

УДК 578.832.1:578.432:598.252.1

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ВИРУСОВ ГРИППА А ПТИЦ В ПОПУЛЯЦИЯХ КРЯКВЫ (*ANAS PLATYRHYNCHOS*) МОСКВЫ И МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ: ЗАВИСИМОСТЬ ОТ МИГРАЦИОННОЙ АКТИВНОСТИ

© 2024 г. А. А. Трещалина*, Е. Ф. Родина*, А. С. Гамбарян*, Е. Ю. Боравлева*,
К. В. Авилова**, С. П. Харитонов***, @, К. Е. Литвин***

*Федеральный научный центр исследований и разработки иммунобиологических препаратов им. М.П. Чумакова,
РАН, Москва, 108819 Россия

**Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Москва, 119234 Россия

***Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, 117312 Россия
@e-mail: serpkh@gmail.com

Поступила в редакцию 04.03.2024 г.

После доработки 31.05.2024 г.

Принята к публикации 31.05.2024 г.

Целью данного исследования является выявление биологического разнообразия вирусов гриппа птиц на московских прудах и соотнесение изменения вирусологической картины с особенностями миграции крякв и динамикой численности уток этого вида на водоемах Москвы, попытка объяснения изменений в составе и разнообразии штаммов. В сентябре – ноябре 2008–2023 гг. на берегах городских прудов Москвы и Московской области собирали фекалии кряквы и изолировали из них вирусы гриппа типа А, к которым относятся и вирусы гриппа птиц. Вирусы выделяли стандартным способом путем размножения в куриных эмбрионах. Далее субтипировали изоляты путем ПЦР со специфическими праймерами и проводили секвенирование вирусов гриппа А. В течение 2008–2013 гг. в пробах от крякв преобладали европейские штаммы вирусов, в 2014–2019 гг. – азиатские. Соотнесение этих результатов с изменением миграционной картины у крякв позволяет считать, что европейские штаммы заносились в Московскую область преимущественно из южной Европы, а азиатские стали заноситься из Западной Европы. За исследованный период 2008–2019 гг. наблюдалось снижение числа штаммов вирусов гриппа, выделяемых от крякв на московских прудах. После 2014 года уменьшилась частота и резко упало разнообразие выделяемых вирусов. Причин снижения разнообразия штаммов может быть несколько, в частности – изменение соотношения добытых птиц на весенней и осенней охоте, увеличение численности крякв на зимовках в местах гнездования, а также падение численности озерных чаек, которые тоже являются носителями вирусов гриппа птиц.

Ключевые слова: кряква, *Anas platyrhynchos*, грипп птиц, миграции, Московская область

DOI: 10.31857/S1026347024060146, **EDN:** ujmlbu

Природным резервуаром вируса гриппа А (Articulavirales: *Orthomyxoviridae*, *Alphainfluenzavirus*) являются водоплавающие и околоводные птицы, в первую очередь – утиные. В ходе долгой совместной эволюции со своими хозяевами вирусы приспособились хорошо размножаться, не причиняя вреда инфицированной птице (Webster *et al.*, 1992). В птицах вирусы гриппа А размножаются в эпителиальных клетках нижнего отдела кишечника, вызывают бессимптомную инфекцию и передаются фекально-оральным путем (Olsen *et al.*, 2006). Более знакомые людям вирусы гриппа А, такие как вирусы гриппа

человека, свиней и высокопатогенный грипп кур, являются боковыми тупиковыми эволюционными ветвями, обычно сохраняющимися не более нескольких десятилетий. Однако все эти ветви берут начало из общего источника – пула непатогенных вирусов гриппа водоплавающих диких птиц.

Водоплавающим птицам принадлежит основная роль в поддержании циркуляции вирусов гриппа птиц в природных биоценозах. Кряквы (*Anas platyrhynchos*) являются одним из основных переносчиков этой инфекции. Осенью, во время осеннего перелета, отмечается наибольшее разнообразие

вирусов гриппа у водоплавающих птиц (Munster, Fouchier, 2009; Wille *et al.*, 2018, 2022). Исследования, проведенные на острове Эланд в Швеции, показали, что уровень заражения диких крякв достигает 25% от всех мигрирующих уток этого вида (Latorre-Margalef *et al.*, 2009; Latorre-Margalef, устное сообщение). Во время перелета дикие птицы могут контактировать с домашними и стать источниками инфекций для синантропных видов птиц и млекопитающих. При переходе к новому хозяину может возрасти патогенность вируса. Вирусы гриппа А, адаптированные к курам, вызывают массовые вспышки как в природе, так и в птицеводческих хозяйствах и наносят огромный экономический ущерб промышленному и домашнему птицеводству (Webster *et al.*, 1992; Львов и др., 2008; Шелканов и др., 2018). Помимо птиц, потенциальными хозяевами вирусов гриппа А являются свиньи, лошади и люди (Atanasova *et al.*, 2007; Hofer, 2022). В Великобритании и Китае были случаи заражения человека штаммами H5N1 и H5N6, а в Китае и Камбодже отмечено 15 случаев заражения людей штаммом H9N2 (<http://www.flu.org.cn/en/article-18367.html>). Эпидемиологический надзор за вирусами в дикой природе и в населенных пунктах необходим для поддержания состояния готовности к новым пандемиям.

Городские пруды Москвы и Подмосковья во время осеннего пролета птиц являются местом крупных скоплений кряквы. Они смешиваются с гнездившимися в городе птицами и, вероятно, обмениваются с ними вирусами. Вирусы гриппа А в фекалиях крякв при прохладной погоде могут оставаться живыми неделями и иногда месяцами, а при зимних температурах — в течение всей зимы. Начиная с 2006 года мы проводим мониторинг слабопатогенных вирусов гриппа птиц (LPAI) на Московских прудах. После 2014 года мы отметили изменения в картине состава выделяемых вирусов. Вирусы стали выделяться реже, и упало разнообразие.

По ходу данного исследования стало видно, что с годами изменились пропорции различных штаммов гриппа птиц. В частности, произошел занос нового штамма, тем не менее это не виделось как единственная причина изменения вирусологической картины. В связи с этим решено было попробовать выяснить: не может ли изменение вирусологической картины быть связано с особенностями миграции крякв.

Целью данного исследования являются выявление биологического разнообразия вирусов гриппа птиц на московских прудах, соотнесение изменения вирусологической картины с особенностями миграции крякв и характером зимовки этих уток на водоемах Москвы и попытка таким образом объяснить изменения в составе и разнообразии штаммов. На основании анализа геномов исследовали пути распространения вирусов в дикой природе.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор вирусологических проб

В осенние месяцы 2008–2023 гг. на берегах городских прудов Москвы и области собирали фекалии кряквы и изолировали из них слабопатогенные вирусы гриппа птиц (Боравлева и др., 2012; рис. 1).

Выделение вирусов

Фекалии крякв суспендировали в двойном объеме фосфатно-солевого буфера (ФСБ) с добавлением антибиотиков: 0.4 мг/мл гентамицина, 0.1 мг/мл канамицина, 0.01 мг/мл нистатина и 2% раствора МусоKill АВ (PAA Laboratories GmbH). Суспензию центрифугировали 10 мин при 4 000 об/мин и полученным супернатантом (200 мкл) заражали 10-дневные куриные эмбрионы (КЭ). Аллантоисную жидкость собирали через 48 ч. Пробы, положительные в реакции гемагглютинации, тестировали в иммуноферментном анализе со смесью антисывороток к вирусам гриппа А разных субтипов. Эти реакции надежно дифференцировали вирусы гриппа А и парамиксовирусы. Далее субтипировали изоляты путем ПЦР со специфическими праймерами и проводили секвенирование вирусов гриппа А (Heydarov *et al.*, 2017; Postnikova *et al.*, 2021; Stech *et al.*, 2008). Все изоляты хранятся в коллекции «Федерального научного центра исследований и разработки иммунобиологических препаратов им. М.П. Чумакова РАН» (Москва, Россия). Было собрано около 3646 образцов, из которых выделили 67 штаммов вирусов гриппа. Результаты секвенирования и филогенетический анализ штаммов описаны ранее в работе (Treshchalina *et al.*, 2022).

Учеты зимующих крякв в Москве и области

Ежегодные учеты зимующих водоплавающих птиц в Москве в границах МКАД с 1985 по 2024 гг. проводили силами орнитологов и волонтеров в один день в третье воскресенье января. В каждом учете участвовали одновременно до 80 человек. Учетами охватывали все незамерзающие водоемы города. Было заложено около сорока маршрутов, которые проходили по всем основным местам, где скапливаются зимующие утки: это малые реки, полины и незамерзающие участки нижнего течения Москвы-реки, водосбросы плотин, некоторые пруды и водоемы-охладители ТЭЦ. Подсчитывали видовой состав и количество зимующих птиц на Москве-реке и на внутренних водоемах, число самцов и самок. Для учета птиц в больших скоплениях применяли метод фотофиксации. Собранные данные

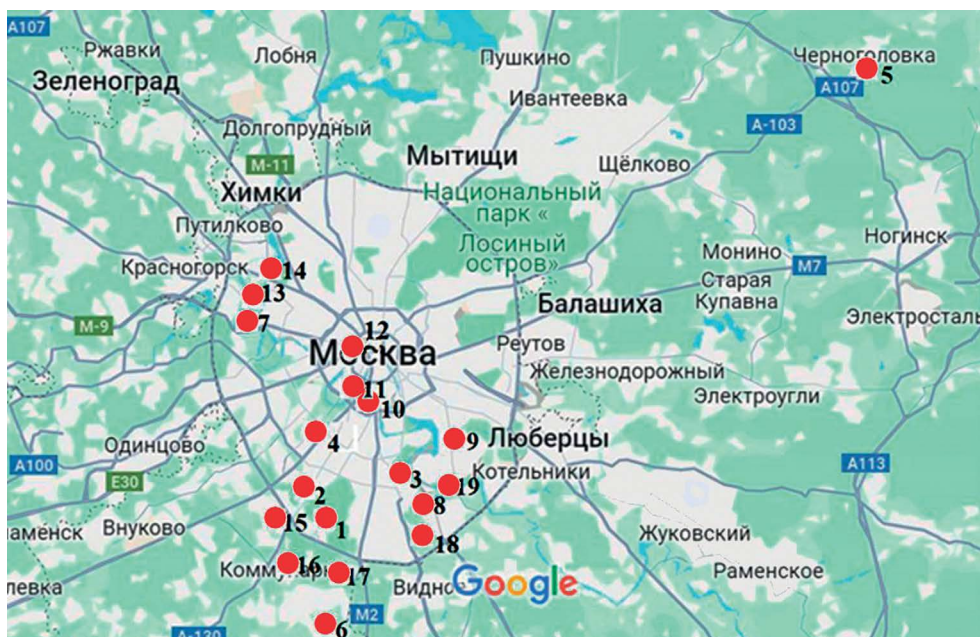


Рис. 1. Места сбора вирусологических проб: 1 – Тропаревский пруд, ландшафтный заказник 55.637005 с.ш., 37.493396 в.д.); 2 – Большой Воронинский пруд, ул. Акад. Бакулева, Теплый Стан (55.643507, 37.484431); 3 – Зюзинская улица (55.666614, 37.577957); 4 – Удальцовские пруды (55.676724, 37.513398); 5 – оз. Южное, Черноголовка (56.001225, 38.386598); 6 – Ватутинки (55.501543, 37.299613); 7 – оз. Бездонное, Серебряный бор (55.778055, 37.427654); 8 – Люблино (55.646767, 37.728469); 9 – Кузьминские пруды, природно-исторический парк Кузьминки (55.692643, 37.777158); 10 – парк им. М. Горького (55.729686, 37.601101); 11 – парковый пруд, усадьба Трубецких (55.727280, 37.577336); 12 – Патриаршие пруды (55.763793, 37.592216); 13 – Большой Строгинский затон (55.798318, 37.430507); 14 – Ивановские пруды, парк Покровское-Стрешнево (55.819318, 37.480975); 15 – Мосрентген (55.615881, 37.473957); 16 – пруд Школьный, Коммунарка (55.571580, 37.479497); 17 – Южное Бутово (55.531552° 37.506919); 18 – Царицынские пруды, Природно-исторический парк Царицыно (55.627776, 37.686130); 19 – Братеево (55.630818, 37.722266).

объединяли в единый массив, который служил базой для анализа динамики численности видов и популяций (Авилова, 2023). В Московской области учеты проводили только на незамерзающем русле Москвы-реки. В данном сообщении использованы результаты за 2005–2021 гг.

Анализ пространственных характеристик миграции крякв

Для описания миграции крякв использовались данные по возвратам колец из базы данных Научно-информационного Центра кольцевания птиц ИПЭЭ РАН. Рассмотрен период 2005–2023 гг. Выбор 2005 г. как первого года анализа связан с тем, что проблема гриппа птиц в нашей стране существует с 2005 г. (Львов и др., 2008). Поскольку работа по сбору проб проводилась в Москве и Московской области, рассматриваются только миграции уток с тех зимовок, откуда кряквы, судя по данным кольцевания, попадают в сезон размножения в Московскую область, то есть с европейских зимовок и зимовок Причерноморья и юга Европейской России (Kharitonov *et al.*, 2024).

Всего по указанным регионам для 2005–2023 гг. в базе данных имеется 583 возврата крякв. Поскольку большинство крякв попадают в Московскую область с европейских зимовок, в большинстве анализов использованы данные именно по этим зимовкам, то есть по кряквам, окольцованным западнее 30° в.д.: таковых возвратов за указанный период было 408. Возвраты обрабатывались как картографически при помощи программы MapInfo различных версий, так и статистически при помощи различных программ: 1) для выяснения достоверности различия мест кольцевания и мест встреч крякв в разные годы использовался метод пространственной статистики – тест Мардиа (Mardia, 1967) с коррекцией Робсона (Robson, 1968), компьютерная программа для этого теста написана Джеймсом Хайнсом в 1987 г. и скорректирована С.П. Харитоновым в 1998 году (Hines, Kharitonov, 1998); 2) факторный анализ возвратов колец проводился в программе Statistica-10, StatSoft Corp.; 3) для сравнения выборочных долей применялся критерий Стюдента с поправкой на неодинаковость выборок.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Встречаемость различных штаммов вирусов гриппа птиц

Географическое происхождение московских вирусов. Юго-Восточная Азия и Северо-Западная Европа являются двумя зонами активной циркуляции вирусов гриппа птиц. Для рассмотрения происхождения вирусов, выделенных в Москве, сначала уточним используемые в статье географические границы Европы и Азии. Границу между Европой и Азией определяем согласно Большой Российской Энциклопедии: по Уралу, Кумо-Манычской впадине и Керченскому проливу (Романова и др. 2004). Мы также придерживаемся этого разделения (Kharitonov *et al.*, 2024).

Гены вирусов гриппа, выделенных от московских крякв, относятся как к европейским эволюционным линиям, так и к азиатским. Так как благодаря непрерывной реассортации геном вирусов гриппа диких птиц очень неустойчив, оценку географического происхождения проводили для каждого гена независимо. Например, у изолята duck/Moscow/3806/2009 для генов PB2 и PB1 близкородственные гены обнаруживались у азиатских вирусов, а для других генов — у европейских вирусов. Можно заключить, что штамм duck/Moscow/3806/2009 появился в результате реассортации при одновременном заражении утки двумя вирусами: европейским и азиатским.

До 2013 года московские изоляты в основном относились к европейским эволюционным линиям. После 2013 года количество вирусов европейского происхождения снижается, начинают доминировать вирусы исходно азиатских эволюционных линий (рис. 2). Это связано с тем, что вирусы исходно

азиатских эволюционных линий начинают циркулировать в Европе и вытесняют европейские линии (Treshchalina *et al.*, 2022).

Для уточнения территорий, откуда попадают вирусы в Москву, мы исследовали географию обнаружения вирусов гриппа, близкородственных Московским изолятам. Для этого мы собрали в базе данных геномов вирусов гриппа (the Global Initiative on Sharing All Influenza Data (GISAID)) (Shu *et al.*, 2017) все вирусы, имеющие процент нуклеотидных отличий менее 1% для генов PB2, PB1, PA, HA, NP и NA в сравнении с московскими изолятами, идентифицировали места выделения этих вирусов и подсчитали число вирусов из разных регионов (табл. 1).

Больше всего близкородственных вирусов обнаруживалось в Нидерландах и Швеции. С другой стороны, ряд вирусов близок к монгольским и китайским изолятам. После 2014 г. число близкородственных вирусов из Азии, которое и раньше было невысоким, практически не изменилось. В то же время число близкородственных вирусов из Европы значительно снижается с 2014 г. До 2014 г. московские изоляты по всем генам были близкородственными большому количеству штаммов Европы и Кавказа, т.е. между ними и Москвой происходил активный обмен вирусами гриппа. Так как вирусы перемещаются только вместе со своим хозяином, то отслеживание территорий, где выделялись ближайшие родственники московских вирусов, говорит о путях перемещения уток, инфицированных этими вирусами. Зараженные утки выделяют вирус в воду в течение одной-двух недель, но в водоеме вирус сохраняется живым до следующего года. Весь путь осеннего пролета уток — это цепь водоемов, куда выделяется вирус и где происходит заражение,

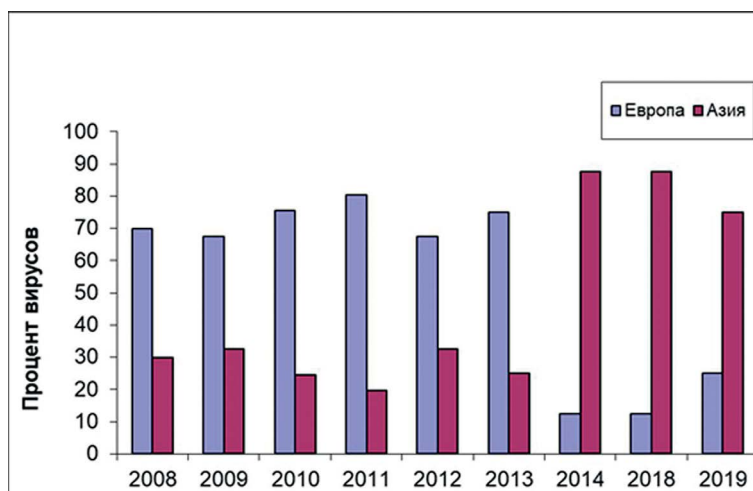


Рис. 2. Динамика географического происхождения генов близкородственных вирусов, выделенным в Москве в 2008–2019 гг.

Таблица 1. Среднее количество близкородственных вирусов из Европы и Азии за 2006–2014 и 2015–2021 годы

Регион	период	Сегмент генома					
		PB2	PB1	PA	HA	NP	NA
Европа	2006–2014	3.61	3.15	4.48	3.67	6.15	4.55
	2015–2021	0.17	0.33	0.06	0.17	0.25	0.67
	<i>p</i> -value*	<i>p</i> < 0.01	<i>p</i> < 0.01	<i>p</i> < 0.001	<i>p</i> < 0.01	<i>p</i> < 0.001	<i>p</i> < 0.01
Азия	2006–2014	1.36	0.00	0.00	0.00	0.18	0.06
	2015–2021	0.00	0.08	0.17	0.00	0.25	0.17
	<i>p</i> -value*	<i>p</i> > 0.05	<i>p</i> > 0.05	<i>p</i> > 0.05	<i>p</i> > 0.05	<i>p</i> > 0.05	<i>p</i> > 0.05

Примечание. *Уровень значимости отличий рассчитан на основе t-критерия Стьюдента.

в первую очередь молоди, так как практически все взрослые утки – иммунные (Webster *et al.*, 1992).

Если сузить набор анализируемых родственных вирусов и рассматривать только тех из них, которые имеют менее пяти нуклеотидных отличий на ген, то мы получим выборку штаммов, имеющих общего предка с московским изолятом в данном сезоне. Различия именно такого порядка мы наблюдали среди вирусов, выделенных в одном московском пруду в один сезон. Подобный анализ показал, что такие варианты вируса гриппа А в первую очередь обнаруживались в Нидерландах и Швеции, реже – в Бельгии, Италии, Грузии и Украине (Treshchalina *et al.*, 2022).

Динамика выделения вирусов по годам. Количество и состав выделяемых вирусов резко варьировал по годам (табл. 2). Так, с 2006 по 2015 год из 1846 собранных образцов выделили 40 генетических вариантов вирусов, в то время как с 2016 по 2023 год из 1800 образцов – только 10. До 2014 года в каждый сезон выделяли несколько субтипов вируса гриппа птиц, причем близкородственное совпадение по всем генам встречалось редко, а в 2015, 2018, 2019, 2021 и в 2022 годах выделили по 2–4 вируса, практически идентичных по всем генам (по 0–4 отличия на весь геном). То есть, наблюдалось снижение распространенности вирусов, и уменьшение разнообразия выделяемых вирусов.

До 2014 года в каждый сезон выделяли несколько субтипов вируса гриппа А птиц, причем близкородственное совпадение по всем генам встречалось редко, но после 2014 года картина изменилась. Вирусы стали выделяться реже, и еще резче упало разнообразие выделяемых вирусов (рис. 3).

Численность зимующих крякв в Москве и области

В России и во всей Европе все чаще утки переходят к оседлости, оставаясь зимовать на незамерзающих водоемах и кормиться за счет горожан, которые активно подкармливают зимующих крякв.

Таких мест с изменением климата и развитием городов становится все больше (Viksne *et al.*, 2010; Авилова, Полежанкина, 2023). Зимовки кряквы в городе приурочены к свободным ото льда прудам и рекам на рекреационных территориях и в других часто посещаемых людьми местах, где утки получают регулярную подкормку. В Москве ежегодно образуется более 30 незамерзающих акваторий, пригодных для зимовок водоплавающих птиц. Численность зимующих на водоемах города крякв обычно стабилизируется в ноябре и почти без изменений поддерживается до марта, когда кряквы начинают покидать город, за исключением птиц, гнездящихся в его границах. Зимой общая численность крякв росла в городе ($r = 0.88$; $P < 0.05$; $N = 17$) с конца 1990-х гг. и к 2021 г. достигла 31.2 тысячи птиц, а численность на внутренних водных объектах (прудах и малых реках) – 22.0 тысяч, $r = 0.82$; $P < 0.05$; $N = 17$. На Москве-реке численность в городе незначимо росла, а в Московской области незначимо снижалась (табл. 3).

Пространственное распределение возвратов колец от крякв, прилетающих в сезон размножения в Москву и Московскую область

Поскольку в районах западнее Урала нет возвратов колец от крякв, окольцованных восточнее Урала, для рассмотрения пространственного распределения возвратов за период 2005–2023 гг. взяты возвраты от птиц, окольцованных западнее 60° в. д. При этом весь период рассмотрения логично разбить на четыре: 2005–2007 гг. – до начала массового сбора проб на московских водоемах, 2008–2013 гг. – период, когда доминировали европейские штаммы слабопатогенной формы вируса гриппа А (LPAI), 2014–2019 гг. – период, когда доминировали азиатские штаммы LPAI (рис. 2), 2020–2023 гг. – оставшийся до настоящего времени период, данные по которому здесь не приводятся, поскольку не было сбора проб в этот период, в частности из-за карантина по КОВИД-19, введенного в 2020 г.

Таблица 2. Выделение вирусов гриппа А из фекалий птиц, собранных на берегах прудов в Москве и Московской области

Год	№ вод.*	Число проб	Изол**	Ген.***	Субтипы ВГ
2006	1	15	1	1	H6N2 (1)
2008	1	193	4	4	H3N1 (2); H4N6 (1); H11N9 (1)
2009	1	151	5	5	H3N8 (1); H4N6 (3); H6N2 (1)
2010	1	441	7	7	H3N8 (3); H3N6 (1); H5N3 (2); H6N2 (1)
2011	1	360	15	>11	H3N8 (5); H3N2 (1); H4N6 (5); н.с.(4)
2011	2	25	0	0	
2012	2	79	2	1	H4N6 (2)
2012	3	120	5	5	H3N8 (2); H4N6 (3)
2013	1	126	3	3	H1N1 (1); H5N3 (2)
2013	15	4	0	0	
2014	1	86	1	1	H3N8 (1)
2014	2	60	0	0	
2015	1	190	4	2	H3N6 (4)
2016	1	115	0	0	
2018	1	90	0	0	
2018	2	290	2	1	H1N2 (2)
2018	17	14	0	0	
2019	1	180	2	1	H1N1 (2)
2019	4	39	1	1	H11N6 (1)
2019	2	80	0	0	
2019	13	42	0	0	
2019	16	12	0	0	
2019	18	10	0	0	
2021	1	114	1	1	H3N2 (1)
2021	5	98	2	1	H3N8 (2)
2022	1	98	1	1	
2022	5	290	5	2	
2022	7	37	4	1	H3N8 (4)
2022	3	6	0	0	
2022	14	12	0	0	
2022	9	33	0	0	
2022	19	21	0	0	
2022	8	15	0	0	
2022	10	13	0	0	
2022	12	27	0	0	
2023	6	36	2	1	H11Nx (2)
2023	1	58	0	0	
2023	2	43	0	0	
2023	5	3	0	0	
2023	11	24	0	0	

Примечание. № вод.* – номер водоема (см. рис. 1). Изол** – число изолятов вирусов гриппа. Ген.*** – число различающихся генотипов. Вирусы, близкородственные по всем генам, считаются за один.

Изменение картины миграций крякв в течение всего рассматриваемого периода (рис. 4). В 2005–2007 гг. и 2008–2013 гг., кроме большого числа возвратов из западной и восточной Европы имеется значительное число возвратов из южной

Европы (Испании, Италии и Греции). Для периода 2005–2007 гг. имеются четыре таких возврата – два из северной Италии, два – из восточной Греции (рис. 4а). Для периода 2008–2013 гг. имеется 11 таких возвратов: один из Португалии, 5 из южной

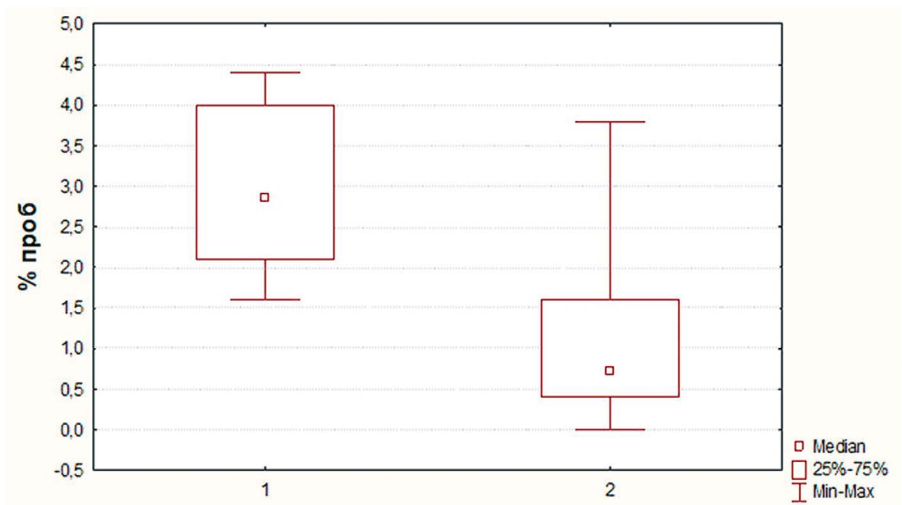


Рис. 3. Доля проб, содержащих вирус гриппа А, за 2008–2013 гг. (1) и за 2014–2021 гг. (2) в общей выборке, $p < 0.05$.

Италии и 5 из восточной Греции (рис. 4б). Кроме того, в период 2008–2013 гг. значительно восточнее Московской области охотниками получено два возврата с южной Украины и один возврат из Турции (рис. 4 В). В 2014–2019 гг. уже меньше возвратов из южной Европы (6 возвратов), фактически только два попадают непосредственно в Московскую область (рис. 4в). При этом становится больше возвратов с южной Украины, но все они попадают

восточнее Московской области. В 2020–2023 гг. возвраты из южной Европы уже отсутствуют полностью, а возвраты с южной Украины, юга России и Турции уже достигают непосредственно Московской области (рис. 4г). Таким образом, идет прогрессирующее изменение картины возвратов с годами (рис. 4). Чтобы убедиться, что это реальная тенденция, а не случайная картина, необходимо привести статистические

Таблица 3. Численность зимующих крякв в Москве в третье воскресенье января с 2005 по 2021 гг.

Год	Общая численность в Москве	Внутренние* водоемы г. Москвы	Москва-река, город Москва	Москва-река, Московская область**
2005	12823	8507	4316	1570
2006	10033	8447	1586	1050
2007	15373	10526	5117	1885
2008	20596	14150	6446	2950
2009	23382	17861	5521	3650
2010	23076	17701	5375	1800
2011	22250	17666	4584	2410
2012	17142	11435	5707	650
2013	21965	16525	5440	710
2014	24108	15483	8625	1570
2015	28122	21468	6654	1880
2016	29715	22705	7010	1630
2017	28803	23511	5292	1872
2018	27237	19859	7378	705
2019	28853	22962	5891	1738
2020	27640	18556	9084	2441
2021	31181	22026	9155	2513

Примечание *Внутренние водоемы – малые реки и не замерзшие участки прудов. ** Данные В.А. Зубакина с соавторами (Зубакин и др., 2021 и личные сообщения).

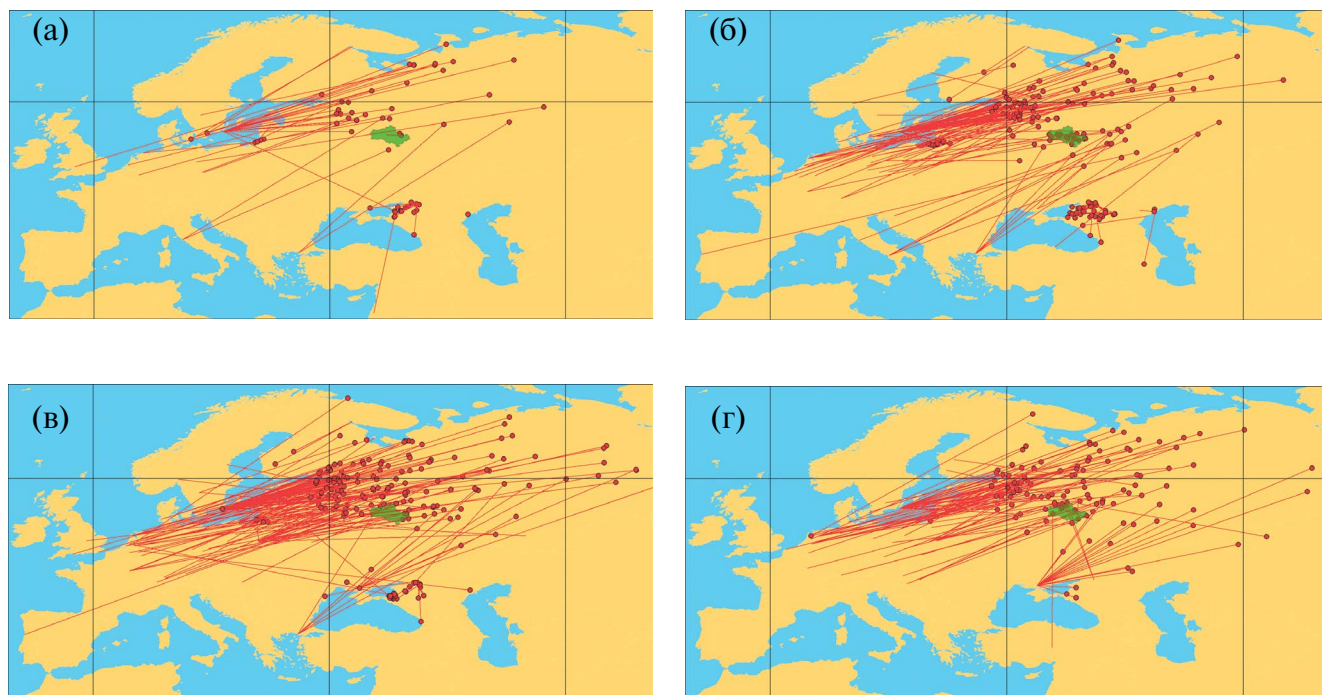


Рис. 4. Распределение возвратов крякв, окольцованных западнее 60° в.д. а — 2005–2007 гг., б — 2008–2013 гг., в — 2014–2019 гг., г — 2020–2023 гг. Каждая красная линия обозначает один возврат кольца кряквы, линии начинаются в точке кольцевания птицы, оканчиваются красным кружком — местом встречи птицы. Многоугольник, залитый зеленым, — Московская область.

доказательства. Для этого мы ограничимся птицами, окольцованными в Европе за пределами России, рассматривать будем весь период до 2023 г., поскольку изменения картины миграций у крякв с Европейских зимовок происходили и после 2019 г.

Статистический анализ 408 возвратов от птиц, окольцованных в Европе за пределами России за период до 2023 г., показал достоверное или почти достоверное (по порогу $P < 0.1$ и близко к $P < 0.05$) смещение областей возвратов в России к северо-востоку произошло от 2011 к 2014 г. (табл. 4) Достоверное смещение областей европейских зимовок к северо-западу (“подтянулись за местами встреч”) от 2016 к 2019 гг. (табл. 4). Дистанция от места кольцевания до места встречи достоверно изменилась от 2014 (1794.4 ± 151.4 км, $N = 19$) к 2015 (1390.6 ± 132.3 км, $N = 25$) гг.; $t = 2.008$, $P = 0.0516$. Достоверное изменение среднего азимута от места кольцевания по направлению к месту встречи произошло между 2011 ($82.96^\circ \pm 7.55^\circ$, $N = 21$) и 2012 ($61.85^\circ \pm 5.17^\circ$, $N = 19$) гг.; $t = 2.305$, $P = 0.0273$.

На основании результатов вышеприведенного анализа можно предварительно заключить, что картина миграции крякв менялась в период 2011–2019 гг., и момент наблюдаемой смены штаммов гриппа птиц (от 2013 к 2014 гг.) с преимущественно европейских на преимущественно азиатские (рис. 2)

попадает в этот интервал. Поскольку результаты теста Мардиа (табл. 4) и сравнений дистанций и азимутов получились довольно разнородными, необходимо провести дополнительный факторный анализ.

Для проведения факторного анализа выбирали только независимые переменные, а также дистанцию и азимут, которые являются переменными, зависимыми от широты и долготы кольцевания и встречи, однако, выбранные для рассмотрения без переменных, обозначающих указанные координаты, могут играть роль независимых переменных, включающих в себя эти координаты (табл. 5).

Главный вывод из результатов факторного анализа: на картину возвратов сезонность не влияет, поскольку юлианская дата нигде не существенна, но влияет календарная дата, что фактически означает года кольцевания и встреч (что мы получили и при анализах по тесту Мардиа). Существенное влияние оказывает широта встречи и широта кольцевания, что существенно отражается также в величине дистанции и азимута.

Наконец, сравним долю возвратов птиц, окольцованных в южной Европе (южнее 45° широты), в общем количестве возвратов с европейских зимовок. За период 2005–2013 гг. имеется 15 возвратов из южной Европы из 160 полученных за эти годы возвратов, за 2014–2023 — 6 таких возвратов из 248.

Таблица 4. Результаты сравнения областей зимовок (места кольцевания) и областей гнездования и миграции в России (места встреч) в разные периоды по тесту Мардиа (приведены только случаи, когда имело место достоверная ($P < 0.05$) или почти достоверная ($P < 0.1$) разница между центрами рассматриваемых районов)

Сравниваемые области	Период (годы)	Число возвратов	Координаты центра района (широта, долгота)	Показатели достоверности
Области гнездования и миграции	2005–2011	118	58°58', 35°14'	$\chi^2 = 5.40, df = 2, P = 0.0672$
	2012–2023	290	59°26', 37°08'	
	2005–2012	137	58°55', 35°21'	$\chi^2 = 5.31, df = 2, P = 0.07$
	2013–2024	271	59°29', 37°13'	
	2005–2013	160	59°07', 35°33'	$\chi^2 = 5.54, df = 2, P = 0.0628$
	2014–2023	248	59°25', 37°16'	
Области зимовок	2005–2016	227	53°17', 15°09'	$\chi^2 = 6.18, df = 2, P = 0.0456$
	2017–2023	181	53°47', 14°43'	
	2005–2017	263	53°21', 14°57'	$\chi^2 = 9.42, df = 2, P = 0.009$
	2018–2023	145	53°47', 14°59'	
	2005–2018	285	53°21', 15°05'	$\chi^2 = 5.30, df = 2, P = 0.0707$
	2019–2023	123	53°52', 14°40'	

Таблица 5. Результаты факторного анализа возвратов (факторные нагрузки)

Использованные переменные	Первая главная компонента	Вторая главная компонента
Календарная дата кольцевания	–0.921111	–0.216962
Широта места кольцевания	0.001829	0.193771
Долгота места кольцевания	0.073732	–0.236059
Широта места встречи	–0.232650	0.862046
Долгота места встречи	–0.270845	0.653117
Календарная дата встречи	–0.918740	–0.211871
Юлианская дата кольцевания	0.246161	–0.296306
Широта места кольцевания	0.216905	–0.876832
Долгота места кольцевания	–0.173535	–0.396077
Широта места встречи	0.883546	–0.143412
Долгота места встречи	0.649814	0.486777
Юлианская дата встречи	–0.301574	–0.015890
Календарная дата кольцевания	–0.935999	0.145594
Дистанция от места кольцевания до места встречи	–0.173302	–0.776137
Азимут от места кольцевания по направлению к месту встречи	0.246572	0.752688
Календарная дата встречи	–0.923859	0.198971
Юлианская дата кольцевания	0.200625	0.654951
Дистанция от места кольцевания до места встречи	0.588438	–0.615543
Азимут от места кольцевания по направлению к месту встречи	–0.822451	0.033336
Юлианская дата встречи	–0.528897	0.488236

Примечание. Жирным шрифтом выделены существенные факторные нагрузки (в случае, если нагрузка больше 0.7).

Разница между долями по критерию Стьюдента для выборочных долей для неодинаковых выборок (Лакин, 1990) достоверна: $t = 3.1044753, P = 0.002$. За период 2005–2014 гг. имеется 18 возвратов из южной Европы из 178 полученных за эти годы

возвратов, за 2015–2023 – 3 таких возврата из 230. Разница также достоверна: $t = 3.99, P = 0.0001$. Результаты подтверждают полученное ранее: на рубеже 2013–2015 гг. произошло изменение картины миграций крякв: утки стали использовать зимовки,

расположенные к северо-западу от прежних, и стали прилетать на более северо-западные зимовки. Следует также подчеркнуть, что здесь нам важен сам факт изменения картины миграций, поскольку это ожидаемо связано с картиной изменения состава штаммов гриппа птиц, носимых кряквами.

В плане изменения картины миграций было бы полезно посмотреть динамику численности зимующих крякв в разных частях Европы. Однако, к сожалению, по крякве такие данные крайне скудны и мало чем могут помочь. По численности этого вида есть общая экспертная оценка для Европы: 1 600 000 особей, численность стабильна. В пределах этой общей стабильной численности отмечены некоторые изменения численности на зимовках, по данным учетов в Греции, Болгарии, Румынии и Албании доля крякв от общей их численности на зимовках в этих странах между 2009 и 2018 гг. сократилась с 3% до 1% (wpp.wetlands.org/explore, Species Mallard *Anas platyrhynchos*). Подобные сведения вполне согласуются с полученным здесь результатом на основе данных кольцевания: кряквы постепенно уходят с зимовок южной Европы.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Вероятные причины смены состава штаммов с европейских на азиатские с 2014 г.

В период 2005–2013 гг. в Московскую область с европейских зимовок летели кряквы преимущественно к юго-западу от нее, а в 2014–2023 гг. — преимущественно к северо-западу.

В 2008–2013 г. европейские штаммы вируса могли попадать в Московскую область преимущественно из южной Европы. Начиная с 2014 г. в пробах из Московской области стали доминировать азиатские штаммы гриппа птиц. Очевидно, были многократные заносы азиатских штаммов в Европу (Verhagen *et al.*, 2015; Marchenko *et al.*, 2015; Щелканов и др., 2016; Kharitonov, 2021). Если учесть вышеописанную картину изменения миграций крякв, то получается, что начиная с 2014 г. азиатские штаммы LPAIV попадают в Московскую область не из Азии, а с зимовок в западной Европе. Именно в западной Европе в последнее время стало много вирусов исходно азиатских эволюционных линий (табл. 1, Verhagen *et al.*, 2015; Postnikova *et al.*, 2021; Treshchalina *et al.*, 2022).

Кроме того, отмечено, что в последние годы в Московской области и ее окрестностях появляется все больше крякв с зимовок, расположенных в южном по отношению к Московской области направлении. Необходимо отметить, что, если эта тенденция реальна, в ближайшие годы можно ожидать нарастания в Московской области крякв

из южной Украины, Ставропольского и Краснодарского краев, южного Причерноморья вместе со специфичными для них штаммами вируса гриппа птиц.

Вероятные причины уменьшения разнообразия штаммов вирусов гриппа птиц с годами

Соотношение весенних и осенних возвратов крякв вкуче с нарастанием численности на зимовках в Москве и области. Численность крякв на зимовках в городах, в частности в Москве, растет (Авилова, Полежанкина, 2023). Теоретически, прирост численности крякв должен увеличивать число контактов, что должно увеличивать разнообразие штаммов, но этого не происходит, а происходит наоборот. Кряквы стали меньше мигрировать, а значит, возможно, меньше контактировать с другими видами-переносчиками. Число других видов уток на зимовках тоже растет (Авилова, 2023).

Для того чтобы попытаться понять причины уменьшения разнообразия штаммов вирусов, необходимо сравнить отношение чисел весенних и осенних возвратов в рассматриваемые в данном сообщении периоды (табл. 6).

В период 2005–2023 доля крякв, добытых осенью, резко уменьшается, а весной возрастает. Если в 2005–2007 большая доля добывалась осенью, то в 2022–2023 — весной. При этом за тот же период разнообразие штаммов на московских прудах с годами уменьшается. При этом известно, что кряквы, зараженные даже LPAI, находятся в худшем физическом состоянии, чем незараженные особи (Latorre-Margalef *et al.*, 2009). Поскольку основные возвраты крякв — это добыча охотников, можно предположить, что может происходить все большее изъятие охотниками носителей гриппа весной.

Число возвратов крякв в 2019–2023 гг. меньше, чем в 2008–2018. Возможно, это свидетельствует о том, что в 2008–2018 годы осенью через Москву и область пролетало больше уток, чем в последующие годы. При этом с годами сильно возрастает число зимующих в Москве крякв (табл. 3). Это может говорить об уменьшающейся доле птиц, мигрирующих через Московскую область, что уменьшает контакты крякв с носителями гриппа птиц на зимовках. Такое положение, возможно, является еще одной причиной уменьшения разнообразия штаммов.

Возможное влияние снижения численности озерных чаек (*Larus ridibundus*) в Москве. Озерные чайки могут инфицироваться и разносить вирусы гриппа А (Arnal *et al.*, 2015). В период 2006–2024 численность озерных чаек, по данным зимних учетов, в Москве колеблется в пределах 15–130 особей и не имеет видимых тенденций изменения численности. Однако количество чаек, гнездящихся на московских водоемах, уменьшается (Зубакин, 2018). В 2000-е годы

Таблица 6. Соотношение возвратов крякв, добытых весной (до июня включительно) и осенью (от июля включительно и далее)

Годы	Число возвратов весной	Число возвратов осенью	Соотношение возвратов весна/осень
2005–2007	25	40	0.625
2008–2013	133	79	1.684
2014–2018	113	76	1.487
2019	29	11	2.636
2020	15	10	1.5
2021	27	13	2.077
2022–2023	54	13	4.154

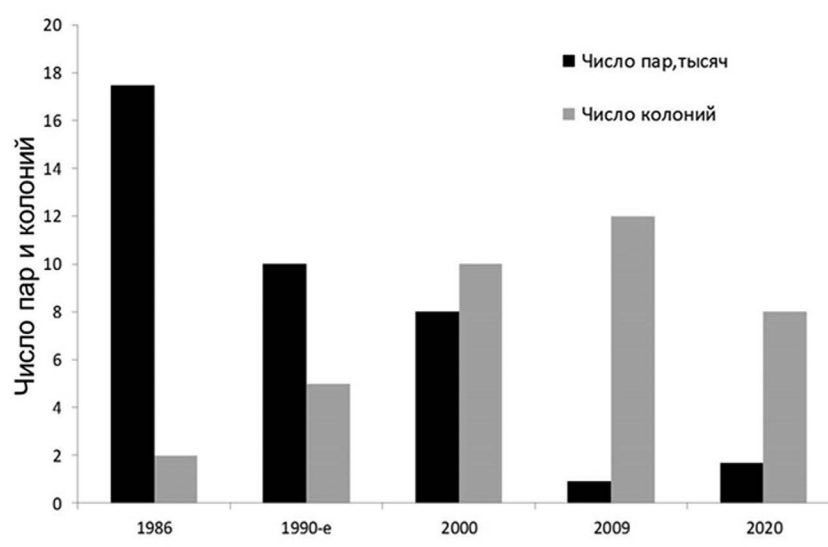
вокруг Москвы существовал ряд свалок бытового мусора, которые постепенно ликвидировались (Харитонов, 1983; Зубакин, 2018). В последние полтора десятилетия по мере ликвидации свалок общая численность озерных чаек в Москве резко сократилась, а число колоний увеличилось (рис. 5). Период падения численности озерных чаек совпадает с периодом падения разнообразия штаммов вирусов крякв, что позволяет предполагать причинно-следственную связь этих явлений. Колонии чаек, даже крупные, занимают небольшую площадь, основные контакты с утками, которые в колониях не гнездятся, происходят вне колоний. При падении численности плотность размещения чаек вне колонии, в том числе во внегнездовое время, тоже уменьшается, а с ней – и вероятность контактов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За период исследований (2006–2019 гг.) наблюдалось снижение числа штаммов вирусов гриппа,

выделяемых от крякв на московских прудах. После 2014 года уменьшилась частота и резко упало разнообразие выделяемых вирусов. Наметилась тенденция преобладания вирусов азиатского происхождения над европейскими, преобладавшими ранее. Причиной такой смены с большой долей вероятности стало изменение картины миграции крякв. В Московской области в этот период значительно уменьшилось число крякв, прибывающих с южно-европейских зимовок, но сохранилось число прибывающих с западноевропейских. На западноевропейские зимовки в весенне-летне-осенний сезон 2014 г. был занесен азиатский штамм гриппа H5N8, поэтому в дальнейшем они стали источником азиатских штаммов у крякв Московского региона.

Уменьшение разнообразия штаммов вируса после 2014 г. объяснить значительно труднее. Причин этого может быть несколько: 1) смещение основной добычи крякв охотниками с осени на весну и добывание инфицированных особей еще на весеннем пролете; 2) рост численности оседлых крякв, отказавшихся от сезонных миграций, отчего уменьшилось

**Рис. 5.** Примерная численность и структура населения озерных чаек в Москве за период 1986–2020 гг. с привлечением данных В.А. Зубакина, Г.С. Еремкина и И.М. Панфиловой (Авилова, 2022).

число их межпопуляционных контактов на европейских зимовках; 3) снижение численности гнездящихся озерных чаек, которые тоже являются резервуаром вируса гриппа птиц.

В последние годы в Московской области и ее окрестностях появляется все больше крикв с зимовок, расположенных в южном по отношению к Московской области направлении. Если эта тенденция продолжится, в ближайшие годы можно ожидать нарастания в Московской области числа крикв с зимовок, расположенных в южной Украине, Ставропольском и Краснодарском краях, южном Причерноморье, а может быть — и в восточном Средиземноморье, вместе со специфичными для них штаммами вируса гриппа птиц.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа поддержана стандартным институциональным финансированием. Не было использовано финансирования от внешних грантов.

ЭТИЧЕСКОЕ ОДОБРЕНИЕ И СОГЛАСИЕ

Исследование проводилось в рамках общепринятых этических норм. Отловы и добыча животных для целей данного исследования не производились.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной публикации заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

ЛИТЕРАТУРА

- Авилова К.В. Структура и динамика численности городской популяции хохлатой чернети (*Aythya fuligula*, Anseriformes, Anatidae) в Москве // Зоол. журн. 2022. Т. 101. № 11. С. 1255–1267. DOI: 10.31857/S0044513422090033.
- Авилова К.В. Результаты многолетнего мониторинга видового состава и численности зимующих в Москве водоплавающих птиц // Мониторинг птиц в России. 2023. Т. 2. Ред. М.В. Калякин, О.В. Волцит. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 4–22.
- Авилова К.В., Полежанкина П.Г. Зимовки водоплавающих птиц в городах умеренного климатического пояса и определяющие их факторы // Докл. РАН. Науки о жизни. 2023. Т. 510. С. 273–277. DOI: 10.31857/S2686738922601060.
- Боравлева Е.Ю., Ломакина Н.Ф., Гамбарян А.С. Выделение вирусов гриппа А от птиц на водоемах Москвы // Казарка. Бюлл. Рабочей группы по гусеобразным Северной Евразии. 2012. № 15–2. С. 13–28.
- Зубакин В.А. Урбанизированная популяция озерных чаек города Москвы и ближнего Подмоскovie: история и закономерности формирования пространственной структуры // Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Материалы Всероссийской конференции, посвященной 120-летию со дня рождения Г.П. Дементьева. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2018. С. 169–175.
- Зубакин В.А., Шведко М.А., Еремкин Г.С., Антоновский Т.Р., Бащинская С.В., Бондарева Н.А., Бугаев В.В., Булатова Ю.В., Виноградова Н.Г., Воронцов Д.А., Голышев Д.С., Губина Л.Н., Давыдов Д.В., Данилина Т.И., Диментова Е.А., Жеглов А.А., Жеглова П.А., Иванов А.И., Ивановский К.В., Карашук О.А., Конюхов Н.Б., Краснова Е.Д., Кулыгина Н.К., Лалак У.В., Логинов Ф.В., Макарова Е.Ю., Мардашова М.В., Мелихова Е.В., Морковин А.Б., Никонорова М.Е., Новиков О.В., Пахлеванова А.Б., Сапункова Н.Ю., Скачков С.А., Шамин М.С., Шамина К.Ю., Абрамичева П., Авдеев В.П., Боголюбов А.С., Борзенко А.В., Брохович Е.Н., Буйволов Ю.А., Григорьева Н.А., Дворянникова Д., Дуляков А.В., Зайцева С.В., Зоз М.Ю., Иванова М.В., Куенко В., Клочков К.Н., Кудрявцева Е.И., Ледечев П.В., Ляпнева О.В., Марченко Е.А., Новикова А.Г., Орлова Е.Ю., Поповкина А.Б., Ройзман Н.Е., Савишкина Ю.С., Сапронова А.А., Сомова И.В., Сонин С.В., Сосновская О., Степанова В.В., Тиунов Н.А., Тиунова М.В., Третьякова И.С., Турская Т.Б. Результаты учета водоплавающих и околоводных птиц на реках Москве и Оке в столице и Подмоскovie в зимний сезон 2020/2021 г. // Московка. Новости программы “Птицы Москвы и Подмоскovie”, 2021. вып. 33. С. 9–33.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. 1990. М.: Высшая школа, 352 с.
- Львов Д.К., Щелканов М.Ю., Прилипов А.Г., Дерябин П.Г., Федякина И.Т., Галкина И.В., Киреев Д.Е., Фролов А.В., Аканина Д.С., Усачева О.В., Шляпкина О.В., Поглазов А.Б., Морозова Т.Н., Прошина Е.С., Гребенникова Т.В., Забережный А.Д., Яковлев С.С., Щербакова Л.О., Шаповалов А.В., Жалин М.В., Руденко В.П., Пичуев А.Е., Литвин К.Е., Варкентин А.В., Стешенко В.В., Харитонов С.П., Самохвалов Е.И., Альховский С.В., Алипер Т.И., Мартыновченко В.В., Лысенко С.Н., Власов Н.А., Непоклонов Е.А. Расшифровка эпизоотической вспышки среди диких и домашних птиц на юге европейской части России в декабре 2007 г. // Вопросы вирусологии. 2008. Т. 53. № 4. С. 18–23.
- Романова Э.П., Никишин А.М., Тишков А.А., Мартынова М.Ю. Европа // Большая российская энциклопедия: 2004–2017. [в 35 т.] / гл. ред. Ю.С. Осипов. — М.: Большая российская энциклопедия, 2004–2017. <https://old.bigenc.ru/geography/text/4025468>.

- Харитонов С.П. Индивидуальное использование мест кормежки озерными чайками (*Larus ridibundus*) // Зоол. Журн. 1983. Т. 62. № 5. С. 748–754.
- Щелканов М.Ю., Кириллов И.М., Шестопалов А.М., Литвин К.Е., Дерябин П.Г., Львов Д.К. Эволюция вируса гриппа А/Н5N1 (1996–2016) // Вопросы Вирусологии. 2016. Т. 61 № 6. С. 245–256. DOI: 10.18821/0507-4088-2016-61-6-245-256.
- Щелканов М.Ю., Кириллов И.М., Литвин К.Е., Шестопалов А.М., Харитонов С.П., Федякина И.Т., Галкина И.В., Дерябин П.Г., Львов Д.К. Двадцать лет спустя: история распространения гриппа А/Н5 в популяциях птиц (1996–2017 гг.) // Первый Всероссийский Орнитологический Конгресс. 29 января – 4 февраля 2018 г. г. Тверь, Россия. Тезисы докладов. ISBN978-5-9907592-5-1. Тверь: ТГУ, С. 357–358.
- Arnal A., Vittecoq M., Pearce-Duvet J., Gauthier-Clerc M., Boulonier T., Jourdain E. Laridae: a neglected reservoir that could play a major role in avian influenza virus epidemiological dynamics // Crit. Rev. Microbiol. 2015. V. 41. P. 508–519. HAL Id: hal-00935832.
- Atanasova K., A. De Vleeschauwer, F. Barb, K. Van Reeth. Detailed Pathogenesis of Swine Influenza Virus in the Natural Host // Options for the Control of Influenza VI, Toronto, Ontario Canada. 2007. Abstract O96.
- Heydarov R. N., Lomakina N. F., Boravleva E. Yu., Kholodilov I. S., Gambaryan A. S., Mikhailovich V. M., Fesenko E. E. The use of microarrays for the identification of the origin of genes of avian influenza viruses in wild birds // MIR J, 4(1), 21–30. Microbiology Independent Research Journal. 2017. V. 4 № 1. P. 21–30. DOI: 10.18527/2500-2236-2017-4-1-21-30.
- Hines J. E., Kharitonov S. P. Компьютерная программа “Тест Мардия”, исполняемый файл – big-cent. exe. 1998. Patuxent Wildlife Research Center – Bird Ringing Centre of Russia.
- Hofer U. Equine flu after the jump // Nat Rev Microbiol. Mar; V. 20. № 3. P. 126. doi: 10.1038/s41579-022-00688-y. PMID: 35027703.
- Kharitonov S. P. Wigeon migration and probable avian flu ways (how it looks from data of the Bird Ringing Centre of Russia) // Research Gate. Presentation. 2021. 37 p. DOI: 10.13140/RG.2.2.11584.30725.
- Kharitonov S. P., Kharitonova I. A., Litvin K. E. Migration Atlas of European species of palearctic Anatidae with the population outline (from the data of the Bird Ringing Centre of Russia). 2024. 522 p. // http://ring-center.ru/Migration_Atlas.pdf.
- Latorre-Margalef N., Gunnarsson G., Munster V. J., Fouchier R. A. M., Osterhaus A. D. M. E., Elmberg J., Olsen B., Wallensten A., Fransson T., Brudin L., Waldenström J. Does Influenza A affect body condition of wild mallard ducks, or vice versa? A reply to Flint & Franson. Proceedings of the Royal Society of London // Biological Sciences. 2009. № 276 (1666). P. 2347–2349. DOI: 10.1098/rspb.2009.0275.
- Marchenko V. Y., Susloparov I. M., Kolosova N. P., Goncharova N. I., Shipovalov A. I., Durymanov A. G., Ilyicheva T. N., Budatsirenova L. V., Ivanova V. K., Ignatyev G. A., Ershova S. N., Tulyahova V. S., Mikheev V. N., Ryzhikov A. B. Influenza A (H5N8) virus isolation in Russia, 2014 // Archives of Virology. 2015. V. 160. № 11. P. 2857–2860. DOI: 10.21055/0370-1069-2018-1-30-35.
- Mardia K. V. A non-parametric test for the bivariate two-sample location problem. J. ROY. STAT. SOC., SER. B. 1967. V. 29. P. 320–342.
- Munster V. J., Fouchier R. A. Avian influenza virus: of virus and bird ecology // Vaccine. 2009 Oct 23; V. 27(45). P. 6340–6344. Epub 2009 Mar 9. PMID: 19840670. DOI: 10.1016/j.vaccine.2009.02.082
- Olsen B., Munster V. J., Wallensten A., Waldenström J., Osterhaus A. D., Fouchier R. A. Global patterns of influenza A virus in wild birds // Science. 2006. V. 312 № 5772. P. 384–388. DOI: 10.1126/science.1122438.
- Postnikova Y., Treshchalina A., Boravleva E., Gambaryan A., Ishmukhametov A., Matrosovich M., Fouchier R. A. M., Sadykova G., Prilipov A., Lomakina N. Diversity and Reassortment Rate of Influenza A Viruses in Wild Ducks and Gulls // Viruses. 2021. May 27; V. 13(6). P. 1010. PMID: 34072256; PMCID: PMC8230314. DOI: 10.3390/v13061010
- Robson D. S. The effect of ties on critical values of some two-sample rank tests // BIOMETRICS UNIT, CORNELL UNIV. 1968. BU-258-M. 4 p.
- Stech J., Stech O., Herwig A., Altmepfen H., Hundt J., Gohrbandt S., Kreibich A., Weber S., Klenk H. D., Mettenleiter T. C. Rapid and reliable universal cloning of influenza A virus genes by target-primed plasmid amplification // Nucleic Acids Res. 2008. Dec; V. 36(21). E139. Epub 2008 Oct 2. PMID: 18832366; PMCID: PMC2588516. doi: 10.1093/nar/gkn646
- Treshchalina A., Postnikova Y., Gambaryan A., Ishmukhametov A., Prilipov A., Sadykova G., Lomakina N., Boravleva E. Monitoring of Avian Influenza Viruses and Paramyxoviruses in Ponds of Moscow and the Moscow Region // Viruses. 2022. Nov 24; V. 14(12). P. 2624. PMID: 36560628; PMCID: PMC9781285. DOI: 10.3390/v14122624
- Verhagen J. H., Jeugd van der H. P., Nolet B. A., Sialerus R., Kharitonov S. P., Vres de P. P., Vuong O., Majoor F., Kuiken T., Fouchier R. A. Wild bird surveillance around outbreaks of highly pathogenic avian influenza A (H5N8) virus in The Netherlands, 2014, within the context of global flyways // Eurosurveillance, 2015. V. 20. I. 12, 26 March 2015. P. 21–32. DOI: 10.2807/1560-7917.es2015.20.12.21069.
- Viksne J., Svazas S., Czajkowski A., Janaus M., Mischenko A., Kozulin A., Kuresoo A., Serebryakov V. Atlas of Duck population in Eastern Europe. 2010. Vilnius: “Akstis”. 199 p.
- Webster R. G., Bean W. J., Gorman O. T., Chambers T. M., Kawaka Y. Evolution and ecology of influenza A viruses // Microbiological Reviews. 1992. V. 56. № 1. P. 152–179.

Wille M., Latorre-Margalef N., Tolf C., Halpin R., Wentworth D., Fouchier R.A. M., Raghwan J., Pybus O.G., Olsen B., Waldenström J. Where do all the subtypes go? Temporal dynamics of H8–H12 influenza A viruses in waterfowl // *Virus Evolution*. 2018. V. 4 № 2. vey025. P. 1–12. DOI: 10.1093/ve/vey025.

Wille M., Tolf C., Latorre-Margalef N., Fouchier R.A. M., Halpin R.A., Wentworth D.E., Ragwani J., Pybus O.G., Olsen B., Waldenström J. Evolutionary features of a prolific subtype of avian influenza A virus in European waterfowl // *Virus evolution*. 2022. V. 8. № 2. P. 1–11. DOI: 10.1093/ve/veac074.

Long-term dynamics in different avian influenza viruses in mallard (*Anas platyrhynchos*) population in Moscow City and region: dependence on the migration activity

**A. A. Treshchalina¹, E. F. Rodina¹, A. S. Gambaryan¹, E. Yu. Boravleva¹,
K. V. Avilova², S. P. Kharitonov^{3, *}, K. E. Litvin³**

¹*Chumakov Federal Scientific Center for the Research and Development of Immune-and-Biological Products,
108819, Moscow, Russia*

²*Biological Faculty of the M.V. Lomonosov Moscow State University, 119234, Moscow, Russia*

³*A.N. Severtsov Institute of ecology and evolution RAS, 117312, Moscow, Russia*

**e-mail: serpkh@gmail.com*

The purpose of this study is revealing of the avian influenza virus diversity at the Moscow waterbodies and comparison of the virology changing pattern to the Mallard's migratory features and wintering capacities at the Moscow waterbodies, as well as an attempt to explain shifting in the virus strain contents and diversity. Mallard droppings were collected in the autumn of 2008–2023 from shores of Moscow and Moscow Region waterbodies. Avian influenza viruses from the feces were extracted. The extraction process was the standard one with the virus breeding on the chicken embryos. After breeding the extracted viruses were treated by PCR together with specific primaries and then sequences of the type A viruses were obtained. In 2008–2013 European virus strains were prevalent in the Mallard samples, whereas in 2014–2019 the prevalence shifted to the Asian strains. Comparison of these results to the changing of Mallard migration features allow suggesting that European strains were entered into the Moscow Region mainly from the southern Europe. The Asian strains were entered from the Western Europe, since 2014 this part of Europe really became a focus of the Asian strains. For the study period of 2008–2019 in the Mallard feces extractions from the Moscow waterbodies we observed decreasing of the virus strain numbers. The frequency and the diversity of extracted viruses decreased sharply after 2014. There could be several causes for the decreasing of the strain diversity, in particular this is changing in proportions of hunted ducks during spring and autumn hunting, increasing Mallard numbers on winter grounds within the breeding range, as well as, declining numbers in Black-headed Gulls that are a frequent carrier of the avian influenza.

Keywords: Mallard, avian influenza, migration, Moscow Region