



Африканская чума свиней: вирусосоносительство и роль выживших диких кабанов в сохранении и распространении инфекции (обзор)

© 2024. Т. Ю. Беспалова , А. А. Глазунова

ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр вирусологии и микробиологии», Самарский научно-исследовательский ветеринарный институт – филиал ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр вирусологии и микробиологии», г. Самара, Российская Федерация

Панзоотия африканской чумы свиней (АЧС) в Европе и Азии, вызванная вирусами I и II генотипов, привела к всестороннему научному изучению особенностей течения данной инфекции. Исследователи отмечали, что определенная доля заболевших животных выживает. Выявление серопозитивных (с антителами) животных в пострадавших от АЧС странах Европы было особенно заметно в популяциях дикого кабана. Давно и противоречиво обсуждается роль серопозитивных животных, переживших АЧС, в сохранении и распространении инфекции в популяции, поскольку потенциально их можно считать вирусоносителями. Цель обзора – обобщение современных научно-экспериментальных результатов по изучению у дикого евразийского кабана хронического течения АЧС, вирусосоносительства и распространения инфекции от выживших серопозитивных животных. В Евразии в текущее время у восприимчивых животных отмечают разные формы заболевания АЧС: сверхострую, острую, подострую, реже хроническую и бессимптомную; последние вызваны циркуляцией вирусов АЧС пониженной вирулентности. Различают два типа выживших: 1) животные, у которых развивается персистирующая инфекция с периодической ремиссией и признаками от подострого до хронического течения; 2) животные, которые полностью выздоравливают и избавляются от инфекции. У выживших отмечена длительная персистенция и полная элиминация вируса: за последние десять лет экспериментально определены сроки выделения вируса в целом от 35 до 99 дней. Выжившие животные первого типа могут играть роль в распространении вируса в связи с периодической ремиссией. Серопозитивные выжившие животные второго типа в связи с их малым количеством, по мнению исследователей, не играют значительной эпизоотической роли в сохранении вируса АЧС в популяциях диких кабанов. Экспериментальная передача вируса АЧС от выживших кабанов на сегодняшний день изучена ограниченно и подобные исследования должны быть продолжены. Полученные знания в этих областях смогут улучшить понимание текущей ситуации по АЧС в дикой природе.

Ключевые слова: штамм/изолят вируса АЧС, вирулентность, серопозитивные животные, носитель, передача, персистенция, хронический, бессимптомный

Благодарности: работа выполнена при поддержке Минобрнауки РФ в рамках Государственного задания ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр вирусологии и микробиологии» (FGNM-2021-0004).

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Конфликт интересов: авторы заявили об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Беспалова Т. Ю., Глазунова А. А. Африканская чума свиней: вирусосоносительство и роль выживших диких кабанов в сохранении и распространении инфекции (обзор). *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2024;25(6):988–999. DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2024.25.6.988-999>

Поступила: 28.05.2024

Принята к публикации: 18.11.2024

Опубликована онлайн: 25.12.2024

African swine fever: virus carriage and the role of surviving wild boar in the persistence and spread of infection (review)

© 2024. Tatiana Yu. Bepalova , Anastasia A. Glazunova

Federal Research Center for Virology and Microbiology, Samara Research Veterinary Institute – Branch of Federal Research Center for Virology and Microbiology, Samara, Russian Federation

The panzootic of African swine fever (ASF) in Europe and Asia caused by viruses of genotypes I and II has led to a comprehensive scientific study of the course of this infection. Researchers have noted that a certain proportion of diseased animals survive. Detection of seropositive (antibody-positive) animals in ASF-affected countries of Europe was especially noticeable in wild boar populations. The role of seropositive animals ASF survivors in the persistence and spread of infection in the population has been long and controversially debated, as they may potentially become persistently infected, acting as virus carriers. The aim of this review was to summarize the current scientific and experimental results on the chronic course of ASF in Eurasian wild boar, virus carriage and spread of infection from surviving seropositive animals. In Eurasia different forms of ASF disease are currently observed in susceptible animals: peracute, acute, subacute, less frequently chronic and asymptomatic; the latter are found to be caused by circulating ASF viruses (ASFV) of reduced virulence. Two types of

survivors animals are distinguished: 1) animals that develop persistent infection with periodic viremia and signs of subacute to chronic course; 2) animals that recover completely and clear of infection. Long-term persistence and complete elimination of the virus have been observed in survivors: in the last ten years, the time of virus excretion has been experimentally determined to generally range from 35 to 99 days. Survivors of the 1st type may play a role in the spread of the ASFV due to periodic viremia. Seropositive survived animals of the 2nd type due to their small numbers are not considered by some researchers to play a significant epidemiological role in the persistence of ASFV in wild boar populations. Experimental transmission of ASFV from surviving wild boars has been studied to date to a limited extent, such research should be continued. The knowledge gained in these areas will improve the understanding of the current situation of ASF in wildlife.

Keywords: strain/isolate of ASF virus, virulence, seropositive animals, carrier, transmission, persistence, chronic, asymptomatic

Acknowledgements: the research was carried out under the support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the state assignment of the Federal Research Center for Virology and Microbiology (theme no. FGNM-2021-0004).

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

Conflict of interest: the authors stated that there was no conflict of interest.

For citations: Bepalova T. Yu., Glazunova A. A. African swine fever: virus carriage and the role of surviving wild boar in the persistence and spread of infection (review). *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2024;25(6):988–999. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2024.25.6.988-999>

Received: 28.05.2024

Accepted for publication: 18.11.2024

Published online: 25.12.2024

Распространение африканской чумы свиней (АЧС) на пяти континентах земного шара представляет собой глобальную проблему – вирулентные штаммы вируса АЧС вызывают острую геморрагическую лихорадку у инфицированных животных со смертностью до 100 % [1]. Панзоотия АЧС в Европе и Азии среди домашних свиней и диких кабанов, вызванная вирусами I и II генотипов, а также их рекомбинантами, привела к всестороннему научному изучению особенностей течения данной инфекции. В популяции восприимчивых животных АЧС проявляется разными формами заболевания – от сверхострой и острой до хронической и бессимптомной. Такое разнообразие форм течения болезни связывают с вирулентностью возбудителя, вирусной дозой, изменениями в геноме, иммунобиологическими характеристиками вируса, различиями в иммунном ответе инфицированных животных, видом и возрастом восприимчивого хозяина [2, 3]. В Африке у животных-аборигенов (бородавочников (*Phacochoerus africanus*), кустарниковых свиней (*Potamochoerus larvatus*, *P. porcus*) и гигантских лесных свиней (*Hylochoerus meinertzhageni*)) АЧС протекает субклинически или бессимптомно ввиду их естественного иммунитета против вируса АЧС, при этом они являются резервуарами инфекции [4, 5, 6]. В то же время в популяции домашних свиней (*Sus scrofa domestica*) и евразийских диких кабанов (*Sus scrofa*) при последнем вторжении высоковирулентного вируса АЧС II генотипа на европейский континент была характерна острая форма с гибелью в течение двух недель [7]. Однако на протяжении текущей эпизоотии

АЧС исследователи отмечали, что определенная доля заболевших животных имела более длительное течение болезни, которое сопровождалось выработкой вирусоспецифических антител [8]. Эпизоотологические данные серологических исследований на АЧС в Восточной Европе с 2015 года показывали увеличение таких случаев, особенно в популяциях дикого кабана [9]. Выявление серопозитивных (с антителами) животных, которых вирусологическими и молекулярными методами диагностируют как АЧС-отрицательные, свидетельствует о выживании или выздоровлении животных после инфекции [7]. Поэтому мнение о том, что АЧС представляет собой высококонтагиозную болезнь, быстро распространяющуюся и уничтожающую всех свиней на пострадавшей ферме или всю популяцию диких кабанов в регионе, в настоящее время требует существенного пересмотра [9]. В Евразии у восприимчивых животных отмечают разные формы заболевания АЧС: сверхострую, острую, подострую, хроническую и бессимптомную. Последние повышают вероятность выживания больных животных [10, 11, 12] и, как было установлено, вызываются штаммами вируса АЧС I генотипа и ослабленными или умеренно вирулентными штаммами II генотипа [13, 14, 15].

Персистирующие или хронические инфекции проявляются постоянной или периодической вiremией и могут приводить к передаче вируса АЧС внешне здоровыми животными. И хотя это может быть не так важно для свиноводческих хозяйств со стратегией тотальной ликвидации в очаге всех пораженных и восприимчивых животных при вспышках АЧС, судьба

выживших имеет особое значение для диких кабанов, где такие животные будут оставаться в популяции в течение нескольких месяцев или лет [16]. При расследовании вспышек АЧС среди популяции дикого кабана давно и противоречиво обсуждается вопрос о том, являются ли серопозитивные животные, пережившие болезнь, эпизоотологически значимыми, поскольку потенциально их можно считать вирусоносителями и, следовательно, они могли бы играть роль в дальнейшем сохранении вируса АЧС в природе [7, 17]. Если эта роль подтвердится, то вирусоносительство выживших нужно будет учитывать при оценках риска, особенно в эндемичных по АЧС регионах.

Важными научными направлениями исследований, касающихся АЧС среди диких кабанов, которые были выявлены с помощью GAP-анализа, являются вопросы выяснения механизмов распространения инфекции и потенциала сохраняемости вируса в дикой природе, возможности и значения передачи инфекции путем прямого контакта среди кабанов с учетом их поведения [18]. Выявление серопозитивных животных в пораженных АЧС странах Европы и Азии послужило стимулом к научному изучению ряда вопросов, связанных: 1) с вирусоносительством и сроками выделения вируса выжившими животными; 2) с развитием хронической инфекции у восприимчивых животных в зависимости от вирулентности и дозы вируса АЧС; 3) с передачей вируса от выживших наивным животным в экспериментальных условиях. Большинство исследований, посвященных перечисленным вопросам, как правило, проводится на домашних свиньях, лишь некоторые включают в эксперименты кабанов. Однако эти виды животных существуют в разных условиях обитания и, не имея научных доказательств, не совсем корректно экстраполировать результаты наблюдений и экспериментов, проводимых с домашними свиньями, на природную инфекцию АЧС среди диких кабанов.

Цель обзора – анализ результатов современных научных исследований по изучению в экспериментальных условиях у диких кабанов хронического течения, вирусоносительства и

передачи вируса АЧС выжившими (серопозитивными) животными для определения их роли в персистенции и распространении инфекции в природе.

Материал и методы. Поиск источников проводили путем скрининга библиографических баз данных, научных электронных библиотек с поисковыми системами: Web of Science; Scopus; eLIBRARY.RU; Cyberleninka; Springer; Pubmed; Google Scholar. Критериями отбора служили ключевые слова: вирус АЧС, умеренно-вирулентный и низковирулентный (аттенуированный) штамм/изолят, негемадсорбирующий, дикий кабан, домашняя свинья, антитела, сероконверсия, серопозитивные животные, виремия, вирусоноситель, передача, персистенция, хронический, субклинический, бессимптомный, выживший, эндемичность. В соответствии с целью обзора отобраны и изучены данные 50 источников, опубликованных за последние десять лет.

Основная часть. 1. Серопозитивные выжившие после АЧС дикие кабаны как потенциальный источник инфекции. С начала появления в Европе в 2007 году вирус АЧС широко распространился во многих регионах, в том числе в Европейском союзе (ЕС) с 2014 года, Юго-Восточной Азии с 2018, Океании с 2019/20 и на Карибских островах с 2021 года¹ [19]. В настоящее время АЧС эндемична в странах Африки к югу от Сахары и некоторых районах Западной Африки, на острове Сардиния (Италия), а также, по недавним сообщениям, в Польше, странах Прибалтики, Вьетнаме² [20, 21]. В Восточной Европе в начале текущей эпизоотии основным источником АЧС являлся евразийский дикий кабан (*Sus Scrofa*), на его долю приходилось более 90 % вспышек [9]. В течение 2022-2023 гг. вирус АЧС сохранялся в популяциях диких кабанов в странах Балтии и на большей части Восточной и Центральной Европы с вовлечением новых территорий: Польши, Германии, Словакии, Венгрии, Румынии, Болгарии, Республики Чехия, материковой части Италии, Сербии, Северной Македонии, Боснии и Герцеговины, Косово, Черногории, Греции, Молдавии, Российской Федерации (РФ), Украины, Швеции, Хорватии³ [19, 22].

¹ФАО. Обновленная информация об африканской чуме свиней (АЧС) в Азиатско-Тихоокеанском регионе: 2024. URL: <https://www.fao.org/animal-health/situation-updates/asf-in-asia-pacific/en> (дата обращения: 25.03.2024).

²World Organisation for Animal Health, Animal disease events webpage, WAHIS database. Google Scholar, 2024. URL: https://assets.publishing.service.gov.uk/media/65b92d78ee7d4900139849e2/25_January_2024_African_swine_fever_in_Europe.pdf (дата обращения: 25.03.2024).

³Там же.

Несмотря на принимаемые в странах меры по борьбе с АЧС, эпизоотия в дикой фауне продолжается, периодически возникают спорадические вспышки. Среди множества причин персистенции вируса АЧС в природе (присутствие животных с вирусемией, циркуляция вируса пониженной вирулентности, его устойчивость к факторам окружающей среды, длительное сохранение вируса в почве и трупах погибших кабанов, нарушение мер биобезопасности при охоте и др.) в качестве потенциальных источников вируса рассматривают и серопозитивных кабанов, переживших АЧС [7, 9, 17, 23]. В Европе в настоящее время серопозитивных кабанов выявляют в Венгрии, Польше, Румынии, Словакии, Прибалтике, РФ. Анализ данных серологических исследований, проведенных в странах ЕС и РФ, показал серопревалентность среди отстрелянных диких кабанов в диапазоне от 0,02 до 3,56 % (в районах, пораженных АЧС, – от 0,3 до 3,8 %) [24].

Вирусоносительство и выжившие после АЧС животные. Роль серопозитивного дикого кабана в качестве носителя вируса в распространении АЧС является многолетним предметом дискуссий в связи с противоречивыми данными экспериментов и эпизоотологических мониторингов. Ряд исследователей при оценке потенциального носительства, не находя доказательств передачи вируса от выживших животных, считают, что предполагаемая роль переоценена и должна быть пересмотрена [7, 17]. К тому же среди зарубежного научного сообщества отмечается некоторое разногласие – каких животных считать вирусоносителями? В эпизоотологической терминологии носитель – *carrier* (англ.) – это инфицированное животное без клинических признаков болезни, потенциально способное стать источником возбудителя⁴. Фактически термин “носитель” используется гораздо шире: кроме “здорового”, к носителям также относят переболевших животных на стадии выздоровления (реконвалесценто́в), животных в инкубационном периоде или с субклиническим, латентным течением. Эпизоотологическое значение таких “скрытых” носителей заключается в стойкости поддерживаемых ими эпизоотических очагов, возникновении повторных вспышек болезни и зависит от вирулентности, количества и продолжительности выделения возбудителей. Наиболее

частым исходом носительства является полное исчезновение из организма патогенных возбудителей, но при неблагоприятных условиях носительство может переходить в хроническую форму различной продолжительности, нередко и пожизненной. Состояние вирусоносительства у животных определяют только лабораторным путем молекулярными и/или вирусологическими методами. В отношении АЧС еще с 1932 года в результате наблюдений и экспериментов отмечали переболевших (выживших) животных, которые могли выступать в качестве вирусоносителей [7]. В настоящее время ряд исследователей предполагает существование двух типов “выживших” после АЧС животных: 1) свиньи, у которых развивается персистирующая инфекция с периодической вирусемией и часто, но не всегда сопровождается некоторыми признаками от подострого до хронического течения заболевания, такие свиньи могут выделять вирус в связи с рецидивом вирусемии. В большинстве случаев при этом наблюдают повторное появление клинических признаков болезни и в конечном итоге животные погибают. Эти инфекции, как правило, связаны с умеренно- и низковирулентными вирусами; 2) свиньи, которые полностью избавляются от инфекции независимо от вирулентности вируса. Эти животные не являются персистентно инфицированными и в большинстве случаев не выделяют вирус дольше 30–40 дней после заражения. К. Сталь и соавт. (K. Ståhl et al., 2019) не рассматривают названные типы “выживших” как “здоровых” носителей [7]. Однако П. Эбл и соавт. (P. Eble et al., 2019), получив положительный результат на вирус АЧС в течение 55 дней у переболевших серопозитивных свиной, утверждали, что такие животные могут выделять вирус АЧС и передавать инфекцию, поэтому они называли их АЧС-носителями [25]. У К. Шульц и соавт. (K. Schulz et al., 2021) существование вирусоносителей также не вызывало сомнений, если таковыми считать животных, переживших АЧС-инфекцию, но все еще выделяющих вирус в течение определенного периода [26]. Сообщается и о здоровом вирусоносительстве серопозитивных домашних свиной при бессимптомной форме АЧС в свиноводческих хозяйствах Африки, причем в тех регионах, где вспышки АЧС не регистрировали [27].

⁴Терминологический справочник по эпизоотологии: учебное пособие. В. В. Макаров, Ю. И. Барсуков, Ю. А. Ватников [и др.]. М.: изд-во РУДН, 2023. 165 с.

Сероконверсия и тропизм вируса АЧС. Выработка вирусоспецифических антител при АЧС происходит примерно на четвертый-седьмой день после инфицирования [2, 16, 28, 29], а антитела сохраняются длительное время [30, 31, 32]. Серопозитивные животные зачастую дают ПЦР-отрицательные результаты на ДНК вируса в крови, поэтому возникают дискуссии о том, что не каждое серопозитивное животное может являться фактическим источником вируса. Однако следует учитывать, что вирус АЧС имеет тканевый тропизм – селезенка, костный мозг и лимфатические узлы (подчелюстные, окологлазные) демонстрировали более высокую общую вирусную нагрузку, и эти ткани могут служить лучшим образцом для молекулярной диагностики или выделения вируса [15]. Также у выживших животных в небольших количествах ДНК вируса обнаруживали в миндалинах, слюнных железах, печени, почках, легких, желудке [31, 33, 34]. Стоит отметить, что у серопозитивных свиней с хронической формой течения ДНК вируса обнаруживают и в образцах суставной ткани, при отрицательных результатах в общепринятых образцах органов и тканей этих животных [11, 35]. Ряд исследователей предполагает, что вирус АЧС у серопозитивных животных может реактивироваться при иммуносупрессии или стрессе, поэтому все же их следует рассматривать как вирусопозитивных особей и потенциальных переносчиков [28, 36]. Таким образом, противоречивые дискуссии о вирусоносительстве и действительной роли серопозитивных выживших животных, в частности диких кабанов, в эпизоотии АЧС диктуют необходимость получения экспериментальных доказательств продолжительности выделения и прямой контактной передачи вируса АЧС от хронически больных или реконвалесцентов.

Определение сроков выделения вируса. На сегодняшний день остается открытым вопрос о том, как долго может продолжаться выделение вируса АЧС у выживших животных, поскольку полученные результаты, как правило, обусловлены сроками проведения экспериментов и, вероятно, могут отличаться от истинных сроков выделения вируса при природной инфекции. В научном сообществе существует общее согласие с тем, что инфицированные вирусом АЧС особи при выживании выделяют патоген, по крайней мере, до 35 дней [26]. Хотя современные данные по срокам выделения вируса

у разных исследователей значительно варьируют: от 35–40 до 55–70 дней после заражения (dpi) [25, 34, 36, 37], наиболее продолжительное выделение установлено до 91 и 99 dpi [16, 28, 29].

2. Экспериментальное заражение штаммами/изолятами вируса АЧС пониженной вирулентности, изучение хронического течения АЧС. Большинство экспериментальных исследований с выжившими животными проводится на домашних свиньях и сравнительно мало изучаются в этом ключе дикие кабаны, что вероятно связано с ограниченным доступом и трудностями их содержания вне полевых условий. Евразийский дикий кабан очень восприимчив к вирусу АЧС и проявляет те же клинические признаки и летальность, что и домашние свиньи. С точки зрения достоверного переноса результатов и выводов на ситуацию с дикими кабанями ряд исследователей не видит существенных различий между домашними свиньями и дикими кабанями, поскольку получали очень схожие результаты параллельных испытаний обоих типов животных [16, 38, 39]. Но различия в условиях обитания, кормления, помимо биологических различий между домашними свиньями и кабанями, вероятно, могут влиять на патогенетические и иммунологические механизмы АЧС. Считается, что на кабанов в природе действуют факторы, которые могут снижать функцию их иммунной системы (внутривидовая агрессия, нагрузка различными патогенами, стрессы), что в свою очередь влияет на исход заражения вирусом АЧС [8]. В ряде экспериментов кабаны явно демонстрировали более высокую восприимчивость к вирусу АЧС, чем домашние свиньи [11, 14, 23, 40].

В Евразии в настоящее время отмечают несколько форм заболевания АЧС: сверхострую с внезапной гибелью на 3-5 сутки; острую, которая обычно через 6–14 (реже более 20) дней приводит к гибели до 100 % инфицированных свиней; подострую – показатели смертности ниже (30–70 %), а гибель происходит обычно через 15–45 дней с начала заражения; хроническую – смертность низкая, а продолжительность болезни составляет 2–15 месяцев; бессимптомную [25, 27, 28, 41].

В экспериментах с домашними свиньями в целом было установлено, что высоковирулентные штаммы вируса АЧС не имеют потенциала вызывать персистирующую инфекцию [42], умеренно вирулентные штаммы могут вызывать различные формы заболевания –

от острых до подострых, а низковирулентные, негемадсорбирующие штаммы могут вызывать субклиническую негеморрагическую инфекцию и сероконверсию (у таких животных отмечали выделение вируса при отсутствии вiremии, клинических признаков или пирексии) [36]. Например, в опытах К. Гальярдо и соавт. (С. Gallardo et al., 2015) заражение домашних свиней низковирулентными штаммами приводило к развитию легкой формы заболевания и максимальному периоду выделения вируса из тканей на 99 dpi. Кроме того, была установлена передача инфекции контактными свиньям от выживших (72 dpi) животных с хронической формой, серопозитивность была выявлена с 35-го дня, что подтверждало позднюю передачу вируса от хронически инфицированных свиней. В то же время у бессимптомного серопозитивного животного вирус в крови и образцах тканей не был обнаружен в течение 134 дней эксперимента [28]. Исследования, проведенные на свиньях, зараженных низковирулентными (негемадсорбирующими) штаммами, также демонстрировали периодическую вимию низкого уровня, постоянное выделение вируса и передачу от выживших контактными животным в течение нескольких месяцев с развитием у последних признаков хронического заболевания. Причем эксперименты показали, что негемадсорбирующие изоляты передавались контактно менее эффективно (~ 40–50 %), чем вирулентные гемадсорбирующие изоляты (100 %) [14, 43, 44]. В другой работе при заражении свиней ослабленными штаммами за 24 дня не наблюдали клинических признаков, отмечали снижение вiremии, все животные выжили. Высокие уровни специфических антител у свиней были связаны с хроническим течением АЧС, в то время как низкие уровни – с бессимптомной инфекцией [32]. Вирусы АЧС I генотипа также демонстрировали низкую вирулентность, вызывая у свиней легкое начало инфекции и хроническое заболевание, проявляющееся некротическими поражениями кожи и отеком суставов. Происходила передача инфекции контактными свиньям, у которых после эвтаназии в различных тканях была обнаружена низкая вирусная ДНК-нагрузка [45]. Стоит отметить, что в ряде долгосрочных экспериментов с домашними свиньями не удавалось вызвать передачу инфекции контактными животными. В исследовании выживших серопозитивных свиней, экспери-

ментально зараженных умеренновирулентным штаммом вируса АЧС I генотипа, была установлена длительная персистенция (виремия в течение 91 dpi) вируса с полной элиминацией из крови и тканей. За два месяца последующего совместного содержания с контактными животными от выживших (с 99 dpi) передачи вируса не произошло. Результаты эксперимента (165 дней) указывали на то, что после клинического выздоровления животные были способны элиминировать вирус и впоследствии не являлись источником инфекции [16]. Подобные данные были получены и в ходе эксперимента, проводимого на домашних свиньях с использованием высоко- и умеренновирулентных штаммов вируса АЧС II генотипа, выделенных в южной Эстонии в 2015 году. При совместном содержании выживших свиней, у которых отмечали высокий титр антител и отсутствие вiremии, с контрольными свиньями за 103 дня не произошло передачи вируса АЧС. У контактных животных не отмечали клинические признаки, вимию или сероконверсию, и в конце эксперимента вирус выделить не удалось [11]. Т. Ох и соавт. (Т. Oh et al., 2021) во Вьетнаме более 14 месяцев наблюдали за естественно инфицированными и выздоравливающими после острой формы АЧС свиньями с целью изучения наличия носителей и рецидива заболевания. Несмотря на продолжительную вимию (до 70 дней), было определено, что свиньи принадлежали ко второму типу выживших. Животные имели длительный высокий уровень антител без персистенции вiremии и не выделяли вирус после выздоровления, таким образом, и в этом долгосрочном исследовании реконвалесценты не были отнесены к вирусоносителям [37].

Эксперименты с дикими кабанам.

В отношении изучения хронического течения АЧС и вирусоносительства у кабанов был проведен ряд экспериментов с заражением низкими дозами высоковирулентных изолятов вируса. С. Блом и соавт. (S. Blome et al., 2012) не выявили признаков хронического заболевания или состояний носительства среди взрослых диких кабанов при заражении 3×10^6 50%-ной культурально-клеточной инфекционной дозой кавказского изолята вируса АЧС [10]. У всех животных наблюдали тяжелые, неспецифические клинические признаки (лихорадка, депрессия, анорексия, одышка, атаксия), агонию и быструю смерть. Дж. Питчманн и соавт. (J. Pietschmann

et al., 2015) в экспериментах с европейским кабаном отмечали, что очень низкие дозы вируса АЧС достаточны для заражения ослабленных животных, у которых также отмечали неспецифические признаки и слабо выраженную лихорадку с летальным исходом. От первично инфицированных животных происходила медленная передача вируса всем интактным животным. Контагиозность была довольно низкой, но смертность составила 100 % примерно через 40 дней. В целом, и в этом исследовании не было обнаружено признаков хронического течения болезни [38].

Что касается исследований, проведенных среди диких кабанов с заражением вирусами различной вирулентности, Дж. А. Барасона и соавт. (J. A. Barasona et al., 2019) *in vivo* предоставили подробную информацию о клинических и патологических данных, выработке антител, периодах виремии и обнаружении ДНК-вируса в органах-мишенях 16 выживших кабанов, в том числе контактных. В экспериментах были использованы естественно аттенуированный полевой изолят (негемадсорбирующий штамм Lv17/WB/Riel II генотипа) и высоковирулентный гемадсорбирующий изолят (Arm07). У трех контактных животных, содержащихся совместно с кабанями, зараженными полевым изолятом, сероконверсию отмечали с 14-го дня, к окончанию эксперимента (54 дня) вирус не был обнаружен (полностью элиминирован). У двух контактных кабанов, ранее вакцинированных Lv17/WB/Riel и содержащихся совместно с кабанями, зараженными изолятом Arm07, на 7-9-й дни наблюдали высокую сероконверсию и снижение виремии. По итогам эксперимента был сделан вывод, что выжившие животные, вакцинированные перорально, могут выделять вакцинный вирус, т. к. контактные кабаны демонстрировали сероконверсию и некоторые признаки виремии. Это могло означать, что дикие кабаны, выздоровевшие от АЧС, действуют как вирусносители и обеспечивают персистентную инфекцию [46]. В дальнейшем исследовании вышеназванных изолятов А. Косовская и соавт. (A. Kosowska et al., 2020) установили, что в группе диких кабанов, зараженных ослабленным изолятом, вирус АЧС выделялся в меньших количествах по сравнению с вирулентной группой (естественно зараженной высоковирулентными изолятами). Передача вируса АЧС через кровь, поскольку она содержит высокую

вирусную нагрузку у инфицированных животных по сравнению с другими выделениями (слюна, фекалии), имеет особенно важное значение в популяциях диких кабанов из-за особенностей поведения (драк между самцами и др.). Интересно, что при исследовании крови в ослабленной группе было получено небольшое количество положительных образцов (11 %) на протяжении всего эксперимента, периоды виремии были прерывистыми, а риск передачи при контакте с инфицированной кровью был значительно ниже, чем от животных вирулентной группы [47]. М. Мартинес Авилес и соавт. (M. Martínez Avilés et al., 2023) установили, что у животных латентный период может составлять более одного месяца после контакта с животным, зараженным ослабленным вирусом АЧС (от 3,7 до 46,7 дня), в зависимости от количества случаев и пути заражения (пероральный или контактный). По результатам лабораторных тестов, среднее время до обнаружения инфекции у контактных животных составило 23,6 дня (от 13 до 34,2). Эти сведения важно учитывать, поскольку животные, инфицированные ослабленным штаммом, могут оставаться необнаруженными более двух недель, хотя в настоящее время для *Sus scrofa* инкубационный период в Кодексе ВОЗЖ (2022) установлен 15 дней [48].

В последние годы сообщалось о случаях хронического течения АЧС в популяции евразийского дикого кабана в природе. В исследовании Дж. Зель-Эверт и соавт. (J. Sehl-Ewert et al., 2022) у 15 из 16 диких кабанов, погибших от АЧС в естественных условиях и найденных в различных районах Германии, были выявлены антитела и патоморфологические признаки хронической инфекции АЧС, выраженные в разной степени и указывающие на продолжительное течение болезни (более 14 дней) [49]. Недавно М. Власов и соавт. (2024) представили результаты исследований изолятов вируса АЧС различной вирулентности, выделенных в 2007–2021 гг. из нескольких регионов РФ от домашних свиней и кабанов. Было установлено, что свиньи, экспериментально инфицированные изолятами вируса АЧС, выделенных от павших и отстрелянных больных диких кабанов, погибали с признаками сверхострой, острой и подострой форм болезни, кроме того, у некоторых свиней регистрировали хроническую форму. Показано, что при острой, подострой и хронической форме АЧС максимальные

показатели вируса и фрагменты его генома в крови инфицированных животных выявляли на 7–10-е сутки, при бессимптомном течении – на 10–14-е сутки. Интересно, что у свиней с хронической формой через 35 дней вирус из крови не выделяли, а количество вируса в селезенке, лимфатических узлах, легких и небных миндалинах у таких животных было ниже на 1,5–2,5 Ig ГАЕ50/см³, чем при острой и подострой формах. В случае с бессимптомным течением у животных, зараженных аттенуированным штаммом, через 35 dpi вирус в крови и органах не выделяли, а фрагменты генома вируса в эти сроки обнаруживали в низких концентрациях только в легких и лимфатических узлах, либо они отсутствовали. Сероконверсию наблюдали до окончания эксперимента (35 дней). Результаты показали, что вспышки АЧС в РФ могут быть вызваны как высоко-, так и низковирулентными вирусами [50].

Большое значение в оценке роли серопозитивных кабанов имеет количественное определение носителей в природе. Методами моделирования на основе данных экспериментальных исследований по проверке иммунитета у диких кабанов было рассчитано, что среди животных, инфицированных ослабленным штаммом вируса АЧС, 9 % оставались в состоянии носительства на более поздней стадии эпизоотии (через 200 дней), а инфекционность может сохраняться в течение нескольких лет (> 2 лет), даже при небольшом проценте носителей (1 %), присутствующих в популяции [48]. Интересное исследование персистенции вируса АЧС у серопозитивных кабанов в Латвии и Литве было проведено Е. Ольшевский и соавт. (E. Oļševskis et al., 2023). Из 244 обследованных ранее животных, имеющих положительный результат теста на антитела и отрицательный на геном вируса АЧС в крови, только у двух молодых кабанов был обнаружен геном вируса в образцах костного мозга (1,1 %). В этой работе был сделан вывод, что серопозитивные животные, которые теоретически могут быть переносчиками вируса, практически не встречаются в полевых условиях. Их распространенность слишком низка, чтобы объяснить сохранение эпизоотии в тех масштабах, которые происходят в Латвии и Литве, и, следовательно, они не играют существенной эпизоотической роли с точки зрения контроля над заболеванием [17]. Данный вывод согласуется с результатами моделирования механизма передачи от выживших после АЧС кабанов, находившихся в фазе

выздоровления, которые ясно указывали на их незначительную роль в сохранении вируса [23].

3. *Изучение передачи вируса АЧС от выживших (эксперименты с кабаном)*. В естественных условиях АЧС обычно распространяется при прямом контакте между зараженными и здоровыми животными или при контакте с инфицированными выделениями через обнюхивание или проглатывание. Экспериментальная ороназальная инокуляция имитирует естественную инфекцию, поскольку приводит к проникновению вируса АЧС через миндалины, слизистую оболочку полости рта и верхних дыхательных путей. Частое выявление антител к вирусу АЧС у кабанов, отстрелянных на северо-востоке Эстонии, привело к ряду исследований по передаче циркулирующего возбудителя АЧС от выживших животных с достаточно противоречивыми результатами (см. табл.). В опыте И. Нурмода и соавт. (I. Nurmoja et al., 2017) при совместном содержании в течение 46 дней выжившего серопозитивного кабана с контактными животными передачи инфекции не произошло. При этом было предположено, что состояние носительства не является неизбежным исходом для всех выживших животных [29]. В другом опыте сообщалось об успешной экспериментальной ороназальной передаче инфекции при исследовании эстонского изолята пониженной вирулентности на различных группах свиней, в том числе на кабанов (2 поросят и 3 взрослых). У последних в течение 10 дней после заражения суспензией, приготовленной из крови выжившего кабана в острой фазе болезни, наблюдали неспецифические клинические симптомы. При последующем вскрытии у павших кабанов были обнаружены типичные признаки острой инфекции АЧС, в образцах крови и тканей взрослых особей были высокие положительные результаты на вирусный геном, образцы тканей поросят показали более низкую геномную нагрузку [12].

В исследовании А. Косовская и соавт. (A. Kosowska et al., 2023) оценивали потенциальную передачу ослабленного изолята вируса АЧС между инфицированным диким кабаном и домашними свиньями при непосредственном контакте (через обнюхивание). Только у одной из пяти домашних свиней был короткий период виремии и сероконверсия, через 14 dpi передачи вируса наивным свиньям не произошло, что в целом свидетельствовало об отсутствии носителей со способностью к передаче инфекции [1].

Таблица – Изложение информации об экспериментальной передаче вируса АЧС от выжившего кабана /
Table – Presentation of information on experimental transmission of ASF virus from a surviving wild boar

Исследование / Study	Передача / Transmission	Суть и результат эксперимента (кратко) / Essence and result of the experiment (briefly)
Нурмоджа И. и соавт. / Nurmoja I. et al. (2017)	Нет / No	Высоковирулентный эстонский изолят II генотипа / один выживший и полностью выздоровевший кабан с высоким уровнем антител в течение 96 дней / 3 контактных кабана 46 дней содержались совместно с выжившим / у контактных не было клинических признаков, образцы тканей на вирус и геном вируса отрицательные / Highly virulent Estonian isolate ASF virus genotype II / one wild boar survived and fully recovered with high antibody levels for 96 days / 3 contact wild boars were kept together with the survivor for 46 days / contact boars had no clinical signs, tissue samples were negative for ASF virus and virus genome.
Зани Л. и соавт. / Zani L. et al. (2018)	Да / Yes	Эстонский изолят пониженной вирулентности, выделен в острую фазу от выжившего и полностью выздоровевшего кабана / инокулированы ороназально 12 миниpigов, 5 домашних свиней и 5 кабанов / неспецифическая клиника / выздоровление всех домашних свиней, но гибель всех кабанов в течение 17 дней / патоморфологические признаки острой инфекции / обнаружен вирусный геном / тесты на антитела отрицательные / Estonian isolate of reduced virulence, isolated during the acute phase from a surviving and fully recovered wild boar / inoculated oronasally 12 minipigs, 5 domestic pigs and 5 wild boars / nonspecific clinic / recovery of all domestic pigs but death of all wild boars within 17 days / pathomorphological signs of acute form infection / viral genome detected / antibody tests negative.

Заключение. По результатам анализа представленных в настоящем обзоре научных данных современных исследований по изучению у дикого евразийского кабана хронического течения АЧС, вирусоносительства и распространения инфекции от выживших серопозитивных животных сделаны следующие обобщения:

- различают два типа выживших:

1) животные, у которых развивается персистирующая инфекция с периодической вiremией, вызванной умеренно- и низковирулентными вирусами; 2) животные, которые полностью выздоравливают и избавляются от инфекции независимо от вирулентности вируса;

- у выживших реконвалесцентов отмечена длительная персистенция и полная элиминация вируса: за последние десять лет экспериментально определены сроки выделения вируса в целом от 35 до 99 дней;

- экспериментальное заражение низкими дозами высоковирулентных изолятов вируса АЧС не приводило к хроническому течению или состоянию вирусоносительства среди диких кабанов;

- успешная экспериментальная передача вируса доказывает, что серопозитивные животные с хронической и персистентной инфекцией

(выжившие первого типа) могут играть роль в распространении вируса, и поскольку в настоящее время есть свидетельства обнаружения кабанов с признаками хронической инфекции, следует учитывать эту категорию выживших при расследовании вспышек АЧС;

- реконвалесценты (серопозитивные выжившие второго типа) в связи с их низкой распространенностью в дикой природе, по мнению ряда исследовательских групп, не играют значительной эпизоотической роли в персистенции вируса АЧС. Однако потенциал экспериментальной передачи вируса от выздоровевших кабанов изучен в ограниченном масштабе.

Таким образом, чтобы окончательно установить вклад серопозитивных выживших кабанов в поддержании циркуляции вируса в природе требуется дальнейшее широкое изучение механизмов передачи вируса АЧС, иммунного ответа, вирусоносительства. Также считаем, что о подострых, хронических и бессимптомных формах течения АЧС, наблюдаемых в странах Евразии в настоящее время, полезно знать всем заинтересованным сторонам (ветеринарным специалистам, охотникам, фермерам и др.), поскольку это может улучшить понимание текущей ситуации по АЧС.

References

1. Kosowska A., Barasona J. A., Barroso-Arévalo S., Blondeau Leon L., Cadenas-Fernández E., Sánchez-Vizcaíno J. M. Low transmission risk of African swine fever virus between wild boar infected by an attenuated isolate and susceptible domestic pigs. *Frontiers in Veterinary Science*. 2023;10:1177246. DOI: <https://doi.org/10.3389/fvets.2023.1177246>
2. Blome S., Franzke K., Beer M. African swine fever - A review of current knowledge. *Virus Research*. 2020;287:198099. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2020.198099>
3. Ayanwale A., Trapp S., Guabiraba R., Caballero I., Roesch F. New Insights in the Interplay Between African Swine Fever Virus and Innate Immunity and Its Impact on Viral Pathogenicity. *Frontiers in Microbiology*. 2022;13:958307. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.958307>
4. Penrith M. L., Thomson G. R., Bastos A. D. S., Phiri O. C., Lubisi B. A., Du Plessis E. C., et al. An investigation into natural resistance to African swine fever in domestic pigs from an endemic area in southern Africa. *Revue Scientifique et Technique*. 2004;23(3):965–977. DOI: <https://doi.org/10.20506/rst.23.3.1533>
5. Feng W., Zhou L., Zhao P., Du H., Diao C., Zhang Y., et al. Comparative Genomic Analysis of Warthog and *Sus Scrofa* Identifies Adaptive Genes Associated with African Swine Fever. *Biology*. 2023;12(7):1001. DOI: <https://doi.org/10.3390/biology12071001>
6. Danzetta M. L., Marenzoni M. L., Iannetti S., Tizzani P., Calistri P., Feliziani F. African Swine Fever: Lessons to Learn From Past Eradication Experiences. A Systematic Review. *Frontiers in Veterinary Science*. 2020;7:296. DOI: <https://doi.org/10.3389/fvets.2020.00296>
7. Ståhl K., Sternberg-Lewerin S., Blome S., Viltrop A., Penrith Mary-L., Chenais E. Lack of evidence for long term carriers of African swine fever virus – a systematic review. *Virus Research*. 2019;272:197725. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2019.197725>
8. Sanchez-Cordon P. J., Nunez A., Neimanis A., Wikstrom-Lassa E., Montoya M., Crooke H., Gavier-Widen D. African Swine Fever: Disease Dynamics in Wild Boar Experimentally Infected with ASFV Isolates Belonging to Genotype I and II. *Viruses*. 2019;11(9):852. DOI: <https://doi.org/10.3390/v11090852>
9. Schulz K., Conraths F. J., Blome S., Staubach C., Sauter-Louis C. African Swine Fever: Fast and Furious or Slow and Steady? *Viruses*. 2019;11(9):866. DOI: <https://doi.org/10.3390/v11090866>
10. Blome S., Gabriel C., Dietze K., Breithaupt A., Beer M. High virulence of African swine fever virus caucasus isolate in European wild boars of all ages. *Emerging Infectious Diseases*. 2012;18(4):708. DOI: <https://doi.org/10.3201/eid1804.111813>
11. Gallardo C., Nurmoja I., Soler A., Delicado V., Simón A., Martín E., et al. Evolution in Europe of African swine fever genotype II viruses from highly to moderately virulent. *Veterinary Microbiology*. 2018;219:70–79. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.vetmic.2018.04.001>
12. Zani L., Forth J. H., Forth L., Nurmoja I., Leidenberger S., Henke J., et al. Deletion at the 5'-end of Estonian ASFV strains associated with an attenuated phenotype. *Scientific Reports*. 2018;8:6510. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24740-1>
13. Gallardo C., Soler A., Rodze I., Nieto R., Cano-Gómez C., Fernandez-Pinero J., Arias M. Attenuated and non-haemadsorbing (non-HAD) genotype II African swine fever virus (ASFV) isolated in Europe, Latvia 2017. *Transboundary and Emerging Diseases*. 2019;66:1399–1404. DOI: <https://doi.org/10.1111/tbed.13132>
14. Sun E., Zhang Z., Wang Z., He X., Zhang X., Wang L., et al. Emergence and prevalence of naturally occurring lower virulent African swine fever viruses in domestic pigs in China in 2020. *Science China. Life Sciences*. 2021;64(5):752–765. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11427-021-1904-4>
15. Gao H., Di D., Wu Q., Li J., Liu X., Xu Z., et al. Pathogenicity and horizontal transmission evaluation of a novel isolated African swine fever virus strain with a three-large-fragment-gene deletion. *Veterinary Microbiology*. 2024;290:110002. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.vetmic.2024.110002>
16. Petrov A., Forth J. H., Zani L., Beer M., Blome S. No evidence for long-term carrier status of pigs after African swine fever virus infection. *Transboundary and Emerging Diseases*. 2018;65(5):1318–1328. DOI: <https://doi.org/10.1111/tbed.12881>
17. Oļševskis E., Masiulis M., Seržants M., Lambergā K., Šteingolde Ž., Krivko L., et al. Do Seropositive Wild Boars Pose a Risk for the Spread of African Swine Fever? Analysis of Field Data from Latvia and Lithuania. *Pathogens*. 2023;12(5):723. DOI: <https://doi.org/10.3390/pathogens12050723>
18. Макаров В. В. Африканская чума свиней через сто лет. *Ветеринария сегодня*. 2022;11(2):99–103. DOI: <https://doi.org/10.29326/2304-196X-2022-11-2-99-103> EDN: ZVWWDN
Makarov V. V. African swine fever: one hundred years later. *Veterinariya segodnya = Veterinary Science Today*. 2022;11(2):99–103. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.29326/2304-196X-2022-11-2-99-103>
19. EFSA (European Food Safety Authority), Ståhl K., Boklund A., Podgórski T., Vergne T., Abrahantes J. C., et al. Epidemiological analysis of African swine fever in the European Union during 2022. *EFSA Journal* 2023;21(5):e08016. DOI: <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2023.8016>
20. Frant M. P., Gal-Cisoń A., Bocian Ł., Ziętek-Barszcz A., Niemczuk K., Szczotka-Bochniarz A. African Swine Fever (ASF) Trend Analysis in Wild Boar in Poland (2014-2020). *Animals (Basel)*. 2022;12(9):1170. DOI: <https://doi.org/10.3390/ani12091170>

21. Le V. P., Nguyen V. T., Le T. B., Mai N. T. A., Nguyen V. D., Than T. T., et al. Detection of Recombinant African Swine Fever Virus Strains of p72 Genotypes I and II in Domestic Pigs, Vietnam, 2023. *Emerging Infectious Diseases*. 2024;30(5):991–994. DOI: <https://doi.org/10.3201/eid3005.231775>
22. EFSA (European Food Safety Authority), Ståhl K., Boklund A., Podgórski T., Vergne T., Abrahantes J. C., et al. Scientific report on epidemiological analysis of African swine fever in the European Union during 2023. *EFSA Journal*. 2024;16(5):e8809. DOI: <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2024.8809>
23. Gervasi V., Guberti V. African swine fever endemic persistence in wild boar populations: Key mechanisms explored through modelling. *Transboundary and Emerging Diseases*. 2021;68:2812–2825. DOI: <https://doi.org/10.1111/tbed.14194>
24. Беспалова Т. Ю., Глазунова А. А. Выявление серопозитивных кабанов в Евразии как признак возможного формирования эндемичных по африканской чуме свиней территорий. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2023;24(4):527–537. DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2023.24.4.527-537> EDN: VLPLWI
- Bespalova T. Yu., Glazunova A. A. Identification of seropositive wild boars in Eurasia as a sign of possible formation of African swine fever-endemic areas (review). *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka = Agricultural Science Euro-North-East*. 2023;24(4):527–537. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2023.24.4.527-537>
25. Eblé P. L., Hagenaaers T. J., Weesendorp E., Quak S., Moonen-Leusen H. W., Loeffen W. L. A. Transmission of African Swine Fever Virus via carrier (survivor) pigs does occur. *Veterinary Microbiology*. 2019;237:108345. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.vetmic.2019.06.018>
26. Schulz K., Schulz J., Staubach C., Blome S., Nurmoja I., Conraths F. J., Sauter-Louis C., Viltrop A. African Swine Fever Re-Emerging in Estonia: The Role of Seropositive Wild Boar from an Epidemiological Perspective. *Viruses*. 2021;13(11):2121. DOI: <https://doi.org/10.3390/v13112121>
27. Patrick B. N., Machuka E. M., Githae D., Banswe G., Amimo J. O., Ongus J. R., et al. Evidence for the presence of African swine fever virus in apparently healthy pigs in South-Kivu Province of the Democratic Republic of Congo. *Veterinary Microbiology*. 2020;240:108521. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.vetmic.2019.108521>
28. Gallardo C., Soler A., Nieto R., Sánchez M. A., Martins C., Pelayo V., et al. Experimental Transmission of African Swine Fever (ASF) Low Virulent Isolate NH/P68 by Surviving Pigs. *Transboundary and Emerging Diseases*. 2015;62(6):612–622. DOI: <https://doi.org/10.1111/tbed.12431>
29. Nurmoja I., Petrov A., Breidenstein C., Zani L., Forth J. H., Beer M., et al. Biological characterization of African swine fever virus genotype II strains from north-eastern Estonia in European wild boar. *Transboundary and Emerging Diseases*. 2017;64(6):2034–2041. DOI: <https://doi.org/10.1111/tbed.12614>
30. Walczak M., Wasiak M., Dudek K., Kycko A., Szacawa E., Olech M., Woźniakowski G., Szczotka-Bochniarz A. Blood Counts, Biochemical Parameters, Inflammatory, and Immune Responses in Pigs Infected Experimentally with the African Swine Fever Virus Isolate Pol18_28298_O111. *Viruses*. 2021;13(3):521. DOI: <https://doi.org/10.3390/v13030521>
31. Lai D. C., Oh T., Nguyen H. T., Do D. T. The study of antigen carrying and lesions observed in pigs that survived post African swine fever virus infection. *Tropical Animal Health and Production*. 2022;54(5):264. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11250-022-03229-0>
32. Sereda A. D., Kazakova A. S., Namsrayn S. G., Vlasov M. E., Kolbasov D. V. The attenuated ASFV strains MK-200 and FK-32/135 as possible models for investigation of protective immunity by ASFV infection. *PLoS ONE*. 2022;17(7):e0270641. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0270641>
33. Pornthummawat A., Truong Q. L., Hoa N. T., Lan N. T., Izzati U. Z., Suwanruengsri M., et al. Pathological lesions and presence of viral antigens in four surviving pigs in African swine fever outbreak farms in Vietnam. *Journal of Veterinary Medical Science*. 2021;83(11):1653–1660. DOI: <https://doi.org/10.1292/jvms.21-0409>
34. Vlasov M., Sindryakova I., Kudryashov D., Morgunov S., Kolbasova O., Lyska V., et al. Administration Routes and Doses of the Attenuated African Swine Fever Virus Strain PSA-1NH Influence Cross-Protection of Pigs against Heterologous Challenge. *Animals*. 2024;14(9):1277. DOI: <https://doi.org/10.3390/ani14091277>
35. Шотин А. Р., Мазлум А., Иголкин А. С., Шевченко И. В., Елсукова А. А., Аронова Е. В., Власова Н. Н. Альтернативные подходы к диагностике африканской чумы свиней на территории Российской Федерации в 2017–2021 гг. *Вопросы вирусологии*. 2022;67(4):290–303. DOI: <https://doi.org/10.36233/0507-4088-112> EDN: HDMXYW
- Shotin A. R., Mazloun A., Igolkin A. S., Shevchenko I. V., Elskukova A. A., Aronova E. V., Vlasova N. N. Alternative approaches to the diagnosis of African swine fever in the Russian Federation in 2017–2021. *Voprosy Virusologii = Problems of Virology*. 2022;67(4):290–303 (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.36233/0507-4088-112>
36. de Carvalho Ferreira H. C., Weesendorp E., Elbers A. R., Bouma A., Quak S., Stegeman J. A., Loeffen W. L. African swine fever virus excretion patterns in persistently infected animals: a quantitative approach. *Veterinary Microbiology*. 2012;160(3-4):327–340. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.vetmic.2012.06.025>
37. Oh T., Nguyen T. M., Ngo T. T. N., Thinh D., Nguyen T. T. P., Do L. D., Do D. T. Long-term follow-up of convalescent pigs and their offspring after an outbreak of acute African swine fever in Vietnam. *Transboundary and Emerging Diseases*. 2021;68(6):3194–3199. DOI: <https://doi.org/10.1111/tbed.14276>
38. Pietschmann J., Guinat C., Beer M., Pronin V., Tauscher K., Petrov A., Keil G., Blome S. Course and transmission characteristics of oral low-dose infection of domestic pigs and European wild boar with a Caucasian African swine fever virus isolate. *Archives of Virology*. 2015;160(7):1657–1667. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00705-015-2430-2>
39. Pepin K. M., Borowik T., Frant M., Plis K., Podgorski T. Risk of African swine fever virus transmission among wild boar and domestic pigs in Poland. *Frontiers in Veterinary Science*. 2023;10:1295127. DOI: <https://doi.org/10.3389/fvets.2023.1295127>

40. Mur L., Igolkin A., Varentsova A., Pershin A., Remyga S., Shevchenko I., Zhukov I., Sánchez-Vizcaíno J. M. Detection of African Swine Fever Antibodies in Experimental and Field Samples from the Russian Federation: Implications for Control. *Transboundary and Emerging Diseases*. 2016;63(5):e436–e440. DOI: <https://doi.org/10.1111/tbed.12304>
41. Dixon L. K., Ståhl K., Jori F., Vial L., Pfeiffer D. U. African Swine Fever Epidemiology and Control. *Annual Review of Animal Biosciences*. 2020;8:221–246. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-animal-021419-083741>
42. Guinat C., Reis A. L., Netherton C. L., Goatley L., Pfeiffer D. U., Dixon L. Dynamics of African swine fever virus shedding and excretion in domestic pigs infected by intramuscular inoculation and contact transmission. *Veterinary Research*. 2014;45(1):93. DOI: <https://doi.org/10.1186/s13567-014-0093-8>
43. Pikalo J., Zani L., Hühr J., Beer M., Blome S. Pathogenesis of African swine fever in domestic pigs and European wild boar - Lessons learned from recent animal trials. *Virus Research*. 2019;271:197614. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2019.04.001>
44. Крутько С. А., Намсрайн С. Г., Середина А. Д. Иммунобиологические и молекулярно-генетические свойства негемадсорбирующих штаммов вируса африканской чумы свиней (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2022;57(2):207–221. DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiol.2022.2.207rus> EDN: SGCNLV
- Krut'ko S. A., Namsrayn S. G., Sereda A. D. Immunobiological and molecular genetic properties of non-hemadsorbing african swine fever virus strains (review). *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya = Agricultural Biology*. 2022;57(2):207–221. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiol.2022.2.207rus>
45. Sun E., Huang L., Zhang X., Zhang J., Shen D., Zhang Z., et al. Genotype I African swine fever viruses emerged in domestic pigs in China and caused chronic infection. *Emerging microbes & infections*. 2021;10(1):2183–2193. DOI: <https://doi.org/10.1080/22221751.2021.1999779>
46. Barasona J. A., Gallardo C., Cadenas-Fernández E., Jurado C., Rivera B., Rodríguez-Bertos A., Arias M., Sánchez-Vizcaíno J. M. First oral vaccination of Eurasian wild boar against African swine fever virus genotype II. *Frontiers in Veterinary Science*. 2019;6:137. DOI: <https://doi.org/10.3389/fvets.2019.00137>
47. Kosowska A., Cadenas-Fernández E., Barroso S., Sánchez-Vizcaíno J. M., Barasona J. A. Distinct African swine fever virus shedding in wild boar infected with virulent and attenuated isolates. *Vaccines*. 2020;8:767. DOI: <https://doi.org/10.3390/vaccines8040767>
48. Martínez Avilés M., Bosch J., Ivorra B., Ramos Á. M., Ito S., Barasona J. A., Sánchez-Vizcaíno J. M. Epidemiological impacts of attenuated African swine fever virus circulating in wild boar populations. *Research in Veterinary Science*. 2023;162:104964. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rvsc.2023.104964>
49. Sehl-Ewert J., Deutschmann P., Breithaupt A., Blome S. Pathology of African Swine Fever in wild boar carcasses naturally infected with German virus variants. *Pathogens*. 2022;11(11):1386. DOI: <https://doi.org/10.3390/pathogens11111386>
50. Власов М. Е., Кудряшов Д. А., Синдрякова И. П., Севских Т. А., Пивова Е. Ю., Лыска В. М., Середина А. Д., Балышев Л. М. Сравнительная оценка патогенности вируса африканской чумы свиней, циркулирующего на территории Российской Федерации с 2007 года. *Ветеринария*. 2024;(4):28–35. DOI: <https://doi.org/10.30896/0042-4846.2024.27.4.28-35> EDN: AQRZKO
- Vlasov M. E., Kudryashov D. A., Sindryakova I. P., Sevskikh T. A., Pivova E. Yu., Lyska V. M., Sereda A. D., Balyshev L. M. Comparative assessment of the pathogenicity of the african swine fever virus circulating in the Russian Federation since 2007. *Veterinariya = Veterinary*. 2024;(4):28–35. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30896/0042-4846.2024.27.4.28-35>

Сведения об авторах

✉ **Беспалова Татьяна Юрьевна**, заместитель руководителя группы, Самарский научно-исследовательский ветеринарный институт – филиал ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр вирусологии и микробиологии», ул. Магнитогорская, д. 8, г. Самара, Российская Федерация, 443013, e-mail: samara@ficvim.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0264-0218>, e-mail: 27bt@mail.ru

Глазунова Анастасия Александровна, заместитель руководителя группы, Самарский научно-исследовательский ветеринарный институт – филиал ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр вирусологии и микробиологии», ул. Магнитогорская, д. 8, г. Самара, Российская Федерация, 443013, e-mail: samara@ficvim.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5615-1903>

Information about the author

✉ **Tatiana Yu. Bepalova**, deputy head of the group, Samara Research Veterinary Institute – Branch of Federal Research Center for Virology and Microbiology, Magnitogorskaya str., 8, Samara, Russian Federation, 443013, e-mail: samara@ficvim.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0264-0218>, e-mail: 27bt@mail.ru

Anastasia A. Glazunova, deputy head of the group, Samara Research Veterinary Institute – Branch of Federal Research Center for Virology and Microbiology, Magnitogorskaya str., 8, Samara, Russian Federation, 443013, e-mail: samara@ficvim.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5615-1903>

✉ – Для контактов / Corresponding author