doi: 10.1186/s12985-016-0544-0
84. Muller M.A., Corman V.M., Jores J., Meyer B., Younan M., Liljander A., Bosch B.J., Lattwein E., Hilali M., Musa B.E., Bornstein S., Drosten C. MERS coronavirus neutralizing antibodies in camels, Eastern Africa, 1983–1997. *Emerg. Infect. Dis.*, 2014, vol. 20, no. 12, pp. 2093–2095. doi: 10.3201/eid2012.141026
85. Naqi S.A., Panigrahy B., Hall C.F. Purification and concentration of viruses associated with transmissible (coronaviral) enteritis of turkeys (bluecomb). *Am. J. Vet. Res.*, 1975, vol. 36, pp. 548–552.
86. Nichols H.J., Hough W.H. Demonstration of Spirochaeta pallid in the cerebrospinal fluid from a patient with nervous relapse following the use of Salvarsan. *J. Am. Med. Assoc.*, 1913, vol. 60, pp. 108–110.

87. Noorwali A.A., Turkistani A.M., Asiri S.I., Trabulsi F.A., Alwafi O.M., Alzahrani S.H., Rashid M.M., Hegazy S.A., Alzaydi M.D., Bawakid K.O. Descriptive epidemiology and characteristics of confirmed cases of Middle East respiratory syndrome coronavirus infection in the Makkah Region of Saudi Arabia, March to June 2014. *Ann. Saudi Med.*, 2015, vol. 35, no. 3, pp. 203–209. doi: 10.5144/0256-4947.2015.203
88. Nuttall P.A., Harrap K.A. Isolation of a coronavirus during studies on puffinosis, a disease of the Manx shearwater (*Puffinus puffinus*). *Arch. Virol.*, 1982, vol. 73, no. 1, pp. 1–13. doi: 10.1007/bf01341722
89. Oldham J. Letter to the editor. *Pig Farming*, 1972, vol. 10, pp. 72–73.
90. Park W.B., Kwon N.J., Choe P.G., Choi S.J., Oh H.S., Lee S.M., Chong H., Kim J.I., Song K.H., Bang J.H., Kim E.S., Kim H.B., Park S.W., Kim N.J., Oh M.D. Isolation of Middle East respiratory syndrome coronavirus from a patient of the 2015 Korean outbreak. *J. Korean Med. Sci.*, 2016, vol. 31, no. 2, pp. 315–320. doi: 10.3346/jkms.2016.31.2.315
91. Park W.B., Kwon N.J., Choi S.J., Kang C.K., Choe P.G., Kim J.Y., Yun J., Lee G.W., Seong M.W., Kim N.J., Seo J.S., Oh M.D. Virus isolation from the first patient with SARS-CoV-2 in Korea. *J. Korean Med. Sci.*, 2020, vol. 35, no. 7: e84. doi: 10.3346/jkms.2020.35.e84
92. Parker J.C., Cross S.S., Rowe W.P. Rat coronavirus (RCV): a prevalent, naturally occurring pneumotropic virus of rats. *Arch. Gesamte Virusforsch.*, 1970, vol. 31, no. 3, pp. 293–302. doi: 10.1007/bf01253764
93. Pedersen N.C., Boyle J.F., Floyd K. Infection studies in kittens, using feline infectious peritonitis virus propagated in cell culture. *Am. J. Vet. Res.*, 1981, vol. 42, pp. 363–367.
94. Pedersen N.C., Boyle J.F., Floyd K., Fudge A., Barker J. An enteric coronavirus infection of cats and its relationship to feline infectious peritonitis. *Am. J. Vet. Res.*, 1981, vol. 42, pp. 368–377.
95. Pensaert M., Callebaut P., Vergote J. Isolation of a porcine respiratory, non-enteric coronavirus related to transmissible gastroenteritis. *Vet. Q.*, 1986, vol. 8, pp. 257–261. doi: 10.1080/01652176.1986.9694050
96. Pensaert M.B., de Bouck P. A new coronavirus-like particle associated with diarrhea in swine. *Arch. Virol.*, 1978, vol. 58, pp. 243–247. doi: 10.1007/bf01317606
97. Perera K.D., Kankanamalage A.C., Rathnayake A.D., Honeyfield A., Groutas W., Chang K., Kima Y. Protease inhibitors broadly effective against feline, ferret and mink coronaviruses. *Antiviral Res.*, 2018, vol. 160, pp. 79–86. doi: 10.1016/j.antiviral.2018.10.015
98. Pringle C.R. Virus taxonomy 1996 — a bulletin from the X<sup>th</sup> International Congress of Virology in Jerusalem. *Arch. Virol.*, 1996, vol. 141, no. 11, pp. 2251–2256. doi: 10.1007/bf01718231
99. 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. Middle East respiratory syndrome coronavirus neutralising serum antibodies in dromedary camels: a comparative serological study. *Lancet Infect. Dis.*, 2013, vol. 13, no. 10, pp. 859–866. doi: 10.1016/S1473-3099(13)70164-6
100. 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. MERS-CoV infection of alpaca in a region where MERS-CoV is endemic. *Emerg. Infect. Dis.*, 2016, vol. 22, pp. 1129–1131. doi: 10.3201/eid2206.152113
101. Roe C.K., Alexander T.J. A disease of nursing pigs previously unreported in Ontario. *Can. J. Comp. Med. Vet. Sci.*, 1958, vol. 22, pp. 305–307.
102. Rossen J.W., Bekker C.P., Voorhout W.F., Strous G.J., van der Ende A., Rottier P.J. Entry and release of transmissible gastroenteritis coronavirus are restricted to apical surfaces of polarized epithelial cells. *J. Virol.*, 1994, vol. 68, no. 12, pp. 7966–7973.
103. Ryu S., Chun B.C. An interim review of the epidemiological characteristics of 2019 novel coronavirus. *Epid. Health*, 2020, vol. 42: e2020006. doi: 10.4178/epih.e2020006
104. Safonova M.V., Shchelkanov M.Yu., Khafizov K.F., Matsvay A.D., Ayginin A.A., Dolgova A.S., Shchelkanov E.M., Pimkina E.V., Speranskaya A.S., Galkina I.V., Dedkov V.G. Sequencing and genetic characterization of two strains Paramushir virus obtained from the Tyuleniy Island in the Okhotsk Sea (2015). *Ticks Tick-borne Dis.*, 2019, vol. 10, no. 2, pp. 269–279. doi: 10.1016/j.ttbdis.2018.11.004
105. Salata C., Calistri A., Parolin C., Palu G. Coronaviruses: a paradigm of new emerging zoonotic diseases. *Pathog. Dis.*, 2019, vol. 77, no. 9: ftaa006. doi: 10.1093/femspd/ftaa006
106. Saldanha I.F., Lawson B., Goharriz H., Rodrigues-Ramos Fernamdez J., John S., Fooks A.R., Cunningham A.A., Johnson N. and Horton D.L. Extension of the known distribution of novel clade C betacoronavirus in wildlife host. *Epidemiol. Infect.*, 2019, vol. 147: e169. doi: 10.1017/S0950268819000207
107. Schalk A.F., Hawn M.C. An apparently new respiratory disease of baby chicks. *J. Am. Vet. Med. Assoc.*, 1931, vol. 78, p. 19.
108. Schultze B., Krempl C., Ballesteros M.L., Shaw L., Schauer R., Enjuanes L., Herrler G. Transmissible gastroenteritis coronavirus, but not the related porcine respiratory coronavirus, has a sialic acid (N-glycolylneuraminic acid) binding activity. *J. Virol.*, 1996, vol. 70, pp. 5634–5637.
109. Shen D.T., Gorham J.R., Larsen A.E., Hansen M. Reviewing the transmission of epizootic catarrhal gastroenteritis. *Vet. Med.*, 1984, vol. 79, pp. 1501–1504.
110. Small J.D., Aurelian L., Squire R.A., Strandberg J.D., Melby E.C. Jr, Turner T.B., Newman B. Rabbit cardiomyopathy associated with a virus antigenically related to human coronavirus strain 229E. *Am. J. Pathol.*, 1979, vol. 95, no. 3, pp. 709–729.
111. Small J.D., Woods R.D. Relatedness of rabbit coronavirus to other coronaviruses. *Adv. Exp. Med. Biol.*, 1987, vol. 218, pp. 521–527. doi: 10.1007/978-1-4684-1280-2\_68
112. Sonricker Hansen A.L., Li A., Joly D., Mekar S., Brownstein J.S. Digital surveillance: a novel approach to monitoring the illegal wildlife trade. *PLoS One*, 2012, vol. 7, no. 12: e51156. doi: 10.1371/journal.pone.0051156
113. St John S.E., Tomar S., Stauffer S.R., Mesecar A.D. Targeting zoonotic viruses: Structure-based inhibition of the 3C-like protease from bat coronavirus HKU4 — the likely reservoir host to the human coronavirus that causes Middle East respiratory syndrome (MERS). *Bioorg. Med. Chem.*, 2015, vol. 23, no. 17, pp. 6036–6048. doi: 10.1016/j.bmc.2015.06.039

114. Stair E.L., Rhodes M.B., White R.G., Mebus C.A. Neonatal calf diarrhea: purification and electron microscopy of a coronavirus-like agent. *Am. J. Vet. Res.*, 1972, vol. 33, no. 6, pp. 1147–1156.
115. Sun L., Zhang G.H., Jiang J.W., Fu J.D., Ren T., Cao W.S., Xin C.A., Liao M., Liu W.J. A Massachusetts prototype like coronavirus isolated from wild peafowls is pathogenic to chickens. *Virus Res.*, 2007, vol. 130, no. 1–2, pp. 121–128. doi: 10.1016/j.virusres.2007.06.003
116. Tang X.C., Zhang J.X., Zhang S.Y., Wang P., Fan X.H., Li L.F., Li G., Dong B.Q., Liu W., Cheung C.L., Xu K.M., Song W.J., Vijaykrishna D., Poon L.L., Peiris J.S., Smith G.J., Chen H., Guan Y. Prevalence and genetic diversity of coronaviruses in bats from China. *J. Virol.*, 2006, vol. 80, no. 15, pp. 7481–7490. doi: 10.1128/JVI.00697-06
117. Tao Y., Shi M., Chommanard C., Queen K., Zhang J., Markotter W., Kuzmin I.V., Holmes E.C., Tong S. Surveillance of bat coronaviruses in Kenya identifies relatives of human coronaviruses NL63 and 229E and their recombination history. *J. Virol.*, 2017, vol. 91, no. 5: e01953-16. doi: 10.1128/JVI.01953-16
118. Traavik T., Mehl R., Kjeldsberg E. “Runde” virus, a coronavirus-like agent associated with seabirds and ticks. *Arch. Virol.*, 1977, vol. 55, no. 1–2, pp. 25–38. doi: 10.1007/bf01314476
119. Tyrrell D.A., Bynoe M.L. Cultivation of a novel type of common-cold virus in organ cultures. *Br. Med. J.*, 1965, vol. 1, pp. 1467–1470. doi: 10.1136/bmj.1.5448.1467
120. 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. Genomic characterization of a newly discovered coronavirus associated with acute respiratory distress syndrome in humans. *mBio*, 2012, vol. 3, no. 6: e00473-12. doi: 10.1128/mBio.00473-12
121. 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. Identification of a new human coronavirus. *Nat. Med.*, 2004, vol. 10, pp. 368–373. doi: 10.1038/nm1024
122. Virus Taxonomy. Classification and Nomenclature of Viruses. Fifth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. Eds. Francki R.I.B., Fauquet C.M., Knudson D.L., Brown F. *Wien-NY: Springer-Verlag*, 1991. 453 p.
123. Virus Taxonomy. Classification and Nomenclature of Viruses. Eighth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. Eds. Fauquet C.M., Mayo M.A., Maniloff J., Desselberger U., Ball L.A. *Elsevier Academic Press*, 2005. 1162 p.
124. Virus Taxonomy. Classification and Nomenclature of Viruses. Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. Eds. King A.M.Q., Adams M.J., Carstens E.B., Lefkowitz E.J. *Elsevier Academic Press*; 2011. 1338 p.
125. Wang L., Hayes J., Sarver C., Byrum B., Zhang Y. Porcine deltacoronavirus: histological lesions and genetic characterization. *Arch. Virol.*, 2016, vol. 161, no. 1, pp. 171–175. doi: 10.1007/s00705-015-2627-4
126. 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. Discovery, diversity and evolution of novel coronaviruses sampled from rodents in China. *Virology*, 2015, vol. 474, pp. 19–27. doi: 10.1016/j.virol.2014.10.017
127. Wang L., Zhang Y., Byrum B. Complete genome sequence of porcine coronavirus HKU15 strain IN2847 from the United States. *Genome Announcements*, 2014, vol. 2, no. 2: e00291-14. doi: 10.1128/genomeA.00291-14
128. Wassenaar T.M., Zou Y. 2019\_nCoV: Rapid classification of betacoronaviruses and identification of traditional Chinese medicine as potential origin of zoonotic coronaviruses. *Lett. Appl. Microbiol.*, 2020. doi: 10.1111/lam.13285
129. Weng L., Weersink A., Poljak Z., de Lange K., von Massow M. An economic evaluation of intervention strategies for porcine epidemic diarrhea (PED). *Prev. Vet. Med.*, 2016, vol. 134, pp. 58–68. doi: 10.1016/j.prevetmed.2016.09.018
130. Williams B.H., Kiupel M., West K.H., Raymond J.T., Grant C.K., Glickman L.T. Coronavirus associated epizootic catarrhal enteritis in ferrets. *J. Am. Vet. Med. Assoc.*, 2000, vol. 217, pp. 526–530. doi: 10.2460/javma.2000.217.526
131. Wilson M.E., Chen L.H. Travelers give wings to novel coronavirus (2019-nCoV). *J. Travel. Med.*, 2020: taaa015. doi: 10.1093/jtm/taaa015
132. Wise A.G., Kiupel M., Garner M.M., Clark A.K., Maes R.K. Comparative sequence analysis of the distal one-third of the genomes of a systemic and an enteric ferret coronavirus. *Virus Res.*, 2010, vol. 149, no. 1, pp. 42–50. doi: 10.1016/j.virusres.2009.12.011
133. Wong M.C., Cregeen S., Ajami N.J., Petrosino J.F. Evidence of recombination in coronaviruses implicating pangolin origins of nCoV-2019. *bioRxiv*, 2020. doi: 10.1101/2020.02.07.939207
134. Woo P.C.Y., Lau S.K.P., Chen Y., Wong E.Y.M., Chan K.H., Chen H., Zhang L., Xia N., Yuen K.Y. Rapid detection of MERS coronavirus-like viruses in bats: potential for tracking MERS coronavirus transmission and animal origin. *Emerg. Microb. Infect.*, 2018, vol. 7, pp. 2–7. doi: 10.1038/s41426-017-0016-7
135. 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. Characterization and complete genome sequence of a novel coronavirus, coronavirus HKU1, from patients with pneumonia. *J. Virol.*, 2005, vol. 79, pp. 884–895. doi: 10.1128/JVI.79.2.884-895.2005
136. 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. Comparative analysis of complete genome sequences of three avian coronaviruses reveals a novel group 3c coronavirus. *J. Virol.*, 2009, vol. 83, no. 2, pp. 908–917. doi: 10.1128/JVI.01977-08
137. 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. 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.*, 2012, vol. 86, no. 7, pp. 3995–4008. doi: 10.1128/JVI.06540-11
138. Woo P.C., Lau S.K., Lam C.S., Tsang A.K., Hui S.W., Fan R.Y., Martelli P., Yuen K.Y. Discovery of a novel bottlenose dolphin coronavirus reveals a distinct species of marine mammal coronavirus in Gammacoronavirus. *J. Virol.*, 2014, vol. 88, no. 2, pp. 1318–1331. doi: 10.1128/JVI.02351-13
139. Woo P.C., Lau S.K., Li K.S., Poon R.W., Wong B.H., Tsoi H.W., Yip B.C., Huang Y., Chan K.H., Yuen K.Y. Molecular diversity of coronaviruses in bats. *Virology*, 2006, vol. 351, no. 1, pp. 180–187. doi: 10.1016/j.virol.2006.02.041
140. Wood E.N. An apparently new syndrome of porcine epidemic diarrhea. *Vet. Rec.*, 1977, vol. 100, pp. 243–244. doi: 10.1136/vr.100.12.243

141. World Health Organization. Summary of probable SARS cases with onset of illness from 1 November 2002 to 31 July 2003 (based on data as of the 31 December 2003). URL: [https://www.who.int/csr/sars/country/table2004\\_04\\_21/en](https://www.who.int/csr/sars/country/table2004_04_21/en) (29.02.2020).
142. World Health Organization. MERS situation update, January 2020. URL: <http://www.emro.who.int/health-topics/mers-cov/mers-outbreaks.html> (29.02.2020).
143. World Health Organization. Novel Coronavirus (2019-nCoV). Situation Report1 (21 January 2020). URL: [https://www.who.int/docs/default-source/coronaviruse/situation-reports/20200121-sitrep-1-2019-ncov.pdf?sfvrsn=20a99c10\\_4](https://www.who.int/docs/default-source/coronaviruse/situation-reports/20200121-sitrep-1-2019-ncov.pdf?sfvrsn=20a99c10_4) (29.02.2020).
144. World Health Organization. Coronavirus disease 2019 (COVID-19). Situation Report40 (29 February 2020). URL: [https://www.who.int/docs/default-source/coronaviruse/situation-reports/20200222-sitrep-33-covid-19.pdf?sfvrsn=c9585c8f\\_2](https://www.who.int/docs/default-source/coronaviruse/situation-reports/20200222-sitrep-33-covid-19.pdf?sfvrsn=c9585c8f_2) (29.02.2020).
145. World Health Organization. Novel Coronavirus (2019-nCoV). Situation Report10 (30 January 2020). URL: [https://www.who.int/docs/default-source/coronaviruse/situation-reports/20200130-sitrep-10-ncov.pdf?sfvrsn=d0b2e480\\_2](https://www.who.int/docs/default-source/coronaviruse/situation-reports/20200130-sitrep-10-ncov.pdf?sfvrsn=d0b2e480_2) (29.02.2020).
146. World Health Organization. Novel Coronavirus (2019-nCoV). Situation Report22 (11 February 2020). URL: [https://www.who.int/docs/default-source/coronaviruse/situation-reports/20200211-sitrep-22-ncov.pdf?sfvrsn=fb6d49b1\\_2](https://www.who.int/docs/default-source/coronaviruse/situation-reports/20200211-sitrep-22-ncov.pdf?sfvrsn=fb6d49b1_2) (29.02.2020).
147. Wu Z., Yang L., Ren X., He G., Zhang J., Yang J., Qian Z., Dong J., Sun L., Zhu Y., Du J., Yang F., Zhang S., Jin Q. Deciphering the bat virome catalog to better understand the ecological diversity of bat viruses and the bat origin of emerging infectious diseases. *ISME J.*, 2016, vol. 10, no. 3, pp. 609–620. doi: 10.1038/ismej.2015.138
148. 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. A new coronavirus associated with human respiratory disease in China. *Nature*, 2020. doi: 10.1038/s41586-020-2008-3
149. Zaki A.M., Van Boheemen S., Bestebroer T.M., Osterhaus A.D., Fouchier R.A. Isolation of a novel coronavirus from a man with pneumonia in Saudi Arabia. *N. Engl. J. Med.*, 2012, vol. 367, no. 19, pp. 1814–1820. doi: 10.1056/NEJMoa1211721
150. Zhou P., Yang X.L., Wang X.G., Hu B., Zhang L., Zhang W., Si H.R., Zhu Y., Li B., Huang C.L., Chen H.D., Chen J., Luo Y., Guo H., Jiang R.D., Liu M.Q., Chen Y., Shen X.R., Wang X., Zheng X.S., Zhao K., Chen Q.J., Deng F., Liu L.L., Yan B., Zhan F.X., Wang Y.Y., Xiao G.F., Shi Z.L. A pneumonia outbreak associated with a new coronavirus of probable bat origin. *Nature*, 2020. doi: 10.1038/s41586-020-2012-7
151. Ziebuhr J., Baric R.S., Baker S., de Groot R.J., Drosten C., Gulyaeva A., Haagmans B.L., Neuman B.W., Perlman S., Poon L.L.M., Sola I., Gorbalenya A.E. Reorganization of the family Coronaviridae into two families, Coronaviridae (including the current subfamily Coronavirinae and the new subfamily Letovirinae) and the new family Tobaniviridae (accommodating the current subfamily Torovirinae and three other subfamilies), revision of the genus rank structure and introduction of a new subgenus rank. *Proposal 2017.013S (08.08.2018) for International Committee on Taxonomy of Viruses*.

**Авторы:**

**Щелканов М.Ю.**, д.б.н., доцент, руководитель Международного научно-образовательного Центра биологической безопасности Роспотребнадзора в Дальневосточном федеральном университете, г. Владивосток, Россия; зав. лабораторией вирусологии Федерального научного Центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, г. Владивосток, Россия; эксперт ФБУЗ Центр гигиены и эпидемиологии в Приморском крае, г. Владивосток, Россия;

**Попова А.Ю.**, д.м.н., профессор, руководитель Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека, Москва, Россия; зав. кафедрой организации санитарно-эпидемиологической службы Российской медицинской академии непрерывного профессионального образования, Москва, Россия;

**Дедков В.Г.**, к.м.н., зам. директора по научной работе ФБУН НИИ эпидемиологии и микробиологии имени Пастера, Санкт-Петербург, Россия;

**Акимкин В.Г.**, д.м.н., профессор, академик РАН, директор Центрального НИИ эпидемиологии Роспотребнадзора, Москва, Россия;

**Малеев В.В.**, д.м.н., профессор, академик РАН, советник директора по научной работе Центрального НИИ эпидемиологии Роспотребнадзора, Москва, Россия.

**Authors:**

**Shchelkanov M.Yu.**, PhD, MD (Biology), Associate Professor, Head of the International Scientific and Educational Center for Biological Security of Rospotrebnadzor in the Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russian Federation; Head of the Laboratory of Virology, Federal Scientific Center of East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russian Federation; Expert of the “Center of Hygiene and Epidemiology in the Primorsky Territory”, Vladivostok, Russian Federation;

**Popova A.Yu.**, PhD, MD (Medicine), Professor, Head of the Federal Service for Surveillance in the Sphere of Consumer Rights Protection and Human Welfare; Head of the Department of Sanitary and Epidemiological Service Organization, Russian Medical Academy of Continuing Professional Education, Moscow, Russian Federation;

**Dedkov V.G.**, PhD (Medicine), Deputy Director for Science, St. Petersburg Pasteur Institute, St. Petersburg, Russian Federation; **Akimkin V.G.**, PhD, MD (Medicine), Professor, RAS Full Member, Director of the Central Research Institute of Epidemiology and Microbiology, Moscow, Russian Federation;

**Maleev V.V.**, PhD, MD (Medicine), Professor, RAS Full Member, Advisor of the Director for Research of the Central Research Institute of Epidemiology and Microbiology, Moscow, Russian Federation.