

ПАТОГЕННЫЕ ВИРУСЫ СВИНЕЙ

Борис Григорьевич Орлянкин, д.в.н., профессор, заведующий лабораторией
АНО Научно-исследовательский институт диагностики
и профилактики болезней человека и животных (г. Москва)

Тарас Иванович Алипер, д.б.н., профессор, генеральный директор, aliper@narvac.com
"НПО НАРВАК" (г. Москва)

Представлены современные сведения о наиболее важных патогенных вирусах свиней. Рассмотрены вопросы их распространения, роль в инфекционной патологии и стратегия вакцинопрофилактики болезней, вызываемых ими. **Ключевые слова:** патогенные вирусы свиней, таксономическое положение, распространение, стратегия вакцинопрофилактики.

Porcine pathogenic viruses

B.G. Orlyankin, PhD in Veterinary Science, Professor, Head of laboratory
Research Institute for Diagnosis and Prevention of Human and Animal Diseases (Moscow)

T.I. Aliper, PhD in Biology, Professor, Director General, aliper@narvac.com
NARVAK

The present work summarizes data on the most significant pathogenic viruses in swine. Geographical distribution of these viruses is analyzed alongside their role in infectious processes in swine. The most common vaccination strategies for the prevention of the corresponding diseases are discussed. **Key words:** porcine pathogenic viruses, taxonomy, geographical distribution, vaccination strategy.

DOI:10.30896/0042-4846.2020.23.1.03-08

Вирусы играют важную роль в инфекционной патологии свиней, вызывая болезни, причиняющие значительный экономический ущерб свиноводческим хозяйствам. Основные патогенные вирусы свиней входят в состав 4 порядков, 16 семейств и 30 родов (см. таблицу) [25, 26].

Вирус африканской чумы свиней (АЧС) до середины прошлого века циркулировал среди диких свиней на африканском континенте и не вызывал у них каких-либо клинических признаков болезни. От инфицированных особей заражались аргасовые клещи рода *Ornithodoros*, в которых возбудитель размножался и передавался здоровым животным при кровососании. При завозе домашних свиней из европейских стран в Африку в начале XX века они заболевали и погибали почти в 100 % случаев.

В 1957 г. вирус АЧС был занесен в Португалию и в период до 2000 г. АЧС распространилась в 12 странах Европы и Латинской Америки. Во всех государствах, кроме Италии, болезнь ликвидировали, проведя жесткие ветеринарно-санитарные мероприятия, основанные на уничтожении всех свиней в очагах инфекции и первой угрожаемой зоне. В Европе до 2007 г. неблагополучной по АЧС оставалась только Италия (остров Сардиния), где болезнь

установлена с 1978 г. В июне 2007 г. АЧС зарегистрировали в Грузии, затем в Армении и Азербайджане. На территории России АЧС впервые выявили в ноябре 2007 г. у кабанов в Шатойском районе Чеченской Республики. Заболевание быстро распространилось и с 2007 г. по 2018 г. АЧС домашних и диких свиней уже регистрировали на территории 51 субъекта Российской Федерации. Установлено 1286 вспышек болезни, из них среди домашних свиней 833 (60,1 %), а в популяции кабанов – 553 (39,9 %).

На промышленные свиноводческие хозяйства приходится около 7 % вспышек, на личные подсобные хозяйства и мелко-товарные фермы – более 50 % [2, 3]. Прямые и косвенные потери от АЧС составили 75 млрд рублей.

По антигенной структуре и нуклеотидной последовательности геномной ДНК штаммы вируса АЧС сильно различаются. На основании анализа первичной структуры гена главного капсидного белка изоляты возбудителя АЧС разделили на 24 генотипа.

К вирусу АЧС чувствительны домашние свиньи всех пород и возрастов, а также кабаны. Животные других видов и человек к нему не восприимчивы. Патогенность возбудителя очень варьирует, по способности вызывать заболевание его изоляты

Таксономия основных патогенных вирусов свиней

Порядок	Семейство	Подсемейство	Род	Вид
	Asfarviridae		Asfivirus	Вирус африканской чумы свиней
	Flaviviridae		Pestivirus	Вирус классической чумы свиней Вирусы диареи крупного рогатого скота 1, 2 Вирус пограничной болезни Вирус Бангвана Атипичный пестивирус свиней
	Circoviridae		Circovirus	Цирковирусы свиней 1, 2, 3
	Parvoviridae	Parvovirinae	Protoparvovirus	Парвовирус свиней 1
			Tetraparvovirus	Парвовирусы свиней 2, 3
			Copiparvovirus	Парвовирусы свиней 4, 5, 6
Herpesvirales	Herpesviridae	Alphaherpesvirinae	Varicellovirus	Вирус псевдобешенства или вирус болезни Ауески
Nidovirales	Arteriviridae		Porartevirus	Вирусы репродуктивного и респираторного синдрома свиней 1, 2
	Coronaviridae	Coronavirinae	Alphacoronavirus	Вирус трансмиссивного гастроэнтерита свиней Респираторный коронавирус свиней Вирус эпизоотической диареи свиней
			Betacoronavirus	Гемагглютинирующий вирус энцефаломиелимита свиней
			Deltacoronavirus	Дельтакоронавирус свиней
Mononegavirales	Filoviridae		Ebolavirus	Вирус Эбола Рестон Вирус Эбола Заир
	Paramyxoviridae		Henipavirus	Вирус Нипах
			Rubulavirus	Вирус Мененгле
			Respirovirus	Вирус парагриппа свиней 1
	Rhabdoviridae		Vesiculovirus	Вирус везикулярного стоматита Индиана и Нью-Джерси
Picornavirales	Picornaviridae		Lyssavirus	Вирус бешенства
			Aphthovirus	Вирус ящура (7 серотипов)
			Cardiovirus	Вирус энцефаломиокардита
			Enterovirus	Вирусы везикулярной болезни свиней 1, 2
			Senecavirus	Вирус долины Сенека
			Teshovirus	Тешовирус свиней (13 серотипов)
	Poxviridae	Chordopoxvirinae	Suipoxvirus	Вирус оспы свиней
	Reoviridae	Sedoreovirinae	Rotavirus	Ротавирусы А, В, С, Е, Н
	Orthomyxoviridae		Influenzavirus A	Вирус гриппа А
			Influenzavirus B	Вирус гриппа В
			Influenzavirus C	Вирус гриппа С
			Influenzavirus D	Вирус гриппа D
	Caliciviridae		Vesivirus	Вирус везикулярной экзантемы свиней
	Adenoviridae		Mastadenovirus	Аденовирусы свиней 1, 2, 3, 4, 5

разделяют на высоковирулентные, умеренно вирулентные и слабовирулентные. Высоковирулентные вызывают сверхострую и острую форму болезни; умеренно- и слабовирулентные – индуцируют подострую, хроническую и инаппарантную форму болезни. В зависимости от их вирулентности летальность свиней может составлять 90 – 100 %, 20 – 40 и 10 – 30 % соответственно [23].

Средства специфической профилактики не разработаны. Экспериментальные инаktivированные вакцины не эффективны, а живые обеспечивают развитие иммунитета к гомологичному вирусу, но не пре-

дотвращают приживления вирулентного вируса и развития пожизненной персистентной инфекции.

В 2018 г. вспышки АЧС зарегистрировали в 11 странах: Бельгии, Болгарии, Венгрии, Китае, Латвии, Молдове, Польше, России, Румынии, Украине и Чехии.

Вирус классической чумы свиней (КЧС) циркулирует среди свиней в некоторых странах Восточной Европы, Центральной и Южной Америки, Юго-Восточной Азии. К нему чувствительны только домашние и дикие свиньи. Между возбудителем КЧС и другими пестивирусами (вирусами диареи крупного рогатого скота и погра-

ничной болезни) имеется антигенное и генетическое родство. На белках их оболочки находятся перекрестно-реагирующие антигенные детерминанты (эпитопы). Идентичность нуклеотидной последовательности геномной РНК вируса КЧС и вируса диареи крупного рогатого скота составляет 75 %. Гликопротеин Е2 оболочки вирионов – основной иммуноген, он индуцирует протективный иммунитет.

Изоляты вируса КЧС на основании первичной структуры определенных участков геномной РНК подразделяют на 3 генетические группы (генотипы), каждая из которых содержит 3 или 4 субгенотипа (1.1, 1.2, 1.3; 2.1, 2.2, 2.3; 3.1, 3.2, 3.3, 3.4). Изоляты первого генотипа циркулируют среди свиней в Южной Америке и России; второго – в Европе и некоторых государствах Азии; третьего – в странах Азии [21].

Вирус КЧС часто и длительно (до 63 дней) выделяется со спермой, искусственное осеменение ею приводит к вспышкам болезни. В тестикулах хряков он персистирует до 120 дней после заражения.

Специфическая профилактика КЧС основана на применении безопасных и высокоиммуногенных живых вакцин. Наиболее эффективна из них вакцина КС, отличающаяся от аналогов высоким содержанием возбудителя в одной прививной дозе (не менее 10^5 ИмД₅₀). После введения живых вакцин невозможно дифференцировать иммунизированных и инфицированных животных. Эту проблему решают с помощью маркированных вакцин – субъединичных, химерных и векторных. Химерные по эффективности сопоставимы с традиционными живыми. Субъединичные вакцины на основе гликопротеина Е2 обеспечивают защиту животных от контрольного заражения вирулентным вирусом КЧС. Следует отметить, что все вакцины против КЧС защищают от любого генотипа вируса [12, 13, 18].

Цирковирусы свиней. От животных этого вида изолированы три цирковируса: ЦВС-1, ЦВС-2 и ЦВС-3. ЦВС-1 не вызывает у них болезней, роль ЦВС-3 не выяснена, ЦВС-2 – основной патоген для свиней. Он распространен во всех странах с развитым свиноводством. Все выделенные в мире штаммы ЦВС-2 имеют близкое анти-

генное и генетическое родство. Идентичность нуклеотидной последовательности составляет более 93 %. Определена полная первичная структура генома многих изолятов ЦВС-2, на основании которой их подразделяют на 5 генотипов: ЦВС-2а, ЦВС-2b, ЦВС-2с, ЦВС-2d и ЦВС-2е. Наибольшей распространенностью и патогенностью обладает ЦВС-2d [24].

ЦВС-2 выделяют при синдроме послеродового мультисистемного истощения (СПМИ), синдроме дерматита и нефропатии (СДНС), репродуктивных нарушениях и респираторных патологиях свиней. Все эти болезни в Европе называют цирковирусными болезнями свиней (ЦВБС), а в Северной Америке – цирковирус-ассоциированными болезнями свиней (ЦВАБС) [8]. ЦВС-2 активно размножается в клетках иммунной системы, вызывая их гибель и развитие иммунодефицитного состояния. У таких поросят создаются условия для возникновения вторичных инфекций, вызываемых условно-патогенными микробами.

Для специфической профилактики ЦВБС используют инактивированные и рекомбинантные субъединичные вакцины из ЦВС-2а или капсидного белка этого вируса, продуцированного в бакуловирусной системе [11, 20]. В связи с широким распространением ЦВС-2d среди свиней и случаями возникновения ЦВБС у вакцинированных животных возникла необходимость в создании рекомбинантной субъединичной вакцины из ЦВС-2d. Такая вакцина разработана в НИИ ДПБ и испытывается в экспериментальных условиях.

Коронавирусы свиней. Наиболее важными из них являются вирусы трансмиссивного гастроэнтерита (ТГС), эпизоотической диареи (ЭДС) и дельтакоронавирус свиней (ДКС). Все они поражают эпителиальные клетки кишечника и обуславливают диарею.

Вирус ТГС в 1960 – 1980 гг. вызывал тяжелые вспышки болезни и гибель 90 – 100 % поросят до 2-недельного возраста. В стационарно неблагополучных хозяйствах летальность молодняка не превышала 10 – 20 %. Разработанные вакцины были недостаточно эффективны. В середине 80-х годов XX в. появился естественный мутант вируса ТГС (респираторный коронавирус),

который постепенно вытеснил из свиноводческих хозяйств классический вариант вируса ТГС.

Вирус ЭДС впервые выделили в Бельгии в 1977 году, за 20 лет эпизоотическая диарея распространилась во многих государствах с развитым свиноводством. В Европе вспышки болезни регистрировали реже, чем в Азии, в которой они сопровождались высокой смертностью новорожденных поросят (50 – 100 %). В 2010 г. в Китае возник высокопатогенный вариант вируса ЭДС, 3 года спустя его обнаружили в США. В течение 2 лет (2013 – 2014 гг.) возбудитель ЭДС стал причиной гибели 7 млн поросят [1].

Новые патогенные изоляты его могут возникать в результате рекомбинации аттенуированных вакцинных штаммов с циркулирующими новыми. Обнаружили рекомбинант вирусов ТГС и ЭДС, обладающий высокой вирулентностью. У него ген поверхностного S-белка от вируса ЭДС, а остальные гены от вируса ТГС.

Специфическую профилактику ТГС и ЭДС проводят в основном с помощью живых вакцин. Они не обеспечивают полную защиту свиней от высоковирулентных полевых штаммов вируса ЭДС. В настоящее время, используя обратную генетику, возможно создание безопасных и эффективных вакцин против ЭДС [1, 16].

Дельтакоронавирус свиней впервые обнаружили в 2012 г. в фекалиях поросят с диареей в Китае, а в 2014 г. у этих животных в США и Канаде. В естественных и экспериментальных условиях ДКС обуславливает диарею и рвоту у молодняка в период подсоса.

Ротавирусы свиней вызывают острое контагиозное заболевание у поросят, сопровождающееся рвотой и диареей. Среди свиней циркулируют ротавирусы 5 групп – А, В, С, Е и Н. Возбудители группы А распространены практически во всех свиноводческих хозяйствах и играют главную роль в патологии кишечного тракта молодняка. Ротавирусы других групп обнаруживают относительно редко. Обычно болевают менее 20 % поросят 2 – 6-недельного возраста, летальность составляет около 15 %. У поросят до 2-недельного возраста болезнь наблюдают редко, так как материнские антитела, посту-

пающие с молозивом и молоком, защищают их. У молодняка старше 2 месяцев и взрослых свиней болезнь протекает субклинически. При заражении безмолозивных поросят в 1 – 5-дневном возрасте развивается тяжелая диарея, гибель может достигать 50 – 100 %. Специфическую профилактику ротавирусной болезни свиней осуществляют живыми и инактивированными вакцинами из ротавируса группы А. Живые вакцины обладают большей эффективностью [9].

Парвовирус свиней (PPV1) распространен практически во всех свиноводческих хозяйствах и вызывает патологию репродукции – гибель эмбрионов и плодов. Инфицирование плодов до 70-дневного возраста сопровождается их гибелью, после этого срока они устойчивы к летальному действию возбудителя. Однако высоковирулентные штаммы (Kresse, 27A) парвовируса свиней, в отличие от других его изолятов, вызывают гибель иммунокомпетентных плодов (после 70-дневного возраста). В распространении этого патогена важную роль играют хряки, выделяющие его со спермой [5].

В последнее время идентифицировали новые парвовирусы свиней, включая парвовирусы 2, 3, 4, 5 и 6. Их обнаружили у свиней разного возраста и в тканях абортированных плодов. Роль их в патологии пока не определена, поэтому необходимы дополнительные исследования по изучению их патогенности для плодов свиноматок.

Для специфической профилактики парвовирусной болезни свиней применяют инактивированные вакцины, которые защищают плод от трансплацентарного инфицирования, но не предотвращают размножения в организме вакцинированных свиноматок высоковирулентных штаммов вируса [5, 19].

Вирусы репродуктивного и респираторного синдрома свиней 1 (европейский) и 2 (американский) вызывают патологию репродукции у свиноматок и поражение органов дыхания у поросят в период дорастивания. При опоросе больших маток выявляют 30 – 40 % мертвых, 30 % слабых и 30 % клинически здоровых поросят. Вирусы репродуктивного и респираторного синдрома свиней (PPCS) длительно персистируют в организме этих живот-

ных. Их обнаруживают в крови в течение 35 – 56 дней после заражения, в сперме – в течение 92 дней, в миндалинах – в течение 251 дня.

В настоящее время РРСС широко распространен во многих государствах с развитым свиноводством и причиняет значительный экономический ущерб. Так, в США ежегодные потери от РРСС оцениваются в 668 млн долларов, исключая затраты на вакцину, диагностику и лечение.

В 2006 – 2010 гг. в ряде стран обнаружены высокопатогенные штаммы возбудителей РРСС, которые вызывали массовые аборт у свиноматок и гибель 50 – 100 % поросят в период доразщивания и откорма.

Специфическую профилактику РРСС осуществляют с помощью живых и инактивированных вакцин. Первые из них недостаточно безопасны. Вакцинный штамм вируса в организме свиней нередко мутирует, становясь патогенным для этих животных. Инактивированные вакцины в неблагополучных хозяйствах обладают хорошей эффективностью, но главное их преимущество – полная безопасность [4, 17].

Вирус болезни Ауески (ВБА, герпес-вирус свиней 1) поражает клетки головного и спинного мозга и вызывает гибель поросят до 2 – 3-недельного возраста почти в 100 % случаев, а в 5-месячном – уже менее 5 %. У свиноматок возбудитель обуславливает гибель эмбрионов, плодов и аборт. Клинические признаки у естественно инфицированных кабанов развиваются редко и только у молодых особей.

Штаммы ВБА сильно различаются по вирулентности и тканевому тропизму: высоковирулентные – в основном нейроринвазивны; умеренно и низковирулентные – слабо нейроринвазивны и пневмотропны; аттенуированные – приобрели тропизм к клеткам репродуктивной системы.

ВБА длительно (возможно пожизненно) персистирует в центральной нервной системе, ганглиях тройничных и поясничных нервов и миндалинах. После стрессовых воздействий вирус реактивируется и выделяется во внешнюю среду. В естественных условиях к ВБА чувствительны не только свиньи, а также пушные звери, дикие плотоядные и грызуны [10].

Для специфической профилактики

болезни Ауески используют инактивированные, живые и генно-инженерные (маркированные) вакцины. Инактивированные биопрепараты индуцируют в основном гуморальный иммунный ответ, а живые – гуморальный и клеточный. Не установлено корреляции между уровнем специфических антител и устойчивостью вакцинированных животных к заражению.

Маркированные вакцины изготавливают из вируса с делециями генов gC, gE и gG. Антитела к белкам, кодированными указанными генами, образуются только у инфицированных животных. В России (НИИ ДПБ) разработана живая маркированная вакцина "ВЕРРЕС-БАgE-" против болезни Ауески. Вакцинный штамм вируса не содержит гена, кодирующего gE, и по данному маркеру легко отличить иммунизированных свиней от естественно инфицированных по отсутствию антител к gE при наличии их к gB. Для этих целей используют ИФА-наборы "Ауески gE-СЕРОТЕСТ" и "Ауески gB-СЕРОТЕСТ" [10, 15].

Тешовирус свиней вызывает патологию клеток центральной нервной системы и гибель 70 – 90 % поросят в период доразщивания. У свиноматок он проникает через плаценту и приводит к гибели эмбрионов и плодов.

Различают 13 серотипов тешовируса свиней, из них 10 ранее входили в состав рода *Enterovirus*. Авирулентные штаммы тешовируса (PTV-2 – PTV-11) циркулируют практически во всех свиноводческих хозяйствах, а вирулентные (PTV-1) встречаются относительно редко. Естественными хозяевами тешовируса являются только свиньи. При первичном инфицировании поражаются свиньи всех возрастов, тогда как в стационарно неблагополучных хозяйствах болеют в основном поросята 1 – 3-месячного возраста [6].

Специфическую профилактику болезни Тешена осуществляют с помощью живых и инактивированных вакцин. В нашей стране в "Ветбиохим" производят инактивированную вакцину, многолетний опыт применения показал ее безвредность и эффективность [12].

Вирус гриппа свиней поражает эпителиальные клетки слизистой носа, трахеи, бронхов и альвеол. Чаще болеют поросята

в период дорасщивания, заболеваемость может достигать 100 %, однако летальность обычно составляет около 1 %.

В свиноводческих хозяйствах чаще циркулируют три подтипа вируса гриппа свиней: H1N1, H3N2 и H1N2. Все они обладают сходной патогенностью. Между подтипами H1N1 человека и свиней имеется близкое антигенное родство. Свиньи могут быть инфицированы не только вирусом гриппа свиней, но и вирусами гриппа человека и птиц. Это связано с тем, что на клетках респираторного тракта свиней имеются рецепторы не только к возбудителю гриппа свиней, но и к вирусам гриппа птиц и человека. При размножении в клетках свиней двух вирусов гриппа формируются вирионы, содержащие фрагменты генома обоих патогенов, то есть происходит образование реассортантов, обладающих новыми антигенными и биологическими свойствами. Выделенные от свиней подтипы H1N1, H3N2 и H1N2 оказались тройными реассортантами, содержащими гены вирусов гриппа свиней, птиц и человека. Инфицированные свиньи могут быть источником возбудителя для человека и птиц [14].

В некоторых странах Европы для специфической профилактики гриппа свиней используют инактивированные вакцины, изготовленные из подтипов H1N1, H3N2 и H1N2, которые широко циркулируют в свиноводческих хозяйствах. В США применяют поливалентные вакцины, а также моновалентную вакцину из пандемического штамма H1N1, выделенного в 2009 г. [22].

ЛИТЕРАТУРА

1. Власова А.Н., Сайф Л.Дж. Коронавирусы свиней. Актуальные инфекционные болезни свиней. М.: "Зооветкнига", 2019; 226 – 256.
2. Власова Н.Н., Непоклонов Е.А. Африканская чума свиней. Актуальные инфекционные болезни свиней. М.: "Зооветкнига", 2019; 166 – 193.
3. Груздев К.Н. Африканская чума свиней – каков прогноз? Аграрная наука. 2018; 3:12 – 15.
4. Мишин А.М., Шкрылев А.Н., Алипер Т.И. Безопасный контроль репродуктивно-респираторного синдрома свиней на свинокомплексах. Свиноводство. 2019; 3:29 – 31.
5. Орлянкин Б.Г. Парвовирусная болезнь свиней. Актуальные инфекционные болезни свиней. М.: "Зооветкнига", 2019; 256 – 259.
6. Орлянкин Б.Г., Котельников А.П. Болезнь Тешена. Актуальные инфекционные болезни свиней. М.: "Зооветкнига", 2019; 266 – 269.
7. Орлянкин Б.Г., Непоклонов Е.А., Алипер Т.И.

Вирусы позвоночных. Основы противовирусного иммунитета. М.: "Зооветкнига", 2015; 11 – 49.

8. Орлянкин Б.Г., Мишин А.М., Алипер Т.И. Цирковиральные болезни свиней. Актуальные инфекционные болезни свиней. М.: "Зооветкнига", 2019; 211 – 219.

9. Орлянкин Б.Г., Непоклонов Е.А., Алексеев К.П. Ротавирусная болезнь свиней. Актуальные инфекционные болезни свиней. М.: "Зооветкнига", 2019; 260 – 262.

10. Орлянкин Б.Г., Верховский О.А., Шемельков Е.В., Непоклонова И.В. Болезнь Ауески. Актуальные инфекционные болезни свиней. М.: "Зооветкнига", 2019; 262 – 266.

11. Орлянкин Б.Г., Мишин А.М., Котельников А.П. и др. Эффективность отечественной рекомбинантной вакцины "ВЕРРЕС-ЦИРКО" в свиноводстве. Ветеринария. 2014; 5:9 – 11.

12. Сергеев В.А., Непоклонов Е.А., Алипер Т.И. Вирусы и вирусные вакцины. М.: "Библионика", 2007; 524 с.

13. Сергеев В.А., Орлянкин Б.Г., Алексеев К.П. и др. Вакцины и стратегия вакцинации против классической чумы свиней. Ветеринария. 2018; 4:3 – 11.

14. Щелканов М.Ю., Львов Д.К., Алипер Т.И. и др. Грипп свиней. Свиноводство по вирусологии. Вирусы и вирусные инфекции человека и животных. М.: "МИА", 2013; 857 – 864.

15. Шемельков Е.В., Котельников А.П., Куликова Т.С. и др. Разработка и оценка эффективности живой маркированной вакцины "ВЕРРЕС-BAgE-" против болезни Ауески. Ветеринария. 2018; 6:21 – 28.

16. Энхуанес Л., Паскуаль А., Санчес К. и др. Коронавирусы свиней: передача, патогенез и разработка вакцин. VII Международный ветеринарный конгресс. Россия. Уфа. 19 – 21 апреля 2017. Материалы конгресса. 2017; 167 – 172.

17. Южаков А.Г., Раев С.А., Непоклонов Е.А. и др. Репродуктивный и респираторный синдром свиней. Актуальные инфекционные болезни свиней. М.: "Зооветкнига", 2019; 219 – 225.

18. Bloom S., Mos C., Reimann I. et al. Classical swine fever vaccines – States-of-the-art. Vet. Microbiol. 2017; 206:10 – 20.

19. Foerster N., Streck A.F., Speck S. et al. An inactivated whole-virus porcine parvovirus vaccine protects pigs against disease but does not prevent virus shedding event after homologous virus challenge. J. Gen. Virol. 2016; 97:1408 – 1413.

20. Karuppanan A.K., Opriessnig N. Porcine circovirus type 2 (PCV2) vaccines in the context of current molecular epidemiology. Viruses. 2017; 9:1 – 15.

21. Kirkland P.D., Le Potier M.F., Finlaison D. Pestiviruses. Diseases of Swine. Eds. J.J. Zimmerman et al., 11th ed. 2019; 622 – 640.

22. Reeth K.V., Vincent A.L. Influenza viruses. Diseases of Swine. Eds. J.J. Zimmerman et al., 11th ed. 2019; 576 – 593.

23. Sanchez-Vizcaino J.M., Laddomada A., Arias M.L. African swine fever virus. Diseases of Swine. Eds. J.J. Zimmerman et al., 11th ed. 2019; 443 – 452.

24. Segales J., Allan G.M., Domingo M. Circoviruses. Diseases of Swine. Eds. J.J. Zimmerman et al., 11th ed. 2019; 473 – 487.

25. Virus Taxonomy. Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. 1327.

26. Zhang J., Yoon K.J., Zimmerman J.J. Overview of Viruses. Diseases of Swine. Eds. J.J. Zimmerman et al., 11th ed. 2019; 427 – 437.