



## 综述与专论

## 野生鸟类冠状病毒流行现状及诊断研究进展

邓丽玲<sup>1,2</sup>, 汪波瀚<sup>2</sup>, 李杰宁<sup>1</sup>, 李晓轩<sup>2</sup>, 磨美兰<sup>1,3,4\*</sup>

(1. 广西大学 动物科学技术学院, 广西南宁 530004; 2. 武汉动物园, 湖北武汉 430000;

3. 广西壮族自治区兽用生物制品工程研究中心, 广西南宁 530004;

4. 广西畜禽繁育与疾病防控重点实验室, 广西南宁 530004)

**摘要:** 冠状病毒家族成员庞大、宿主种类繁多、变异性强, 是近年来新发传染病的重要来源, 在家禽中具有高度传染性, 给畜牧业造成重大损失。大多数野生鸟类具有飞翔能力, 经常集群迁徙, 作为禽源流感病毒及冠状病毒的自然宿主, 共感染现象普遍, 造成携带的病毒传播广泛, 严重威胁社会公共卫生安全。本文通过回顾冠状病毒的分类、宿主范围、检测方法等方面的研究进展, 综合分析了野生鸟类中冠状病毒的流行现状, 探讨了当前用于诊断野生鸟类冠状病毒的主要方法和技术, 以及其面临的挑战和未来发展趋势。

**关键词:** 野生鸟类; 冠状病毒; 流行现状; 诊断

[中图分类号] S855.3

[文献标志码] A

[文章编号] 1004-6704(2024)-06-0073-05

## Current Status and Diagnosis of Coronavirus in Wild Birds

DENG Liling<sup>1,2</sup>, WANG Bohan<sup>2</sup>, LI Jiening<sup>1</sup>, LI Xiaoxuan<sup>2</sup>, MO Meilan<sup>1,3,4\*</sup>

(1. College of Animal Science and Technology, Guangxi University, Nanning, Guangxi 530004, China; 2. Wuhan Zoo,

Wuhan, Hubei 430000, China; 3. Guangxi Zhuang Autonomous Region Engineering Research Center of

Veterinary Biologics, Nanning, Guangxi 530004, China; 4. Guangxi Key Laboratory of Animal

Breeding, Disease Control and Prevention, Nanning, Guangxi 530004, China)

**Abstract:** The Coronavirus family has large members, wide host range and high variability, and is an important source of emerging infectious diseases in recent years. Most wild birds have the ability to fly and often migrate in clusters. As the natural host of avian influenza viruses and coronaviruses, co-infection is common, resulting in the wide spread of the virus, and seriously threatening social and public health security. By reviewing the research progress in the classification, host range and detection methods of coronaviruses, this paper comprehensively analyzes the current prevalence of coronaviruses in wild birds, and discusses the main methods and technologies for the diagnosis of coronaviruses in wild birds, as well as the challenges and future development trends.

**Key words:** wild birds; coronavirus; epidemic status; diagnosis

[收稿日期] 2024-07-10

[基金项目] 广西重点研发计划(桂科 AB21238003); 武汉市2023年园林和林业科研课题和推广项目(WHGF2023A09)

[第一作者] 邓丽玲(1984-), 女, 本科, 主要从事圈养野生动物疾病防治工作。E-mail: 191104108@qq.com

\* [通信作者] 磨美兰, E-mail: momeilan@163.com

冠状病毒是一种宿主范围十分广泛的人兽共患病的常见病毒, 包括人, 猪, 骆驼, 蝙蝠, 狸猫, 狗, 猫, 鼠和多种禽类<sup>[1]</sup>。近年来, SARS-COV、MERS-COV、SARS-COV-2 等新型冠状病毒在全球范围内暴发, 造成了严重的人员伤亡和经济损失。病毒溯源研究表明, 这些疫情都与蝙蝠密切相关, 使得蝙蝠

成为病毒学研究的热门对象<sup>[2-5]</sup>。然而,尽管野生鸟类作为  $\gamma$  属和  $\delta$  属冠状病毒的自然宿主,但我们对野生鸟类冠状病毒的研究仍然相对匮乏<sup>[6]</sup>。很多病毒在野生鸟类一般不表现出症状,却能在野生鸟类中自由传播,比如雁形目(Anseriformes)水鸟,被认为是 AIV 的自然宿主和天然储存库,其迁徙活动在 AIV 的跨区域传播扩散中发挥了十分重要的作用<sup>[7-8]</sup>。同时,野生禽类还可以跨种传播至家禽,引起家禽发病,甚至引起人类的疾病<sup>[9-10]</sup>。

## 1 野生鸟类冠状病毒的种类及特性

冠状病毒是一大类具有包膜的不分节段的单股正链 RNA 病毒,也是目前已知的 RNA 病毒中基因组最大(26~32 kb)的病毒。冠状病毒在系统分类上属套式病毒目(Nidovirales)冠状病毒科(Coronaviridae)冠状病毒属(Coronavirus),国际病毒分类委员会(International Committee on Taxonomy of Viruses,ICTV)将冠状病毒分为  $\alpha$  冠状病毒(*Alphacoronavirus*)、 $\beta$  冠状病毒(80% *Betacoronavirus*)、 $\gamma$  冠状病毒(*Gammacoronavirus*)和  $\delta$  冠状病毒(*Deltacoronavirus*)共 4 个属。其中  $\alpha$ -CoV 和  $\beta$ -CoV 的宿主动物主要为哺乳动物, $\gamma$ -CoV 和  $\delta$ -CoV 则主要感染鸟类<sup>[11-12]</sup>。

2019 年 ICTV 对冠状病毒分类更新的依据,主要来源于近年对野生鸟类冠状病毒的研究。野生鸟类中的  $\gamma$  属冠状病毒分别属于 Avian coronavirus、Avian coronavirus 9302、Goose coronavirus CB17、DUCK 2714 支系。在鸚鵡(*E. roratus*)、大天鹅(*Cygnus cygnus*)和蓝孔雀(*Pavo cristatus*)等野生鸟类中分别发现了与疫苗株 H120 和与 IBV 菌株同源的野生 IBV<sup>[13-16]</sup>,属于 Avian coronavirus 或 Avian coronavirus 9302 支系。2013 年中国对鸭冠状病毒全基因组的测定,发现其与 IBV 全基因组具有很大差异<sup>[17]</sup>,改变了对野鸟中  $\gamma$  属冠状病毒都属于 IBV 同一分支的看法,认为  $\gamma$  属冠状病毒在鸡和火鸡中大多以 IBV 或者 IBV 的变种出现,但在鸭和野鸟中出现了明显变异。之后研究中陆续发现了大量的野鸟源的冠状病毒<sup>[18-19]</sup>,并且经过系统发育分析发现,这些病毒中的  $\gamma$  属冠状病毒之间同源性较高,大多数均属于鸭冠状病毒 DUCK 2714 与野鸟源冠状病毒聚集的这一分支<sup>[20-21]</sup>。野鸟  $\gamma$  属冠状病毒存在于多种野生鸟类中,虽然不会导致严重疾病,但会在自然禽类种群中引起地方性流行,且主要与迁徙路线有关<sup>[22]</sup>。2009 年,在野生鸟类雀形目中发现了  $\delta$  冠状病毒属,这些病毒与其他已知的冠

状病毒有所不同,形成了一个独特的支系<sup>[23]</sup>。

## 2 野生鸟类冠状病毒的流行现状

2011 年在香港和柬埔寨的野生鸟类冠状病毒监测研究中,同时检测到  $\gamma$  属和  $\delta$  属冠状病毒,系统发育分析发现,该研究中的  $\delta$  属冠状病毒与雀形目中新发现的  $\delta$  冠状病毒聚集在同一支系<sup>[24]</sup>。之后在中国广东和香港发现了 7 种新  $\delta$  属冠状病毒,为  $\delta$  属冠状病毒的分类提供了依据,发展成以 HKU15、HKU16、HKU19、HKU20、HKU21 为代表的若干个新分支。在巴西野生鸟类研究中发现的两株雁形目(*Anser cygnoides*) $\delta$  冠状病毒与赤颈鸭(*Mareca penelope*)冠状病毒 HKU20 属于同一分支,而鸚鵡类黑嘴潜鸭(*Rynchops niger*)中发现的  $\delta$  冠状病毒最相似株为 2017 年芬兰鸚形目红嘴鸥(*Chroicocephalus ridibundus*)中分离出来的  $\delta$  冠状病毒,均聚集在绣眼鸟冠状病毒 HKU16 的分支中<sup>[25]</sup>。澳大利亚野生鸟类全基因组研究中,在鸚形目尖尾滨鸚(*Calidris acuminata*)中发现的  $\delta$  冠状病毒与迪拜研究中发现的猎鹰、鸽子  $\delta$  属冠状病毒在同一支系<sup>[26]</sup>。美国 2019 年在雁形目中发现了  $\delta$  属冠状病毒与同样是雁形目中分离出来的赤颈鸭冠状病毒 HKU20 同源性较高<sup>[27]</sup>。巴西家禽鸡形目鹌鹑中同时发现了  $\gamma$  属及  $\delta$  属冠状病毒<sup>[28]</sup>,在迪拜和波兰的研究中发现,鹌鹑中也存在有相似的  $\delta$  属冠状病毒,这些鹌鹑  $\delta$  冠状病毒与猪  $\delta$  冠状病毒 HKU15、麻雀冠状病毒 HKU17 聚集在同一支<sup>[29-30]</sup>。

$\gamma$ -和  $\delta$ -冠状病毒在野生鸟类中虽然都有传播,但它们在流行病学的流行性和多样性上表现不同<sup>[31-34]</sup>。Paim 等对美国 2015~2018 年期间收集的 1 236 份粪便/粪便拭子进行  $\gamma$ -和  $\delta$ -冠状病毒检测,其中 61 份(4.99%)样品呈  $\gamma$ -CoV 阳性,14 份(1.14%)样品呈  $\delta$ -CoV 阳性。黄皓等对云南地区的 600 份水鸟粪便样品进行检测,共检测到 28 份 CoV 阳性样品, $\delta$ -CoV 阳性率为 2.67%, $\gamma$ -CoV 总阳性率为 2.0%。明乐等对上海地区 2019~2021 年采集的 5 284 份野鸟样本进行检测,发现冠状病毒阳性样本为 225 只次,阳性率为 6.7%。其中,拭子样本中的阳性率>组织>环境样本, $\gamma$  属冠状病毒阳性率显著高于  $\delta$  属<sup>[35]</sup>。

$\gamma$  属冠状病毒广泛存在于家禽和野生鸟类中,其中 IBV 毒株在家禽中具有高度致病性<sup>[36-38]</sup>。在印度尼西亚的鸚鵡、野生鸭类和大天鹅的粪便、中国广东的野生健康孔雀、波兰的野鸟和埃及的野生鸟类中,都检测到了与 IBV 毒株高度同源的病毒。这

些研究表明,IBV 毒株可以实现从家禽到野生鸟类的跨物种屏障传播。 $\gamma$  属野鸟源冠状病毒主要存在于迁徙鸟类中,如雁形目和鸽形目。由于这些鸟类的的生活习性和远距离传播能力,病毒可以通过野鸟进行远距离传播。野鸟的集群式活动增加了种间传播的可能性,病毒在野鸟中有更多机会进行重组,可能增强致病性,有利于冠状病毒在鸟类种群中的动态传播。冠状病毒在哺乳动物中也普遍存在,特别是在猪中的  $\delta$  属冠状病毒<sup>[39]</sup>。2012 年在中国香港首次发现猪  $\delta$  冠状病毒 PDCoV,2014 年在美国急性腹泻的猪中再次发现。该病毒可导致新生仔猪腹泻、呕吐乃至死亡,给养猪业造成经济损失。该病毒可能起源于禽类宿主,具有从野生禽类到哺乳动物的潜在传播性。

### 3 诊断及挑战

在野生鸟类样本中,病毒含量通常较低,需要通过实验室培养以实现病毒分离与鉴定。针对野鸟冠状病毒的研究,目前尚缺乏具体的病毒培养与分离方案。在研究中,检测方法多样,但每种方法都有其局限性,没有最优且统一的检测方法,导致不同研究中的阳性率高低不同,相同物种的阳性率也不稳定。

传统抗原检测方法是待检病毒分离出来后在细胞中进行培养,通过观察细胞生长状况判断病毒种类,诊断疾病。目前冠状病毒的细胞培养使用的细胞系有鸡胚肾细胞和 Vero 细胞系等<sup>[40]</sup>。血清学检测有 ELISA 实验、病毒中和试验和血凝抑制试验,目前野生鸟类冠状病毒血清学检测多在 IBV 研究的基础上,这些实验对于类似 IBV 病毒的野鸟源病毒被证实是有效的。例如,中国广东利用血清学检测在 54 份样本中检出 17 份冠状病毒阳性。然而,对于其他类型的野鸟冠状病毒是否可行,目前尚需研究。

从分子生物学的角度利用 PCR 的方法检测病毒的内部基因<sup>[41]</sup>,包括编码纤突蛋白的 S 基因、编码核衣壳蛋白的 N 基因、位置在两端保守非翻译区域的 5'-UTR、3'-UTR 及编码 RNA 依赖的 RNA 聚合酶复合蛋白 RdRp 基因的部分片段。然而,不同的检测方法与使用的目的基因之间具有不同的适用范围,具有一定的局限性。有的方法只能检测与 IBV 相关的禽冠状病毒,有的方法能检测到所有的  $\gamma$  属冠状病毒,还有的既能检测  $\gamma$  属冠状病毒也能检测到  $\delta$  属冠状病毒。澳大利亚的科学家做过一项研究,比较了三种不同的检测方法,以 IBV 设计的 5'-UTR 区域引物为基础的实时荧光定量 PCR,以

多种冠状病毒的 RdRp 保守区域设计的引物为基础的巢式 PCR,和对引物进行以聚合酶基因 RdRp 保守区域设计改良后进行实时荧光定量 PCR 的实验。这三种方法均没有筛查出全部的冠状病毒阳性样本,第一种方法只检测出 50% 的  $\gamma$  属冠状病毒,检测不到  $\delta$  属冠状病毒;第二种巢式 PCR 和第三种改良后的实时荧光定量 PCR 既能检测到  $\gamma$  属冠状病毒,也能检测到  $\delta$  属冠状病毒,改良后的方法能检测到 77.3% 的冠状病毒,而第二种能检测到 70.9% 的冠状病毒。

宏病毒基因组测序能通过二代测序平台(Illumina HiSeq)无差别的测定野生鸟类中存在的各类病毒,测序成功率较高,所得序列较长,可信度高。有学者通过此方法,在澳大利亚的雁形目和鸽形目中分别发现了  $\gamma$  和  $\delta$  属冠状病毒<sup>[42]</sup>。但与 SARS-CoV 和 SARS-CoV-2 相比, $\gamma$  属和  $\delta$  属冠状病毒的全基因组数据非常稀缺。现有序列数据的分散性不利于后续分析和比较。研究中使用的目的基因片段过短且单一,主要集中在与人类密切相关的家禽家畜,如引起鸡支气管炎的传染性支气管炎病毒(IBV)和高致病性猪  $\delta$  冠状病毒 HKU15。大多数基于短片段 RdRp 片段或 S 蛋白的鸟类冠状病毒遗传进化分析给其系统发育定位和遗传进化关系的追溯带来困难。

### 4 讨论与建议

#### 4.1 冠状病毒在野生鸟类中的广泛存在

冠状病毒广泛分布于野生鸟类中,迄今为止,已有 30 个科的禽类 108 种野生鸟类中检测到冠状病毒。虽然  $\delta$ -冠状病毒中三个亚属的 7 种病毒在野生鸟类中均有发现,但水禽中更多的是  $\gamma$ -冠状病毒而不是  $\delta$ -冠状病毒<sup>[43]</sup>。

#### 4.2 野生鸟类作为冠状病毒传播媒介有着独特作用

野生鸟类种类繁多,栖息地各不相同,森林、湿地、海洋均有分布,具有高度生物多样性。全球现存 1 万多种鸟类当中大约 1/5 是迁徙鸟类,世界上每年有数十亿只候鸟在繁殖地和越冬地之间迁徙,鸟类的迁徙路线几乎遍布全球。栖息、迁徙活动、长途飞行能力以及独特的适应性免疫系统,使鸟类成为冠状病毒在全球分布的关键物种。

#### 4.3 研究野生鸟类携带冠状病毒的必要性

冠状病毒具有高变异性及跨宿主传播的能力。 $\gamma$  属和  $\delta$  属冠状病毒可以在鸟类种群中长期存在并循环传播。并且冠状病毒与其他病毒的混合感染现

象在动物中也普遍存在,这可能为不同来源的病毒重组创造了条件。然而,我们对于这些病毒的分离、受体结合、遗传进化、变异重组、病毒溯源以及跨物种传播等问题的理解仍然有限。通过对这些鸟类进行冠状病毒的检测和研究,可以更好地了解冠状病毒在野生鸟类中的流行情况,为预防和控制冠状病毒的传播提供重要的科学依据。

#### 4.4 野生鸟类冠状病毒研究面临的挑战

4.4.1 样本数量少 由于捕捉困难和不可控因素众多,调查到的野鸟种类极其有限,尤其是那些栖息在偏远的鸟类。同时,用网捕和诱捕等传统的捕捉方法,会对鸟类造成伤害或惊吓,进而影响研究结果。因为研究资源有限,全球开展野鸟病毒研究的国家和地区较少,研究人员数量和精力有限,导致许多具有潜在风险的野鸟聚集区缺乏相关研究。

4.4.2 缺乏特异性的方法 冠状病毒在不同禽类的监测,主要通过识别病毒复制酶、核衣壳基因和3'UTR或5'UTR等保守区域的序列来实现。基于病毒特异性差异分析技术的使用,有关感染冠状病毒的鸟类种类范围及病毒流行率的信息越来越多。不过,这种方法的准确性很大程度上取决于所使用的引物是否具有高度特异性。 $\gamma$ -和 $\delta$ -冠状病毒的阳性率差异显著,这一差异主要受到时间、季节、地理位置以及所采用的检测手段的影响。即便使用同一套检测方法,鸟类的年龄、所属目或种,以及它们的行为特性(如候鸟与留鸟的区别,水鸟与陆生鸟的区别)等因素也会影响检测结果。因此,开发能够同时检测 $\gamma$ -和 $\delta$ -冠状病毒的综合方法,或许能提供更为准确和全面的结论。

#### 4.5 野生鸟类冠状病毒研究对策建议

跨种传播是冠状病毒的共同特征,建议各国政府加大研究人员及资金投入,扩大研究范围,建立全球性鸟类冠状病毒监测网络,在鸟类迁徙线路上或密集分布区(如动物园、海洋馆等),定期收集样本进行病毒检测,及时报告新的病毒株,全球共享数据和研究成果,共同制定防控策略。同时,倡导公众树立正确的生态理念,保护鸟类野外栖息地,减少人与野生鸟类直接接触的机会,从而降低病毒跨物种传播的风险。

#### 参考文献:

[1] RICHARD M, FOUCHIER R A M. Influenza A virus transmission *via* respiratory aerosols or droplets as it relates to pandemic potential[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2016, 40(1): 68-85.

[2] 黄 皓. 云南省部分地区水鸟、蝙蝠与鼠形动物携带冠

状病毒的调查研究[D]. 大理:大理大学, 2023.

- [3] WOO P C Y, LAU S K P, LAM C S F, et al. Discovery of seven novel Mammalian and avian coronaviruses in the genus deltacoronavirus supports bat coronaviruses as the gene source of alphacoronavirus and betacoronavirus and avian coronaviruses as the gene source of gammacoronavirus and deltacoronavirus[J]. *Journal of Virology*, 2012, 86(7): 3995-4008.
- [4] 胡 丹, 罗正汉, 叶福强, 等. 蝙蝠携带重要病毒研究进展[J]. *中国病原生物学杂志*, 2023, 18(1): 111-116.
- [5] HU D, LUO ZH H, YE F Q, et al. Advances in bat carrier of important viruses[J]. *Journal of Pathogen Biology*, 2023, 18(1): 111-116.
- [6] 张海林, 张富强, 胡挺松, 等. 云南省蝙蝠携带重要人兽共患病相关病毒病原的研究进展[J]. *中国人兽共患病学报*, 2017, 33(9): 821-827.
- [7] ZHANG H L, ZHANG F Q, HU T S, et al. Research progress on natural infection of bat with zoonosis-related viral pathogens in Yunnan Province, China[J]. *Chinese Journal of Zoonoses*, 2017, 33(9): 821-827.
- [8] CHAN J F W, TO K K W, TSE H, et al. Interspecies transmission and emergence of novel viruses: Lessons from bats and birds[J]. *Trends in Microbiology*, 2013, 21(10): 544-555.
- [9] 李 祥. 雁鸭类候鸟中禽流感病毒的流行、进化与传播[D]. 哈尔滨:东北林业大学, 2023.
- [10] 张醒海. 候鸟禽流感病毒遗传变异规律分析及在哺乳动物间传播机制研究[D]. 长春:吉林大学, 2021.
- [11] GILSDORF A, BOXALL N, GASIMOV V, et al. Two clusters of human infection with influenza A/H5N1 virus in the Republic of Azerbaijan, February-March 2006[J]. *Euro Surveillance*, 2006, 11(5): 122-126.
- [12] WILLE M, HOLMES E C. Wild birds as reservoirs for diverse and abundant gamma- and deltacoronaviruses[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2020, 44(5): 631-644.
- [13] CUI J, LI F, SHI Z L. Origin and evolution of pathogenic coronaviruses[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2019, 17(3): 181-192.
- [14] KADAM S B, SUKHRAMANI G S, BISHNOI P, et al. SARS-CoV-2, the pandemic coronavirus: Molecular and structural insights[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2021, 61(3): 180-202.
- [15] SURYAMAN G K, SOEJOEDONO R D, SETIYONO A, et al. Isolation and characterization of avian coronavirus from healthy *Electus* parrots (*Electus roratus*) from Indonesia[J]. *Veterinary World*, 2019, 12(11): 1797-1805.
- [16] DURÃES-CARVALHO R, CASERTA L C, BARNABÉ

- A C S, et al. Phylogenetic and phylogeographic mapping of the avian coronavirus spike protein-encoding gene in wild and synanthropic birds[J]. *Virus Research*, 2015, 201: 101-112.
- [15] SUN L, ZHANG G H, JIANG J W, et al. A Massachusetts prototype like coronavirus isolated from wild peafowls is pathogenic to chickens[J]. *Virus Research*, 2007, 130(1-2): 121-128.
- [16] DOMANSKA-BLICHARZ K, JACUKOWICZ A, LISOWSKA A, et al. Detection and molecular characterization of infectious bronchitis-like viruses in wild bird populations[J]. *Avian Pathology*, 2014, 43(5): 406-413.
- [17] CHEN G Q, ZHUANG Q Y, WANG K C, et al. Identification and survey of a novel avian coronavirus in ducks[J]. *PLoS One*, 2013, 8(8): e72 918.
- [18] HEPOJOKI S, LINDH E, VAPALAHTI O, et al. Prevalence and genetic diversity of coronaviruses in wild birds, Finland[J]. *Infection Ecology & Epidemiology*, 2017, 7(1): 1 408 360.
- [19] CHAMINGS A, NELSON T M, VIBIN J, et al. Detection and characterisation of coronaviruses in migratory and non-migratory Australian wild birds[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 5 980.
- [20] DOMAŃSKA-BLICHARZ K, MIŁEK-KRUPA J, PIKUŁA A. Diversity of coronaviruses in wild representatives of the Aves class in Poland[J]. *Viruses*, 2021, 13(8): 1 497.
- [21] JONASSEN C M, KOFSTAD T, LARSEN I L, et al. Molecular identification and characterization of novel coronaviruses infecting graylag geese (*Anser anser*), feral pigeons (*Columbia Livia*) and mallards (*Anas platyrhynchos*) [J]. *Journal of General Virology*, 2005, 86(6): 1 597-1 607.
- [22] PAPINEAU A, BERHANE Y, WYLIE T N, et al. Genome organization of Canada goose coronavirus, A novel species identified in a mass die-off of Canada geese [J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 5 954.
- [23] WOO P C Y, LAU S K P, LAM C S F, et al. Comparative analysis of complete genome sequences of three avian coronaviruses reveals a novel group 3c coronavirus [J]. *Journal of Virology*, 2009, 83(2): 908-917.
- [24] CHU D K W, LEUNG C Y H, GILBERT M, et al. Avian coronavirus in wild aquatic birds [J]. *Journal of Virology*, 2011, 85(23): 12 815-12 820.
- [25] BARBOSA C M, DURIGON E L, THOMAZELLI L M, et al. Divergent coronaviruses detected in wild birds in Brazil, including a central park in São Paulo[J]. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2019, 50(2): 547-556.
- [26] WILLE M, SHI M, KLAASSEN M, et al. Virome heterogeneity and connectivity in waterfowl and shorebird communities [J]. *The ISME Journal*, 2019, 13(10): 2 603-2 616.
- [27] PAIM F C, BOWMAN A S, MILLER L, et al. Epidemiology of deltacoronaviruses ( $\delta$ -CoV) and gammacoronaviruses ( $\gamma$ -CoV) in wild birds in the United States [J]. *Viruses*, 2019, 11(10): 897.
- [28] TORRES C A, HORA A S, TONIETTI P O, et al. Gammacoronavirus and deltacoronavirus in quail [J]. *Avian Diseases*, 2016, 60(3): 656-661.
- [29] LAU S K P, WONG E Y M, TSANG C C, et al. Discovery and sequence analysis of four deltacoronaviruses from birds in the middle east reveal interspecies jumping with recombination as a potential mechanism for avian-to-avian and avian-to-mammalian transmission [J]. *Journal of Virology*, 2018, 92(15): e00265-18.
- [30] DOMAŃSKA-BLICHARZ K, KUCZKOWSKI M, SAJEWICZ-KRUKOWSKA J. Whole genome characterisation of quail deltacoronavirus detected in Poland [J]. *Virus Genes*, 2019, 55(2): 243-247.
- [31] TORRES C A, LISTORTI V, LUPINI C, et al. Gamma and Deltacoronaviruses in quail and pheasants from Northern Italy [J]. *Poultry Science*, 2017, 96(3): 717-722.
- [32] DURÃES-CARVALHO R, CASERTA L C, BARNABÉ A C S, et al. Coronaviruses detected in Brazilian wild birds reveal close evolutionary relationships with beta- and deltacoronaviruses isolated from mammals [J]. *Journal of Molecular Evolution*, 2015, 81(1-2): 21-23.
- [33] DONG B Q, LIU W, FAN X H, et al. Detection of a novel and highly divergent coronavirus from Asian leopard cats and Chinese ferret badgers in Southern China [J]. *Journal of Virology*, 2007, 81(13): 6 920-6 926.
- [34] CHEN Q, WANG L Y, YANG C H, et al. The emergence of novel sparrow deltacoronaviruses in the United States more closely related to porcine deltacoronaviruses than sparrow deltacoronavirus HKU17 [J]. *Emerging Microbes & Infections*, 2018, 7(1): 105.
- [35] 明 乐. 2019—2021 年上海市野鸟冠状病毒监测及其多样性研究 [D]. 上海: 华东师范大学, 2022.
- [36] 李淑芸. S2 亚基对鸡传染性支气管炎病毒致病性和嗜嗜性的影响研究 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2023.
- [37] 卞希一, 盛 豪, 肖 鹏, 等. 鸡传染性支气管炎病毒山西株的分离鉴定及致病性分析 [J]. *中国预防兽医学报*, 2022, 44(9): 921-926.
- BIAN X Y, SHENG H, XIAO P, et al. Pathogenicity analysis of one avian infectious bronchitis virus strain isolated from Shanxi [J]. *Chinese Journal of Preventive Veterinary Medicine*, 2022, 44(9): 921-926.