

DOI: 10.21055/0370-1069-2023-2-167-172

УДК 569.32+569.33:578.834.1

Л.Н. Яшина¹, Н.А. Сметанникова¹, В.В. Панов²**Совместная циркуляция коронавирусов среди грызунов и насекомоядных**

¹ФБУН «Государственный научный центр вирусологии и биотехнологии «Вектор», р.п. Кольцово, Российская Федерация;
²ФГБУН «Институт систематики и экологии животных» Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Российская Федерация

Коронавирусы (семейство *Coronaviridae*, роды *Alphacoronavirus* и *Betacoronavirus*) являются возбудителями респираторных, кишечных и неврологических заболеваний человека и животных. Природные резервуары коронавирусов включают летучих мышей, грызунов и насекомоядных, однако в Российской Федерации циркуляция коронавирусов среди грызунов и насекомоядных не исследована. **Цель** работы – исследование многообразия коронавирусов среди грызунов и насекомоядных, совместно обитающих в природных биотопах. **Материалы и методы.** Грызуны (68 особей) и бурозубки рода *Sorex* (23 особи) отловлены на ограниченной лесной территории, не превышающей 1,5 кв. км, в окрестностях Новосибирска. Все образцы проанализированы методом обратной транскрипции – полимеразной цепной реакции с последующим секвенированием. **Результаты и обсуждение.** В 4 видах отловленных мелких млекопитающих обнаружены 4 различных коронавируса. Ассоциированные с грызунами коронавирусы относились к роду *Betacoronavirus*, подрод *Embecovirus*, и демонстрировали филогенетическое группирование в соответствии с видом природного носителя. Уровень гомологии между новыми РНК-изолятами от красной полевки (*Myodes rutilus*), полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) и полевой мыши (*Apodemus agrarius*) составлял 85,5–87,7 %. Нуклеотидные последовательности сибирских изолятов коронавируса близки (>93 % гомологии) ранее опубликованным последовательностям в каждой из групп носителей, обнаруженных на территории Европы и Китая, что предполагает их общее эволюционное происхождение. Коронавирус, выявленный в обыкновенной бурозубке (*Sorex araneus*), относился к роду *Alphacoronavirus*, однако значительно отличался (>36 % различий) от ранее выявленных штаммов, включенных в состав рода. Показано, что различные коронавирусы совместно циркулируют на ограниченной территории среди грызунов и насекомоядных.

Ключевые слова: коронавирус, грызуны, насекомоядные, Сибирь.

Корреспондирующий автор: Яшина Людмила Николаевна, e-mail: yashina@vector.nsc.ru.

Для цитирования: Яшина Л.Н., Сметанникова Н.А., Панов В.В. Совместная циркуляция коронавирусов среди грызунов и насекомоядных. *Проблемы особо опасных инфекций*. 2023; 2:167–172. DOI: 10.21055/0370-1069-2023-2-167-172

Поступила 12.07.2022. Отправлена на доработку 21.09.2022. Принята к публ. 18.11.2022.

L.N. Yashina¹, N.A. Smetannikova¹, V.V. Panov²**Co-Circulation of Coronaviruses among Rodents and Insectivores**

¹State Research Center of Virology and Biotechnology “Vector”, Kol’sovo, Novosibirsk Region, Russian Federation;

²Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of RAS, Novosibirsk, Russian Federation

Abstract. Coronaviruses (family *Coronaviridae*, genera *Alphacoronavirus* and *Betacoronavirus*) are the causative agents of respiratory, intestinal and neurological diseases in humans and animals. Natural reservoirs of coronaviruses include bats, rodents and insectivores, however, the circulation of coronaviruses among rodents and insectivores in the Russian Federation has been unexplored. **The aim** of the study was to investigate the diversity of coronaviruses among rodents and insectivores co-inhabiting natural biotopes. **Materials and methods.** Rodents (68 specimens) and shrews of the genus *Sorex* (23 specimens) were caught in a limited forest area not exceeding 1.5 sq. km, in the vicinity of Novosibirsk. All samples were screened using reverse transcription polymerase chain reaction followed by sequencing. **Results and discussion.** Four distinct coronaviruses have been detected in four species of small mammals. Rodent-borne coronaviruses were classed within subgenera *Embecovirus*, genus *Betacoronavirus*, and demonstrated host-associated phylogenetic clustering. The level of homology between the new RNA isolates from red-backed vole (*Myodes rutilus*), root vole (*Microtus oeconomus*) and field mouse (*Apodemus agrarius*) is 85.5–87.7 %. The nucleotide sequences of Siberian coronavirus isolates are closely related (>93 % homology) to previously published sequences in each of the carrier groups found in Europe and China, which suggests their common evolutionary origin. The coronavirus identified in the common shrew (*Sorex araneus*) belongs to the genus *Alphacoronavirus*, but is significantly different (>36 % difference) from earlier identified strains included in the genus. It has been shown that different coronaviruses co-circulate in a limited area among rodents and insectivores.

Key words: coronavirus, rodents, insectivores, Siberia.

Conflict of interest: The authors declare no conflict of interest.

Funding: The results of the study were obtained with the support of the Russian Science Foundation grant No. 22-24-00377.

Corresponding author: Lyudmila N. Yashina, e-mail: yashina@vector.nsc.ru.

Citation: Yashina L.N., Smetannikova N.A., Panov V.V. Co-Circulation of Coronaviruses among Rodents and Insectivores. *Problemy Osobo Opasnykh Infektsii* [Problems of Particularly Dangerous Infections]. 2023; 2:167–172. (In Russian). DOI: 10.21055/0370-1069-2023-2-167-172

Received 12.07.2022. Revised 21.09.2022. Accepted 18.11.2022.

Yashina L.N., ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2844-7835>
Smetannikova N.A., ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5082-8071>

Panov V.V., ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9728-2985>

Коронавирусы (семейство *Coronaviridae*) являются возбудителями респираторных, кишечных и неврологических заболеваний животных и человека [1], имеют одноцепочечный РНК-геном положительной полярности и филогенетически разделяются на четыре рода: *Alfacoronavirus*, *Betacoronavirus*, *Gammacoronavirus* и *Deltacoronavirus* [2].

После открытия вируса – возбудителя SARS (SARS-CoV) начался активный поиск и изучение новых коронавирусов, способных инфицировать людей и животных [3, 4]. Результатом этих исследований стало открытие ряда новых коронавирусов, наиболее важным из которых был MERS-CoV, обусловивший вспышку нового тяжелого респираторного заболевания, названного ближневосточным респираторным синдромом (MERS) [5]. Поскольку обе вспышки вызваны ранее неизвестными коронавирусами, предполагалось, что данное семейство вирусов останется проблемой здравоохранения на ближайшие годы. Это предположение оправдалось в 2019 г., когда в Китае началась пандемия COVID-19, вызванная новым коронавирусом SARS-CoV-2 [6]. Глобальное распространение возбудителя COVID-19 поставило перед научным сообществом ряд задач, включающих изучение географического ареала SARS-подобных вирусов, определение круга их природных носителей, установление промежуточных хозяев и потенциальных возбудителей новых эпидемий.

Основное число известных коронавирусов ассоциировано с летучими мышами, но их выявляют и среди других видов млекопитающих, включая грызунов, насекомоядных и домашних животных [7–9]. Филогенетический анализ геномов SARS-CoV и SARS-CoV-2 показал их принадлежность к группе SARS-подобных коронавирусов (род *Betacoronavirus*, подрод *Sarbecovirus*), куда входят многочисленные вирусы, ранее выявленные среди летучих мышей [10]. Передача коронавирусов человеку происходит через промежуточных хозяев: источниками заражения людей вирусом SARS-CoV стали пальмовые цвететты [9], а MERS-CoV – верблюды [11]. Для вируса SARS-CoV-2 первичный источник инфицирования к настоящему времени не установлен [12]. Первоначально предполагали, что его роль могли сыграть панголины, у которых выявлен коронавирус, схожий с SARS-CoV-2 [13]. Однако детальный сравнительный анализ вирусных геномов показал, что в популяциях летучих мышей (азиатских подковоносов) циркулирует еще более близкородственный вирус, поэтому вопрос остается открытым [14]. Вместе с тем данные о промежуточном хозяине критически важны для предотвращения новых эпидемий, так как до настоящего времени неизвестно, существуют ли в природе зоонозные очаги инфекции, вызванной вирусом SARS-CoV-2, в дополнение к его активной циркуляции среди людей [15].

Помимо высокопатогенных вирусов выявлены еще четыре возбудителя значительно более легких респираторных заболеваний человека, имеющих

происхождение как от летучих мышей (HCoV-NL63, HCoV-229E), так и от грызунов (HCoV-OC43, HKU1) [16].

Сходство между коронавирусами, найденными у летучих мышей, и патогенными для человека SARS-CoV, MERS-CoV и SARS-CoV-2 явилось основанием для поиска и изучения коронавирусов рукокрылых. Свыше 70 альфа- и бета-коронавирусов, циркулирующих среди летучих мышей, обнаружено на территории Китая [17]. Исследовали также другие потенциальные природные резервуары. Новые коронавирусы идентифицированы в разных регионах мира в популяциях многочисленных видов грызунов [18–20]. Ассоциированные с грызунами коронавирусы составляют основную долю вирусов, относящихся к подроду *Embecovirus*, род *Betacoronavirus*, к которому относят и штаммы, вызывающие кишечные и респираторные заболевания человека (HKU1 и OC43). Циркулирующие среди грызунов и летучих мышей коронавирусы входят и в состав рода *Alphacoronavirus*, также включающего возбудителей заболеваний человека (HCoV-229E и HCoV-NL63). Важным результатом исследований экологии и эволюции коронавирусов было открытие широкого спектра природных носителей, включающего насекомоядных. Так, значительно отличающиеся друг от друга представители рода *Alphacoronavirus* обнаружены при исследовании популяций насекомоядных в Китае (CoV/Wencheng-58, Shrew-CoV/Tibet2014) [21, 22].

Проблема изучения коронавирусов еще более актуальна для России, поскольку исследования по их выявлению в природных резервуарах и типированию до начала пандемии не проводились. Лишь недавно открыты SARS-подобные коронавирусы в двух видах летучих мышей на юге европейской части России [23] и доказана циркуляция на территории Республики Алтай (GenBank MZ322309).

Целью настоящего исследования стало выявление и изучение коронавирусов среди грызунов и насекомоядных, совместно обитающих в природных биотопах на территории Новосибирской области.

Материалы и методы

Мелких млекопитающих отлавливали в окрестностях Новосибирска (54,82484° с.ш. / 83,09392° в.д.). Отлов животных осуществляли в соответствии с протоколом и рекомендациями по безопасной работе согласно МУ 3.1.1029-01 (утв. 06.04.2001), для забора смывов из ротоглотки использовали ватные зонд-тампоны.

В пробирки со смывами добавляли 0,2 мл стерильного 0,9 % раствора NaCl для последующего выделения РНК набором «РИБО-преп» (ЦНИИ эпидемиологии, Россия) и ее анализа методом обратной транскрипции – полимеразной цепной реакции (ОТ-ПЦР). Скрининг образцов проводили методом двухраундовой ОТ-ПЦР с использованием RevertAid Premium

РНК-полимеразы (Thermo Fisher Scientific, США), Hot start Taq ДНК-полимеразы («СибЭнзим», Россия) по протоколу и с праймерами на консервативную область гена РНК-зависимой РНК-полимеразы (*RdRp*) коронавируса (фрагмент 397 н.о.), описанными ранее [18]. Определение нуклеотидных последовательностей каждой из цепей ампликонов проводили на автоматическом анализаторе ABI Prism 310, используя набор BigDye Terminator Cycle Sequencing kit (Applied Biosystems, США). Таксономическая идентификация коронавируса и их природных носителей основана на определении и сравнении с базой данных GenBank нуклеотидных последовательностей фрагментов вирусных геномов и гена цитохрома b митохондриальной ДНК носителей.

Выравнивание нуклеотидных последовательностей осуществляли с помощью алгоритма MUSCLE в программе MEGAX. Для построения филогенетического дерева использовали метод максимального правдоподобия (ML) с моделью эволюции GRT+G+I. Вычисления проводили для 1000 повторов.

Результаты и обсуждение

В период с июня по октябрь 2021 г. на территории лесного участка, расположенного в окрестностях Новосибирска, отловлены 68 грызунов и 23 бурозуб-

ки, относящиеся к 12 видам мелких млекопитающих (таблица). Все отловленные животные протестированы на наличие РНК коронавируса.

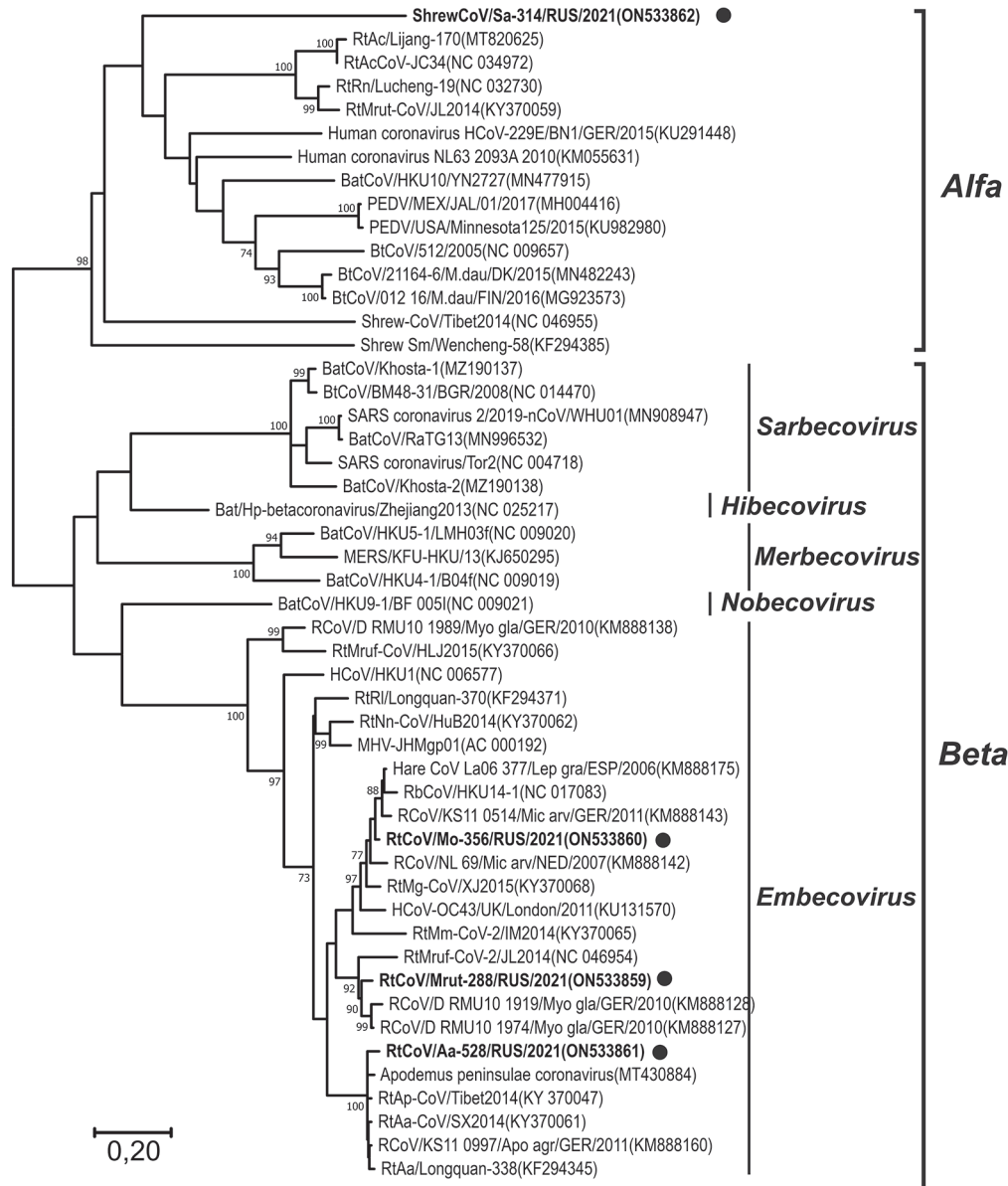
Положительными на коронавирусы оказались 4,3 % (1/23) бурозубок и 4,4 % (3/68) грызунов (таблица). Вирусная РНК выявлена у одной из 16 *Sorex araneus*, одной из 16 *Myodes rutilus*, одной из 18 *Apodemus agrarius* и одной из двух *Microtus oeconomus*. Полученные нуклеотидные последовательности депонированы в GenBank (ON533859 – ON533862, ON858830 – ON858831).

По результатам филогенетического анализа три коронавируса, переносимые грызунами (*M. rutilus*, *A. agrarius* и *M. oeconomus*), отнесены к подроду *Embecovirus* рода *Betacoronavirus*. В то же время вирус, обнаруженный у представителя отряда насекомых, *S. araneus*, включен в состав рода *Alfacoronavirus* (рисунок).

Новые коронавирусы, выявленные у грызунов, по нуклеотидным последовательностям фрагмента гена *RdRp* имеют уровень гомологии между изолятами 85,5–87,7 % и демонстрируют близкое сходство с ранее опубликованными последовательностями коронавируса, обнаруженных в каждой из групп носителей. В частности, для нового изолята коронавируса от *M. rutilus* (RtMrut-288/RUS/2021) обнаружен уровень сходства 93,1–94,3 % со штаммами,

Видовой состав бурозубок и грызунов, исследованных на наличие РНК коронавируса
Species composition of shrews and rodents studied for the presence of coronavirus RNA

Носитель Host	Вид Species	Коронавирус РНК+/исследованы Coronavirus RNA+/tested
Бурозубки Shrews	Обыкновенная бурозубка (<i>Sorex araneus</i>) Eurasian common shrew (<i>Sorex araneus</i>)	1/16
	Таежная бурозубка (<i>Sorex isodon</i>) Taiga shrew (<i>Sorex isodon</i>)	0/4
	Средняя бурозубка (<i>Sorex caecutiens</i>) Laxmann's shrew (<i>Sorex caecutiens</i>)	0/3
Грызуны Rodents	Восточноазиатская мышь (<i>Apodemus peninsulae</i>) Korean field mouse (<i>Apodemus peninsulae</i>)	0/3
	Полевая мышь (<i>Apodemus agrarius</i>) Eurasian field mouse (<i>Apodemus agrarius</i>)	1/18
	Пашенная полевка (<i>Microtus agrestis</i>) Short-tailed field vole (<i>Microtus agrestis</i>)	0/3
	Полевка-экономка (<i>Microtus oeconomus</i>) Root vole (<i>Microtus oeconomus</i>)	1/2
	Обыкновенная полевка (<i>Microtus arvalis</i>) Common vole (<i>Microtus arvalis</i>)	0/1
	Красно-серая полевка (<i>Myodes rufocanus</i>) Gray red-backed vole (<i>Myodes rufocanus</i>)	0/9
	Красная полевка (<i>Myodes rutilus</i>) Northern red-backed vole (<i>Myodes rutilus</i>)	1/16
	Рыжая полевка (<i>Myodes glareolus</i>) Bank vole (<i>Myodes glareolus</i>)	0/11
	Мышь-малютка (<i>Micromys minutus</i>) European harvest mouse (<i>Micromys minutus</i>)	0/1
	Лесная мышовка (<i>Sicista betulina</i>) Northern birch mouse (<i>Sicista betulina</i>)	0/4



Филогенетический анализ нуклеотидных последовательностей фрагмента гена *RdRp* коронавирусов, соответствующих позициям 15429–15825 изолята HKU-1 (Genbank NC_006577). Новые коронавирусы, полученные от *Myodes rutilus* (RtMrut-288/RUS/2021), *Microtus oeconomus* (RtMo-356/RUS/2021), *Apodemus agrarius* (RtAa-528/RUS/2021) и *Sorex araneus* (Shrew_Sa-314/RUS/2021), сопоставлены с известными CoV, относящимися к родам *Alphacoronavirus* и *Betacoronavirus*. Дерево построено с применением метода максимального правдоподобия и модели эволюции GRT+G+I. Индексы поддержки рассчитаны для 1000 повторов, индексы поддержки (>70 %) отображены в соответствующих узлах. Масштабная линейка указывает количество нуклеотидных замен на сайт. Новые изоляты выделены жирным шрифтом и кружком

Phylogenetic analysis of the nucleotide sequences of the *RdRp* gene fragment of coronaviruses, corresponding to positions 15429–15825 of the HKU-1 isolate (Genbank NC_006577). New coronaviruses obtained from *Myodes rutilus* (RtMrut-288/RUS/2021), *Microtus oeconomus* (RtMo-356/RUS/2021), *Apodemus agrarius* (RtAa-528/RUS/2021) and *Sorex araneus* (Shrew_Sa-314/RUS/2021) are compared to known CoVs belonging to the genera *Alphacoronavirus* and *Betacoronavirus*. The phylogenetic tree was constructed using the maximum likelihood method and the GRT+G+I evolution model. Support indices are calculated for 1000 repetitions, support indices (>70%) are displayed in the respective nodes. The scale bar indicates the number of nucleotide substitutions per site. New isolates are shown in bold and circled

идентифицированными от *M. glareolus* в Германии (D_RMUI0_1974/Myo_gla/GER и D_RMUI0_1919/Myo_gla/GER); для коронавируса от *M. oeconomus* (RtMo-356/RUS/2021) уровни гомологии составили 94,6–95,9 % со штаммами, обнаруженными в Европе от *Myocrotus arvalis* (KS11_0514/Mic_arv/GER/2011) и *Microtus agrestis* (D_RMUI0_1182/Mic_agr/GER/2010), а также в Китае от *Microtus gregalis* (RtMg-CoV/XJ2015). Для сибирского изолята коронавируса от *A. agrarius* (RtAa-528/RUS/2021)

выявлен высокий уровень гомологии, 94,6–96,8 %, со штаммами от *A. agrarius* из Китая (RtAa/SX2014, RtAa/SD2016) и Германии (KS11_0997/Apo_agr/GER/2011).

В то же время коронавирус, обнаруженный у обыкновенной бурозубки (Shrew_Sa-314/RUS/2021), по нуклеотидной последовательности отличается более чем на 36,0 % от других представителей рода *Alfacoronavirus*, включая штамм, выявленный ранее в Китае от бурозубок того же вида (Shrew-CoV/

Tibet2014). Для нового сибирского изолята Shrew_Sa-314/RUS/2021 показан минимальный уровень различия нуклеотидных последовательностей с вирусом эпидемической диареи свиней (PEDV/USA/Minnesota125/2015) из США и коронавирусом, переносимым летучими мышами в европейских странах (BtCoV21164-6/M.dau/DK/ 2015).

Нами впервые установлена циркуляция коронавирусов среди грызунов и бурозубок на территории Российской Федерации и исследовано их разнообразие в природных биотопах, расположенных на территории Новосибирской области. Для одной и той же локации показана совместная циркуляция четырех коронавирусов. Все исследованные животные отловлены на участке леса, занимающем территорию не более 1,5 кв. км. Тем не менее в этой ограниченной зоне показана совместная циркуляция трех коронавирусов, переносимых грызунами, и одного коронавируса, переносимого насекомоядным хозяином, обыкновенной бурозубкой. Корреляции между инфицированностью животных разных видов и их распространенностью в биотопе не наблюдалось. Среди коронавирус-позитивных видов наиболее многочисленными были *M. rutilus* (17,6 % от отловленных мелких млекопитающих), *A. agrarius* (19,8 %) и *S. araneus* (17,6 %), в то время как доля *M. oeconomus* была минимальной (2,2 %).

Ранее показано, что коронавирусы, ассоциированные с природными носителями, относящимися к родам *Myodes*, *Microtus* и *Apodemus*, подразделяются на два рода: *Alfacoronavirus* и *Betacoronavirus* [6]. Новые сибирские изоляты, отнесенные к подроду *Embecovirus* рода *Betacoronavirus*, характеризуются высокой (>93 %) гомологией с ранее известными штаммами в каждой группе, причем их филогенетическая кластеризация коррелирует с родовой принадлежностью хозяина. Мы предполагаем, что выявленная корреляция может отражать общее эволюционное происхождение коронавирусов, циркулирующих среди *M. rutilus* в Сибири и *M. glareolus* в Европе, *M. oeconomus* в Сибири и *Microtus* spp. в Европе и Азии, *A. agrarius* в Сибири, странах Европы и Азии. Высокий уровень различий частичных нуклеотидных последовательностей гена *RdRp* (>36 %) и различное филогенетическое группирование коронавирусов, выявленных у *S. araneus* в Сибири и Китае, скорее всего, свидетельствует о различном эволюционном происхождении этих вирусов.

Конфликт интересов. Авторы подтверждают отсутствие конфликта финансовых/нефинансовых интересов, связанных с написанием статьи.

Финансирование. Результаты исследования получены при поддержке гранта Российского научного фонда № 22-24-00377.

References / Список литературы

1. Masters P., Perlman S. Coronaviridae. In: Knipe D.M., Cohen J.I., Griffin D.E., Lamb R.A., Martin M.A., Racaniello V.R., Roizman B., editors. *Fields Virology*. Vol. I. Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia, PA; 2013. P. 825–58.

2. International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV). *Taxonomy* 2017. (Cited 29 June 2022). [Internet]. Available from: <http://talk.ictvonline.org/taxonomy>.

3. Cui J., Li F., Shi Z.L. Origin and evolution of pathogenic coronaviruses. *Nat. Rev. Microbiol.* 2019; 17(3):181–92. DOI: 10.1038/s41579-018-0118-9.

4. 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; 86(7):3995–4008. DOI: 10.1128/JVI.06540-11.

5. 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; 367(19):1814–20. DOI: 10.1056/NEJMoa1211721.

6. 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; 579(7798):265–9. DOI: 10.1038/s41586-020-2008-3.

7. Wong A.C.P., Li X., Lau S.K.P., Woo P.C.Y. Global epidemiology of bat coronaviruses. *Viruses.* 2019; 11(2):174. DOI: 10.3390/v11020174.

8. Hu B., Zeng L.P., Yang X.L., Ge X.Y., Zhang W., Li B., Xie J.Z., Shen X.R., Zhang Y.Z., Wang N., Luo D.S., Zheng X.S., Wang M.N., Daszak P., Wang L.F., Cui J., Shi Z.L. Discovery of a rich gene pool of bat SARS-related coronaviruses provides new insights into the origin of SARS coronavirus. *PLoS Pathog.* 2017; 13(11):e1006698. DOI: 10.1371/journal.ppat.1006698.

9. 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; 302(5643):276–8. DOI: 10.1126/science.1087139.

10. Li W., Shi Z., Yu M., Ren W., Smith C., Epstein J.H., Wang H., Cramer 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; 310(5748):676–9. DOI: 10.1126/science.1118391.

11. Alagaili A.N., Briese T., Mishra N., Kapoor V., Sameroff S.C., Burbelo P.D., de Wit E., Munster V.J., Hensley L.E., Zalmout I.S., Kapoor A., Epstein J.H., Karesh W.B., Daszak P., Mohammed O.B., Lipkin W.I. Middle East respiratory syndrome coronavirus infection in dromedary camels in Saudi Arabia. *mBio.* 2014; 5(2):e00884–14. DOI: 10.1128/mBio.00884-14.

12. Jo W.K., de Oliveira-Filho E.F., Rasche A., Greenwood A.D., Osterrieder K., Drexler J.F. Potential zoonotic sources of SARS-CoV-2 infections. *Transbound Emerg. Dis.* 2021; 68(4):1824–34. DOI: 10.1111/tbed.13872.

13. Lam T.T., Jia N., Zhang Y.W., Shum M.H., Jiang J.F., Zhu H.C., Tong Y.G., Shi Y.X., Ni X.B., Liao Y.S., Li W., Jiang B.G., Wei W., Yuan T.T., Zheng K., Cui X.M., Li J., Pei G.Q., Qiang X., Cheung W.Y., Li L.F., Sun F.F., Qin S., Huang J.C., Leung G.M., Holmes E.C., Hu Y.L., Guan Y., Cao W.C. Identifying SARS-CoV-2-related coronaviruses in Malayan pangolins. *Nature.* 2020; 583(7815):282–5. DOI: 10.1038/s41586-020-2169-0.

14. Li X., Zai J., Zhao Q., Nie Q., Li Y., Foley B.T., Chaillon A. Evolutionary history, potential intermediate animal host, and cross-species analyses of SARS-CoV-2. *J. Med. Virol.* 2020; 92(6): 602–11. DOI: 10.1002/jmv.25731.

15. Lundstrom K., Seyran M., Pizzol D., Adadi P., Mohamed Abd El-Aziz T., Hassan S.S., Soares A., Kandimalla R., Tambuwala M.M., Aljabali A.A.A., Kumar Azad G., Pal Choudhury P., Uversky V.N., Sherchan S.P., Uhal B.D., Rezaei N., Brufsky A.M. Viewpoint: Origin of SARS-CoV-2. *Viruses.* 2020; 12(11):1203. DOI: 10.3390/v12111203.

16. Corman V.M., Baldwin H.J., Tateno A.F., Zerbini R.M., Annan A., Owusu M., Nkrumah E.E., Maganga G.D., Oppong S., Adu-Sarkodie Y., Vallo P., da Silva Filho L.V., Leroy E.M., Thiel V., van der Hoek L., Poon L.L., Tschapka M., Drosten C., Drexler J.F. Evidence for an ancestral association of human coronavirus 229E with bats. *J. Virol.* 2015; 89(23):11858–70. DOI: 10.1128/JVI.01755-15.

17. Lin X.D., Wang W., Hao Z.Y., Wang Z.X., Guo W.P., Guan X.Q., Wang M.R., Wang H.W., Zhou R.H., Li M.H., Tang G.P., Wu J., Holmes E.C., Zhang Y.Z. Extensive diversity of coronaviruses in bats from China. *Virology.* 2017; 507:1–10. DOI: 10.1016/j.virol.2017.03.019.

18. 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; 474:19–27. DOI: 10.1016/j.virol.2014.10.017.

19. Monchatre-Leroy E., Boué F., Boucher J.M., Renault C., Moutou F., Ar Gouilh M., Umhang G. Identification of alpha and beta

coronavirus in wildlife species in France: bats, rodents, rabbits, and hedgehogs. *Viruses*. 2017; 9(12):364. DOI: 10.3390/v9120364.

20. Tsoleridis T., Chappell J.G., Onianwa O., Marston D.A., Fooks A.R., Monchatre-Leroy E., Umhang G., Müller M.A., Drexler J.F., Drosten C., Tarlinton R.E., McClure C.P., Holmes E.C., Ball J.K. Shared common ancestry of rodent alphacoronaviruses sampled globally. *Viruses*. 2019; 11(2):125. DOI: 10.3390/v11020125.

21. Wang W., Lin X.D., Liao Y., Guan X.Q., Guo W.P., Xing J.G., Holmes E.C., Zhang Y.Z. Discovery of a highly divergent coronavirus in the Asian house shrew from China illuminates the origin of the alphacoronaviruses. *J. Virol.* 2017; 91(17):e00764–17. DOI: 10.1128/JVI.00764-17.

22. Wu Z., Lu L., Du J., Yang L., Ren X., Liu B., Jiang J., Yang J., Dong J., Sun L., Zhu Y., Li Y., Zheng D., Zhang C., Su H., Zheng Y., Zhou H., Zhu G., Li H., Chmura A., Yang F., Daszak P., Wang J., Liu Q., Jin Q. Comparative analysis of rodent and small mammal viromes to better understand the wildlife origin of emerging infectious diseases. *Microbiome*. 2018; 6(1):178. DOI: 10.1186/s40168-018-0554-9.

23. Alkhovsky S., Lenshin S., Romashin A., Vishnevskaya T., Vyshemirsky O., Bulycheva Y., Lvov D., Gitelman A. SARS-like

coronaviruses in horseshoe bats (*Rhinolophus* spp.) in Russia, 2020. *Viruses*. 2022; 14(1):113. DOI: 10.3390/v14010113.

Authors:

Yashina L.N., Smetannikova N.A. State Research Center of Virology and Biotechnology “Vector”. Kol’tsovo, Novosibirsk Region, 630559, Russian Federation. E-mail: vector@vector.nsc.ru.

Панов В.В. Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of RAS. 11, Frunze St., Novosibirsk, 630091, Russian Federation. E-mail: office@eco.nsc.ru.

Об авторах:

Яшина Л.Н., Сметанникова Н.А. Государственный научный центр вирусологии и биотехнологии «Вектор». Российская Федерация, 630559, Новосибирская область, р.п. Кольцово. E-mail: vector@vector.nsc.ru.

Панов В.В. Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН. Российская Федерация, 630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11. E-mail: office@eco.nsc.ru.