

Covid-19: origine de la zoonose et modes de contamination

La nouvelle maladie émergente Covid-19 (*Coronavirus disease 2019*) est due à un coronavirus (Sars-CoV-2) dont la chauve-souris est un réservoir naturel. Non affecté, ce mammifère volant peut transmettre de nombreux virus à d'autres espèces, dont l'espèce humaine.



Roussette à tête grise (*Pteropus poliocephalus*), Australie – Andrew Mercer (CC BY-SA 4.0)

L'INCROYABLE CAPACITÉ DES CHAUVES-SOURIS À SERVIR DE RÉSERVOIRS DE VIRUS ÉMERGENTS SANS EN ÊTRE AFFECTÉES

Les chiroptères, plus communément appelés chauves-souris, seuls mammifères volants, constituent environ 20% de la diversité des mammifères et sont largement distribués dans le monde. Ils présentent une longévité de plusieurs dizaines d'années, inhabituelle pour ces animaux de petite taille au métabolisme élevé¹. Depuis peu de décennies, on a pu découvrir que ces chauves-souris pouvaient héberger de nombreux virus dont certains ont été à l'origine de maladies émergentes chez l'Homme ou l'animal. Ces réservoirs naturels de virus présentent aussi la particularité de ne pas être affectés par les agents infectieux qu'ils hébergent². On a pu montrer que les chauves-souris étaient résistantes à des doses mortelles pour d'autres mammifères d'hénipavirus et de lyssavirus^{3,4}. Cependant on connaît mal les mécanismes responsables de la capacité des chauves-souris à coexister avec les virus⁵. Leur adaptation au vol favoriserait une élévation de leur température corporelle permettant d'accroître l'efficacité de la réponse immunitaire^{6,7}. Cette coexistence entre virus et chauves-souris serait aussi liée à une réponse atténuée en interférons⁸.

Lors de l'émergence d'une maladie virale impliquant des chauves-souris, le franchissement occasionnel de la barrière d'espèce de la chauve-souris à l'Homme ou l'animal fut souvent lié à une modification des écosystèmes largement liée à des activités humaines ayant permis de mettre en relation des espèces animales sauvages (chauve-souris ou hôtes intermédiaires) avec l'Homme ou certaines espèces animales domestiques alors qu'il n'existait que peu de contacts auparavant. C'est ainsi que les chauves-souris ont été les pourvoyeuses de maladies zoonotiques émergentes redoutables dont :

- **les lyssavirus de la rage** comme la rage dont les réservoirs animaux sont actuellement les chauves-souris et les carnivores, les chauves-souris constituant probablement le réservoir originel des lyssavirus⁹;
- **les henipavirus** : le virus Hendra rencontré en Australie depuis 1994¹⁰, responsable d'une affection heureusement rare car souvent mortelle de l'Homme et du cheval ; le virus Nipah, identifié en 1998 lors d'une épidémie affectant des fermes porcines présentant des troubles respiratoires en Malaisie mais aussi les personnes en contact avec les porcs (265 malades dont 105 décès à la suite d'une encéphalite)¹¹. C'est un peu plus tard que l'on découvrit que des chauves-souris frugivores (*Pteropus* sp.) étaient à l'origine de cette épidémie qui s'est étendue au Bangladesh en Inde, notamment par la consommation du jus de palme contaminé¹².
- **les filovirus** : le virus de Marburg décrit tout d'abord en Allemagne en 1967 à la suite de contaminations de laboratoire travaillant sur cellules rénales de singes verts¹³, puis découvert chez les chauves-souris^{14,15,16} et à l'origine de contaminations mortelles au Kenya à la suite de visites de grottes hébergeant des chauves-souris en 1980¹⁷ ; le virus Ebola où le rôle réservoir de la chauve-souris fut démontré en 2005^{18,19,20}.
- certains **coronavirus** et plus spécifiquement des **betacoronavirus**, comme le virus du syndrome respiratoire aigu sévère (**Sras**) et celui du syndrome respiratoire du Moyen-Orient (**Mers**), puis celui du *Coronavirus disease 2019* ou **Covid-19**.

ORIGINE DES CORONAVIRUS

Les coronavirus sont des virus à ARN classés en *Alphacoronavirus*, *Betacoronavirus*, *Gammacoronavirus* et *Deltacoronavirus*. Leur nom vient de leur conformation avec l'observation de spicules formant une sorte de couronne.

Les coronavirus semblent provenir des chauves-souris, et plus particulièrement les *Alphacoronavirus* et les *Betacoronavirus* (genre où l'on observe des zoonoses), ce qui explique le grand nombre de virus isolés dans ces espèces alors que les oiseaux seraient à l'origine des *Gammacoronavirus* et des *Deltacoronavirus* (cf. figure 1)²¹.

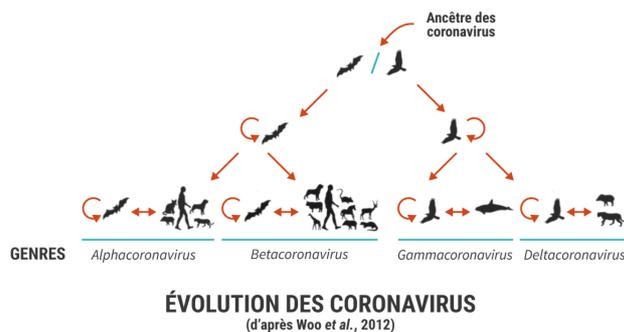


Figure 1: Evolution des coronavirus²⁵.

Le premier coronavirus identifié fut celui de la **bronchite infectieuse aviaire** en 1931 aux Etats-Unis alors que les premiers coronavirus décrits chez l'Homme que dans les années 1960. Il s'agissait alors d'un rhume souvent banal. Depuis, de nombreux virus ont été isolés chez les mammifères et les oiseaux.

La plupart des *Alphacoronavirus* sont spécifiques d'espèce. Ils peuvent être responsables de maladies graves comme le **coronavirus du porc** responsable de la péritonite infectieuse féline, ou la gastroentérite transmissible (GET) du porcelet. L'émergence en 1984 du **coronavirus respiratoire porcine** semble avoir pour origine une modification du virus de la GET²².

La GET est devenue plus rare, parallèlement à l'émergence d'un autre coronavirus (*Swine acute diarrhea syndrome coronavirus* ou SADS) responsable de la diarrhée épidémique porcine (DEP), surtout importante dans le Sud-Est asiatique depuis 2010²³. En 2017, une importante épidémie chez les porcelets permit de démontrer que le réservoir animal de cette DEP était vraisemblablement la chauve-souris²⁴.

Tableau I. Classification des principaux coronavirus rencontrés chez l'Homme et les animaux:

Alphacoronavirus

- Différents coronavirus humains
- Virus de la gastroentérite transmissible du porcelet
- Coronavirus entérique du chien

Différents coronavirus de la chauve-souris

Betacoronavirus

Coronavirus du Sras (Sars-CoV)

Coronavirus du Mers (Mers-CoV)

Coronavirus du Covid-19 (Sars-CoV2)

Virus de la sialodacroadénite du rat

Virus hémagglutinant de l'encéphalomyélite porcine

Coronavirus bovin

Virus de l'hépatite de la souris

Différents coronavirus de la chauve-souris dont le virus Bat-CoV RaTG13

Gammacoronavirus

Virus de la bronchite infectieuse aviaire

Virus de l'entérite transmissible de la dinde

Coronavirus du Beluga

Deltacoronavirus

Différents coronavirus aviaires

Le Sras (Sars en anglais) fut responsable d'une épidémie sévère de février à mai 2003 avec un taux de mortalité de 10%, tuant 774 personnes sur 8096 malades surtout en Chine mais le Canada fut aussi très touché (avec 43 décès sur 251 malades)^{20,25}. Il a fallu mettre en place d'importantes mesures de biosécurité pour assister à la fin de l'épidémie. Quand le Sras est arrivé à la mi-novembre 2002 dans la province Guangdong, les cas n'ont pas été officiellement notifiés par crainte d'éventuelles retombées sociales ou économiques, permettant ainsi une large diffusion du virus. L'organisation mondiale de la santé (OMS) n'a été prévenue que le 11 février 2003...

Le Mers est apparu plus tard en septembre 2012 et concerne principalement le Moyen-Orient, l'animal réservoir étant le dromadaire. A la fin de novembre 2019, 2494 cas ont été confirmés dont 858 décès (soit un taux de mortalité de 34,4%)²⁶. L'Arabie Saoudite a été le pays le plus touché avec 2102 cas dont 780 décès, soit un taux de mortalité de 37,1%.

Alors que les premiers cas de Sras ont été observés en 2002 dans la province du Guangdong, il s'avère que la source géographique du virus semble être la province de Yunnan, ou le sud-ouest de la Chine, le principal réservoir animal étant vraisemblablement des chauves-souris à cheval (*Rhinolophus sinicus*)^{2,27,28}. Une surveillance réalisée sur plus de cinq années sur ces chauves-souris dans une grotte de la province Yunnan a permis de démontrer l'importante quantité de coronavirus pouvant être hébergés par ces chiroptères dont certains proches du Sras (Sars-CoV) et dénommés *Sars-related coronavirus* (Sarsr-CoV). Les scientifiques chinois soulignèrent même en 2017 que ces nouvelles informations sur l'origine et l'évolution du Sars-CoV mettaient en évidence la nécessité de se préparer à l'émergence future de maladies comme le Sras²⁷...

D'autres scientifiques américains avaient signalé dès 2015 le potentiel d'émergence des coronavirus présents dans les populations de chauves-souris, en particulier le coronavirus Shco14-CoV²⁸ circulant couramment chez les chauves-souris à cheval du fait de sa réplication identique au Sars-CoV dans des cellules primaires de poumon humain. Ces mêmes scientifiques concluaient : « *on ne sait pas si certains de ces coronavirus seront à l'origine d'une nouvelle épidémie mais il faut prévoir quand et comment s'y préparer pour y faire face* » ... Il était surtout évident pour ces scientifiques que la Chine représentait la zone à haut risque (le point chaud) d'où partirait l'épidémie.

La prédiction de ces scientifiques américains et chinois s'est réalisée avec l'apparition en décembre 2019 d'une pneumonie d'origine inconnue touchant 59 personnes dans la ville chinoise de Wuhan. Les personnes atteintes avaient surtout fréquenté le marché de fruits de mer de la ville où l'on vendait plusieurs animaux domestiques et sauvages souvent vivants. Le 2 janvier 2020, ce marché fut immédiatement fermé et l'on a recherché l'origine de la contamination parmi les espèces animales vendues. Cette maladie émergente (dénommée *Coronavirus disease 2019* ou Covid-19) est due à un coronavirus (Sars-CoV-2) où une autre chauve-souris à cheval (*Rhinolophus affinis*) est de nouveau incriminée en tant que réservoir. L'étude du génome du Sars-CoV-2³⁰ confirme qu'il s'agit d'un virus proche à 96,2 % d'un coronavirus présent chez la chauve-souris (Sarsr-CoV;RaTG13), ce virus étant plus éloigné du virus du Sras (79%) ou de celui du Mers (50%).

ORIGINE DE LA CONTAMINATION PAR LES CORONAVIRUS DU SRAS ET DU COVID-19

On ne connaît pas l'origine exacte de la contamination humaine par le Sars-CoV-2 alors que l'on connaît le lien épidémiologique avec un marché aux animaux vivants sauvages ou domestiques qui n'est pas sans rappeler l'origine du Sras également liée à un marché d'animaux vivants en Chine. La question n'est actuellement pas résolue et l'on ne peut que se baser sur les études réalisées sur le Sars-CoV. On peut regretter que des prélèvements n'aient pas été réalisés sur les animaux (en particulier les animaux sauvages) vendus vivants dans une grande proximité sur le marché de Wuhan malgré l'illégalité de leur vente avant la fermeture de ce marché.

On peut retenir trois hypothèses à l'origine du franchissement d'un coronavirus de la barrière d'espèce de la chauve-souris vers

HYPOTHÈSES SUR L'ÉMERGENCE DES ÉPIDÉMIES DUES AUX CORONAVIRUS

(d'après Menachery et al., 2015)

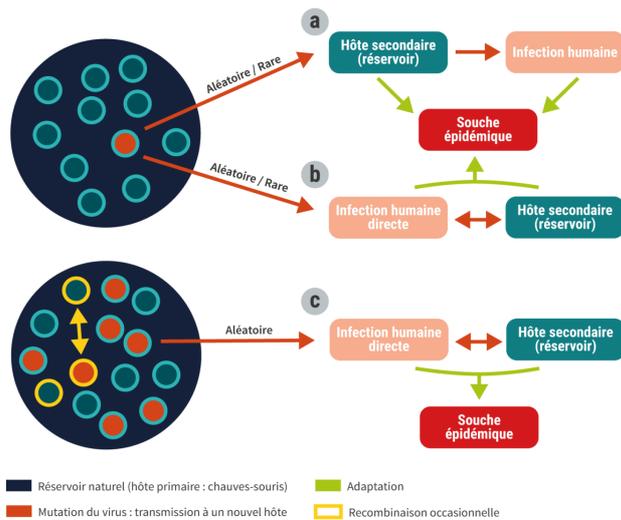


Figure 2. Hypothèses sur l'émergence des épidémies dues aux coronavirus²⁹

Comme tous les virus à ARN de manière générale, les coronavirus sont connus pour avoir un taux de mutation élevé pendant la réplique et sont sujets à la recombinaison si différents virus infectent le même individu. Les populations de chauves-souris hébergent plusieurs types de coronavirus (cercle bleu foncé à contour bleu clair). Le Sars-CoV serait la conséquence d'une mutation au sein de l'hôte (cercle orange) et de façon aléatoire et rare l'émergence d'une souche chez un nouvel hôte.

La première hypothèse (a) concerne un **hôte intermédiaire** comme la civette (souche civette) ayant permis ultérieurement la contamination humaine. Cependant les premières souches humaines du Sars-Cov étant plus étroitement liées aux souches chauves-souris qu'aux civettes, il est possible que la contamination humaine ait été directe à partir de la chauve-souris (hypothèse b), les civettes masquées ayant joué un rôle réservoir secondaire favorisant le maintien de l'infection animale et humaine dans les marchés d'animaux vivants. Une troisième hypothèse (c) est la présence de multiples virus proches du Sras n'ayant pas subi de mutation et hébergés par les chauves-souris. Une adaptation secondaire ou une recombinaison avec une protéine de pointe lui permettant de se lier aux récepteurs cellulaires humains (cercle de contour jaune) peut favoriser une **contamination directe** de l'Homme.

a. Virus mutant avec nécessité d'un hôte intermédiaire pour infecter l'Homme

Si l'on se rappelle l'épidémie du Sras, des civettes palmistes masquées (*Paguma larvata*) d'origine sauvage ou provenant de fermes d'élevage vendues vivantes sur les marchés furent rapidement incriminées en tant que réservoirs de l'agent pathogène du coronavirus et il s'ensuivit un abattage massif de ces petits Viviridae par mesure de précaution avant que l'on ne découvre que la chauve-souris était le réservoir principal du Sars-CoV. Il s'ensuivit que l'hypothèse que la civette avait été l'hôte intermédiaire contaminée par la chauve-souris puis ayant contaminé ultérieurement l'Homme.

D'autres espèces présentes sur les marchés d'animaux vivants se sont révélées porteuses du Sars-CoV sans être retenues en tant qu'hôte intermédiaires à l'origine du Sras³¹: le chien viverrin (*Nyctereutes procyonoides*) surtout recherché pour sa fourrure, et le blaireau furet (*Melogale moschata*)^{32,33} ainsi que les renards roux, les chats domestiques et les rats³⁴, ces espèces ayant pu avoir été contaminées par les civettes palmistes masquées voire l'Homme sur les marchés (ou inversement).

Rappelons que d'autres animaux ont pu être infectés expérimentalement par le Sars-CoV : singes, chats et furets³⁵, souris^{36,37,38,39}, cobayes et hamsters⁴⁰.

Dans le cas du Covid-19, le seul animal actuellement suspecté en tant qu'hôte intermédiaire potentiel entre la chauve-souris et l'Homme est le pangolin (*Manis pentadactyla* et *Manis javanica* en Asie) mais les analyses métagénomiques^{42,43} permettant une telle suspicion nécessitent d'être confirmées. Le pangolin, de l'ordre des Pholidotes vit dans les forêts en se nourrissant de termites et de fourmis. Cet animal sauvage est apprécié en Asie pour sa viande mais aussi pour ses écailles qui auraient des propriétés thérapeutiques en médecine traditionnelle asiatique. Il s'agit d'une espèce très braconnée dans le monde alors que la Convention internationale sur le commerce d'espèces sauvages menacées d'extinction (CITES) a voté en 2017 l'[interdiction totale](#) du commerce international des pangolins. L'avantage de la suspicion concernant le pangolin dans le Covid-19 sera un contrôle plus strict de son commerce permettant de le protéger.



Pangolins (*Manis culionensis*), Philippines – Shukran888 (CC BY-SA 4.0)

La possibilité d'un éventuel portage du Sars-CoV-2 par les animaux de compagnie a été évoquée lorsque l'on a découvert à Hong Kong fin février un chien positif dont la propriétaire était malade. Le suivi de ce chien a permis de noter un très faible taux de virus dans les premières voies respiratoires et l'absence d'anticorps sériques (un autre examen sera réalisé après 14 jours d'observation) permettant de penser que l'infection a été modérée et que la contamination s'est effectuée de la propriétaire vers le chien⁴⁴. D'ailleurs, il n'avait jamais été observé que le Sars-CoV avait été transmis d'un animal de compagnie (chien ou chat) vers l'Homme.

b. Virus mutant infectant directement l'Homme

Mais le rôle d'hôte intermédiaire de la civette palmiste masquée reste hypothétique: si plusieurs cas de contamination humaine semblent avérés à partir de civettes palmistes masquées^{33,45,46} dont certains cas bénins de Sras réapparus en 2004^{32,33,40,41}, il s'avère que des civettes palmistes masquées d'origine sauvage pouvaient être négatives⁴⁷ comme d'autres civettes dans des fermes d'élevage^{33,48}. Certaines civettes ont pu être contaminées dans le marché d'animaux vivants³³ ou dans les élevages souvent en surdensité animale avec un mélange de diverses espèces animales⁴⁸.

Il s'agirait alors de la deuxième hypothèse à savoir une **contamination directe de l'Homme à partir de la chauve-souris**, les civettes masquées ayant joué un rôle réservoir secondaire favorisant le maintien de l'infection animale et humaine dans les marchés d'animaux vivants. Cette hypothèse est plausible car une analyse phylogénétique⁴⁹ a montré que les premières souches humaines du Sars-Cov étaient plus étroitement liées aux souches chauves-souris qu'aux souches civettes.

En Chine, les animaux sauvages et domestiques sont souvent vendus vivants sur les marchés (parfois abattus au moment de la vente). La promiscuité de ces différentes espèces peut favoriser des transferts inter-espèces et parfois une contamination à l'Homme. Cela a été démontré pour une autre maladie virale rencontrée en Chine : les cas humains dus au virus aviaire influenza H7N9 observés ont pu diminuer drastiquement en 2013 avec l'interdiction des marchés de volailles vivantes à l'origine des contaminations⁵⁰.

c. Adaptation ou recombinaison du virus permettant d'infecter directement l'Homme

La troisième hypothèse permet de suspecter une contamination directe de l'Homme à partir de la chauve-souris à la suite d'une recombinaison d'un Sars-CoV présent chez l'animal. La recombinaison pourrait avoir lieu au niveau de la protéine S (dénommée *spike* en raison de sa forme en pointe).

La plupart des chauves-souris hébergeant les Sars-CoV se retrouvent en Chine surtout dans certaines zones rurales du Sud de la Chine (province de Yunnan) où les habitations sont proches de grottes abritant des Chiroptères. Une étude sérologique montrant 2,7% de séropositivité chez 218 personnes vivant à proximité de ces grottes permet de suggérer la possibilité d'une contamination directe⁵¹.

Les chauves-souris, consommées régulièrement, peuvent être vendues vivantes sur des marchés, favorisant ainsi les franchissements de barrières d'espèce, notamment vers l'Homme. Le risque est surtout plus élevé pour le chasseur manipulant les animaux avec la possibilité

peuvent être aussi la conséquence d'un changement dans leurs écosystèmes naturels (changement climatique, déforestation, urbanisation...).

Une contamination par des animaux vendus sur le marché de Wuhan ayant été fortement suspectée dès le début de l'épidémie, ce marché a été fermé rapidement sans que des prélèvements aient été effectués sur les animaux vivants vendus alors que l'on connaissait le rôle important joué par ces marchés dans l'épidémie du Sras.

ASPECTS CLINIQUES ET ÉPIDÉMIOLOGIQUES DU COVID-19

Au début de l'apparition de la maladie en Chine, les symptômes observés, rappelant ceux d'une affection grippale avec de la toux et une hyperthermie, n'étaient pas identiques au Sras et les premiers cas de mortalité rapportés concernaient des personnes âgées et/ou atteintes d'autres affections sévères. Ceci peut expliquer les premiers propos rassurants de l'Organisation mondiale de la santé (OMS) alors que les autorités chinoises mettaient en place des mesures de biosécurité particulièrement exceptionnelles (56 millions de personnes confinées dans la province de Hubei, interdiction du commerce d'animaux sauvages, interdiction de voyager, fermeture de la cité interdite, de la Grande muraille et des parcs Disney, importantes restrictions de circulation, construction d'hôpitaux dédiés en quelques jours, prolongement du congé du nouvel an chinois, etc.). Ce n'est que le 11 mars 2020 que l'OMS a déclaré qu'il s'agissait d'une pandémie (il s'agit de la première pandémie causée par un coronavirus)⁵².

Cependant le virus a pu se propager pendant plus de deux mois en Chine, voire dans d'autres pays, avant la mise en place des mesures de biosécurité drastiques décidées après le 23 janvier 2020, de nombreux déplacements de personnes ayant pu avoir lieu, en particulier avec des préparatifs du nouvel an chinois.

Le 16 mars 2020, la pandémie de Covid-19 a surtout concerné la Chine (81 032 infectés dont 3 099 décès) sur les 174 786 déclarés, l'Italie est le second pays le plus touché (24 747 infectés et 1 809 décès)⁵³. La France est le 7^e pays touché (5 397 cas dont 127 décès). Alors que le taux des nouveaux cas quotidiens diminue en Chine, le berceau de cette pandémie, les autres pays voient la maladie se propager souvent de façon exponentielle car il n'y a pas eu un contrôle des voyageurs arrivant de Chine lors du début de l'épidémie, ce contrôle étant d'ailleurs particulièrement difficile du fait de cas asymptomatiques. Il est difficile de connaître aujourd'hui le nombre exact de personnes réellement infectées car le virus circule dans le monde entier sans que des tests soient maintenant effectués sur toutes les personnes atteintes, en particulier chez les personnes présentant des symptômes discrets, d'autant plus qu'il est possible que certaines personnes infectées comme les jeunes enfants puissent être asymptomatiques.

Une étude chinoise sur 44672 cas confirmés de Covid-19 (dont 1716 soignants) a permis de noter un taux de mortalité moyen de 2,3%, ce taux augmentant avec l'âge (8% entre 70 et 79 ans, 14,8% au-delà de 80 ans)⁵⁴.

Selon une étude chinoise récente qui reste à confirmer portant sur 103 virus Sars-Cov-2, il existerait deux souches circulantes L et S. La souche S (30% des échantillons) serait plus ancienne que la souche L (70% des échantillons) cette dernière pouvant être plus agressive et se propager plus rapidement⁵⁵.

CONCLUSION

Il y aura toujours des maladies émergentes. Une étude effectuée sur 335 maladies ayant émergé entre 1940 et 2008 a permis de noter que 72% d'entre-elles étaient des zoonoses, c'est-à-dire pouvant infecter l'Homme et l'animal, dont 72% dues à la faune sauvage⁵⁶. C'est pourquoi le concept « [une seule santé](#) » est mis en avant par de nombreuses organisations internationales reconnaissant les liens entre la santé humaine, la santé animale et l'environnement.

Lors d'une zoonose émergente, il importe aussi de connaître rapidement l'espèce animale qui en est à l'origine ainsi que les autres espèces pouvant jouer le rôle de réservoirs potentiels ou d'hôtes intermédiaire en collectant le plus rapidement possible des prélèvements appropriés avant de pouvoir mettre en place rapidement des mesures efficaces de biosécurité.

La mise en évidence chez les Chiroptères de coronavirus pouvant provoquer deux épidémies comme le Sras à partir de 2002 puis le Covid-19 en 2019 doit nous amener à reconsidérer nos stratégies de prévention de ces endémies en évitant le risque de contamination par une cohabitation trop étroite avec les chauves-souris par modification de leur écosystème et leur consommation.

Il faut aussi éviter les possibilités de transfert de certains virus émergents vers l'Homme par le mélange de plusieurs espèces d'animaux sauvages ou domestiques vendus vivants ou non sur les marchés asiatiques, véritables chaudrons réservoirs de virus et centres d'amplification pour les infections émergentes. Il faut espérer que l'interdiction des marchés d'animaux vivants et plus particulièrement d'animaux sauvages sera maintenue avec rigueur en Chine. Ceci impliquera une importante modification des habitudes alimentaires dans plusieurs régions chinoises.

Enfin, les répercussions médicales, économiques et médiatiques de la pandémie due au Covid-19 démontrent l'importance à accorder à l'étude des coronavirus chez les Chiroptères mais aussi à protéger ces espèces dont certaines sont insectivores et fort utiles dans la lutte contre les moustiques. L'important est de maintenir un écosystème favorable à tous, animaux sauvages ou domestiques et l'Homme.

Par Jeanne Brugère-Picoux

Professeur honoraire de l'École nationale vétérinaire d'Alfort
Académie nationale de médecine
Académie vétérinaire de France

Remerciements :

A la revue de La Fondation Droit Animal Ethique et Sciences (LFDA) qui nous autorise à reproduire cet article (à paraître dans la revue n° 1 *Droit Animal, Ethique & Sciences*, avril 2020).

Au Docteur vétérinaire Eric Leroy pour la relecture critique de cet article.

Sources principales

- Fan Y et al. Bat Coronaviruses in China. *Viruses*, 2019 Mar 2;11(3):210. doi: 10.3390/v11030210. PMID: 30832341; PMCID: PMC6466186.
- Hu B et al. Discovery of a rich pool of bat SARS-related coronaviruses provides new insights into the origin of SARS coronavirus. *PLoS Pathogen*, 2017, 13.
- Menachery VD et al.- A SARS-like cluster of circulating bat coronaviruses shows potential for human emergence. *Nature Medicine*, 20: 21:1508-1513.
- Rodhain F. Chauves-souris et virus : des relations complexes *Bull Soc Pathol Exot.* 2015, **108**:272-289 DOI 10.1007/s13149-015-0448-z.
- Woo PCY et al. Discovery of Seven Novel Mammalian and Avian Coronaviruses in the Genus *Deltacoronavirus* Supports Bat Coronavirus as the Gene Source of *Alphacoronavirus* and *Betacoronavirus* and Avian Coronaviruses as the Gene Source of *Gammacoronavirus* and *Deltacoronavirus*, *J Virology*, 2012, 3995-4008, doi :10.1128/JVI.06540-11.
- Zhengli Shi Z et Hu Z. A review of studies on animal reservoirs of the SARS coronavirus. *Virus Research*, 2008, **133** : 74-87.

Bibliographie complète

1. Rodhain F. Chauves-souris et virus : des relations complexes *Bull Soc Pathol Exot.* 2015, **108**:272-289 DOI 10.1007/s13149-015-0448-z.
2. Calisher CH et al. Bats: Important reservoir hosts of emerging viruses. *Clin Microbiol Rev*, 2006, **19**:531-545.
3. Middleton DJ et al. Experimental Nipah virus infection in pteropid bats (*Pteropus poliocephalus*). *J Comp Pathol*, 2007, **136**:266-271.
4. Sétien AA et al. Experimental rabies infection and oral vaccination in vampire bats (*Desmodus rotundus*). *Vaccine*, 1998, **16**:1122-1127.
5. Baker ML et al. Antiviral immune responses of bats: A review. *Zoonoses Public Health*, 2013, **60**:104-116.
6. Zhang G. et al. Comparative analysis of bat genomes provides insight into the evolution of flight and immunity. *Science*, 2013, **339**(6118):456-60.7.
7. O'Shea TJ et al. Bat flight and zoonotic viruses. *Emerg Infect Dis*, 2014, 20:741-746.
8. Xie J et al. Dampened STING-Dependent Interferon Activation in Bats. *Cell Host & Microbe*, 2018, **23**, 297-301.
<https://doi.org/10.1016/j.chom.2018.01.006>
9. Bourhy H. De la négligence à la réémergence de la rage. In *Les maladies infectieuses exotiques. Risques d'importation et d'implantation en Europe*. Brugère-Picoux J et Rey M. Rapports de l'Académie nationale de Médecine. Éd Lavoisier, Paris 2010. p 117-132.
10. Selvey LA et al. Infection of humans and horses by a newly described morbillivirus. *Medical Journal of Australia*. 1995, **162**: 642-5.
11. Chua KB et al. Fatal encephalitis due to Nipah virus among pig-farmers in Malaysia. *Lancet*, 1999, 354:1257-9.
12. Luby SP et al. Foodborne transmission of Nipah virus, Bangladesh. *Emerg Infect. Dis.* 2006, 12 :1888-94.).
13. Smith CE et al. « Fatal human disease from vervet monkeys ». *Lancet*. 1967, **2** (7526): 1119-21.
14. Towner JS et al. (2007) Marburg Virus Infection Detected in a Common African Bat. 2007, *PLoS ONE* 2(8): e764. doi:10.1371/journal.pone.0000764.
15. Towner JS et al. (2009) Isolation of Genetically Diverse Marburg Viruses from Egyptian Fruit Bats. *PLoS Pathog*, 2009, 5(7): e1000536. doi:10.1371/journal.ppat.1000536. 16.
16. Maganga GD et al. Is Marburg Virus Enzootic in Gabon? *J Inf Dis*, 2011;204:S800-S803.

19. Leroy EM et al. Human Ebola Outbreak Resulting from Direct Exposure to Fruit Bats in Luebo, Democratic Republic of Congo, 20 *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 2009, 9:723-8. DOI: 10.1089=vbz.2008.0167
20. Pourrut X et al. Large serological survey showing cocirculation of Ebola and Marburg viruses in Gabonese bat populations, and seroprevalence of both viruses in *Rousettus aegyptiacus*. *BMC Infectious Diseases* 2009, 9:159 doi:10.1186/1471-2334-9-159.
21. Woo PCY 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 Virology*, 2012, 3995-4008, doi :10.1128/JVI.06540-11.
22. Cheng VC et al. Severe acute respiratory syndrome coronavirus as an agent of emerging and reemerging infection. *Clin Microbiol* 2007,**20**:660 – 694.
23. Sun RQ et al. Outbreak of porcine epidemic diarrhea in suckling piglets, China. *Emerg Infect Dis*. 2012;**18**:161–3.
24. Gong L et al. A New Bat-HKU2-like Coronavirus in Swine, China, 2017. *Emerg Infect Dis*. 2017, **23**:1607-1609. <https://dx.doi.org/10.3201/eid2309.170915>.
25. Données OMS au 31 décembre 2003.
26. Données OMS novembre 2019.
27. Hu B et al. Discovery of a rich pool of bat SARS-related coronaviruses provides new insights into the origin of SARS *PLoS Pathog* 2017, 13, <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1006698>.
28. Fan Y et al. Bat Coronaviruses in China. *Viruses*, 2019 Mar 2;11(3):210. doi: 10.3390/v11030210. PMID: 30832341; PMCID: PMC646
29. Menachery VD et al. A SARS-like cluster of circulating bat coronaviruses shows potential for human emergence. *Nature Medicine* 2015, **21**:1508-1513.
30. Zhou P et al. A pneumonia outbreak associated with a new coronavirus of probable bat origin. *Nature*, 2020, **579**, 270–273. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2012-7>.
31. Zhengli Shi Z et Hu Z. A review of studies on animal reservoirs of the SARS coronavirus. *Virus Research*, 2008, **133** : 74-87.
32. Guan Y et al. Isolation and characterization of viruses related to the SARS coronavirus from animals in southern China, *Science*, **302**:276-8.
33. Kan B et al. Molecular evolution analysis and geographic investigation of severe acute respiratory syndrome coronavirus-like vi in palm civets at an animal market and on farms. *J Virol*,2005, **79**: 11892-11900.
34. Wang et al. Surveillance on severe acute respiratory syndrome associated coronavirus in animals at a live animal market of Guangzhou in 2004. *Zhonghua Liu Xing Bing Xue Za Zhi*, 2005, 26, 84–87 (cité par 26).
35. Martina BE et al. Virology: SARS virus infection of cats and ferrets. *Nature*, 2003. **425**:915.
36. Glass et al. Mechanisms of host defense following severe acute respiratory syndrome-coronavirus (SARS- CoV) pulmonary infection of mice. *J Immunol*, 2004, **173**:4030-9.
37. Roberts A et al. Aged BALB/c mice as a model for increased severity of severe acute respiratory syndrome in elderly humans. *Vir* 2005, **79** :5833-8. 33.
38. Subbarao K et al. Prior infection and passive transfer of neutralizing antibody prevent replication of severe acute respiratory syndrome coronavirus in the respiratory tract of mice. *J Virol*, 2004,**78**:3572-7.
39. Wentworth DE et al. Mice susceptible to SARS coronavirus. *Emerg Infect Dis*, 2004.**10**:1293-6.
40. Liang L et al. Pathology of guinea pigs experimentally infected with a novel reovirus and coronavirus isolated from SARS patient *DNA Cell Biol*, 2005, **24**:485–490.
41. Roberts A et al. Severe acute respiratory syndrome coronavirus infection of golden Syrian hamsters. *J Virol*, 2005, **79**:503–511.
42. Wong MC et al. Evidence of recombination in coronaviruses implicating pangolin origins of nCoV-2019. bioRxiv. 2020.
43. Xiao K et al. Isolation and Characterization of 2019-nCoV-like Coronavirus from Malayan Pangolins. bioRxiv. 2020:2020.02.17.951335. doi: 10.1101/2020.02.17.951335.
44. ProMed. Covid-19 update (37): China (Hong Kong), animals, dog, preliminary serology negative. Thu 12 Mar 2020. <https://www.info.gov.hk/gia/general/202003/12/P2020031200670.htm>
45. Song HD et al. Cross-host evolution of severe acute respiratory syndrome coronavirus in palm civet and human. *Proc Natl Acad USA*, 2005,**102**:2430-5.
46. Wang M et al. SARS-CoV infection in a restaurant from palm civet. *Emerg Infect Dis*, 2005, **11**:1860-5.
47. Poon, L.L et al. Identification of a novel coronavirus in bats. *J Virol*, 2005, **79** : 2001-9.
48. Tu C et al. Antibodies to SARS coronavirus in civets. *Emerg Infect Dis*, 2004, **10**:2244-8.
49. Graham RL et al. a decade after SARS : strategies for controlling emerging coronaviruses. *Nat Rev Microbiol*, 2013, **11**: 836-848.

51. Wang N et al. Serological Evidence of Bat SARS-Related Coronavirus Infection in Humans, China. *Virologica Sinica* (2018) 33:104
www.virosin.org <https://doi.org/10.1007/s12250-018-0012-7>.
52. <https://www.who.int/dg/speeches/detail/who-director-general-s-opening-remarks-at-the-media-briefing-on-covid-19—11-mai-2020>.
53. Global update: Johns Hopkins CSSE (Center for Systems Science and Engineering) <https://gisanddata.maps.arcgis.com/apps/opsdashboard/index.html#/bda7594740fd40299423467b48e9ecf6>
54. Wu Z et McGoogan JM. Lessons From the Coronavirus Disease 2019 (COVID-19) Outbreak in China. Characteristics of and Import Lessons From the Coronavirus Disease 2019 (COVID-19) Outbreak in China: Summary of a Report of 72 314 Cases From the China Center for Disease Control and Prevention. Published online February 24, 2020., 2020; doi: 10.1001/jama.2020.2648
55. Tang X et al. On the origin and continuing evolution of SARS-CoV-2. *National Science Review*, nwa036, <https://doi.org/10.1093/nsr/nwaa036>
56. Jones KE et al. Global trends in emerging infectious diseases. *Nature*, 2008, **451**:990–993.

1 THOUGHT ON “COVID-19: ORIGINE DE LA ZONOSE ET MODES DE CONTAMINATION”

1. Ping : [Coronavirus - Côté Terres](#)

Les commentaires sont clos

