

DOI: 10.37925/0039-713X-2023-6-9-13

УДК 619:616.98:578.842.1:576.89:639.111.14

Роль механических переносчиков в распространении АЧС в популяции диких кабанов



О.А. БУРОВА, зам. руководителя группы, e-mail: burovaolga@list.ru, О.И. ЗАХАРОВА, научный сотрудник, e-mail: ozakharova76@yandex.ru, И.В. ЯШИН, кандидат биол. наук, e-mail: nnovgorod@ficvim.ru, А.А. БЛОХИН, кандидат вет. наук, e-mail: and.bloxin2010@yandex.ru, Нижегородский научно-исследовательский ветеринарный институт – филиал ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр вирусологии и микробиологии»

В природе ключевое значение в распространении вируса африканской чумы свиней имеют дикие кабаны. Необходимо понимать степень участия различных переносчиков в передаче инфекции для оценки экологических и эпизоотологических рисков возникновения вспышек АЧС. Насекомые могут быть только механическими, но не биологическими переносчиками вируса между дикими кабанов и свиньями. Такая трансмиссия ограничена в пространстве. Грызуны и дикие птицы являются наиболее вероятными потенциальными механическими переносчиками вируса АЧС. Снижение их роли в распространении АЧС достигается мерами, направленными на недопущение незаконной утилизации трупов погибших от АЧС свиней и кабанов.

Ключевые слова: африканская чума свиней, кабаны, передача вируса, членистоногие, хищники, падальщики.

The role of mechanical vectors in the spread of ASF in the wild boar population

O.A. BUROVA, deputy team leader, e-mail: burovaolga@list.ru, O.I. ZAKHAROVA, researcher, e-mail: ozakharova76@yandex.ru, I.V. YASHIN, candidate of biological sciences, e-mail: nnovgorod@ficvim.ru, A.A. BLOKHIN, candidate of veterinary sciences, e-mail: and.bloxin2010@yandex.ru, Federal Research Center for Virology and Microbiology – Branch in Nizhny Novgorod

In nature, wild boars play a key role in the spread of African Swine Fever virus. It is important to take into account the role of different vectors to assess the environmental and epidemiological risks of ASF outbreaks. Insects can only be mechanical, but non-biological carriers of the virus between wild boars and pigs. This transmission is limited in space. Rodents and wild birds are the most likely potential mechanical carriers of the ASF virus, and measures aimed at preventing the illegal disposal of dead pigs and wild boars help to reduce their role in the spread of ASF.

Key words: African Swine Fever, wild boar, virus transmission, arthropoda, predators, scavengers.

■ Введение

Африканская чума свиней – вирусное заболевание домашних свиней (*Sus scrofa domesticus*) и диких кабанов (*Sus scrofa*), которое в настоящее время представляет серьезную угрозу для здоровья животных и развития отрасли в целом на обширных территориях Евразии, а также Карибского бассейна.

Вирус АЧС может передаваться при прямом контакте с инфицированными животными и их выделениями или при непрямом контакте через зараженные предметы. Наличие и концентрация вируса АЧС в разных

экскрементах инфицированных животных зависит от стадии болезни. Эти инфицированные выделения могут стать аэрозольными из-за чихания, кашля или разбрызгивания фекалий и мочи. После высыхания микрочастицы выделений с вирусом могут присутствовать в пыли, которая также может превращаться в аэрозоль. Таким образом, вирусные частицы могут участвовать в аэрогенной передаче АЧС [27].

Перемещение свиней и продуктов свиноводства, а также мяса кабанов и охотничьих трофеев играет серьезную роль в распространении

вируса АЧС за пределы неблагополучных хозяйств и территорий. Биологическая безопасность на фермах и в частных подсобных хозяйствах является важным фактором в достижении контроля над АЧС. Наибольшую опасность представляют мелкие подсобные хозяйства, где присутствует бесконтрольное разведение и перемещение свиней.

Очень сложно отследить движение животных и продукции животноводства, зачастую происходящее не через продажу на официальных торговых точках, а через стихийную несанкционированную реализацию

товара [24]. Здесь имеет место бесконтрольная утилизация трупов свиней и отходов после убоя, в том числе на открытых свалках, содержание заболевших и выживших животных, отсутствие сеток на окнах и замков на дверях свинарников.

Решающее значение в снижении риска оказывает распространение знаний о способах передачи АЧС и обучение мелких и начинающих фермеров, которое должно включать в себя многоплановые и междисциплинарные подходы для сокращения угрозы от поведения людей, приводящего к передаче вируса [20].

Учитывая большую устойчивость вируса АЧС, есть опасения, что распространять инфекционный материал в окружающей среде в качестве биологических и механических переносчиков могут любые членистоногие. Даже современные фермы с высокими стандартами биобезопасности не могут полностью изолировать территорию от проникновения насекомых из внешней среды [38]. Поэтому нельзя исключать членистоногих как фактор механической передачи вируса АЧС. И здесь остается много вопросов, требующих дальнейшего изучения.

В настоящее время изучением векторов-переносчиков занимаются многие ученые. Так, R. Herm et al. исследовали 15 видов насекомых, отловленных на неблагополучных фермах. Только в двух образцах выявлена ДНК вируса АЧС [19]. При этом сам вирус выделен не был, что диктует необходимость дальнейших исследований.

В природе ключевую роль в распространении АЧС играют дикие кабаны. В неблагополучных регионах от инфекции погибает значительное количество кабанов, их трупы становятся доступными для падальщиков. Быстрое обнаружение и удаление (или уничтожение на месте) зараженных туш является важной мерой борьбы с АЧС у диких кабанов. Однако процент обнаружения туш обычно небольшой (меньше 10%). Время разложения трупов кабанов, находящихся на земле, в основном зависит от возраста (массы тела) животного, окружающих климатических условий (время года, воздействие прямых солнечных лучей и воды) и численности насекомых, птиц и других животных-падальщиков [11].

В эксперименте с трупами кабана в клетках (без доступа птиц и других

животных) показано, что полное разложение наблюдается через 3–44 дня, а скелетизация – через 11–433 дня после гибели [35]. На солнце трупы разлагаются быстрее, чем в тени, а попадание трупа в стоячую воду может замедлить разложение. В полевом исследовании с участием птиц и животных-падальщиков время до полного скелетирования туш кабана занимало от четырех дней летом (молодая самка) до трех месяцев зимой (взрослый самец кабана) [36, 37].

Понимание потенциала каждой популяции диких животных как резервуара инфекции и последствий их взаимодействия при совместном обитании на одной территории необходимо для наиболее быстрого и точного анализа оценки риска распространения АЧС в различных природных условиях. Известно, что дороги и реки как естественные препятствия способствуют снижению скорости распространения АЧС в дикой природе в среднем до 37% [18]. Вероятность передачи АЧС в природе без участия человека уменьшается с увеличением расстояния, что подтверждает низкую скорость странственной передачи.

Учитывая, что выяснение динамики распространения вируса АЧС в окружающей среде имеет решающее значение для борьбы с болезнью, необходимо понимать роль различных переносчиков в передаче инфекции для оценки экологических и эпизоотологических рисков возникновения вспышек АЧС.

Цель работы – собрать и обобщить актуальные научные данные по возможной роли различных групп членистоногих, птиц и млекопитающих, встречающихся в ареалах обитания дикого кабана, в передаче вируса АЧС.

■ Материалы и методы

Поиск информационных источников проводили путем скрининга международных баз научного цитирования – Web of Science, PubMed, Scopus, Google Scholar и РИНЦа. Критериями служили ключевые слова: АЧС (ASF), кабаны (wild boar), передача вируса (virus transmission), членистоногие (arthropoda), хищники (predators), падальщики (scavengers). Изначально было выбрано 78 источников за 2004–2022 годы, наиболее подходящих критериям поиска. После исключения повторяющихся и не-

проверенных данных, выбора публикаций, полностью соответствующих цели работы, отобрали 41 источник.

■ Результаты исследований

Вирус АЧС чрезвычайно стабилен в окружающей среде и может сохраняться при 4°C более года в каплях крови и несколько недель – в продуктах из свинины [1, 33]. По данным Н.С. de Carvalho Ferreira et al., в помещениях, где содержатся зараженные свиньи, вирусная ДНК может быть обнаружена в пробах воздуха уже через четыре дня после заражения. Пробы воздуха могут быть стабильно положительными в течение первых 25–30 дней после заражения и слабopоложительными до 70 дней [14]. В исследовании по выживанию вируса АЧС в разных экскрементах инфицированных свиней K. Davies et al. было доказано, что фекалии и моча остаются инфицированными в течение 9 и 15 дней при 4°C и четыре и три дня при 37°C соответственно [9].

Инфицированный материал (кровь, ткани, фекалии и моча) может распространяться различными переносчиками. В эпизоотическом процессе АЧС важную роль играют механические и биологические переносчики.

Механические трансмиттеры (например, мухи) переносят возбудителя на покровах тела, конечностях, частях ротового аппарата. В организме биологических переносчиков (например, мягкие клещи) протекает часть жизненного цикла возбудителя или его размножение. Передача вируса переносчиком происходит при кровососании через хоботок (инокуляция), загрязнения покровов хозяина экскрементами переносчика, в которых находится возбудитель (контаминация), яйца при половом размножении (трансовариально).

Впервые роль биологических переносчиков в передаче вируса АЧС была подтверждена на примере клещей *Ornithodoros sonrai* в Сенегале [12, 25, 40]. В своих природных африканских энзоотических очагах вирус АЧС естественным образом циркулирует между мягкими клещами рода *Ornithodoros*, особенно в группе *O. moubata*, и дикими кабанями, такими как бородавочники (*Phacochoerus spp.*). В Евразии циркулируют палеарктические виды мягких клещей. Экспериментально доказано, что *O. moubata* способен передавать африканские и евразийские штаммы

вируса АЧС, тогда как *O.erraticus* и *O.verrucosus* не передают евразийские штаммы вируса АЧС [32].

Исходя из данных R. Herm et al. and J. Pietschmann et al., потенциальное влияние мягких клещей *O.erraticus* на персистенцию вируса АЧС в популяциях дикого кабана в Евразии незначительно [10, 34]. Клещи не играют активной роли в географическом распространении вируса. Однако из-за своей долгой жизни клещи комплекса *O.erraticus* могут быть важны для поддержания локальных очагов АЧС у домашних и диких свиней [4]. Доказано, что клещи с ранее зараженных ферм могут содержать инфекционный вирус в течение как минимум пяти лет и трех месяцев после депопуляции. Эти результаты проясняют эпизоотологическую роль клещей *O.erraticus* в сохранении вируса АЧС в полевых условиях и предоставляют дополнительные доказательства, подтверждающие их связь с повторным возникновением спорадических вспышек.

В настоящее время активно ведется изучение роли членистоногих (в частности, клещей) в распространении АЧС. Описаны три основных типа эпизоотологических циклов АЧС:

1) исторически сложившийся лесной цикл, включающий главным образом бородавочников и аргасовых клещей рода *Ornithodoros*, со спорадическим инфицированием домашних свиней. Данный цикл характерен для Африки;

2) цикл у домашних свиней, который включает клещей *Ornithodoros*, населяющих места содержания домашних свиней;

3) цикл у домашних свиней, который происходит без участия бородавочников или переносчиков [31].

Эпизоотия африканской чумы свиней на Евразийском континенте связана с передачей вируса дикими кабанами и сохранением его в окружающей среде. Полученные данные позволили обновить три ранее принятые модели передачи африканской чумы свиней, включив в них четвертый цикл: дикий кабан – среда обитания [7].

Твердые клещи, характерные для палеарктических территорий, также исследовались на способность передавать вирус АЧС. Вирус АЧС не был обнаружен ни у клещей, собранных в полевых условиях, ни у клещей, питавшихся инфицированной кровью, в лабораторных условиях. Вирус

АЧС не реплицируется в организме твердых клещей. Однако вирусная ДНК может быть обнаружена через шесть-восемь недель после питания инфицированной кровью [13]. Таким образом, твердые клещи могут представлять собой только потенциальный механический, но не биологический вектор передачи между дикими кабанами и свиньями.

Из двукрылых насекомых на фермах и вокруг них наиболее распространены два вида мух – комнатная муха (*Musca domestica*) и осенняя жигалка (*Stomoxys calcitrans*). Эти насекомые способны ежедневно преодолевать 7–8 км, мигрируя как из дикой природы на фермы, так и в обратном направлении – с ферм в места обитания диких животных [28]. Кроме того, установлено, что осенняя жигалка – один из самых известных переносчиков вирусов в условиях животноводческих помещений – может за один полет преодолеть максимальное расстояние 150 м и 300 м при частичном питании и без питания соответственно [23].

Опытным путем доказано, что осенняя жигалка способна механически передавать вирус АЧС в течение 24 часов после контакта с инфицированной кровью, но только при проглатывании. Более того, инфекционный вирус выживает в этих мухах не менее двух дней [26]. A.S. Olesen et al. продемонстрировали, что жизнеспособный вирус АЧС присутствует в телах мух, получавших заразную кровь, до 12 часов, а ДНК может быть обнаружена там в течение трех дней. Доза, содержащаяся в одной мухе, является достаточной для развития клинических признаков заболевания у свиньи и кабана [29].

Количество насекомых заметно влияет на эпизоотический процесс АЧС на локальном уровне. Так, была разработана модель механической передачи вируса АЧС осенней жигалкой на открытой домашней свиноферме [39]. Модель была приспособлена к экологии переносчика, его поведению при кормлении кровью и динамике передачи от свиньи к свинье. Результаты моделирования показали, что в условиях низкой численности (меньше пяти особей на свинью) эти мухи будут играть незначительную роль в распространении вируса АЧС. Однако при численности 20 и 50 мух на свинью передача, вероятно, будет причиной 30% и 50% случаев АЧС соответственно.

В этих ситуациях время, необходимое для достижения гибели свиней на уровне 10%, сокращается примерно на 26% и 40% соответственно. Данное исследование подтверждает, что осенняя жигалка может механически передавать вирус восприимчивым животным. Тем не менее такая трансмиссия ограничена в пространстве и передача вируса внутри фермы считается более вероятной, чем передача между фермами. Таким образом, возникновение не прямой передачи вируса в пределах отдаленных ферм через зараженных вирусом АЧС мух остается практически невозможным [29, 30].

Изучена возможность инфицирования личинок мух (*Lucilia sericata* и *Calliphora vicina*) при их развитии в контаминированном вирусом АЧС субстрате [15]. Обнаружено, что личинки мух, растущие в тушах инфицированных диких кабанов, могут быть вовлечены в распространение болезни. Однако, несмотря на присутствие ДНК вируса АЧС, было продемонстрировано, что репликация вируса внутри личинок отсутствует. Было установлено, что личинки, питаясь зараженной тканью, инактивировали вирус, что может быть обусловлено антибиотическим эффектом их слюны. Исследователи утверждают, что незрелые стадии развития насекомых, такие как личинки мясных мух, не играют важной роли в распространении вируса АЧС как резервуары или механические векторы. Напротив, они способствуют инактивации вируса АЧС [15].

Вблизи свиноводческих помещений часто встречаются комары из семейства *Culicidae*, которые залетают на фермы из естественных мест обитания. Здесь они находят подходящие условия для развития личинок [5]. Комары известны во всем мире как успешные переносчики вирусов: при исследовании насекомых на свиноводческих фермах в них обнаружено более 48 различных вирусов [17].

Другие насекомые, довольно распространенные в дикой природе, – слепни (*Haematopota pluvialis* и *Chrysops relictus*), так же как и мухи, могут проникать на свинофермы и обратно, создавая еще одну потенциальную связь между дикими кабанами и свиньями. Слепни являются переносчиками многих инфекций домашнего скота [2]. Однако до сих пор потенциальная роль слепней как переносчиков вируса АЧС не исследована [38].

Кроме клещей и насекомых вирус АЧС могут передавать другие кровососущие беспозвоночные, например медицинские пиявки (*Hirudo medicinalis*), являющиеся кольчатými червями. Было доказано: сохранение вируса АЧС у пиявок наблюдается в течение как минимум пяти месяцев, что обусловлено его защитой от факторов окружающей среды. При этом известно, что дикие кабаны питаются широким спектром видов животных, включая представителей подкласса *Hirudinea*, что может стать причиной дополнительных сезонных вспышек АЧС. Проглатывание зараженных пиявок через 60–80 дней после культивирования может привести к успешной передаче вируса АЧС через пероральное инфицирование. Таким образом, пиявки являются возможным переносчиком вируса АЧС [21].

Грызуны (крысы) и дикие птицы также могут выступать в качестве механических переносчиков вируса АЧС. Так, F.O. Fasina et al. сообщают, что присутствие грызунов и птиц связано с заносом АЧС на фермы в Нигерии [12]. Исследователями доказано, что шансы заноса вируса АЧС при наличии контакта свиней с крысами и птицами возрастают в 4,94 раза по сравнению с ситуацией, когда контакт невозможен. Данный факт объясняется тем, что крысы и дикие птицы обычно обитают вблизи ферм и боен и поедают боенские отходы. После этого они могут переносить вирус на соседние свинофермы, особенно если фермеры не реализуют программы борьбы с грызунами и птицами. Также сообщается, что нерегулярное проведение дератизации может привести к аномальным локальным колебаниям численности в популяциях грызунов, что, в свою очередь, повлечет за собой усиление их миграционного потенциала и, как следствие, увеличение риска распространения болезни [12].

Роль падальщиков (птиц и хищных млекопитающих) в наземных экосистемах была подчеркнута в многочисленных исследованиях и обзорах. На открытых пространствах птицы быстрее находят трупы, чем наземные млекопитающие, в отличие от лесных массивов, где ширина обзора ограничена растительностью. Поэтому птицы значительно чаще первыми обнаруживают трупы кабанов, чем млекопитающие [3].

В дикой природе основными падальщиками, которые могут нести

потенциальную угрозу механического распространения АЧС, являются енотовидные собаки (*Nyctereutes procyonoides*), рыжие лисицы (*Vulpes vulpes*) и канюки (*Buteo buteo*), которые активно поедают трупы кабанов в теплое и холодное время года, а также черные вороны (*Corvus corax*) и орланы-белохвосты (*Haliaeetus albicilla*), которые питаются падалью преимущественно в холодное время года [6, 36].

Наиболее часто встречающимся видом падальщиков, замеченных рядом с трупами кабана, является енотовидная собака (44% всех посещений) [36]. В другом исследовании на останках тела обнаружено восемь таксонов птиц и пять таксонов млекопитающих-падальщиков. Основным наблюдаемым видом была рыжая лисица (61%), за ней следуют белоголовый сип (*Gyps fulvus*) (56%) и черный ворон (39%). Замечено, что белоголовый сип большей частью питается падалью в открытых местообитаниях, в то время как рыжая лисица в основном обитает в местах, покрытых растительностью [6]. Исследования также показывают, что самыми большими группами у туш собираются вороны: одновременно у одной туши может наблюдаться от 14 до 20 особей [36].

Заметна роль падальщиков и в утилизации трупов домашних свиней и отходов убоя животных. Незаконная утилизация погибших от АЧС животных, мотивированная желанием сэкономить, приводит к появлению обильных источников пищи для падальщиков, например серых ворон (*Corvus cornix*), и способствует увеличению численности их популяций. Правильная утилизация трупов свиней и кабанов способствует тому, что серые вороны меняют свой рацион и пищевое поведение и начинают питаться трупами собак и кошек или охотиться на мелких позвоночных [16].

Данных, что падальщики могут стать причиной вспышки АЧС, нет [36]. Рыжие лисицы и другие падальщики известны тем, что запасают излишки пищи для будущего потребления. Однако количество такого материала ничтожно мало, а площадь ареалов обитания енотовидных собак и рыжих лисиц меньше, чем среднегодовые размеры ареалов обитания семейных групп диких кабанов. Следовательно, зараженный АЧС дикий кабан в любом случае

будет более опасен в плане распространения вируса своими ежедневными перемещениями, чем падальщики, переносящие зараженный материал.

В теплое время года риск распространения вируса АЧС падальщиками может быть еще ниже, поскольку большая часть материала туш не потребляется млекопитающими или птицами, а быстро метаболизируется микробами и насекомыми. Летом целые туши почти полностью разлагаются за несколько дней микроорганизмами, личинками насекомых и жуками [41].

Эпизоотия африканской чумы свиней в основном затрагивает экосистему, на которую значительно влияет деятельность человека. Однако текущие стратегии контроля сосредоточены исключительно на кабанах и, как правило, игнорируют другие важные с эпизоотологической точки зрения элементы экосистемы [36].

Понимание потенциала каждой популяции диких животных как резервуара инфекции для домашних достигается путем определения характера заболевания у каждого вида диких животных, путей контаминации домашних животных инфекционной дозой [8]. Простое присутствие инфекции в популяции диких животных само по себе не свидетельствует о наличии значительного резервуара инфекции в дикой природе.

Одно исследование не может определить, положительно или отрицательно влияют падальщики на усилия по борьбе с АЧС. Однако не следует игнорировать влияние отдельных видов. Эксперты предупреждают о необходимости мультидисциплинарного подхода к сложным эпизоотологическим ситуациям в различных экосистемах [3, 22, 36].

■ Заключение

Важным вопросом эпизоотологии АЧС является выяснение роли и места переносчиков и падальщиков в распространении болезни в популяциях домашних свиней, диких кабанов и между ними.

Среди беспозвоночных большое значение как биологические переносчики имеют мягкие клещи, ареал обитания которых, как правило, ограничен Африкой. В России их роль в эпизоотологии АЧС минимальна.

Насекомые-гематофаги обладают определенным потенциалом распространения вируса АЧС, но

они переносят вирус на небольшие расстояния, и такая трансмиссия более возможна внутри фермы, чем передача между фермами или в дикой природе. Что касается личинок насекомых-некрофагов, то они не играют существенной роли в качестве механических переносчиков вируса АЧС и, по-видимому, даже имеют инактивирующий эффект.

Наибольший риск распространения вируса АЧС в окружающей среде представляют грызуны (крысы) и дикие птицы (серые вороны), которые обычно обитают вблизи ферм и боен, где возможна утилизация инфицированного материала незаконными способами.

Падалщики, особенно енотовидные собаки, лисы, канюки и вороны,

играют важную роль в процессе разложения туш кабанов зимой, в то время как летом большая часть биомассы туш быстро разлагается беспозвоночными. При этом падальщики, потребляя инфицированный материал, способствуют снижению контаминации окружающей среды и потенциала передачи вируса АЧС восприимчивым животным.

Литература

1. Колбасов Д.В., Цыбанов С.Ж., Малоголовкин А.С., Газаев И.Х., Миколайчук С.В. Выявление вируса АЧС в продуктах, приготовленных из свинины. Ветеринария, 2011. №10. С. 54–56.
2. Baldacchino F., Desquesnes M., Mihok S., Foil L.D., Duvallet G., Jittapalpong S. Tabanids: Neglected subjects of research, but important vectors of disease agents! Infect. Genet. Evol., 2014. 28:596–615. DOI: 10.1016/j.meegid.2014.03.029.
3. Barton P.S., Cunningham S.A., Lindenmayer D.B., Manning A.D. The role of carrion in maintaining biodiversity and ecological processes in terrestrial ecosystems. Oecologia, 2013. 171:761–772. DOI: 10.1007/s00442-012-2460-3.
4. Boinas F.S., Wilson A.J., Hutchings G.H., Martins C., Dixon L.J. The persistence of African Swine Fever virus in field Infected Ornithodoros erraticus during the ASF endemic period in Portugal. PLoS ONE, 2011. 6(5):e20383. DOI: 10.1371/journal.pone.0020383.
5. Brugman V.A., Medlock J.M., Logan J.G., Wilson A.J., Lindsay S.W., Fooks A.R., Mertens P.P.C., Johnson N., Carpenter S.T. Bird biting mosquitoes on farms in southern England. Vet. Rec., 2018. 183(15):474. DOI: 10.1136/vr.104830.
6. Carrasco-Garcia R., Barroso P., Perez-Olivares J., Montoro V., Vicente J. Consumption of big game remains by scavengers: A potential risk as regards disease transmission in Central Spain. Frontiers in Veterinary Science, 2018. 5:4. DOI: 10.3389/fvets.2018.00004.
7. Chenais E., Ståhl K., Guberti V., Depner K. Identification of wild boar habitat epidemiologic cycle in African Swine Fever epizootic. Emerg. Infect. Dis., 2018. 24(4):810–812. DOI: 10.3201/eid2404.172127.
8. Corner L.A. The role of wild animal populations in the epidemiology of tuberculosis in domestic animals: How to assess the risk. Vet. Microbiol., 2006. 112:12–303. DOI: 10.1016/j.vetmic.2005.11.015.
9. Davies K., Goatley L.C., Guinat C., Netherton C.L., Gubbins S., Dixon L.K., Reis A.L. Survival of African Swine Fever virus in excretions from pigs experimentally infected with the Georgia 2007/1 isolate. Transboundary and Emerging Diseases, 2017. 64(2):425–431. DOI: 10.1111/tbed.12381.
10. EFSA Panel on Animal Health and Welfare; Scientific Opinion on African Swine Fever. EFSA Journal, 2010. 8(3):149. DOI: 10.2903/j.efsa.2010.1556.
11. EFSA. Scientific Opinion on African Swine Fever. EFSA Journal, 2015. 13:4163.
12. Fasina F.O., Agbaje M., Ajani F.L. et al. Risk factors for farm level African Swine Fever infection in major pig-producing areas in Nigeria, 1997–2011. Preventive Veterinary Medicine, 2012. Vol. 107. №1–2. P. 65–75.
13. De Carvalho Ferreira H.C., Tudela Zúquete S., Wijnveld M., Weesendorp E., Jongejan F., Stegeman A., Loeffen W.L.A. No evidence of African Swine Fever virus replication in hard ticks. Ticks Tick Borne Dis., 2014. 5:582–589.
14. De Carvalho Ferreira H.C., Weesendorp E., Quak S., Stegeman J.A., Loeffen W.L.A. Quantification of airborne African Swine Fever virus after experimental infection. Veterinary Microbiology, 2013. Vol. 165(3–4). P. 243–251. DOI: 10.1016/j.vetmic.2013.03.007.
15. Forth J.H., Amendt J., Blome S., Depner K., Kampen H. Evaluation of blowfly larvae (Diptera: Calliphoridae) as possible reservoirs and mechanical vectors of African Swine Fever virus. Transbound. Emerg. Dis., 2018. 65:e210–e213. https://doi.org/10.1111/tbed.12688.
16. Gryz J., Krauze-Gryz D. Indirect influence of African Swine Fever Outbreak on the Raven (Corvus corax) population. Animals, 2019. 9(2):41. DOI: 10.3390/ani9020041.
17. Hameed M., Liu K., Anwar M.N., Wahab A., Li C., Di D., Wang X., Khan S., Xu J., Li B., Nawaz M., Shao D., Qiu Y., Wei J., Ma Z. A viral metagenomic analysis reveals rich viral abundance and diversity in mosquitoes from pig farms. Transbound. Emerg. Dis., 2020. 67(1):328–343. DOI: 10.1111/tbed.13355.
18. Han J.H., Yoo D.S., Pak S., Kim E.T. Understanding the transmission of African Swine Fever in wild boars of South Korea: A simulation study for parameter estimation. Transboundary and Emerging Diseases, 2022. 69(4):e1110–e1112. https://doi.org/10.1111/tbed.14403.
19. Herm R., Tummeleht L., Jürison M., Vilem A., Viltrop A. Trace amounts of African Swine Fever virus DNA detected in insects collected from an infected pig farm in Estonia. Vet. Med. Sci., 2020. 6(1):100–104. DOI: 10.1002/vms3.200.
20. Kabuuka T., Kasaija P.D., Mulindwa H., Shittu A., Bastos A.D.S., Fasina F.O. Drivers and risk factors for circulating African Swine Fever virus in Uganda, 2012–2013. Research in Veterinary Science, 2014. 97:218–225. doi.org/10.1016/j.rvsc.2014.07.001.
21. Karalyan Z., Avetisyan A., Avagyan H., Ghazaryan H., Vardanyan T., Manukyan A., Semerjyan A., Voskanyan H. Presence and survival of African Swine Fever virus in leeches. Vet. Microbiol., 2019. 237:108421. DOI: 10.1016/j.vetmic.2019.108421.
22. Kemenszky P., Janoska F., Nagy G., Csivincsik A. The golden jackal (Canis aureus) and the African Swine Fever pandemic: Its role is controversial but not negligible (a diet analysis study). Veterinary Medicine and Science, 2021. 8(4):97–103. DOI: 10.1002/vms3.636.
23. Lempereur L., Sohler C., Smeets F., Méréchal F., Berkvens D., Madder M., Francis F., Losson B. Dispersal capacity of Haematopota spp. and Stomoxys calcitrans using a mark-release-recapture approach in Belgium. Med. Vet. Entomol., 2018. 32:298–303. https://doi.org/10.1111/mve.12297.
24. Lichoti J.K., Davies J., Kitala P. et al. Social network analysis provides insights into African Swine Fever epidemiology. Preventive Veterinary Medicine, 2016. 126:1–10. DOI: 10.1016/j.prevetmed.2016.01.019.
25. Luther N.J., Majiyagbe K.A., Shamaki D., Lombin L.H., Antiabong J.F., Bitrus Y., Owoludun O. Detection of African Swine Fever virus genomic DNA in a Nigerian Red River hog (Potamochoerus porcus). Vet. Rec., 2007. 160(2):9–58. DOI: 10.1136/vr.160.2.58.
26. Mellor P.S., Kitching R.P., Wilkinson P.J. Mechanical transmission of capripox virus and African Swine Fever virus by Stomoxys calcitrans. Res. Vet. Sci., 1987. 43:109–112.
27. Mur L., Martinez-Lopez B., Manuel Sanchez-Vizcaino J. Risk of African Swine Fever introduction into the European Union through transport associated routes: Returning trucks and waste from international ships and planes. BMC Veterinary Research, 2012. Vol. 8. DOI: 10.1186/1746-6148-8-149.
28. Nazni W.A., Luke H., Wan Rozita W.M., Abdullah A.G., Sa'diyah I., Azahari A.H., Zamree I., Tan S.B., Lee H.L., Sofian M.A. Determination of the flight range and dispersal of the house fly, Musca domestica (L.) using mark release recapture technique. Trop. Biomed., 2005. 22(1):53–61.
29. Olesen A.S., Hansen M.F., Rasmussen T.B., Belsham G.J., Bødker R., Bøtner A. Survival and localization of African Swine Fever virus in stable flies Stomoxys calcitrans after feeding on viremic blood using a membrane feeder. Vet. Microbiol., 2018. 222:25–29.
30. Olesen A.S., Lohse L., Frimodt Hansen M., Boklund A., Halasa T., Belsham G.J., Rasmussen T.B., Bøtner A., Bødker R. Infection of pigs with African Swine Fever virus via ingestion of stable flies Stomoxys calcitrans. Transbound. Emerg. Dis., 2018. 65:1152–1157.
31. Penrith M.-L., Thomson G.R., Bastos A.D.S., Coetzee J.A.W., Turstin R.C. African Swine Fever//Infectious Diseases of Livestock, 2nd ed. Cape Town: Oxford University Press, 2004. P. 1088–1119.
32. Pereirade Oliveira R., Hutet E., Paboeuf F., Duhayon M., Boinas F., Perezde Leon A. et al. Comparative vector competence of the Afrotropical soft tick Ornithodoros moubata and Palearctic species, O. erraticus and O. verrucosus, for African Swine Fever virus strains circulating in Eurasia. PLoS ONE, 2019. 14(11):1–16. doi.org/10.1371/journal.pone.0225657.
33. Petrini S., Feliziani F., Casciari C., Giammarioli M., Torresi C., De Mia G.M. Survival of African Swine Fever virus (ASFV) in various traditional Italian dry-cured meat products. Preventive Veterinary Medicine, 2019. 162:126–130. https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2018.11.013.
34. Pietschmann J., Mur L., Blome S., Beer M., Pérez-Sánchez R., Oleaga A., Sánchez-Vizcaino J.M. African Swine Fever virus transmission cycles in Central Europe: Evaluation of wild boar soft tick contacts through detection of antibodies against Ornithodoroseroseraticus saliva antigen. BMC Veterinary Research, 2016. 12:1. DOI: 10.1186/s12917-015-0629-9.
35. Probst C., Gethmann J., Amendt J., Lutz L., Teifke J.P., Conraths F.J. Estimating the postmortem interval of wild boar carcasses. Vet. Sci., 2020. 7:6.
36. Probst C., Gethmann J., Amler S., Globig A., Knoll B., Conraths F.J. The potential role of scavengers in spreading African Swine Fever among wild boar. Scientific Reports, 2019. 9:11450. DOI: 10.1038/s41598-019-47623-5.
37. Probst C., Globig A., Knoll B., Conraths F.J., Depner K. Behaviour of free ranging wild boar towards their dead fellows: Potential implications for the transmission of African Swine Fever. Royal Society Open Science, 2017. 4:170054. DOI: 10.1098/rsos.170054.
38. Tummeleht L., Jürison M., Kurina O., Kirik H., Jeremejeva J., Viltrop A. Diversity of diptera species in Estonian pig farms. Veterinary Sciences, 2020. 7(1):13. DOI: 10.3390/vetsci7010013.
39. Vergne T., Andraud M., Bonnet S., de Regge N., Desquesnes M., Fite J., Etore F., Garigliany M.M., Jori F., Lempereur L., le Potier M.F., Quillery E., Saegerman C., Vial L., Bouhsira E. Mechanical transmission of African Swine Fever virus by Stomoxys calcitrans: Insights from a mechanistic model. Transboundary and Emerging Diseases, 2021. 68(3):1541–1549. https://doi.org/10.1111/tbed.13824.
40. Vial L., Weiland B., Jori F., Etter E., Dixon L., Roger F. African Swine Fever virus DNA in soft ticks Senegal. Emerg. Infect. Dis., 2007. №13. P. 1928–1931.
41. Wilson E.E., Wolkovich E.M. Scavenging: How carnivores and carrion structure communities. Trends in Ecology and Evolution, 2011. 26:129–135. 10.1016/j.tree.2010.12.011.