

Sibirien als Drehscheibe und Reservoir für die Verbreitung von HPAI*

JOHAN H. MOOIJ

1. Einleitung

Die Aviäre Influenza, auch Geflügelpest oder Vogelgrippe genannt, ist eine von Viren verursachte Erkrankung, die sich, in ihrer hoch pathogenen Form (»HPAI«) wahrscheinlich ausgehend von China, spätestens seit 2004 über große Teile der Welt verbreitet hat und weiterverbreitet. Es ist bekannt, dass die Viren über den direkten Kontakt von Tier zu Tier, vor allem über Kot, Schleim und Aerosole infizierter Vögel übertragen werden. Es gibt jedoch noch keine, mit Fakten gestützte Erklärung, wie die Viren über weite Strecken verbreitet werden.

Eine Hypothese für die Langstreckenübertragung der Vogelgrippeviren geht davon aus, dass Wildvögel die Viren aufnehmen und diese über den Vogelzug weiterverbreiten können. Diese sogenannte »Wildvogelhypothese« geht davon aus, dass Wildvögel sich sowohl mit niedrig-pathogenen (LPAI-) als auch mit hoch-pathogenen (HPAI-)Viren infizieren können, ohne an der Virenlast tödlich zu erkranken und trotz Infektion Langstreckenflüge durchführen können. Auf diese Weise sollen die Wildvögel die Vogelgrippeviren von China in die sibirische Arktis gebracht haben, wo sie an Vögel anderer Zugwege (»Flyways«) weitergereicht und über die gesamte nördliche Hemisphäre verbreitet wurden.

Durch den Kontakt zwischen Wildvögeln und Geflügel sollen die Viren anschließend in die Ställe der Geflügelwirtschaft gelangen und dort eine massenhafte Erkrankung und eine hohe Mortalität der Zuchtvögel auslösen. Die Wildvögel wären also die Überträger der Viren und die Geflügelwirtschaft wäre deren Opfer.

2. Problemstellung

Belegt wurde die Wildvogelhypothese bisher nicht (siehe Beitrag von Steiof in diesem Heft). Da es sich um eine Hypothese handelt, d.h. um eine Annahme, deren Gültigkeit mit Hilfe von Fakten verifiziert werden muss, müssen die Fakten, die die Hypothese unterstützen, zusammengetragen und auf ihre Haltbarkeit überprüft werden.

Die Wildvogelhypothese zur weltweiten Verbreitung der HPAI-Viren aus dem Kernland China hätte Bestand, wenn folgende in der Literatur geäußerten Thesen zutreffen würden:

- Einzelne mit HPAI-Viren infizierte Zugvögel ziehen im Frühjahr von Ostasien, wo die HPAI-Viren entstanden sind, zu den arktischen Brutgebieten dieser Wildvögel im

Norden Sibiriens, wechseln die Zugroute (den »Flyway«) und fliegen anschließend im nächsten Herbst von dort nach Europa bzw. Nordamerika.

- Einzelne mit HPAI-Viren infizierte Zugvögel ziehen im Frühjahr von Ostasien zu den arktischen Brutgebieten dieser Wildvögel im Norden Sibiriens, hinterlassen dort Viren in den arktischen Gewässern, die dann von Vögeln anderer Flyways aufgenommen und nach Europa bzw. Nordamerika transportiert werden.
- Mit HPAI-Viren infizierte Vögel können weite Strecken im Flug zurücklegen, scheiden danach noch Viren aus und können so HPAI-Viren über die Kontinente verbreiten.
- Zwischen den im Herbst aus den arktischen Brutgebieten in Europa einfliegenden Wildvögeln gibt es einen wesentlichen Anteil von mit HPAI-Viren infizierten Individuen.
- Das Auftreten von mit HPAI-Viren infizierten Geflügelhaltungen und Wildvögel stimmt zeitlich und räumlich mit dem Ablauf des Vogelzuges überein.
- Wilde Wasservögel bilden ein natürliches LPAI-Reservoir in Europa und bringen die LPAI-Viren in Geflügelhaltungen, wo diese zu HPAI-Viren mutieren.

3. Überprüfung der Thesen

These 1: Einzelne mit HPAI-Viren infizierte Zugvögel ziehen im Frühjahr von Ostasien, wo die HPAI-Viren entstanden sind, zu den arktischen Brutgebieten dieser Wildvögel im Norden Sibiriens, wechseln die Zugroute (»Flyway«) und fliegen anschließend im nächsten Herbst von dort nach Europa bzw. Nordamerika.

Untersuchungen des Vogelzuges mit Hilfe markierter Vögel (Beinring, Flügel-/Schnabelclips, Halsring, Sender) seit Mitte des letzten Jahrhunderts haben eindeutig gezeigt, dass Wasser- und Watvogel-Populationen aus einzelnen, klar abgegrenzten, biogeografischen Einheiten, mit einem jeweils eigenen, klar definierten »Flyway« bestehen (Abb. 1). Es zeigte

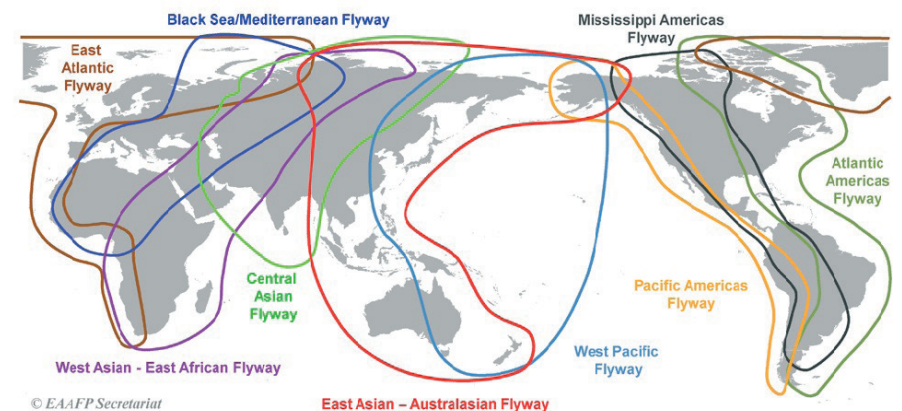


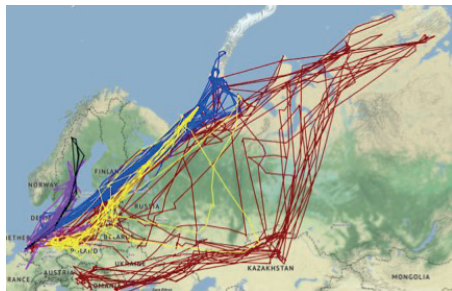
Abb. 1: Durch die Markierung von in der Arktis brütenden Wasser- und Watvögel hergeleitete Zugrouten (»Flyways«) (© EAAFP, Wetlands International, AEWA).

* Vortrag gehalten auf der Tagung »Wildtiere als Überträger von Nutztierkrankheiten« vom 20. bis 21. Oktober 2022 in der Brandenburgischen Akademie Schloss Criewen.

sich, dass die einzelnen Flyway-Populationen einer Art selten, wenn überhaupt Individuen austauschen (DELANY et al. 2009, SCOTT & ROSE 1996).

Bei den Flyway-Populationen der Bless- und der Saatgans im Osten und Westen Eurasiens gab es – trotz der räumlichen Nähe der Brutgebiete – keinerlei Hinweise, dass besiederte Vögel den Flyway wechselten. Auch bei dem Zwergschwan gab es keine Vögel, die zwischen den einzelnen Jahren den Flyway wechselten (Abb. 2 & 3, DENG et al. 2019, FANG et al. 2020, KRUCKENBERG et al. 2022, LI et al. 2020). Bei Kurzschnabelgänsen wurde über einem Zeitraum von zwölf Jahren eine Austauschrate zwischen zwei Flyways von 0,07 Prozent gefunden, über das Wintergebiet und vornehmlich in strengen Wintern mit Schnee (MADSEN et al. 2014).

Die These, dass regelmäßig einzelne mit HPAI-Viren infizierte Zugvögel von China, über die Brutgebiete in Sibirien nach Europa geflogen sein könnten, ist somit zu verwerfen.



These 2: Einzelne mit HPAI-Viren infizierte Zugvögel ziehen im Frühjahr von Ostasien zu den arktischen Brutgebieten dieser Wildvögel im Norden Sibiriens, hinterlassen dort Viren in den arktischen Gewässern, die dann von Vögeln anderer Flyways aufgenommen und nach Europa bzw. Nordamerika transportiert werden.

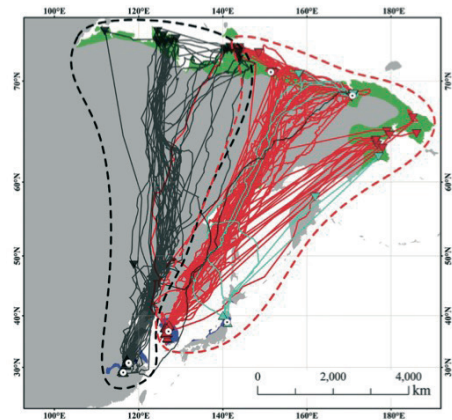


Abb. 2: Die durch die Besiedlung von in der Arktis brütenden Gänsen belegten Flyways im Westen (oben) und Osten Eurasiens (unten). In Westurasien für die Weißwangengans (blau), Zwerggans (schwarz), Blessgans (rot), Tundra Saatgans (gelb) (IWWR-Germany e.V., Kruckenberg et al. 2022, MPI-Ornithologie) und in Ostasien für die Blessgans, (Deng et al. 2020).

Die arktische Tundra, Brutgebiet vieler bei uns durchziehender und überwintender Wasser- und Watvogelarten ist im Sommer ein Feuchtgebiet par excellence. Nach der Schneeschmelze bildet sich über dem Permafrostboden ein buntes Mosaik von Mooren und trockenen Tundren, durchzogen von mäandrierenden Flüssen in breiten Auen mit vielen Altwässern und einer Vielfalt von größeren und kleineren Seen (Abb. 4).

Diese Gewässer spielen eine wichtige Rolle im arktischen Leben der hiesigen Wasser- und Watvögel. Während der Brutzeit besuchen einzelne Vögel bzw. Paare, später ganze Familien und in der Mauserzeit ganze Schwärme täglich solche Wasserflächen, um zu baden, zu trinken oder um sich in Sicherheit zu bringen. Damit bilden diese Gewässer theoretisch ideale Bedingungen für die Übertragung von Viren, wenn einzelne Vögel diese von außerhalb einschleppen würden.

Seit 2006 wurden in der gesamten eurasischen Arktis von solchen Gewässern tausende Gewässerproben genommen und auf das Vorhandensein von Aviären Influenzaviren untersucht. Darüber hinaus wurden dort hunderte Vögel beprobt. Bis 2021 waren alle Proben negativ (GAIDET et al. 2018, KRUCKENBERG, pers.com.). Der Fund von AIV Antikörpern in einer Reihe von Wasservögel in Alaska (WILSON et al. 2013) und in Dreizehnmöwen (*Rissa tridactyla*) und Eismöwen (*Larus hyperboreus*) auf Spitzbergen (LEE et al. 2020) zeigt lediglich, dass die beprobten Wasservögel in den vergangenen Monaten, also z.B. während der Überwinterung oder Frühjahrswanderung, mit AI Viren, im Allgemeinen LPAI-Viren, in Kontakt gekommen sind, und gibt keine Hinweise auf das Vorhandensein von AI-Viren in der Arktis.

In 2021 und 2022 wurden in Matanuska-Susitna Borough (Alaska) erstmalig HPAI-Viren (H5N1) in der Arktis gefunden: zuerst bei Hausgeflügel, später auch bei toten Seeadlern, Schnee-Eulen und Wasservögeln. In Juni 2022 wurden H5N1 und H5N5 erstmalig in der eurasischen Arktis gefunden, auf Spitzbergen, im Hafen von Longyearbyen (Eismöwe) und im Juli 2022 auf Hermansen Island (Große Raubmöwe).

Das Fehlen von AI-Nachweisen aus der Arktis bis 2021 und die Fundumstände dieser ersten arktischen AI-Funde seit 2021 (in Menschennähe: Hausgeflügel, Hafen) geben keine Hinweise auf ein HPAI-Reservoir bei Wildvögeln bzw. auf eine Übertragung HPAI-Viren in der Arktis. Die neueren HPAI-Funde in arktischen Orten weisen vielmehr auf einen Eintrag von HPAI-Viren in der Arktis durch Menschen hin, z.B. mit Geflügelimporten (ggf. tiefgefroren).

Die These, dass HPAI-Viren in der Arktis überdauern und von dort durch Wildvögel nach Europa bzw. Nordamerika verschleppt werden, ist somit zu verwerfen.

These 3: Mit HPAI-Viren infizierte Vögel können weite Strecken im Flug zurücklegen und so HPAI-Viren über die Kontinente verbreiten.

Trotz ihrer regelmäßigen Langstreckenflüge sind Zugvögel für die Langstrecken-Übertragung von HPAI-Viren denkbar schlecht geeignet. Fliegen ist »Hochleistungssport«: Beim

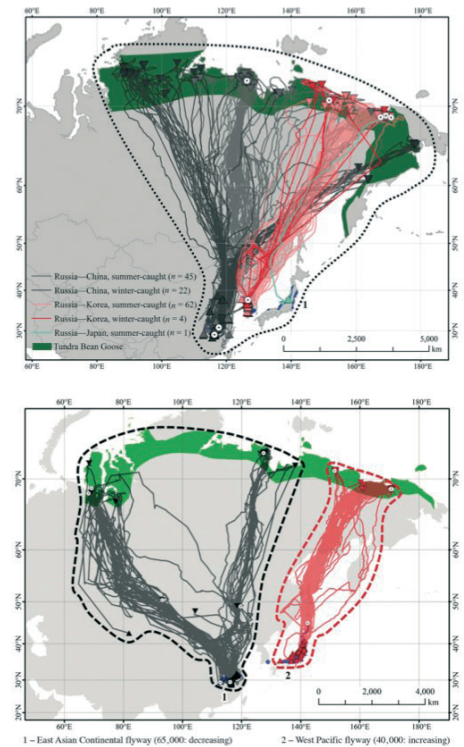


Abb. 3: Osteurasische Flyways der Saatgans (oben, Li et al. 2020) und des Zwergschwan (unten, Fang et al. 2020)



Abb. 4: Die arktische Tundra im Sommer

Fliegen verbrauchen Vögel in der ersten Stunde zehn- bis zwölfmal und danach acht bis zehmal soviel Energie wie im Ruhezustand, und der Sauerstoffverbrauch steigt um das fünf bis zehnfache (KRUCKENBERG et al. 2022, MOOIJ 1992, NACHTIGALL 1987, NEWTON 2008). Aufgrund der gesundheitlichen Beeinträchtigung durch eine AI-Infektion erscheint es daher wenig wahrscheinlich, dass die infizierten Vögel zu den mit Langstreckenflügen verbundenen Kraftanstrengungen in der Lage sind. Sogar symptomfreie mit HPAI infizierte Vögel sind in der Inkubationszeit wenig mobil und sterben bereits nach wenigen Tagen (PROSSER et al. 2022). Auch mit LPAI infizierte Wasservögel haben ein verringertes Gewicht, sind nur noch sehr eingeschränkt mobil und warten auf ihre Genesung (LATORRE-MARGALEF et al. 2009, VAN DIJK 2014, VAN DIJK et al. 2015, VAN GILS et al. 2017).

In einer Reihe von Laborversuchen hat man versucht zu belegen, dass mit HPAI infizierte Wasservögel eine HPAI-Infektion überstehen und AI-Viren verbreiten können (STEIOF et al. 2015). Laborergebnisse lassen sich jedoch nur sehr eingeschränkt auf die Situation in freier Natur übertragen. Wildlebende Vögel müssen sich ihr Überleben »erarbeiten«, Nahrung suchen, in Konkurrenz bestehen, ständigen Gefahren von Fressfeinden wahrnehmen und ausweichen, Wind und Wetter trotzen usw.. Durch Krankheit geschwächte Wildvögel stehen unter extrem hohem Selektionsdruck und haben nur geringe Überlebenschancen (KRUCKENBERG et al. 2022, STEIOF et al. 2015).

Die These, dass mit HPAI infizierte Vögel weite Strecken zurücklegen und so HPAI-Viren über Kontinente transportieren können, ist somit unhaltbar und zu verwerfen.

These 4: Zwischen den im Herbst aus den arktischen Brutgebieten in Europa einfliegenden Wildvögeln gibt es einen wesentlichen Anteil von mit HPAI-Viren infizierten Individuen.

Zwischen 2006 und 2021 wurden allein in Europa über 500.000 Wildvögel auf AI-Viren untersucht, davon ca. 222.500 passiv (tot gefunden) und ca. 310.000 aktiv (gefangen, geschossen). Positive Befunde von HPAI bei Wildvögeln gab es nur in Jahren mit positiven Befunden in Geflügelhaltungen. Zirka 1,4 Prozent aller beprobten Wasservögel zeigte einen positiven Befund. Von den passiv beprobten Vögeln lag dieser Anteil bei ca. 2,7 Prozent und bei den aktiv beprobten Vögeln bei ca. 0,5 Prozent HPAI-positiv, wobei bis zur Hälfte dieser positiv getesteten Vögel bereits Symptome einer AI-Infektion zeigten (EFSA-Vogelgrippe Monitoring). Die übrigen aktiv positiv getesteten Vögel waren möglicherweise noch in der Inkubationszeit (zwei bis fünf Tage), sie zeigen dann zwar noch keine eindeutigen Symptome, sind jedoch bereits eingeschränkt leistungsfähig (PROSSER et al. 2022). Diese Befunde sind aber keine überzeugenden Argumente für die europaweite Übertragung von Vogelgrippe-Viren durch Wildvögel. Sie besagen zudem nicht, wo diese Vögel infiziert wurden. Es spricht vieles dafür, dass viren-naive Vögel aus der Arktis erst im Überwinterungsgebiet in den Zentren der Geflügelwirtschaft (z.B. UK, Niederlande, Nordwestdeutschland) infiziert werden (s.u.).

Die These, dass ein wesentlicher Anteil der im Herbst in Europa einfliegenden Zugvögel HPAI-Viren mit sich tragen, lässt sich nicht bestätigen und ist zu verwerfen.

These 5: Das Auftreten von mit HPAI-Viren infizierte Geflügelhaltungen und Wildvögel stimmt zeitlich und räumlich mit dem Ablauf des Vogelzuges überein.

Hauptzugzeit der Wasservögel im Herbst ist September bis in den Dezember hinein, während die ersten Funde von mit HPAI infizierten Vögeln, sowohl bei Wildvögeln als auch in Geflügelhaltungen, meist im Zeitraum von Spätherbst bis Mittwinter, in manchen Jahren sogar erst im Frühjahr zu verzeichnen sind (Tab. 1). Auch wenn es in manchen Jahren (z.B. 2016) eine scheinbare Korrelation zwischen dem Einsetzen des Vogelzuges und dem Auftreten der Vogelgrippe zu geben scheint, ist zu bedenken, dass eine Korrelation nicht gleichbedeutend mit Ursächlichkeit ist, sicherlich nicht wenn ein solches Zusammenfallen zweier Ereignisse nur äußerst selten zu beobachten ist.

Damit ist klar, dass die häufig behauptete eindeutige Korrelation zwischen der Verbreitung der HPAI-Viren im Rahmen der bisherigen Vogelgrippe-Ausbrüche und dem alljährlichen Ablauf des Vogelzuges sich aus diesen Daten nicht belegen lässt. Hinzu kommt, dass sich der »Seuchenzug« der HPAI-Viren durch Eurasien nicht nur

Tabelle 1: Beginn der AI-Ausbrüche seit 2006

Jahr	Beginn AI-Ausbruch
2006	Februar
2007	Januar
2008	Oktober
2009	März
2010	März
2011	
2012	
2013	
2014	November
2015	
2016	September
2017	bis April 2017
2018	Januar
2019	Dezember
2020	Oktober
2021	Oktober
2022	Seit Oktober 2021

zeitlich, sondern auch räumlich nicht mit dem Ablauf des Vogelzugs in Deckung bringen lässt. So brach im März 2003 in den Niederlanden Geflügelpest (H7N7) aus, während sich ein Großteil der dort überwinterten Wasservögel schon auf dem Rückzug in die östlich gelegenen Brutgebiete befand. Die Seuche breitet sich jedoch im April nach Süden (Belgien) und im Mai gegen Osten (Deutschland, NRW) aus. Bei der Migration des H5N1-Virus 2005–2006 von China nach Europa »reiste« das Virus von Südost-China über Mittel-China (Mai 2005), West-Mongolei, Nord-Kasachstan, West Sibirien (Juli 2005), Südwest-Russland und Rumänien (Herbst 2005), Ukraine und Türkei (Frühwinter 2005) nach Europa (Februar 2006). Der beschriebene »Viren-Reiseroute« lässt sich mit keiner der bekannten Vogelzugrouten korrelieren. Auch bei den weiteren AI-Ausbrüchen seit 2006 folgen die Ausbreitungsmuster der AI-Viren keiner der bekannten Zugrouten von Wildvögeln (MOOIJ 2007, STEIOF et al. 2015).

In den deutschen Geflügelhaltungen leben ca. 173 Mio. Vögel (91,9 Prozent Hühner, 6,7 Prozent Truthühner, 1,2 Prozent Enten, 0,2 Prozent Gänse) (STATISTISCHES BUNDESAMT 2020). Zirka 90–95 Prozent des deutschen Geflügels leben in Intensivhaltung, das heißt, in geschlossenen Großstallungen, die über ein Lüftungssystem zur Regulierung des Stallklimas verfügen. Die Abluft solcher Stallungen lässt sich in einer weiteren Umgebung von bis zu 500 m nachweisen und Bioaerosole (mit Viren) können sich noch deutlich weiterverbreiten (CLAUS 2020, LIPPMANN 2011). Wasservögel, die im Bereich der Abluftfahne Nahrung suchen, können sich dort dann leicht mit Viren infizieren.

In Europa werden jährlich mindestens 6–10 Mio. Stockenten, 100 Mio. Fasane sowie 30 Mio. sonstige Hühnervögel zu Jagdzwecken ausgesetzt. Die Vögel werden in spezialisierten Geflügelbetrieben gezüchtet und weitgehend ohne Untersuchung auf AI-Viren ausgewildert (CHAMPAGNON 2011, MADDEN 2021, PRINGLE et al. 2018, SAGE et al. 2020, SÖDERQUIST 2012, VITTECOQ et al. 2012, RSPB 2022).

In den Niederlanden wurde festgestellt, dass aus der Geflügelindustrie in die Umwelt gelangte LPAI-Viren bei im Herbst einwandernden »virenaiven« Stockenten zu einer AI-Infektion führten. Da die infizierten Stockenten nur eingeschränkt mobil waren, konnten sie die Viren nur lokal weiterreichen (VAN DIJK 2014).

Ein ähnlicher Mechanismus könnte auch für die Übertragung von HPAI-Viren aus der professionellen Geflügelhaltung und Jagdvogelzucht auf Wildvögel in Frage kommen. Dann wären Wildvögel die Opfer eines AI-Viren-Austritts aus der Geflügelindustrie.

Somit ist die These, dass das Auftreten von mit HPAI-Viren infizierte Geflügelhaltungen und Wildvögel zeitlich und räumlich mit dem Ablauf des Vogelzuges übereinstimmt, nicht haltbar und zu verwerfen.

These 6: Wilde Wasservögel bilden ein natürliches LPAI-Reservoir in Europa und bringen die LPAI-Viren in Geflügelhaltungen, wo diese zu HPAI-Viren mutieren.

Bei der Beprobung einer halben Million Wasservögel in der Europäischen Union zwischen 2006 und 2021 gab es nur einen Anteil von 2,4 Prozent der getesteten Vögel, die positiv auf LPAI beprobt wurden (EFSA-Vogelgrippe Monitoring). Dieser Wert zeigt nicht nur wie

schwer AI-Viren in wild lebenden Wasservogel-Populationen übertragbar sind, sondern stellt auch die Hypothese, dass Wasservögel ein natürliches Reservoir für LPAI-Viren in Europa bilden, in Frage.

Hypothetisch könnte ein Wasservogel aus dem »Natürlichen LPAI-Reservoir« von 2,4 Prozent seine LPAI-Viren in einer Geflügelhaltung zurücklassen, die dort dann zu HPAI-Viren mutieren. Das mag bei Freilandhaltung noch gelingen, problematisch wird es für einen Wildvogel jedoch, Viren in eine moderne Geflügelhaltung mit Biosicherheits-Vorkehrungen hineinzubringen. Darüber hinaus wäre es, bei den theoretisch möglichen fast 200 HxNy-Kombinationen, beziehungsweise bisher bekannten sieben HPAI-Varianten, nicht zu erwarten, dass in einem solchen Fall in allen infizierten Geflügelhaltungen, die gleichen, nahezu identischen AI-Varianten auftreten würden.

Die These von VAN DIJK (2014), dass aus der Geflügelindustrie örtlich in die Umwelt gelangte LPAI-Viren bei im Herbst einwandernden »virenaiven« Wasservögel lokal zu einer AI-Infektion führen, scheint da wesentlich realistischer.

Diese Tatsachen machen die These, dass wilde Wasservögel ein natürliches Reservoir für LPAI-Viren bilden und diese in Geflügelhaltungen bringen, wo diese zu HPAI-Viren mutieren, wenig wahrscheinlich.

4. Fazit

Keine der sechs aufgeführten Thesen zur Verbreitung von HPAI-Viren durch Wildvögel lässt sich mit Fakten untermauern, so dass alle verworfen werden müssen. Somit ist die Wildvogelhypothese wegen fehlender Hinweise zu verwerfen. Die oftmals als Belege zitierten virologischen Darstellungen großer Autorenschaften halten bei näherer Überprüfung ebenfalls nicht stand (siehe Steiof in diesem Heft).

5. Literatur

- CHAMPAGNON, J. (2011): *Consequences of the introduction of individuals within harvested populations: The case of the Mallard *Anas platyrhynchos**. PhD-Thesis Univ. Montpellier. http://www.ducksg.org/wp-content/uploads/2014/06/CHAMPAGNON_2011_PhD.pdf
- CLAUS, M. (2020): *Emission von Bioaerosolen aus Tierhaltungsanlagen – Methoden und Ergebnisse verfügbarer Bioaerosoluntersuchungen in und um landwirtschaftliche Nutztierhaltung*. – Thünen Working Paper 138, Thünen-Institut für Agrartechnologie, Braunschweig.
- DELANY, S., D. SCOTT, T. DODMAN & D. STROUD (Eds.) (2009): *An Atlas of Wader Populations in Africa and Western Eurasia*. – Wetlands International, Wageningen.
- DENG, X., Q. ZHAO, D. SOLOVYEVA, H. LEE, I. BYSYKATOVA-HARMEY, Z. XU, K. USHIYAMA, T. SHIMADA, K. KOYAMA, J. PARK, H. KIM, G. LIU, W. XU, B. HU, D. GAO, B. HE, Y. ZHANG, T. NATSAGDORJ, B. DAVAASUREN, S. MORIGUCHI, D. BARYKINA, A. ANTONOV, A. STEPANOV, J. ZHANG, L. CAO, A.D. FOX (2020): *Contrasting trends in two East Asian populations of the Greater White-fronted Goose *Anser albifrons**. – Wildfowl, Special Issue 6: 181–205.

- FANG, L., J. ZHANG, Q. ZHAO, D. SOLOVYEVA, D. VANGELUWE, S.B. ROZENFELD, T. LAMERIS, Z. XU, I. BYSYKATOVA-HARMEY, N. BATBAYAR, K. KONISHI, O.-K. MOON, B. HE, K. Koyama, S. MORIGUCHI, T. SHIMADA, J. PARK, H. KIM, G. LIU, B. HU, D. GAO, L. RUAN, T. NATSAGDORJ, B. DAVAASUREN, A. ANTONOV, A. MYLNIKOVA, A. STEPANOV, G. KIRTAEV, D. ZAMYATIN, S. KAZANTZIDIS, T. SEKIJIMA, I. DAMBA, H. LEE, B. ZHANG, Y. XIE, E.C. REES, L. CAO & A.D. FOX (2020): *Two distinct flyways with different population trends of Bewick's Swan *Cygnus columbianus bewickii* in East Asia*. – Wildfowl, Special Issue 6: 13–42.
- GAIDET, N., I. LECLERCQ, C. BATÉJAT, Q. GRASSIN, T. DAUFRESNE & J.-C. MANUGUERRA (2018): *Avian Influenza Virus Surveillance in High Arctic Breeding Geese, Greenland*. – Avian Diseases, 62(2):237–240. <http://www.bioone.org/doi/full/10.1637/11793-010418-ResNote.1>
- KRUCKENBERG, H., A. KÖLZSCH, J.H. MOOIJ & H.-H. BERGMANN (2022): *Das große Buch der Gänse. Von sozialen Wesen und rastlosen Wandern*. – Aula, Wiebelsheim.
- LATORRE-MARGALEF, N., G. GUNNARSSON, V.J. MUNSTER, R.A.M. FOUCHIER, A.D.M.E. OSTERHAUS, J. ELMBERG, B. OLSEN, A. WALLENSTEN, P.D. HAEMIG, T. FRANSSON, L. BRUDIN & J. WALDENSTRÖM (2009): *Effects of influenza A virus infection on migrating mallard ducks*. – Proc. R. Soc. B 276, 1029–1036. doi: 10.1098/rspb.2008.1501.
- LEE, M.M., V.L.B. JASPERS, G.W. GABRIELSEN, B.M. JENSSSEN, T.M. CIESIELSKI, Å.-K. MORTENSEN, S.S. LUNDGREN & C.A. WAUGH (2020): *Evidence of avian influenza virus in seabirds breeding on a Norwegian high-Arctic archipelago*. – Veterinary Research 16:48. <https://doi.org/10.1186/s12917-020-2265-2>
- LI, C., Q. ZHAO, D. SOLOVYEVA, T. LAMERIS, N. BATBAYAR, I. BYSYKATOVA-HARMEY, H. LI, V. EMELYANOV, S.B. ROZENFELD, J. PARK, T. SHIMADA, K. KOYAMA, S. MORIGUCHI, J. HOU, T. NATSAGDORJ, H. KIM, B. DAVAASUREN, I. DAMBA, G. LIU, B. HU, W. XU, D. GAO, O. GOROSHKO, A. ANTONOV, O. PROKOPENKO, O. TSEND, A. STEPANOV, A. SAVCHENKO, G. DANILOV, N. GERMOGENOV, J. ZHANG, X. DENG, L. CAO, A.D. FOX (2020): *Population trends and migration routes of the East Asian Bean Goose *Anser fabalis middendorffii* and *A. f. ferrirostris**. – Wildfowl, Special Issue 6: 124–156.
- LIPPMANN, J. (2011): *Bewertung der Bodenhaltung von Legehennen mit Auslauf hinsichtlich Stickstoffdynamik mit Bezug zu Wald, Geruchs- und Staubemissionen*. – Schriftenreihe des LfULG, Heft 27/2011.
- MADDEN, J.R. (2021): *How many gamebirds are released in the UK each year?* – European Journal of Wildlife Research (2021): 67: 72. <https://doi.org/10.1007/s10344-021-01508-z>
- MADSEN, J., R.S. Tjørnløv, M. FREDERIKSEN, C. MITCHELL & A.Th. SIGFUSSON (2014): *Connectivity between flyway populations of waterbirds: assessment of rates of exchange, their causes and consequences*. – Journal of Applied Ecology 51: 183–193. doi: 10.1111/1365-2664.12183.
- MOOIJ, J.H. (1992): *Behaviour and energy budget of wintering geese in the Lower Rhine Area of North Rhine-Westphalia, Germany*. – Wildfowl 43: 121–128.
- MOOIJ, J.H. (2007): *Vogelgrippe (Klassische Geflügelpest) und Zugvögel: Wie gefährlich ist H5N1?* – Charadrius 43:196–217.
- NACHTIGALL, W. (1987): *Vogelflug und Vogelzug*. – Rasch & Röhring, Hamburg, Zürich.
- NEWTON, I. (2008): *The Migration Ecology of Birds*. – Elsevier, Amsterdam.
- PRINGLE, H., M. WILSON, J. CALLADINE & G. SIRIWARDENA (2018): *Associations between gamebird releases and generalist predators*. – J Appl Ecol. 2019;56:2102–2113. DOI: 10.1111/1365-2664.13451.
- PROSSER, D.J., J. Homyack, R.L. Poulson, H.L. Schley, N. Simmons, J.D. Sullivan, M. Weegman, G.H. Olsen, A.M. Berlin, D.E. Stallknecht & C.K. Williams (2022): *A lesser scaup (*Aythya affinis*) naturally infected with Eurasian 2.3.4.4 highly pathogenic H5N1 avian influenza virus: Movement ecology and host factors*. – Transbound Emerg Dis. 2022;69: e2653–e2660. DOI: 10.1111/tbed.14614.
- RSPB (2022): *Pheasants and partridges. What is »rear and released« gamebird shooting?* – <https://www.rspb.org.uk/globalassets/downloads/documents/birds-and-wildlife/gamebird-shooting-review/what-is-rear-and-released-gamebird-shooting.pdf>
- SAGE, R.B., A.N. HOODLESS, M.I.A. WOODBURN, R.A.H. DRAYCOTT, J.R. MADDEN & N.W. SOTHERTON (2020): *Summary review and synthesis: effects on habitats and wildlife of the release and management of pheasants and red-legged partridges on UK lowland shoots*. – Wildlife Biology 2020: wlb.00766. doi: 10.2981/wlb.00766
- SCOTT, D.A. & P.M. ROSE (1996): *Atlas of Anatidae Populations in Africa and Western Eurasia*. – Wetlands International, Wageningen.
- SÖDERQUIST, P. (2012): *Ecological and genetic consequences of introductions of native species: the mallard as a model system*. – Introductory Research Essay 15, Swedish University of Agricultural Studies, Umeå, Sweden.
- STEIOF, K., J. MOOIJ & P. PETERMANN (2015): *Die »Wildvogelthese« zum Auftreten hoch pathogener Vogelgrippeviren – aktueller Stand und kritische Prüfung der Position des Friedrich-Loeffler-Instituts* (Stand: Juni 2015). – Vogelwelt 135: 131–145.
- VAN DIJK J.G.B. (2014): *Pathogen dynamics in a partial migrant: interactions between mallards (*Anas platyrhynchos*) and avian influenza viruses*. – PhD thesis. Utrecht University, Utrecht, The Netherlands.
- VAN DIJK, J.G., E. KLEYHEEG, M.B. SOONS, B.A. NOLET, R.A. FOUCHIER, M. KLAASSEN (2015): *Weak negative associations between avian influenza virus infection and movement behaviour in a key host species, the mallard *Anas platyrhynchos**. – Oikos 124, 1293–1303.
- VAN GILS, J. A., V. J. MUNSTER, R. RADERMA, D. LIEFHEBBER, R. A. M. FOUCHIER & M. KLAASSEN (2007): *Hampered foraging and migratory performance in swans infected with Low-Pathogenic Avian Influenza A Virus*. – PLoS One 2(1): e184. doi:10.1371/journal.pone.0000184. <http://www.birdhealth.nl/literatuur/van%20gils%20et%20al.%20%282007%29%20plos%20one.pdf>
- VITTECOQ, M., V. GRANDHOMME, J. CHAMPAGNON, M. GUILLEMAIN, B. CRESCENSO-CHAIGNE, F. RENAUD, F. THOMAS, M. GAUTHIER-CLERC & S. VAN DER WERF (2012): *High influenza A virus rates in Mallards bred for hunting in the Camargue, South of France*. PLoS ONE 7(8): e43974. Doi:10.1371/journal.pone.0043974 <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0043974>
- WILSON, H.M., J.S. HALL, P.L. FLINT, J.C. FRANSON, C.R. ELY, J.A. SCHMUTZ & M.D. SAMUEL (2013): *High Seroprevalence of Antibodies to Avian Influenza Viruses among Wild Waterfowl in Alaska: Implications for Surveillance*. – PLoS ONE 8(3): e58308. doi:10.1371/journal.pone.0058308

DR. JOHAN H. MOOIJ
WAI – Wissenschaftsforum Aviäre Influenza
Institute for Wetlands and Waterbird Research e.V. (IWWR)