

На правах рукописи



Савченко Петр Александрович

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВИРУСОВ ГРИППА А
НА ТЕРРИТОРИИ ЮГА ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ

03.02.08 – Экология (биология) (биологические науки)

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Красноярск
2018

Работа выполнена в федеральном государственном автономном
образовательном учреждении высшего образования
«Сибирский федеральный университет»

- Научный руководитель:** доктор медицинских наук, профессор
Савченко Андрей Анатольевич
- Официальные оппоненты:** Баранов Александр Алексеевич,
доктор биологических наук, профессор,
ФГБОУ ВО Красноярский государственный
педагогический университет им. В.П. Астафьева,
кафедра биологии и экологии, профессор
- Хлыстунов Анатолий Георгиевич,
доктор ветеринарных наук, профессор,
ФГБОУ ВО Красноярский государственный
аграрный университет, кафедра эпизоотологии,
микробиологии, паразитологии и ветеринарно-
санитарной экспертизы, профессор
- Ведущая организация:** ФГБОУ ВО Иркутский государственный
университет

Защита состоится «5» июня 2018 г. в 10.00 часов на заседании диссертационного
совета Д 999.119.02 на базе ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» по
адресу: 660041, г. Красноярск, пр. Свободный, 79, ауд. Р8-06.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте
ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» <http://www.sfu-kras.ru>.

Автореферат разослан «_____» _____ 2018 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета



Глушенко Лариса Александровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Вирусы гриппа A Orthomyxoviridae, Influenza A virus (ВГА) занимают важное место в структуре заболеваемости людей острыми респираторными вирусными инфекциями (ОРВИ), составляющими до 90 % от всех других инфекционных болезней. Экономический ущерб РФ только от сезонного эпидемического гриппа составляет в среднем 80 млрд руб. в год или 85 % экономических потерь от инфекционных болезней в целом (Онищенко, 2006; Щелканов, 2010).

Природным резервуаром вируса гриппа А являются птицы водно-околоводного комплекса. Они с легкостью переносят его в кишечнике и выделяют в окружающую среду посредством фекально-оральной трансмиссии. ВГА были выделены и от ряда видов млекопитающих, включая представителей ластоногих, китообразных, кунных и рукокрылых (Чвала, 2008; Alexander, 2007; Beare, 1991; Peiris, 2001). Таким образом, грипп А следует рассматривать как зооантропонозную инфекцию (Львов, 1974, 2006; Webster, 1976, 1992; Laver, 1979; Lvov, 1987, 2008).

Вирусы гриппа А обладают высокой степенью изменчивости генома, являясь этиологическими агентами опасных инфекционных заболеваний человека и животных, способных протекать в форме обширных эпизоотий, эпидемий и пандемий с высокой летальностью (Львов и др., 2008).

Особую опасность представляет распространение таких высокопатогенных субтипов вируса как HPAI/H5N1, H7N9, к которым у человечества отсутствует коллективный иммунитет, а заболевание характеризуется тяжестью течения с высокой летальностью (свыше 50 %). На июнь 2016 г. общее число подтвержденных случаев заболевания человека вирусом гриппа H5N1, по официальным данным ВОЗ со ссылкой на сообщения международных органов здравоохранения, составляет 851, из которых 452 (54 %) закончились летальным исходом. В текущем году 16 стран сообщили о вспышках данного субтипа вируса среди домашней птицы, а также о случаях заболевания человека. Наиболее высокий уровень смертности отмечен в Индонезии, где из 199 заболевших число летальных случаев составило 167 или 84 % (WHO, 2016).

Важное место в профилактике этих особо опасных патогенов занимает изучение природных носителей и переносчиков ВГА, их миграционного ареала, состояния численности и зонирование территории по степени вероятной опасности для сельскохозяйственных животных и человека. Юг Центральной Сибири, граничащий с Байкальским регионом, примыкающий к районам Внутренней Азии и являющийся глобальным перекрестком мигрирующих птиц, играет ключевую роль как в изучении птиц-носителей, так и патогенов, связанных с ними.

Степень разработанности темы исследования. Стремительное распространение пандемического вируса показало, что предсказать место и время появления нового вирусного агента пока не представляется возможным (Даниленко, 2014). Поэтому быстрое обнаружение и установление антигенной формулы возбудителя и его реассортантной природы позволяет в более короткие сроки создать вакцинные штаммы и получать моновалентные пандемические вакцины для иммунизации населения. Регулярные наблюдения за циркуляцией ВГА в природных популяциях птиц (основном резервуаре вируса) являются одним из факторов предупреждения эпизоотий домашней птицы и риска инфицирования опасными патогенами человека.

Однако масштабные обследования диких птиц в РФ носят, скорее всего, исключительный характер. Хотя использование современных технических средств позволя-

ет вести пассивный надзор с целью раннего выявления больных или ослабленных особей, особенно в регионах, где уже были идентифицированы случаи заболевания птиц ВГА или ВБН (болезни Ньюкасла) (Савченко А., 2009).

Продуктивное изучение экологии вирусов невозможно без исследования экологии облигатных хозяев (Никифоров, 1975; Львов и др., 2008). Профилактика распространения трансмиссивных инфекций должна включать знания о территориальных и экологических связях носителей и переносчиков, они служат важной теоретической основой для разработки практических мероприятий по профилактике природно-очаговых болезней вирусного происхождения.

К сожалению, существующие системы традиционной профилактики не учитывают динамического состояния экосистем и возможности их резких, а иногда и мало-предсказуемых изменений. Оперативное получение сведений о мигрирующих птицах и патогенах позволит своевременно планировать и проводить необходимый комплекс профилактических мероприятий по недопущению распространения особо опасных инфекций, связанных с ними.

Цель и задачи. Цель настоящей работы – изучить интродукцию и распространение птицами вирусов гриппа А на территории юга Центральной Сибири. Для достижения этой цели были определены следующие задачи:

- исследовать видовой состав птиц, участвующих в заносе и распространении вирусов гриппа А на территории юга Центральной Сибири;
- проанализировать сезонную и межгодовую динамики положительных проб на ВГА субтипа Н5, выделенных методами РТГА, ПЦР, с учетом орнитологической обстановки в регионе;
- на основе изучения пространственно-временного распределения положительных проб, падежа и мест скоплений птиц в регионе выполнить зонирование территории по вирусам гриппа А;
- провести комплексную оценку динамики численности птиц, участвующих в циркуляции ВГА субтипа Н5 на юге Центральной Сибири;
- рассмотреть вопросы региональной биологической безопасности, связанные с миграциями птиц.

Научная новизна. Впервые на территории юга Центральной Сибири проведено масштабное (более 17 тыс. проб) исследование диких и синантропных птиц на наличие вирусов гриппа А (ВГА). Изучена динамика численности птиц-носителей, а также пространственно-временное распределение положительных проб, содержащих специфические антитела к ВГА субтипов Н5 и Н7 и РНК-генома этих субтипов с последующим зонированием территории. Составлен перечень видов птиц, переносчиков ВГА и болезни Ньюкасла, которые определены в качестве основных объектов наблюдения в Красноярском крае, Республиках Тыва и Хакасия. Установлено, что кроме доминантной группы (утки, чайки, крачки) в циркуляции ВГА участвуют и некоторые воробьинообразные, включая синантропных птиц.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты исследования позволяют планировать и проводить мониторинг циркуляции вирусов гриппа А, связанных с птицами, как для осуществления комплекса профилактических мероприятий по недопущению распространения особо опасных зооантропонозных инфекций, так и с целью сохранения особо ценных видов животных.

Положения выносимые на защиту:

1. Инфицирование птиц ВГА субтипа Н5 происходит не только в областях зимовки, но и на юге Центральной Сибири. Установленное вирусоносительство ржанкообразных, воробьиных и тетеревиных птиц указывает на то, что данный субтип ви-

руса гриппа способен проникать в разнообразные экологические группы птиц, а их инфицирование в ряде случаев может протекать бессимптомно.

2. Динамика выделения положительных проб, участие различных экологических групп птиц в циркуляции вирусов гриппа, а также последовательность возникновения вспышек ВГА субтипа H5 свидетельствуют о ключевой роли юга Центральной Сибири в эпизоотии ВГА в континентальной части Азии. Первоначальный обмен вирусами происходит как между Восточными провинциями Китая и Байкальским регионом, так и между Центральным Китаем и югом Центральной Сибири, а лишь затем с юго-западным миграционным потоком, проходящим через Ангаро-Енисейский бассейн, вирусы заносятся птицами на юг Западной Сибири и распространяются на другие регионы и континенты.

3. Основной причиной сокращения численности целого ряда ранее обычных и многочисленных видов птиц юга Центральной Сибири являются вирусные инфекции.

Апробация результатов. Материалы диссертации докладывались на IV международной орнитологической конференции «Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии» (Улан-Удэ, 2009, 2012, 2013); XVI международной экологической студенческой конференции «Экология России и сопредельных территорий» (Новосибирск, 2011); 50-й Международной научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс» (Новосибирск, 2012); Международном молодежном научном форуме «ЛОМОНОСОВ-2012» (Москва, 2012); научной конференции с международным участием «Фундаментальные и прикладные аспекты инфекционной патологии», посвященной 100-летию юбилею Института эпидемиологии и микробиологии ФГБУ «НЦ ПЗСРЧ» СО РАМН (Иркутск, 2012); XIII международной молодежной научной конференции «Интеллект и наука» (Железногорск, 2013); XIV международной орнитологической конференции Северной Евразии (Алматы, 2015); Первом Всероссийском орнитологическом конгрессе (г. Тверь, 2018).

Декларация личного участия автора. Сформирована база данных, охватывающая 10-летний период натуральных наблюдений и лабораторных исследований по циркуляции и распространению ВГА субтипа H5 дикими и синантропными птицами на территории юга Центральной Сибири. Материалы, положенные в основу диссертации за период 2009-2016 гг., собраны и обработаны, а за период 2006-2016 гг. и проанализированы непосредственно автором. Соискатель лично участвовал в полевых исследованиях с 2007 г.

Благодарности. В полевых работах принимали участие студенты, преподаватели и научные сотрудники СФУ, особую благодарность, за помощь, оказанную в отборе проб, выражаю В.И. Емельянову, Е.В. Хоботову и И.А. Савченко. За всестороннее содействие в проведении лабораторных исследований благодарю заведующую вирусологическим отделом КГУ «Красная ветеринарная лаборатория» Л.В. Шматову и руководителя данного учреждения П.М. Демчина. Глубоко признателен моему научному руководителю А.А. Савченко за критические замечания и поддержку на всех этапах работы, а также руководителю лаборатории трансмиссивных инфекций ФГБНУ «Научный центр проблем здоровья семьи и репродукции человека» (г. Иркутск) Г.А. Данчиновой за проведение ряда совместных исследований по птицам Восточной Сибири.

Публикации. По теме диссертации опубликована 31 работа, из которых одна монография (в соавторстве) и 11 научных статей из списка ВАК.

Структура работы. Диссертация изложена на 222 страницах машинописного текста и включает введение, 4 главы, заключение, выводы и список цитируемой литературы (234 источника); содержит 23 рисунка и 14 таблиц.

Глава 1. Обзор литературы

В главе представлен обзор литературы, где приводится краткая история пандемий в мире, описываются молекулярно-генетические свойства вируса гриппа А как зооантропонозной инфекции. Дается краткая характеристика основных диагностических методов, применяемых в лабораторном анализе ВГА. Обсуждаются высокопатогенные варианты ВГА и географический ареал их циркуляции. Рассмотрены особенности миграций птиц региона.

Приведено описание природных условий юга Центральной Сибири. Дана краткая характеристика совокупности природных факторов Ачинской и Красноярской лесостепей, Енисейской равнины и Приангарья, а также таких котловин как Убсу-Нурская, Центрально-Тувинская, Южно-Минусинская, Чулымо-Енисейская и Канская, которые служат основными местами концентраций кочующих и мигрирующих птиц. Показана уникальность территории, расположенной в зоне прохождения меридиональной зоогеографической границы Палеарктики, условно делящей Азию на западный и восточный сектора. В свете рассматриваемой проблемы чрезвычайно важным представляется соседство юга Центральной Сибири с Байкальским регионом и Внутренней Азией (рис. 1).

Глава 2. Материал и методы исследования

Материал включает следующие блоки данных: пробы от диких и синантропных птиц и их лабораторное исследование; учёты птиц и оценка динамики численности видов, участвующих в циркуляции ВГА; промысловые пробы для анализа возрастной структуры некоторых видов; база данных кафедры охотничьего ресурсосведения и заповедного дела СФУ за предыдущие (2000-2008 гг.) годы; дополнительные данные КГБУ «Краевая ветеринарная лаборатория», сведения Роспотребнадзора по Красноярскому краю о заражении ВГА и динамике заболеваемости людей.

Отбор проб проводили в 5 группах районов Красноярского края (Южной, Ачинской, Центральной, Канской и Енисейской), на территории Республики Хакасия и в небольшом объеме – в Республике Тыва.

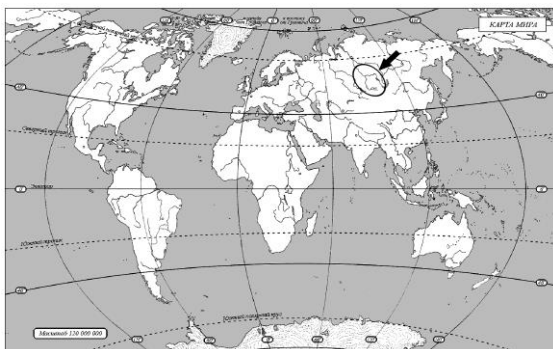


Рисунок 1 – Местоположение полигона исследований на карте мира

Для взятия биологического материала применяли метод отлова и избирательного отстрела диких и синантропных птиц: на первом этапе – массовых видов, на втором – видов, имеющих высокий индекс эпизоотической опасности. Материал отбирали с

соблюдением действующих правил и инструкций Минсельхоза РФ (Минсельхоз РФ, 2006).

Регулярный отбор проб проведён в 2006-2010 гг., в формате биосъёмки – в 2011-2015 гг. Всего в рамках программы профилактики распространения ВГА было обследовано 165 видов птиц. Сделан лабораторный анализ 13297 проб сывороток крови на наличие антител к ВГА на тест-системах РТГА и 4144 пробы биоматериала и клоакальных смывов для идентификации РНК-генома в ПЦР диагностике (табл. 1). Кроме того, нами просмотрены результаты исследования проб (более 12 тыс.), поступивших от ветеринарных служб районов края. Лабораторные исследования выполнены на базе вирусологического отдела КГБУ «Краевая ветеринарная лаборатория» и в лаборатории трансмиссивных инфекций ФГБНУ «Научный центр проблем здоровья семьи и репродукции человека» (г. Иркутск). Часть проб передавали для дальнейшего субтипирования по подтипам гемагглютинина и нейраминидазы в научно-методический Центр по референс-диагностике и изучению высокопатогенных штаммов вируса гриппа на базе ФГУН ГНЦ вирусологии и биотехнологии «Вектор» (г. Новосибирск) и ФГБУ «Федеральный центр охраны здоровья животных» (г. Владимир).

Таблица 1 – Пробы, взятые у диких и синантропных птиц в 2006–2015 гг. на территории юга Центральной Сибири

Лабораторные исследования	Год	Общее число взятых проб, абс.	Число проб, взятых у синантропных видов, абс.
В РТГА	2006	3421	414
	2007	3280	1203
	2008	2618	1272
	2009	401	164
	2010	1763	944
	2011	751	291
	2006-2011	12234	4288
	2012-2015	1063	681
Всего		13297	4969
В ПЦР	2006	389	5
	2007	458	32
	2008	639	94
	2009	735	36
	2010	830	148
	2011	283	130
	2006-2011	3334	445
	2012-2015	810	526
Всего		4144	971

Для выделения суммарной РНК из собранных образцов использованы наборы «РИБО-золь А», «РИБО-преп», «РИБО-сорб» (Амплисенс, Москва). Реакцию обратной транскрипции (ОТ) проводили с набором Реверта (Амплисенс, Москва). Для выявления РНК Influenza virus A (ген белка М) образцы кДНК амплифицировали в ПЦР с универсальными праймерами (CuMf и CuMg). Для идентификации субтипа ге-

магглютинины исследуемых вирусов использовали ПЦР с набором из 15 пар субтип-специфичных праймеров по протоколу Tsukamoto (2008).

Работы по оценке состояния фоновых видов птиц проводили в гнездовой и пост-гнездовой периоды с использованием комплекса методик (Савченко А., 2009). На территории Хакасии, Южной и Ачинской групп районов Красноярского края учетами были охвачены практически все угодья наиболее значимые для воспроизводства водоплавающих и околоводных птиц. В других районах проводили выборочные учеты на ключевых участках. Протяженность наземных маршрутов (автомобильных, лодочных, пеших) составляла ежегодно не менее 3,5 тыс. км. По тетеревиным птицам, наряду с нашими данными, были использованы материалы зимних маршрутных учётов за 2000-2015 гг. службы охотнадзора Красноярского края. Объем выборки анализируемых данных по результатам учетов в местах концентрации, включая дистанционный клинический осмотр птиц, составил более 95 тыс. особей. Для уточнения таксономического положения ряда видов проводили коллектирование, заново были просмотрены сборы предыдущих лет (более 1100 тушек), хранящиеся в Центре мониторинга биоразнообразия СФУ. Названия птиц в работе приводятся по Л.С. Степаняну (2003).

При сравнении видового состава (обилия) птиц разных географических областей (выделов) использовали индекс сходства (общности сообществ) Сьеренсона-Чекановского (Песенко, 1982). Для оценки уровня биологического разнообразия птиц по декадам применялся индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера (Уиттекер, 1980), для других сравнений – непараметрические ранговые критерии Крускала-Уоллиса, коэффициент Спирмена (r_s), а также критерии знаков z или χ^2 Пирсона. Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета программ Statistika 10.0.

Глава 3. Результаты исследования

3.1. Видовой состав и приоритетные объекты исследования

До 2007 г. вирусы со всеми известными сочетаниями поверхностных белков выделялись в основном от диких водоплавающих и околоводных птиц (Львов, 2006; Львов и др., 2006 а, б; Schekkerman, Slaterus, 2006; Савченко А., 2009, Шестопалов, 2010). К 2014 г. на юге Центральной Сибири антитела, специфичные к вирусам гриппа А субтипа H5, выделены у 30, а РНК ВГА субтипов H5 и H7 – у 26 видов диких птиц следующих отрядов: Podicipediformes – 3/1 (в РТГА/ПЦР) вида, Ciconiiformes – 0/1, Anseriformes – 12/10, Gruiformes – 1/1, Charadriiformes – 7/4, Passeriformes – 6/8.

3.2. Доминантные виды птиц – носители и переносчики вирусной инфекции

К доминантной группе птиц, участвующих в циркуляции ВГА субтипов H5 и H7 на юге Центральной Сибири нами отнесено 15 видов (табл. 2). В качестве основного критерия принимали выделение в пробах РНК ВГА и наличие специфичных антител к данным субтипам вируса. Кроме того, сделана оценка участия птиц в распространении ВБН.

За период исследований 2006-2012 гг. доля иммунных птиц к ВГА субтипов H5 и H7 по региону, среди доминантной группы видов, варьировала от 2,5 (*Aythya ferina*) до 12,1 % (*Fulica atra*), инфицированных – от 1,4 (*Aythya fuligula*) до 17,3 % (*Aythya ferina*). В 2008 и 2010 гг. на отдельных водоёмах Ачинской (оз. Интиколь) и Минусинской (оз. Тагарское) групп районов Красноярского края инфицированность некоторых видов достигала 16,7-42,0 % (*Anas platyrhynchos*), 37,5-60,0 % (*A. crecca*), 22,2-

50,0 % (*A. clypeata*), *A. querquedula* – 20,0 %, *Aythya ferina* – 46,2 %, *Larus canus heinei* – 44,4-65,3 %.

На ключевую роль утиных и, в частности, кряквы, красноголового нырка, чирка-свистунка и широконоски как основных хозяев ВГА в Центральной Азии указывают также В.Ю. Марченко и др. (2012). Птиц доминантной группы объединяет: высокая плотность поселений (чомга, красноголовая чернеть, лысуха), колониальность (чайковые, грачи), а также поздние сроки гнездования и массовое появление птенцов во второй половине июня – начале июля.

Таблица 2 – Доминантная группа птиц, участвующих в циркуляции ВБН и ВГА (субтипов Н5 и Н7) на юге Центральной Сибири

Вид	Взято проб, шт. РТГА/ПЦР *	Положительные пробы		
		ВБН	антитела к ВГА, +абс./%	РНК ВГА, +абс./%
Большая поганка <i>Podiceps cristatus</i> L.	32/6	0/0	1/3,1	1/16,7
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i> L.	744/301	16/2,1	29/3,5	20/6,6
Чирок-свистунок <i>Anas crecca</i> L.	630/215	10/1,6	26/3,5	19/8,8
Шилохвость <i>Anas acuta</i> L.	435/111	13/3,0	13/3,0	5/4,5
Чирок-трескунок <i>Anas querquedula</i> L.	458/76	3/0,6	27/5,9	2/2,6
Широконоска <i>Anas clypeata</i> L.	614/122	8/1,3	31/5,0	6/4,9
Красноголовая чернеть <i>Aythya ferina</i> L.	443/52	0/0	11/2,5	9/17,3
Хохлатая чернеть <i>Aythya fuligula</i> (L.)	170/73	3/1,8	10/5,9	1/1,4
Большой крохаль <i>Mergus merganser</i> L.	67/17	1/1,5	4/6,0	1/5,9
Лысуха <i>Fulica atra</i> L.	355/154	12/3,4	43/12,1	13/8,4
Бекас <i>Gallinago gallinago</i> (L.)	19/5	0	1/5,4	1/20,0
Сизая чайка <i>Larus canus</i> L.	313/70	0/0	25/8,0	7/10,0
Сорока <i>Pica pica bactriana</i> Вонар.	149/35	0	9/6,0	2/5,7
Грач <i>Corvus frugilegus</i> L.	1624/147	5/0,31	73/4,5	5/3,4
Черная ворона <i>Corvus corone</i> L.	1766/119	13/0,7	65/3,7	8/6,7

Примечание. *В этой и табл. 2-4 взято проб (РТГА/ПЦР), доля (%) рассчитана от числа проб, взятых по данному виду

Особое место в доминантной группе занимают такие синантропные птицы, как представители врановых *Corvus frugilegus pastinator*, *Corvus frugilegus frugilegus*, *Corvus corone orientalis*, *Pica pica bactriana*. Они не относятся к птицам водно-болотного комплекса, но при этом активно посещают прибрежные зоны, особенно, в условиях селетебного и агро- ландшафтов. Выступая в роли переносчиков ВГА, безусловно, представляют серьезную угрозу для домашних (кошки, собаки) и сельскохозяйственных животных. В 2007 г. на территории Рыбинского района Красноярского края

(Канский mig. sub) в РТГА реагировало 11,7 % грачей, которых обследовали на территории, прилегающей к Налобинской птицефабрике, а в 2008 г. там была выделена РНК ВГА субтипа Н5 в пробах от *Corvus corone* (25.06) и *Corvus frugilegus* (22.06).

В этот же год инфицированность была выявлена и у вороны черной *Corvus corone*. Положительные пробы у данной группы синантропных птиц, в сравнении с водоплавающими, появились позднее, например, у сороки *Pica pica bactriana* только в 2010 г., но и выделялись они вплоть до 2012 г.

3.3. Субдоминантные виды

К субдоминантной группе птиц, участвующих в циркуляции ВГА субтипов Н5 и Н7 на юге Центральной Сибири нами отнесено 12 видов (табл. 3). В качестве основного критерия принимали выделение в пробах РНК ВГА или наличие специфичных антител к данным субтипам вируса, а при наличии тех и других более низкое долевое участие. В сравнении с 2006 г. в 2009-2011 гг. заметно увеличилось участие в циркуляции ВГА новых видов. В частности, в 2008 г. РНК вируса гриппа субтипа Н5 была выделена у турухтана при относительно небольшом числе взятых проб.

Таблица 3 – Субдоминантная группа диких и синантропных птиц, участвующих в циркуляции ВБН и ВГА (субтипов Н5 и Н7) на юге Центральной Сибири

Вид	Взято проб, шт.	Положительные пробы		
		ВБН	антитела к ВГА, +абс./%	РНК ВГА, +абс./%
Черношейная поганка <i>Podiceps nigricollis</i> C. L. Brehm	17/1	0/0	0/0	1/100,0
Красношейная поганка <i>Podiceps auritus</i> L.	11/2	0/0	2/18,2	0/0
Гуменник <i>Anser fabalis</i> Lath.	100/0	2/2	3/3,0	0/0
Огарь <i>Tadorna ferruginea</i> (Pall.)	35/19	1/2,85	5/14,3	0/0
Серая утка <i>Anas strepera</i> L.	125/68	3/2,4	3/2,4	3/4,4
Свиязь <i>Anas penelope</i> L.	138/50	1/0,72	5/3,6	1/2,0
Чибис <i>Vanellus vanellus</i> (L.)	105/30	6/5,7	6/5,7	0/0
Турухтан <i>Philomachus pugnax</i> (L.)	56/10	1/1,8	1/1,8	2/20,0
Озерная чайка <i>Larus ridibundus</i> L.	32/64	0	1/3,1	1/1,6
Хохотунья <i>Larus cachinnans</i> Pall.	126/66	0/0	5/4,0	0/0
Бледная ласточка <i>Riparia diluta</i> (Sharpe et Wyatt)	433/343	0/0	3/0,69	10/2,9
Ворон <i>Corvus corax corax</i> L.	198/9	1/0,51	7/3,5	0/0
Обыкновенный гоголь <i>Bucephala clangula</i> L.	109/36	2/1,8	0	0/0
Травник <i>Tringa totanus ussuriensis</i> But.	30/5	1/3,3	0	0/0

Сопряженность между выделением антител и РНК ВГА субтипа Н5 в 2008-2010 гг. была достаточно высокой ($r_s = 0,63$ при $p < 0,001$), поэтому выделение РНК виру-

сов гриппа птиц у некоторых видов данной группы было ожидаемым. За период исследований 2006-2012 гг. доля иммунных птиц к ВГА субтипов H5 и H7 по региону, среди субдоминантной группы видов, варьировала от 0,69 (*Riparia diluta*) до 18,2 % (*Podiceps auritus*), инфицированных – от 1,6 (*Larus ridibundus*) до 4,4 % (*Anas strepera*).

3.4. Минорные виды и атипичные случаи участия птиц в циркуляции ВГА

К минорной группе отнесено 8 видов, из них 3 не связаны с водоёмами: рябчик, полевой воробей и галка. Прямой контакт утиных с лесными видами может привести к их инфицированию. Так, взятие проб у рябчиков *Tetrastes bonasia*, обитающих у лесовозных дорог Обь-Енисейского междуречья, прокладка которых сопровождается водоотводными котлованами с активно заселяющимися чирками, выявило в 2010 г. наличие как антител (7,8 %), так и РНК ВГА субтипа H5 у 5,7 % птиц (табл. 4).

Таблица 4 – Минорные виды и атипичные случаи участия птиц в циркуляции ВБН и ВГА (субтипов H5 и H7) на юге Центральной Сибири

Вид	Взято проб, шт.	Положительные пробы		
		ВБН	антитела к ВГА, +абс./%	РНК ВГА, +абс./%
Большой баклан <i>Phalacrocorax carbo</i> (L.)	5/10	2/40	0/0	0/0
Серая цапля <i>Ardea cinerea</i> L.	211/233	0/0	0/0	1/0,43
Рябчик <i>Tetrastes bonasia</i> L.	154/70	21/13,6	12/7,8	4/5,7
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava beema</i> Sykes	28/3	0/0	0/0	1/33,3
Обыкновенный скворец <i>Sturnus vulgaris poltaratskyi</i> Finsch	404/62	0/0	0/0	2/3,2
Индийская камышевка <i>Acrocephalus agricola brevipennis</i> Sev.	0/3	0	0	1/33,3
Полевой воробей <i>Passer montanus montanus</i> L.	45/43	1/2,2	0/0	1/2,3
Галка <i>Corvus monedula</i> L.	256/10	5/2,0	6/2,3	0/0
Тетерев <i>Lyrurus tetrix</i> L.	9/4	2/22,2	0/0	0/0
Глухарь <i>Tetrao urogallus</i> L.	16/1	6/37,5	0/0	0/0
Щеголь <i>Tringa erythropus</i> Pall.	5/0	2/40,0	0/0	0/0
Сойка <i>Garrulus glandarius</i> L.	4/3	1/25,0	0/0	0/0

Обращает внимание высокая доля (по 33,3 %) инфицированных птиц у желтой трясогузки *Motacilla flava beema* и индийской камышевки *Acrocephalus agricola brevipennis*, а также наличие вирусоносительства у части обыкновенных скворцов *Sturnus vulgaris poltaratskyi* (3,2 %). Если у первых видов небольшая выборка проб могла привести к завышению доли зараженных особей, то число исследованных проб у скворца представляется вполне достаточным, а результат не вызывает сомнения.

В других регионах от некоторых воробьиных также выделяли как низкопатогенные варианты, так и высокопатогенные ВГА субтипа H5N1, но поскольку дальнейшего распространения вирусов гриппа не описано, В.Ю. Марченко и др. (2012), предполагают, что данные виды, скорее всего, являются эволюционным тупиком в распространении вируса гриппа. Гибель животных или людей, инфицированных высокопатогенными вариантами вируса, сходно как и давление иммунного ответа, содействуют селекции вирусных изолятов, обладающих ограниченным патогенным потенциалом. В частности, для ряда вирусных заболеваний было показано, что в процессе эволюции инфекционного агента наблюдается переход от острого течения заболевания, вызываемого им, к хроническим формам (Hulse-Post et al., 2005; Шаршов, 2010).

При этом постоянный мутационный процесс поверхностных белков (антигенный дрейф) или их полная замена путем реассортации идентичных генов (антигенный сдвиг) ведет к усовершенствованию способности ВГА уклоняться от иммунного ответа (Carua, Alexander, 2008; Chen, Deng, 2009).

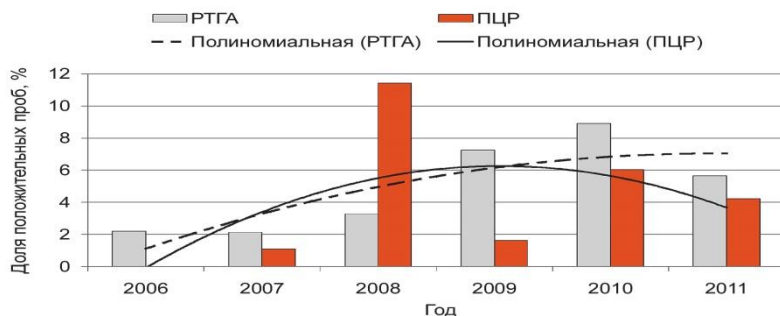
3.5. Сезонная динамика орнитологической обстановки на юге Центральной Сибири

Изучение сезонной динамики орнитологической обстановки на юге Центральной Сибири в сочетании с иммунологическим мониторингом позволило выделить шесть основных периодов. Максимальное вирусоносительство (40,2 %) и инфицирование птиц приходит в *четвертый* период (с 15 июля по 28 августа), который характеризуется, прежде всего, присутствием на водоемах степи и лесостепи большого количества разновозрастных сеголетков водоплавающих, околотовных и воробьиных птиц, включая синантропные виды.

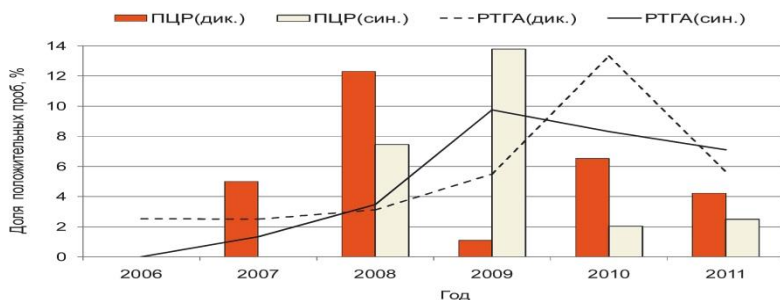
3.6. Межгодовые изменения вирусологического пейзажа

Анализ межгодовой динамики выделения положительных проб показал, что в 2006-2008 гг. наблюдался постепенный рост числа иммунных птиц при скачкообразном увеличении доли инфицированных с 1,1 % в 2007 г. до 11,4 % в 2008 г. (рис. 2 А). В 2009 г. при снижении числа инфицированных птиц в 7 раз наблюдается рост доли иммунных – в 2,2 раза в сравнении с 2008 г. и более чем в 3 раза в сравнении с 2006 г. В 2010 г. процент иммунных птиц в выборках максимален и составил 8,9 % от числа обследованных. В 2011 г. соотношение иммунных и инфицированных птиц стало практически равным. Различалась также динамика доли положительных проб у диких и синантропных птиц (рис. 2 Б). У синантропных видов антитела появились позднее, но рост иммунитета характеризовался большей напряженностью.

В одной из предыдущих работ (Савченко А., Савченко П., 2014) нами было выделено два периода, связанных с эпизоотической ситуацией на юге Центральной Сибири. С учетом последних данных, включая изучение падежа птиц в регионе, более правильным будет выделение не двух, а трех периодов: первый эпизоотический (2006-2008 гг.), второй эпизоотический (2009-2011 гг.) и постэпизоотический (2012-2015 гг.). В первый период происходит постепенный рост доли иммунных птиц при скачкообразном увеличении инфицированных в 2008 г. На фоне небольшой прослойки иммунных птиц наблюдается значительное сокращение численности обычных и многочисленных видов водоплавающих и околотовных птиц. Во второй период при снижении числа инфицированных птиц в 7 раз наблюдается рост доли иммунных – в 2,2-3 и более раз в сравнении с 2006 г.



А



Б

Рисунок 2 – Динамика доли положительных проб всех птиц (А), диких и синантропных видов (Б) в 2006-2011 гг. на юге Центральной Сибири

В 2010 г. процент иммунных птиц в выборках становится максимальным. В 2011 г. соотношение иммунных и инфицированных птиц практически равное, а с 2012 г. доля положительных проб на ВГА субтипа H5 резко сокращается, вплоть до их полного отсутствия. У синантропных птиц антитела появились позднее, но рост иммунитета характеризовался большей напряженностью.

Считалось, что носителями и переносчиками ВГА субтипов H5 и H7 являются птицы водного и околотовдного комплексов. Так, на юге Западной Сибири среди птиц синантропных видов в 2005-2006 гг. случаев выделения высокопатогенного вируса гриппа H5N1 не выявлено, что указывает, по мнению А.М. Шестопалова (2010), на их незначительную роль в распространении и циркуляции вируса гриппа данного субтипа во время этой эпизоотии.

В то же время экологические особенности распространения инфекции в северной части Кубано-Приазовской низменности в декабре 2007 г., напротив, заключались в активном вовлечении в эпизоотический процесс диких птиц наземного комплекса – грачей, ворон, голубей, воробьев и скворцов, которые в больших количествах скапливаются в окрестностях населенных пунктов и птицефабрик в осенне-зимний период во время сезонных кочевок (Щелканов, 2010).

На территории юга Центральной Сибири в 2007 г. иммунная прослойка среди воробьиных возросла, при этом заметно увеличилось участие в эпизоотическом процессе представителей семейства врановых. Всего за период 2006-2011 гг. антитела к

гемагглютиниnam подтипа H5, H7 обнаружены в 484 пробах, из которых 179 – от синантропных птиц, что составило 36,9 % от общего числа положительных проб. При обследовании в полимеразной цепной реакции РНК ВГА субтипов H5 и H7 на территории Красноярского края выделена в 167 пробах, из которых 17 (10,2 %) от синантропных видов.

3.7. Падеж птиц на юге Центральной Сибири

В главе приводится описание мест падежа птиц, рассматривается видовой состав и причины, вызвавшие падеж птиц.

3.8. Эколого-эпизоотологическое зонирование

Анализ всех данных по пространственно-временному распределению проб позволил установить на территории Красноярского края и Республики Хакасия 8 очагов постоянного циркулирования ВГА: Минусинский (1), Новосёловский (2), Ужурский (3), Рыбинский (4), Красноярский (5), Большему́ртинский (6), Казачинский (7), Богучанский (8) и один очаг – в Туве (рис. 3).

В 2011-2012 гг. отбор проводился в меньшем объеме и без широкого охвата районов Красноярского края и Хакасии, однако полученные выборочные данные в целом соответствовали принятой градации территории по эпизоотической опасности. Основное число проб (+) выделено у птиц 9 районов (80 % – в РТГА и 87,4 % – в ПЦР).

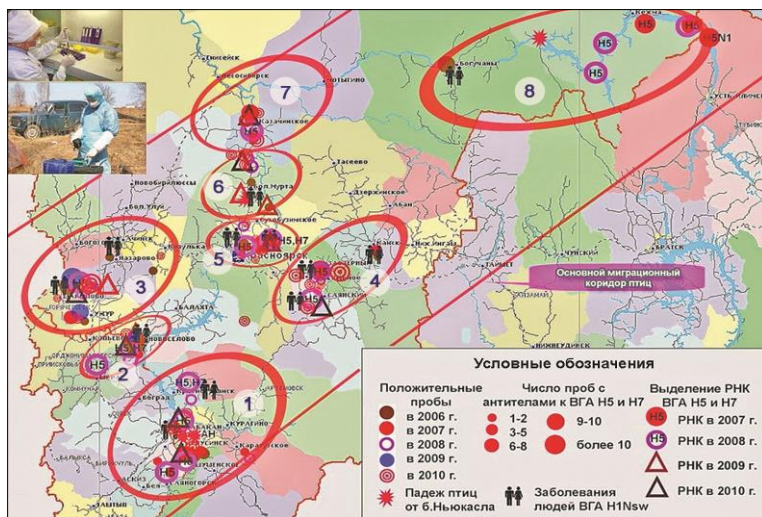


Рисунок 3 – Основной миграционный коридор птиц и очаги гриппа А на территории Красноярского края и Республики Хакасия: Минусинский (1), Новосёловский (2), Ужурский (3), Рыбинский (4), Красноярский (5), Большему́ртинский (6), Казачинский (7), Богучанский (8)

Высокая сопряженность между долями иммунных и инфицированных птиц ($r_s = 0,77$ при $P < 0,05$) отмечена в 6 районах Красноярского края (рис. 4). Корреляционная связь между общей долей иммунных птиц в перечисленных районах и этими видами оказалась высокой ($r_s = 0,78$ при $P < 0,05$). Можно предположить, что наблюдаемое

увеличение числа иммунных птиц является следствием эффекта коллективного иммунитета, связано с колониальными поселениями чашек, грачей и регулярными скоплениями ворон в местах их кормёжек.

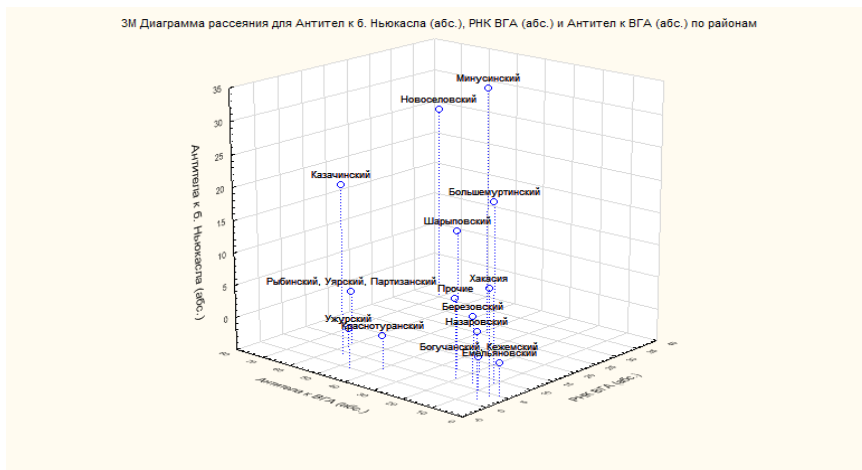


Рисунок 4 – Распределение выделенных положительных проб на ВГА субтипа Н5 и ББН по районам Красноярского края и Республики Хакасия

Для выяснения участия разных видов/подвидов и субпопуляций птиц в циркуляции ВГА субтипов Н5 и Н7, оценки роли миграционных путей, связи мигрирующих птиц с областями зимовок и очагами вирусной инфекции анализ выделения из распределения положительных (+) проб проводили по миграционным участкам. В частности, исследование фаунистического состава выявило довольно высокую сопряженность ($r_s = 0,79$ при $P < 0,05$) между долей инфицированных птиц в пределах миграционного участка и числом видов, относящихся к тибетскому, монгольскому и китайскому типам фауны. Связь с представителями европейской фаунистической группы оказалась низкой и статистически недостоверной ($r_s = 0,39$ при $P > 0,05$).

Сравнение миграционных участков по числу видов птиц, участвующих в циркуляции ВГА, с использованием индекса общности Чекановского-Сьеренсона выявило практически идентичную картину с кластерным анализом состава мигрантов. Наибольшее сходство по видам доминантной группы отмечено в Чулымском и Ачинском миграционных участках (по пробам (+) в РТГА $K_s = 0,62$, в ПЦР = 0,59), между Ачинским и Минусинским участками показатели сходства оказались ниже (по пробам (+) в РТГА $K_s = 0,57$, в ПЦР = 0,36).

Из 34 основных видов мигрирующих птиц наибольшее число с положительными пробами (+) к ВГА субтипов Н5 и Н7 отмечено на Минусинском миграционном участке (21 вид, или 61,8 %), несколько меньше – на Чулымском (17 видов, 50 %) и Ачинском (14 видов, 41,2 %). Интересно, что в Минусинском районе на оз. Тагарское инфицирование сопровождалось падежом птиц. В то же время на оз. Интиколь (Новосёловский район, Чулымский миграционный участок) падежа не было, хотя пробы (+) выделялись на протяжении весенне-летнего и летне-осеннего сезонов в течение 6 лет, а инфицированными оказались как взрослые (ad), так и молодые (pull, juv, subad) птицы, вылупившиеся и поднявшиеся на крыло на этом водоеме.

Наибольшее сходство по видам доминантной группы отмечено в Чулымском и Ачинском миграционных участках, между Ачинским и Минусинским участками показатели сходства оказались ниже.

Если инфицирование птиц ВГА на юге Центральной Сибири имеет широкое распространение, то падеж птиц локализован и практически не распространялся на соседние водоёмы и районы. Места выделения положительных проб к ВГА-субтипов Н5 и Н7, как и болезни Ньюкасла, в Красноярском крае совпадают с генеральным направлением миграции водоплавающих птиц. Следует отметить, что превышение эпидемиологического порога при заболевании людей гриппом субтипа H1N_{sw} в Красноярском крае в 2010 г. наблюдалось в 7 из 8 ранее выделенных нами очагов (см. рис. 3).

3.9. Динамика численности отдельных видов птиц, участвующих в циркуляции ВГА

Обилие целого ряда видов птиц, участвующих в эпизоотии ВГА на юге Центральной Сибири, сократилась значительно. Весьма показательна в этом плане сравнительная динамика численности мигрирующих водоплавающих (утиные) и лесных оседлых (рябчика) птиц. В обычных условиях на обилие этих групп птиц оказывают влияние разные абиотические факторы, что хорошо видно на примере 1999-2004 гг. (рис. 5). В период циркуляции ВГА субтипа Н5 на территории юга Центральной Сибири, напротив, отмечен близкий тренд численности птиц, относящихся к разным экологическим группам.

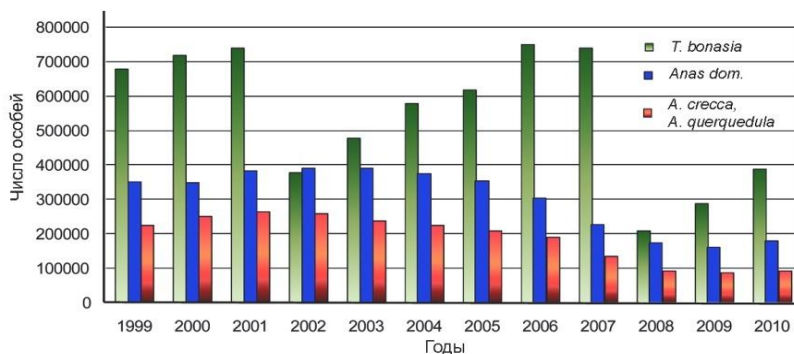


Рисунок 5 – Динамика численности птиц разных экологических групп: утиные в пределах юга Красноярского края (*Anas dom.* – доминантные виды уток) и рябчик *T. bonasia* на территории Енисейской равнины

Ресурсы водоплавающей дичи в Красноярском крае (без Таймыра и Эвенкии) оцениваются нами в постгнездовой период в 380-400 тыс. особей, что в 3,3-3,4 раза меньше, чем было в начале 2000-х годов. По материалам службы охотнадзора и охотпользователей, они еще меньше и составляют 274-280 тыс. особей. Безусловно, можно говорить о наличии частичного недоучета птиц, однако факт значительного сокращения ресурсов водоплавающих птиц на юге Красноярского края, очевиден.

Аналогичная ситуация наблюдается и в Хакасии. В настоящее время ресурсы водоплавающих птиц в постгнездовой период оцениваются там в 85,3 тыс. особей, что

на 112,4 тыс. меньше, чем в 2000 г., т.е. за 15 лет численность сократились более, чем в 2,3 раза, а по отдельным видам и в 5 раз (рис. 6).

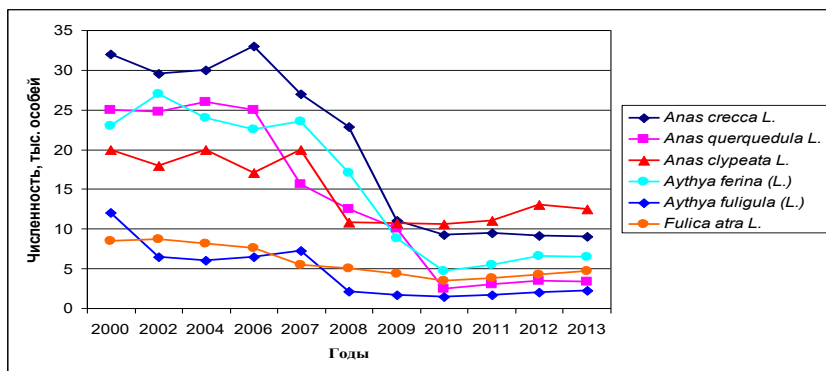


Рисунок 6 – Динамика численности водоплавающих птиц, отнесенных к объектам охоты на территории Хакасии

Современная низкая численность водоплавающих птиц – результат сокращения их обилия в 2007-2010 гг., которое стало самым масштабным за последние 30 лет. По нашему мнению, главные причины этого: массовый падеж птиц от вирусной инфекции на зимовках и путях пролета, а также высокая антропогенная нагрузка в период размножения и изъятие птиц, гнездящихся и мигрирующих через наиболее населенные районы Сибири.

Наиболее показательна в этом отношении и серая утка. Начиная с 2010 г., она стала входить в первую пятёрку отстреливаемых птиц (табл. 5). В связи с этим, вероятно, можно было бы выдвинуть предположение об увеличении её численности, но регулярные учеты, проводимые нами на водоёмах Хакасии, свидетельствовали об обратном (рис. 7).

В этой связи высказывалось предположение о сокращении ёмкости водно-болотных угодий на юге региона и перераспределении уток на другие водоёмы. Однако корреляционный анализ, сделанный по 20 годам наблюдений, показал довольно низкую сопряженность между обводнёностью Южно-Минусинской котловины и численностью серой утки ($r_s = 0,25$ при $P > 0,05$; $r = 0,21$ при $P < 0,05$).

Анализ проб, взятых в 2006-2009 гг. у серых уток, не выявил положительных. Только в 2010 г. в 3 пробах нами были выделены специфичные антитела к ВГА субтипа H5 и в 3 пробах – РНК ВГА данного субтипа, составив 2,4 % и 4,4 % соответственно. Тогда как инфицированность других видов уток достигала 46,2 % (*Aythya ferina*), а на отдельных водоёмах, например оз. Тагарское, и 60 % (*Anas crecca*).

Серая утка, за исключением Южной группы районов Красноярского края и Республики Хакасия, благодаря изначально невысокой численности и рассредоточенности по территории пострадала значительно меньше, сохранив прежнюю численность на большей части своего ареала в Центральной Сибири. Совершенно очевидно, что не увеличением численности серой утки, а значительным сокращением обилия основных фоновых видов утиных можно объяснить феномен популярности в последние годы вида, занесённого в Приложение Красных книг Красноярского края и Республики Хакасия.

Таблица 5 – Число и доля (%) гусеобразных в добыче охотников на территории Красноярского края

Вид	Годы				
	2006	2007	2008	2006-2008	2010
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i> L.	320	164	120	604(18,7)	76(17,5)
Чирок-трескунок <i>Anas querquedula</i> L.	240	147	38	425(13,1)	24(5,5)
Чирок-свистунок <i>Anas crecca</i> L.	210	171	166	547(16,9)	58(13,4)
Широконоска <i>Anas clypeata</i> L.	150	179	96	425(13,1)	95(21,9)
Шилохвость <i>Anas acuta</i> L.	92	78	108	278(8,6)	82(18,9)
Красноголовая чернеть <i>Aythya ferina</i> L.	80	164	119	363(11,2)	6(1,4)
Свиязь <i>Anas penelope</i> L.	76	37	0	113(3,5)	19(4,4)
Хохлатая чернеть <i>Aythya fuligula</i> L.	69	80	4	153(4,7)	17(3,9)
Гоголь <i>Bucephala clangula</i> L.	63	25	0	88(2,7)	12(2,8)
Серая утка <i>Anas strepera</i> L.	51	32	0	83(2,6)	27(6,2)
Гуменник <i>Anser fabalis</i> Lath.	42	10	29	81(2,5)	4(0,91)
Большой крохаль <i>Mergus merganser</i> L.	25	9	19	53(1,6)	5(1,2)
Огарь <i>Tadorna ferruginea</i> Pall.	9	0	8	17(0,53)	7(1,6)
Луток <i>Mergus albellus</i> L.	8	0	0	8(0,26)	2(0,46)
Всего	1435	1096	707	3238(100)	434(100)

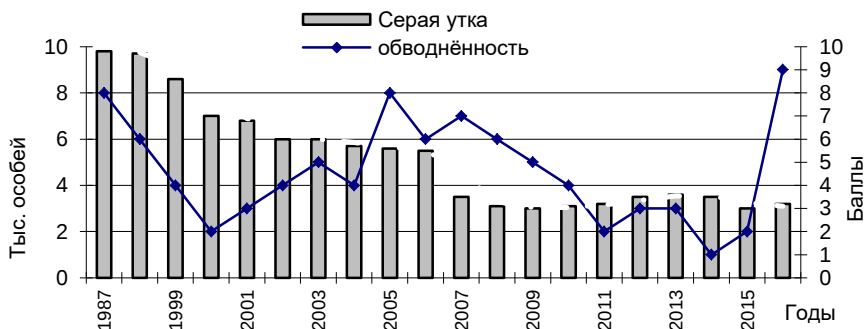


Рисунок 7 – Обводненность водно-болотных угодий и динамика численности серой утки на территории Хакасии

В 2012-2015 гг. на территории Красноярского края и Республики Хакасия состав представителей доминантной группы птиц, участвующих в эпизоотии ВГА, изменился. Среди чирков и широконосок отмечены иммунные птицы и не было носителей РНК ВГА субтипа H5, что нашло отражение в некотором увеличении их численности.

Кроме уже рассмотренных представителей отрядов курообразных и гусеобразных, заметное снижение численности на юге Центральной Сибири с 2008-2010 гг. наблюдалось у целого ряда ранее обычных и многочисленных видов ржанкообразных.

По учетам 2015-2016 гг. низкая численность сохраняется у чибиса, травника, поручейника, обыкновенного бекаса и речной крачки. В настоящее время ресурсы птиц, отнесенных к объектам болотно-луговой дичи на территории Хакасии, с учетом мигрирующих и успешности размножения на местах гнездования, по нашей оценке, составляют 81,8 тыс., что меньше на 44,5 тыс., чем в 2013 г.

Из воробьиных птиц объективно меньше, в рассматриваемый отрезок времени, стало скворцов, галок и черных ворон, но численность последних уже к 2013 г. восстановилась. К 2008 г. на юге Центральной Сибири заметно увеличилось участие в эпизоотическом процессе ранее интактных в регионе видов/подвидов (Савченко, 2009). В частности РНК ВГА-серотипа Н5 была выделена в пробах от таких воробьиных птиц как индийская камышевка *Acrocephalus agricola brevipennis*, желтая трясогузка *M. flava beema*, скворец *S. vulgaris* и полевой воробей *Passer m. montanus*.

При исследовании совокупности птиц разных групп, участвующих в эпизоотии ВГА субтипа Н5 (доминантной, субдоминантной и минорной), корреляционно-регрессионный анализ выявил высокую связь ($r = 0,708$, t -критерий Стьюдента = 3,32, $p < 0,05$) между усредненным показателем доли положительных проб и численностью птиц (2003-2011 г.) в доминантной группе, умеренную связь (по шкале Чеддока) – в субдоминантной ($r = 0,385$, t -критерий Стьюдента = 1,12, $p > 0,05$) и отрицательную, слабую ($r = -0,105$, t -критерий Стьюдента = 2,45, $p > 0,05$) – в минорной. Средняя ошибка аппроксимации, характеризующая адекватность регрессионной модели по данным группам птиц, составила 27,1 % (по доминантной), 74,9 % (субдоминантной) и Infinity % (минорной) при коэффициентах детерминации (r^2) 0,501, 0,122 и 0,011 соответственно.

Четкая связь между участием птиц доминантной группы (преимущественно, животноводных) в эпизоотии ВГА субтипа Н5 и сокращением их численности очевидна и вполне объяснима. Непонятным, на первый взгляд, выглядит стабильная численность хохотуны (на водоёмах Центральной Тувы и Хакасии) как колонияльно гнездящегося вида с высоким уровнем контагиозности. Можно предположить, что эти чайки, относящиеся к монгольскому подвиду, имеют высокий уровень иммунности вследствие постоянного контакта с птицами Внутренней Азии.

С использованием критерия χ^2 мы оценили наличие различий в численности обследованных птиц, у которых были выделены положительные пробы (факторов риска) на ВГА субтипа Н5 (38 видов) и у которых (127 видов) положительные пробы не выделялись за весь период проведения работ на территории Красноярского края и Республики Хакасия. Зависимость частоты случаев сокращения численности от наличия положительных проб на ВГА субтипа Н5 оказалась статистически значимой. Уровень значимости данной взаимосвязи по критерию Хи-квадрат соответствует $p < 0,01$, по критерию Фишера $p < 0,05$.

Глава 4. Орнито-иммунологический мониторинг

В главе рассматриваются особенности и необходимость проведения орнито-иммунологического мониторинга. Обсуждаются гипотезы заноса и распространения птицами ВГА на территорию СФО и РФ. Важное место занимают секторальное распределение видов птиц, участвующих в циркуляции ВГА на юге Центральной Сибири и вопросы биологической безопасности.

Итоги, рекомендации и перспективы дальнейшей разработки темы

Хронология возникновения вспышек ВГА субтипа H5N1, сопровождаемых падением птиц в Центральноазиатском регионе, может свидетельствовать о ключевой роли юга Центральной Сибири в циркуляции и распространении вирусов гриппа, связанных с перелетными птицами. Установленное вирусоносительство ржанкообразных, воробьиных и тетеревиных птиц указывает на то, что данный субтип вируса гриппа способен проникать в разные экологические группы птиц.

На юг Центральной Сибири ВГА могут заноситься перелётными птицами как из Байкальского региона, так и с территории Тувы. В последнем случае интерес представляют данные о распространении в регионе видов, места гнездования которых до недавнего времени располагались только в Убсу-Нурской котловине.

Важно отметить, что в период весенней миграции водоплавающих птиц, которых принято считать основными переносчиками ВГА, доля проб, содержащих РНК ВГА субтипов H5 на юге Центральной Сибири, не превышала 3,2 % от их общего числа. Максимальное вирусоносительство (40,2 %) птиц приходится на период с 15 июля по 28 августа. В это время на водоемах степи и лесостепи присутствует большое количество сеголетков водоплавающих, околородных птиц и формируются крупные ночёвочные и трофические скопления ряда воробьиных.

Очевидно, что в июле, когда материнские антитела, передаваемые трансовариальным путем, исчезают, сеголетки разных видов становятся активными участниками эпизоотического процесса. Контакт птиц разных экологических групп в условиях высокой гетерогенности миграционных путей и зимовок приводит к амплификации и распространению вирусов гриппа А.

В популяциях водно-болотных и других птиц, биоценологически связанных с водоёмами, формирование генетических подгрупп ВГА обусловлено асимметрией условий циркуляции вируса во время зимовочного и гнездового периодов. На зимовках формируются предельно высокие концентрации птиц с максимально высоким уровнем коллективного иммунитета, что стимулирует вирус к интенсивному генетическому дрейфу. Однако новые вирусные варианты амплифицируются после появления неиммунных птенцов в летний период. Широкий круг видов птиц, поддерживающих циркуляцию вируса гриппа, позволяет ему существовать и эффективно распространяться среди отрядов и видов восприимчивых хозяев.

Полученные данные еще раз подтверждают высказываемые ранее опасения о высокой вероятности развития эпизоотии (эпидемии) и необходимости систематического выполнения всего комплекса профилактических мер, позволяющего на ранней стадии диагностики оказывать превентивные воздействия. Способность вирусов гриппа длительное время выживать во внешней среде, зачастую не проявляя себя, усложняет проблему. Понятно, что в борьбе с гриппом одних ограничительных мер недостаточно. При решении практических задач важен системный экологический подход, направленный на изучение классической триады: возбудитель – носитель – переносчик, что позволит лучше понять природу циркуляции вирусов гриппа. Регулярные наблюдения за миграциями птиц должны стать важной и неотъемлемой частью Государственного экологического мониторинга.

В целях профилактики заноса и распространения перелетными птицами высокопатогенных ВГА для региональных отделений Россельхоз- и Роспотребнадзора нами была подготовлена и передана схема эколого-эпизоотического зонирования территории с указанием видов носителей и переносчиков ВГА, а также был сделан расчет отбора необходимого числа проб для конкретных водно-болотных угодий.

ВЫВОДЫ

1. В качестве основных объектов мониторинга на юге Центральной Сибири определено 47 видов птиц, участвующих в циркуляции ВГА субтипа H5. У 38 видов выделены РНК ВГА субтипов H5 или H7 либо антитела к данным вирусам. К доминантной группе птиц отнесено 15 видов, к субдоминантной – 12, к минорным видам и атипичным случаям – 8 видов. Для 12 видов характер отношения к одной из выделенных групп не определён.

2. В весенне-летне-осенний сезоны установлено 6 периодов выделения положительных проб. Максимальное вирусоносительство (40,2 %) и инфицирование птиц приходится на летние месяцы, когда наряду с присутствием разновозрастных сеголетков водно-болотных птиц начинают формироваться трофические и ночёвочные скопления воробьиных (скворцов, ласточек, трясогузок и др.). Полученные результаты дают основание полагать, что инфицирование птиц ВГА происходит не только на зимовках и во время их миграций, но и в период размножения на водоемах юга Центральной Сибири. Вирусоносительство, отмечаемое у экологически разных групп птиц, указывает на наличие ниш для перехода вируса на новые виды.

3. Анализ динамики выделения положительных проб позволил установить три периода: первый эпизоотический (2006-2008 гг.), второй эпизоотический (2009-2011 гг.) и постэпизоотический (2012-2015 гг.). В 2006-2008 гг. произошёл постепенный рост доли иммунных птиц при скачкообразном увеличении инфицированности – с 1,1 до 11,4 %. В 2009 г. при значительном снижении вирусоносительства (в 3 раза) увеличивается доля иммунных птиц, а максимальное их число приходится на 2010 г. В 2012-2015 гг. положительные пробы на ВГА субтипа H5 не выделялись.

4. На юге Красноярского края и в Республике Хакасия установлено 8 очагов постоянного циркулирования ВГА, их расположение совпадает с прохождением основного миграционного потока утиных птиц. В Туве выделен очаг вирусной инфекции, связанный с Убсунуро-гобийско-цинхайским миграционным путем. Полученные данные позволяют утверждать, что первичный обмен вирусами происходит как между Восточными провинциями Китая и Байкальским регионом, так и между Центральным Китаем и югом Центральной Сибири. В целом же, юг Центральной Сибири с прилегающими территориями играет ключевую роль в распространении ВГА мигрирующими птицами.

5. Установлено, что у птиц, отнесенных к разным группам, динамика численности различалась. Зависимость частоты случаев сокращения численности птиц от наличия положительных проб на ВГА субтипа H5 оказалась статистически значимой. Наиболее высокая корреляционная связь характерна для доминантной группы, умеренная – для субдоминантной и слабая или отрицательная – для минорной. Полученные данные свидетельствуют, что основной причиной сокращения численности водоплавающих и некоторых лесных видов птиц юга Центральной Сибири являются вирусные инфекции.

6. В настоящее время в регионе профилактика ВГА ограничивается эпидемиологическими и ветеринарными мероприятиями, что не позволяет в полной мере охватывать весь спектр вопросов, связанных с биологической безопасностью. Точность прогноза и успешность профилактических мероприятий, несомненно, повысятся при включении орнитоиммунологических исследований в систему государственного мониторинга.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ (ЖУРНАЛЫ ИЗ СПИСКА ВАК)

1. Савченко, А.П. Иммунологический мониторинг распространения вирусов гриппа А субтипов H5 и H7 на юге Центральной Сибири / А.П. Савченко, Н.В. Карпова, **П.А. Савченко**, С.О. Андреев // Бюл. ВСНЦ СО РАМН. – 2012. – № 5 (87). – С. 304-309.
2. Савченко, А.П. О циркуляции вирусов гриппа А и падеже птиц на юге Центральной Сибири / А.П. Савченко, В.И. Емельянов, **П.А. Савченко**, С.О. Андреев, И.А. Савченко, Н.В. Карпова, В.Л. Темерова // Бюл. ВСНЦ СО РАМН. – 2012. – № 5 (87). – С. 310-315.
3. Савченко, А.П. Виды птиц – основные носители и переносчики вирусов гриппа А в Восточной Сибири / А.П. Савченко, **П.А. Савченко**, И.А. Савченко, В.И. Емельянов, Н.В. Карпова, А.В. Ляпунов, М.А. Хаснатинов, Г.А. Данчинова // Бюл. ВСНЦ СО РАМН. – 2015. – № 4 (104). – С. 102-111.
4. Данчинова, Г.А. Разнообразие и распространение вирусов гриппа А среди птиц Восточной Сибири / Г.А. Данчинова, А.В. Ляпунов, М.А. Хаснатинов, Э.Л. Манзарова, А.П. Савченко, **П.А. Савченко**, И.А. Савченко, В.И. Емельянов, Н.В. Карпова, В.Л. Темерова, И.И. Тупицын, С.В. Пыжьянов // Бюл. ВСНЦ СО РАМН. – 2015. – № 5 (105). – С. 52-61.
5. **Савченко, П.А.** К эколого-эпизоотическому районированию юга Красноярского края по вирусам гриппа А / П.А. Савченко // Вестник КрасГАУ. – 2016. – № 4 (15). – С. 46-51.
6. Савченко, А.П. Озерная и серебристая чайки на территории Хакасии / А.П. Савченко, В.И. Емельянов, Н.В. Карпова, **П.А. Савченко**, А.В. Кучеренко // Успехи современной науки и образования. – 2016. – Т. 2. – № 5. – С. 109-114.
7. Муравьев, А.Н. К численности черного коршуна на территории Хакасии / А.Н. Муравьев, В.И. Емельянов, **П.А. Савченко** // Успехи современной науки и образования. – 2016. – Т. 2. – № 4. – С. 127-130.
8. Емельянов, В.И. К формированию сети водно-болотных угодий для сохранения гусей в Центральной Сибири / В.И. Емельянов, **П.А. Савченко**, Н.В. Чап, Л.А. Кошкина // Современная наука: актуальные проблемы теории и практики. Серия: естественные и технические науки. – 2016. – № 4. – С. 3-8.
9. Савченко, А.П. О современном состоянии ресурсов серой утки *Anas strepera* Linnaeus, 1758 на юге Центральной Сибири / А.П. Савченко, В.И. Емельянов, **П.А. Савченко**, Н.В. Карпова, Н.В. Чап, Л.А. Кошкина, А.В. Путинцев // Успехи современной науки и образования. – 2016. – Т. 5. – № 6. – С. 126-130.
10. **Савченко, П.А.** Об экспансии серебристой чайки на юге Центральной Сибири / П.А. Савченко, А.В. Кучеренко, Н.В. Карпова // Вестник КрасГАУ. – 2016. – № 8 (119). – С. 86-90.
11. **Савченко, П.А.** Участие птиц подсемейства Larinae в циркуляции вирусов гриппа А на юге Центральной Сибири / П.А. Савченко // Успехи современной науки. – 2016. – Т. 9. – № 12. – С. 128-131.