

LA INFLUENZA AVIAR Y SUS IMPLICANCIAS PARA LA SALUD DE LAS AVES SILVESTRES DE AMÉRICA DEL SUR

ALBERTO A. PÉREZ¹, M. ELENA ZACCAGNINI² Y ARIEL J. PEREDA³

¹ Dirección de Cuarentena Animal, Servicio Nacional de Sanidad y Calidad Agroalimentaria (SENASA).
Av. Paseo Colón 367 4º, 1063 Buenos Aires, Argentina. *aperez@senasa.gov.ar*

² Instituto de Recursos Biológicos, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA).
Los Reseros y Las Cabañas s/n, 1712 Castelar, Buenos Aires, Argentina.

³ Laboratorio de Aves y Porcinos, Instituto de Virología, Centro de Investigación en Ciencias Veterinarias (CICV), Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA).
Casilla de Correos 25, 1712 Castelar, Buenos Aires, Argentina.

RESUMEN.— La Influenza Aviar Altamente Patógena se ha diseminado rápidamente desde 2003 en países de Asia, Europa y África, con serias consecuencias para la industria avícola, la salud pública y la salud de especies silvestres. El rol de las aves silvestres en el mantenimiento y dispersión geográfica de la enfermedad se mantiene incierto. Existe muy poca información sobre la presencia y la ecología de los virus de Influenza de tipo A en aves de América del Sur. En los últimos años, ocho subtipos virales no patógenos han sido aislados de aves acuáticas (Anseriformes y Charadriiformes) en Argentina, Perú, Chile y Brasil. Se desconocen los mecanismos involucrados en la perpetuación de tales virus, su potencial mutagénico hacia cepas patógenas y las consecuencias de su circulación en la región. Este trabajo resume los aspectos más sobresalientes de la información científica disponible sobre la ecoepidemiología de la Influenza Aviar que resultan de utilidad para comprender el impacto que esta enfermedad puede tener en la salud y en la conservación de la avifauna silvestre del Neotrópico.

PALABRAS CLAVE: *América del Sur, aves silvestres, ecoepidemiología, Influenza Aviar.*

ABSTRACT. AVIAN INFLUENZA AND ITS IMPLICATIONS FOR THE HEALTH OF SOUTH AMERICAN WILD BIRDS.— Since 2003, Avian Influenza has spread rapidly throughout countries of Asia, Europe and Africa, resulting in serious consequences for the poultry industry, public health and the health of wild species. The role of wild birds in the maintenance and geographical expansion of the disease is a matter of uncertainty. There is very little information about the occurrence and ecology of Influenza A viruses in South American birds. In recent years, eight low pathogenic viral subtypes have been isolated from waterbirds (Anseriformes and Charadriiformes) in Argentina, Peru, Chile and Brazil. The mechanisms involved in their maintenance, the potential to evolve into highly pathogenic strains and the consequences of their circulation in the region are unknown. This article reviews aspects of current scientific knowledge about the eco-epidemiology of Avian Influenza, which may be useful for understanding the impact that this disease could have on the health and conservation of Neotropical wild avifauna.

KEY WORDS: *Avian Influenza, eco-epidemiology, South America, wild birds.*

Recibido 14 septiembre 2009, aceptado 11 julio 2010

La Influenza Aviar es una enfermedad infecciosa aguda y altamente transmisible de las aves que ha sido considerada en los últimos años como la enfermedad animal más importante por sus consecuencias sobre la salud pública y la industria avícola (Capua y Alexander 2007, 2009, Gauthier-Clerc et al. 2007). Descripta por primera vez en 1878 en aves de corral, la Influenza Aviar Altamente Patógena o HPAI (del inglés, “Highly Patho-

genic Avian Influenza”) se ha manifestado de manera ocasional durante más de un siglo en diferentes países del mundo, la mayoría de las veces con consecuencias relativamente leves (Alexander y Brown 2009). Sin embargo, la emergencia en 1996 de una cepa muy virulenta del subtipo H5N1 en el sudeste de Asia modificó notablemente las características ecológicas y epidemiológicas de la enfermedad conocidas hasta ese momento. Desde 2003

la enfermedad se expandió a 62 países de Asia, Europa y África en el lapso de unos escasos tres años, causando la muerte de 262 personas y de cientos de millones de aves domésticas, y pérdidas económicas catastróficas en la industria alimentaria (Capua y Alexander 2007, Alexander y Brown 2009, World Health Organization 2009).

Si bien existen sólidas evidencias de que el comercio legal e ilegal de aves vivas ha sido la principal causa de la expansión global del virus H5N1, las aves silvestres migratorias fueron incriminadas como responsables de su introducción primaria en determinadas áreas (Kilpatrick et al. 2006, Gauthier-Clerc et al. 2007). El desconocimiento sobre el rol de las aves migratorias en la dispersión geográfica del virus, sumado a la amenaza del salto de especie y de la transmisión interhumana con características pandémicas, resultaron en la activación de numerosos programas de monitoreo de poblaciones silvestres, tanto en países afectados por la enfermedad como en regiones indemnes.

En América del Sur hay muy poca información sobre infecciones por virus de Influenza Aviar en poblaciones silvestres y en aves domésticas. Numerosas investigaciones serológicas realizadas para evaluar el estado sanitario de aves marinas en la Patagonia (Argentina), Perú y las islas Galápagos (Ecuador) no han podido demostrar evidencias de infección (Karesh et al. 1999, Padilla et al. 2003, Uhart et al. 2003, Travis et al. 2006a, 2006b, D'Amico et al. 2007, Escudero et al. 2008, Smith et al. 2008). Solo un brote de Influenza Aviar Altamente Patógena en pollos y pavos (en Chile en 2002) ha sido investigado en profundidad. Se ha propuesto que la introducción de la cepa H7N3 ocurrió por la migración hacia el sur de especies silvestres del género *Anas* (Spackman et al. 2006). Recientemente, algunos aislamientos realizados en Argentina (Pereda et al. 2008), Perú (Ghersi et al. 2009), Brasil (Rebelo Pessamilio y Urruth do Amaral 2009) y Chile (Jeria 2009) han confirmado la circulación de virus de Influenza Aviar de subtipos levemente patógenos entre Anseriformes y Charadriiformes migratorios y residentes. Aunque el subtipo H5N1 asiático no ha sido hasta el momento registrado en el continente americano, existen cepas levemente patógenas del mismo subtipo circulando en poblaciones de anátidos en EEUU (Deliberto

et al. 2009) y Canadá (Parmley et al. 2009), así como también virus del subtipo H5N9 en poblaciones de gaviotas en Chile (Jeria 2009). La transformación de las cepas americanas en altamente patógenas, o bien el ingreso de virus exóticos al continente, son situaciones que representan serios riesgos para la salud pública y de las especies animales susceptibles.

En este trabajo se presenta una revisión de la información científica disponible sobre Influenza Aviar y su relación con la avifauna silvestre. El objetivo es brindar conocimientos elementales que permitan comprender el rol de las especies silvestres en el mantenimiento ecológico de los virus de Influenza Aviar en América del Sur y cuál podría ser el impacto potencial de la enfermedad sobre la salud y la conservación de la avifauna de la región.

LOS VIRUS DE INFLUENZA AVIAR

De los cinco géneros de virus existentes en la familia Orthomyxoviridae, las aves silvestres y domésticas son susceptibles exclusivamente a la infección por los de Influenza de tipo A (Webster et al. 1992, Alexander 2000). En todo el mundo se han identificado 16 subtipos diferentes (H1–H16) de virus de Influenza de tipo A, según la presencia de una glicoproteína de superficie, la hemoaglutinina (HA). Esta glicoproteína se asocia en cada virión con una de las nueve diferentes moléculas de neuraminidasa existentes (N1–N9), formando todas las posibles combinaciones de subtipos virales (e.g., H1N1, H16N3) (Olsen et al. 2006).

Los virus de Influenza de tipo A pueden ser altamente patógenos o levemente patógenos, según su capacidad de producir enfermedad en aves domésticas. Los altamente patógenos son aquellos que presentan un índice de patogenicidad intravenosa superior a 1.2 en pollos de seis semanas de edad o causan la muerte de al menos el 75% de los infectados. Los virus muy virulentos afectan los sistemas digestivo, respiratorio y nervioso. Hasta la fecha, solo algunas cepas de los subtipos H5 y H7 han sido aisladas en brotes epizooticos de Influenza Aviar Altamente Patógena en aves domésticas (Olsen et al. 2006, Capua y Alexander 2007) y, en menor frecuencia, en aves silvestres (Ellis et al. 2004). Los virus menos virulentos, en cambio, producen una

enfermedad respiratoria más leve o simplemente inaparente, llamada Influenza Aviar Levemente Patógena o LPAI (del inglés, "Low Pathogenicity Avian Influenza"), que es común en aves domésticas y muy frecuente en poblaciones silvestres, principalmente acuáticas (Webster et al. 1992). El cambio de patogenicidad de un virus levemente patógeno hacia uno altamente patógeno está asociado a mutaciones puntuales en la secuencia génica del precursor de la molécula de hemoaglutinina (HA0), el cual debe ser escindido luego de la transcripción para que el virus sea infeccioso (Alexander 2000). Los virus levemente patógenos presentan dos aminoácidos básicos en el sitio de clivaje del precursor y son escindidos por proteasas extracelulares similares a la tripsina, presentes solo en algunos tejidos (e.g., tractos respiratorio e intestinal). En los virus altamente patógenos, en cambio, la molécula del precursor presenta múltiples aminoácidos básicos en el sitio de clivaje y es escindida por endoproteasas intracelulares presentes en muchos órganos vitales de las aves, permitiendo la multiplicación viral masiva y el daño de tejidos (Capua y Alexander 2007).

Se considera que los virus de Influenza Aviar Altamente Patógena emergen secundariamente de precursores levemente patógenos de origen silvestre, una vez introducidos y adaptados a poblaciones de aves domésticas de corral (Widjaja et al. 2004, Capua y Alexander 2007). Las aves acuáticas silvestres, principalmente de los órdenes Anseriformes y Charadriiformes, son consideradas como los reservorios naturales y la fuente de origen ancestral de todos los virus de Influenza de tipo A (Ellis et al. 2004, Widjaja et al. 2004, Spackman et al. 2005, Sturm-Ramírez et al. 2005, Olsen et al. 2006). Sin embargo, hasta el momento no ha sido posible confirmar cuál es el reservorio silvestre de los virus de Influenza Aviar Altamente Patógena, dado que los aislamientos de los mismos han sido generalmente asociados a eventos de enfermedad y mortandad (Olsen et al. 2006, Gauthier-Clerc et al. 2007). Algunas evidencias experimentales y de campo respaldan la hipótesis de una mayor resistencia adaptativa en ciertas especies de anátidos, que actuarían como potenciales reservorios y diseminadores. Se han mostrado escasos signos clínicos y ausencia de mortalidad en individuos de

Anas platyrhynchos experimentalmente inoculados con cepas de H5N1 de origen asiático (Sturm-Ramírez et al. 2005). Además, se ha comprobado la infección con cepas de H5N2 en individuos sanos y de vida libre de *Dendrocygna viduata* y *Plectropterus gambensis* en programas de vigilancia en Nigeria (Gaidet et al. 2008).

Aves silvestres y virus de Influenza Aviar Altamente Patógena

El primer aislamiento de virus de Influenza Aviar Altamente Patógena (subtipo H5N3) fue en 1961 en Sudáfrica, a partir de un brote epizootico que causó la muerte de 1300 *Sterna hirundo* (Alexander 2000). Aunque se sucedieron 18 brotes epizooticos de Influenza Aviar Altamente Patógena en establecimientos avícolas en el mundo, recién en 2000 se señaló nuevamente un caso (subtipo H7N1) en *Falco cherrug* en Italia (Ellis et al. 2004). Más tarde, en diciembre de 2002, se registraron numerosas muertes de aves acuáticas silvestres y cautivas por virus H5N1 en parques naturales y zoológicos en Hong Kong (Ellis et al. 2004). En mayo de 2005 se registró la mayor mortandad por Influenza Aviar en aves silvestres en el Lago Qinghai (China), donde murieron 3282 *Anser indicus*, 1302 *Phalacrocorax carbo*, 929 *Larus ichthyaetus*, 570 *Larus brunnicephalus*, 145 *Tadorna ferruginea* y un pequeño número de *Cygnus cygnus* y *Grus nigricollis* (Liu et al. 2005, BirdLife International 2006). En agosto del mismo año, más gansos y cisnes migratorios murieron en Mongolia (World Organisation for Animal Health 2011c). A partir de ese momento se registraron mortandades por virus H5N1 genéticamente relacionados en más de 75 especies de aves silvestres en países de Asia Occidental, Europa y África (Gilbert et al. 2006b, Rappole y Hubálek 2006, Gaidet et al. 2008, World Organisation for Animal Health 2011a).

El subtipo H5N1 de origen asiático no ha sido hasta el momento registrado en el continente americano. Sin embargo, se han producido brotes epizooticos de Influenza Aviar Altamente Patógena en aves domésticas en EEUU (H7 en 1924, H5N2 en 1983 y 2004), en Canadá (H5N9 en 1966, H7N3 en 2004 y 2007), en México (H5N2 en 1994) y en Chile (H7N3 en 2002) (Rappole y Hubálek 2006, Deliberto et al. 2009, Parmley et al. 2009, World Organisation for Animal Health 2011b). Hasta el

momento, tampoco se han registrado en América eventos de mortandad o enfermedad por virus de Influenza de tipo A en aves silvestres. Sin embargo, a raíz de algunos focos epizooticos causados en varias reservas naturales, parques urbanos y zoológicos en Asia, se ha podido confirmar y describir la susceptibilidad de especies americanas a infecciones por virus de Influenza Aviar Altamente Patógena H5N1 (Ellis et al. 2004), entre ellas *Dendrocygna viduata*, *Sarkidiornis melanotos*, *Amazonetta brasiliensis*, *Anas bahamensis*, *Anas platalea*, *Anas sibilatrix*, *Anas versicolor*, *Callonetta leucophrys*, *Netta peposaca*, *Coscoroba coscoroba*, *Cygnus melanocorypha* y *Phoenicopterus ruber*. Las aves afectadas presentaron una amplia gama de signos clínicos de enfermedad, vinculados a la severa afección de los pulmones, de los intestinos y del sistema nervioso central, mayormente con desenlace mortal.

La ecología de los virus de Influenza Aviar Altamente Patógena presenta un gran interrogante en relación con las especies reservorio. Solo a nivel experimental se ha podido comprobar la capacidad de especies del género *Anas* de infectarse y no sucumbir ante la enfermedad (Sturm-Ramírez et al. 2005, Brown et al. 2006), aunque este hecho en la naturaleza debe ser todavía comprobado. Recientemente ha sido posible aislar un virus H5N2 con perfil genético compatible con cepas altamente patógenas de individuos africanos de *Dendrocygna viduata* capturados en buen estado de salud durante programas de vigilancia en Nigeria, motivo por el cual dicha especie ha sido indicada como potencial reservorio en ese continente (Gaidet et al. 2008). De confirmarse esta hipótesis, resultará interesante analizar cómo podrían comportarse las poblaciones americanas de *Dendrocygna viduata*, ya que siendo una especie monotípica (Scott y Rose 1996) podría actuar como modelo biológico equivalente.

*Aves silvestres y virus de
Influenza Aviar Levemente Patógena*

De acuerdo con lo descripto, las aves acuáticas silvestres son los reservorios naturales de todos los virus de Influenza de tipo A. Los virus de Influenza Aviar Levemente Patógena han sido aislados de al menos 105 especies de aves silvestres de 26 familias diferentes, incluyendo, en orden decreciente de prevalencia, a patos, gansos, cisnes, gaviotas, gaviotines,

gallaretas, petreles y cormoranes (Olsen et al. 2006). Los subtipos H3, H4 y H6 son mayormente prevalentes en patos, siendo menos aislados en aves playeras, gaviotas y gaviotines (Olsen et al. 2006). En contraposición, los subtipos predominantes en aves playeras y gaviotas (H1, H2, H5, H7, H9, H11 y H13) representan solo una minoría de los aislamientos en patos (Webster et al. 1992, Olsen et al. 2006).

La mayoría de los virus de Influenza de tipo A aislados de aves silvestres no son patogénicos para patos ni pollos domésticos y, como ya se ha descripto, no producen enfermedad en poblaciones silvestres (Friend y Franson 1999). La naturaleza subclínica de las infecciones por virus de Influenza Aviar Levemente Patógena en los patos puede ser el resultado de la adaptación viral durante siglos a tales huéspedes (Donis et al. 1989, Sturm-Ramírez et al. 2005). En sus reservorios silvestres, los virus realizan muchos menos cambios en sus secuencias de aminoácidos que cuando infectan a especies domésticas (e.g., pollos), en las cuales se desencadena una rápida acumulación de mutaciones (Widjaja et al. 2004). En Anseriformes, estos virus replican preferentemente en células del tracto gastrointestinal, siendo excretados en altas concentraciones con las heces (hasta $10^{8.7}$ unidades de virus/g, capaces de infectar al 50% de los huevos embrionados inoculados; Webster et al. 1992). Los virus han sido aislados de deyecciones frescas recién depositadas por aves sanas y también a partir del agua no concentrada de algunos lagos, constituyendo fuertes evidencias para considerar a la vía fecal-oral como un mecanismo de transmisión muy eficiente en la naturaleza (Webster et al. 1992, Rebelo Pessamilio y Urruth do Amaral 2009). Sin embargo, se ha demostrado que algunos patos silvestres infectados experimentalmente con el virus altamente patógeno asiático H5N1 eliminan mayor cantidad de virus a nivel orofaríngeo que cloacal (Sturm-Ramírez et al. 2005, Brown et al. 2006).

Las aves migratorias pueden transportar agentes patógenos a través de largas distancias, especialmente aquellos que no afectan en gran medida su estado de salud (Olsen et al. 2006). Varios estudios han puesto en evidencia que determinadas especies de Anseriformes y Charadriiformes que realizan largas migraciones regulares pueden diseminar virus de

Influenza Aviar Levemente Patógena entre continentes (Gilbert et al. 2006b, Olsen et al. 2006). Durante las migraciones, poblaciones de diferente origen se superponen en sitios de descanso e invernada donde las altas densidades pueden favorecer la transmisión de los virus. Algunos estudios filogenéticos realizados en América del Norte demostraron que existe una marcada recombinación genética viral entre patos y aves playeras en la naturaleza, siendo éste un aspecto normal de la ecología de la Influenza Aviar en las aves acuáticas.

*Ecología de los virus de Influenza Aviar
Levemente Patógena: perpetuación
en aves acuáticas*

Los 16 subtipos de virus de influenza de tipo A se perpetúan en las aves silvestres acuáticas a través de un comportamiento cíclico anual (estacional) en el que intervienen numerosas especies migratorias. En poblaciones de patos del Hemisferio Norte, los virus predominan en aves juveniles en el período agosto-septiembre (fin del verano); estas aves se infectan mientras se reúnen en altas densidades en las áreas de muda (e.g. en Canadá), donde hasta el 30% de los individuos nacidos en un año llegan a eliminar virus sin signos clínicos de enfermedad (Webster et al. 1992). Durante su migración invernal hacia el sur de Estados Unidos, las aves continúan eliminando virus, aunque en menores cantidades, registrándose tasas de prevalencia mucho más bajas en enero en las áreas de invernada (0.01–2.00%), y valores mínimos durante la migración de regreso al norte (Webster et al. 1992, Ito et al. 1995, Krauss et al. 2004). El ciclo comienza nuevamente con la introducción masiva de juveniles susceptibles (sin memoria inmunológica) en áreas de cría y de muda (Ito et al. 1995).

En Europa y Asia se repite el mismo esquema de ciclo epizootico anual observado en América del Norte. Estudios sistemáticos realizados en poblaciones de patos que nidifican en las áreas bajas de Siberia Occidental y Escandinavia, y que invernán en humedales de la cuenca mediterránea, han revelado variaciones en la prevalencia desde 20% (en áreas de muda) hasta 3–5% (en áreas de invernada) (De Marco et al. 2003, 2004, Gilbert et al. 2006b, Terregino et al. 2007). Durante el invierno, la mayoría de los individuos de una población

quedan inmunizados contra el subtipo de virus predominante. Existe una marcada tendencia hacia la extinción viral en la población, sugerida tanto por estudios de campo (De Marco et al. 2003) como por modelos epidemiológicos de simulación de la infección (Guberti et al. 2007). La extinción del virus en una población puede explicarse en base a un mecanismo de interferencia sistemática entre cepas competitivas, por el cual la infección contra un subtipo de virus A puede generar inmunidad cruzada contra diferentes subtipos virales A en infecciones secundarias. De esta manera, la cantidad de virus eliminado en el ambiente disminuye, no estando disponible para infectar otros huéspedes (Webster et al. 1992). Sin embargo, aunque los virus de Influenza Aviar Levemente Patógena desaparecen completamente de algunas áreas, logran mantenerse activos en ciertas metapoblaciones evitando la extinción (Guberti et al. 2007). Algunos subtipos de virus pueden predominar en poblaciones de patos de un determinado corredor migratorio y variar de año a año, siendo características vinculadas a la aparición de nuevos subtipos virales en algunos humedales (Webster et al. 1992). El surgimiento de un virus nuevo ocurre cuando un huésped susceptible se infecta con dos o más cepas virales simultáneamente (co-infección); este fenómeno resulta altamente probable en aves jóvenes de diferentes metapoblaciones de origen, antes de la migración de otoño (Widjaja et al. 2004, Spackman et al. 2005, Guberti et al. 2007).

En contraste con los hallazgos verificados en poblaciones de patos, las aves playeras revelaron altas tasas de aislamiento de virus durante la primavera en el noreste de EEUU (14.2%), en su última etapa de migración desde el Hemisferio Sur hacia las áreas de cría en el Ártico (Krauss et al. 2004). Tales evidencias condujeron a pensar que diferentes familias de aves acuáticas estarían involucradas en la perpetuación de estos virus en la naturaleza, sugiriendo un rol importante para especies de Scolopacidae, Charadriidae, Laridae y Sternidae en el transporte hacia las áreas de cría de patos en la primavera boreal (Kawaoka et al. 1988, Krauss et al. 2004, Widjaja et al. 2004). De hecho, algunos virus aislados de aves playeras y gaviotas han podido infectar experimentalmente a especies de anátidos (Kawaoka et al. 1988). La mayoría de las espe-

cies de gaviotas y gaviotines crían en colonias, con altas densidades de juveniles y adultos en condiciones propicias para la transmisión de virus. Esto se contrapone con la dinámica de infección en patos silvestres, los cuales no crían regularmente en colonias y en los cuales la transmisión viral sería más eficiente durante los agrupamientos en el período de muda, migración o invernada (Olsen et al. 2006).

Un interrogante de la ecoepidemiología de los virus de Influenza Aviar es cómo logran perpetuarse en las poblaciones acuáticas del mundo. Se han sugerido cuatro hipótesis para explicar este hecho: (1) circulación viral cíclica en especies acuáticas, el cual responde al modelo epizootico de transmisión explicado en los párrafos anteriores; (2) circulación viral entre diferentes familias de aves, que supone la transmisión estacional entre aves playeras, gaviotas y gaviotines (mayores prevalencias en primavera) y patos (mayores prevalencias en otoño) (Webster et al. 1992); (3) persistencia viral en agua o hielo, que propone la preservación viral en lagos durante el invierno y la reinfección de los patos al comienzo de la primavera (Webster et al. 1992, Zhang et al. 2006); y (4) circulación viral continua en regiones tropicales y subtropicales, que sugiere la presencia escasa pero permanente de virus de Influenza Aviar Levemente Patógena en patos de zonas tropicales y subtropicales (Webster et al. 1992).

DISPERSIÓN GEOGRÁFICA

La rápida expansión geográfica del virus asiático H5N1 en Eurasia y África motivó la realización de numerosos análisis de riesgo en otras regiones, en un intento por cuantificar sus probabilidades de ingreso y perpetuación. Para el continente americano, se han postulado tres modelos de ingreso del virus: (1) la migración intercontinental regular, (2) la dispersión accidental y (3) el comercio legal e ilegal de aves vivas (Gilbert et al. 2006b, Kilpatrick et al. 2006, Rappole y Hubálek 2006). Las características detalladas de cada uno de ellos se exponen a continuación.

Migración intercontinental regular: patrones y magnitud

América del Norte se encuentra conectada con Eurasia a través de dos sistemas geográficos interhemisféricos de migración, los que

presentan algunas diferencias según se trate de aves playeras o de anátidos: (1) noreste de América del Norte–Europa occidental y (2) Asia oriental–Alaska/oeste de Canadá y EEUU (Canevari et al. 2001, Boere y Stroud 2006, Rappole y Hubálek 2006). Las áreas endémicas de Asia, Europa y África son atravesadas por corredores migratorios usados por aves paleárticas que podrían superponerse en determinados sitios con poblaciones de distribución en América del Norte (Boere y Stroud 2006). Tanto las aves playeras como los anátidos podrían compartir humedales durante sus desplazamientos migratorios, con posibilidades de intercambiar agentes infecciosos. Resulta notable el número de aves que utilizan anualmente estos corredores. Se ha estimado que unas 4 197 000 aves playeras migran entre Groenlandia y las islas británicas al final de la temporada de reproducción (European Food Safety Authority 2006). Varias especies de anátidos migran regularmente entre la costa noreste de Canadá, las islas británicas y el noroeste continental de Europa (e.g., más de 20 000 individuos al año de *Branta bernicla hrota*; Scott y Rose 1996, Kilpatrick et al. 2006). Solo entre Groenlandia y las islas británicas se desplazan unos 450 000 gansos y cisnes al final de la temporada de cría (European Food Safety Authority 2006). Con respecto al sistema migratorio de Asia oriental–noroeste de América del Norte, se estima que unos 200 000–400 000 anseriformes pertenecientes a 13 especies de patos, gansos y cisnes migran anualmente entre ambos hemisferios (Kilpatrick et al. 2006). Además, estudios recientes con seguimiento de poblaciones mediante radar han estimado que por lo menos dos millones de charadriiformes (principalmente aves playeras, gaviotines y escúas) migran entre Siberia y Alaska a través del Océano Ártico; este sistema de migración se conecta a su vez con diferentes sistemas que conducen hacia América en un hemisferio y hacia Asia y Oceanía en el otro (Alerstam et al. 2007, Peterson et al. 2007).

Evidencias genéticas de comunicación intercontinental

Hasta el momento no se ha verificado actividad viral por H5N1 en poblaciones del noreste de Siberia, ni tampoco en humedales de Irlanda o Islandia. Este hecho sirve de sustento a algunos análisis predictivos que han consi-

derado bajas a las probabilidades de transmisión viral entre poblaciones migratorias euroasiáticas y americanas (Kilpatrick et al. 2006, Rappole y Hubálek 2006). Sin embargo, existen evidencias genéticas de comunicación intercontinental en algunos corredores. Varios estudios filogenéticos han demostrado la circulación de tres linajes diferentes de virus de Influenza de tipo A en el mundo: el Norteamericano, el Euroasiático y, más reciente, el Sudamericano (Donis et al. 1989, Widjaja et al. 2004, Spackman et al. 2006, Pereda et al. 2008). Se ha demostrado que existe transmisión de genes entre virus norteamericanos y euroasiáticos en poblaciones de aves playeras, gaviotas y patos, indicando una recombinación de segmentos de genomas entre regiones y continentes (Makarova et al. 1999, Liu et al. 2004, Widjaja et al. 2004, Spackman et al. 2005, Munster et al. 2006), aunque con frecuencias bajas (menores a 0.6%; Krauss et al. 2007). A pesar de este hecho, hasta el momento se desconoce por qué y cómo ocurre dicho cruzamiento de genes entre ambos linajes en la naturaleza.

Diseminación hacia América del Sur

La separación física de los continentes por los grandes océanos representa un gran obstáculo a la migración directa desde Asia y Europa hacia América del Sur (Welty 1982). Sin embargo, una vez ingresado el virus exótico H5N1 a América del Norte, no sería ilógico pensar en la posibilidad de su dispersión geográfica hacia el Neotrópico mediante migraciones regulares o desplazamientos oportunistas de poblaciones silvestres (Kilpatrick et al. 2006, Rappole y Hubálek 2006). Este fenómeno de expansión de una enfermedad nueva en un continente ha podido ser comprobado, por ejemplo, con la Encefalitis del Nilo Occidental, enfermedad causada por el virus West Nile, que hasta hace una década era exótica en América y que, en el lapso de 5 años, se expandió sin pausa desde EEUU hasta el centro de Argentina mediante desplazamientos de aves silvestres (Komar y Clarck 2006, Owen et al. 2006, Díaz et al. 2008, 2011).

Especies migratorias neárticas y rutas hacia el Neotrópico

En el continente americano existen corredores migratorios relativamente bien definidos para Charadriiformes y Anseriformes neár-

ticos, los cuales siguen cuatro rutas latitudinales entre las áreas de cría e invernada. Ellos son conocidos (de este a oeste) como: (1) Corredor Atlántico, (2) Corredor del Mississippi, (3) Corredor Central (o de las Grandes Llanuras) y (4) Corredor del Pacífico Americano (Welty 1982, Boere y Stroud 2006). Un total de 40 especies (entre chorlos, playeros, gaviotas y gaviotines) realizan migraciones regulares anuales entre Canadá-EEUU y América del Sur (Canevari et al. 2001, Narosky e Yzurieta 2003, Lesterhuis y Blanco 2007, Remsen et al. 2011). Algunas especies como *Calidris melanotos*, *Calidris mauri* y *Limnodromus scolopaceus*, que se reproducen en las costas árticas de América del Norte, han extendido su rango de dispersión hacia el norte de Siberia (hasta la península de Taimyr); en otoño, estas poblaciones viajan a través del estrecho de Bering hacia Alaska, donde se reúnen con sus pares americanos para emprender su migración hacia América del Sur (Welty 1982, Canevari et al. 2001, Rasmussen y Anderton 2005). Con respecto a los anátidos neárticos, se estima que más de cuatro millones de individuos de por lo menos cuatro especies (entre patos, gansos y cisnes) migran regularmente desde América del Norte hacia América Central, el Caribe y el norte de América del Sur (Kilpatrick et al. 2006). Sin embargo, en contraposición a lo que sucede con los Charadriiformes, es muy pobre la conexión migratoria entre América del Norte y el sur de América del Sur a través de anátidos; solo una especie, *Anas discors*, puede llegar ocasionalmente hasta el centro de Argentina y Uruguay (Narosky e Yzurieta 2003, Olsen et al. 2006).

La mayoría de las aves acuáticas migratorias de América del Norte utilizan los humedales de Colombia, Venezuela y Surinam durante sus viajes anuales. Estos humedales, representados por pantanos, lagunas y costas de mar, son sitios de congregación de poblaciones residentes y migratorias en los cuales se pueden alcanzar recuentos espectaculares (e.g., 1500000 playeros en Surinam; Canevari et al. 2001, Lesterhuis y Blanco 2007). Una secuencia de contagios en América del Sur podría tener lugar inicialmente en los humedales del norte del subcontinente, donde las aves infectadas irían dispersando la enfermedad local y regionalmente en su contacto con poblaciones residentes y migratorias, colonizando

humedales a lo largo de los corredores australes de migración.

En el norte de América del Sur, los charadriiformes neárticos presentan patrones diferenciales de migración en su desplazamiento hacia el sur. Algunos playeritos (e.g., *Calidris fuscicollis*) continúan desde Surinam por la costa atlántica hasta la desembocadura del río Amazonas, donde ingresan en el área continental y prosiguen por dos corredores (Amazonas Central y Amazonas Occidental) hasta alcanzar las áreas de invernada en costas y humedales internos del sur de Brasil, Uruguay y centro-sur de Argentina (Blanco et al. 2008j). Otros escolopácidos (e.g., *Tringa flavipes*) siguen por la costa atlántica y por los valles de los grandes ríos a través de tres corredores continentales (Central de Brasil, Amazonas Central y Amazonas Occidental), alcanzando las áreas de invernada en humedales del centro-este de Argentina, Paraguay y Perú (Blanco et al. 2008k). La vertiente occidental, en cambio, es alcanzada desde Colombia; algunas especies, como *Steganopus tricolor*, migran por el corredor del Pacífico y de los Andes hasta alcanzar sus áreas de invernada en lagunas salobres altoandinas en Ecuador, Perú, Chile, noroeste de Bolivia y Argentina, y en lagunas salinas de llanura en Paraguay y el centro de Argentina, en las cuales se han registrado poblaciones máximas de hasta 500 000 individuos (Mar Chiquita, Córdoba; Scott y Carbonell 1986, Blanco et al. 2008c).

Especies migratorias australes y comunicación entre humedales de América del Sur

En América del Sur se encuentra un total de 46 especies de anátidos con distribución a lo largo y ancho del subcontinente, incluyendo especies migratorias neárticas, migratorias australes, migratorias patagónicas, residentes y otras que realizan desplazamientos oportunistas (Rensen et al. 2011). Existen especies muy gregarias y numerosas, con mayor o menor comportamiento migratorio, aunque la mayoría de las que crían en América del Sur no se desplazan fuera del subcontinente. En Brasil, por ejemplo, *Netta peposaca*, *Dendrocygna viduata* y *Dendrocygna bicolor* han representado más del 40% del total de las aves acuáticas censadas en 2006 (Lesterhuis y Blanco 2007).

Los anátidos migratorios neotropicales siguen un complejo sistema de rutas escasa-

mente documentado. Las poblaciones migratorias de *Dendrocygna viduata* y *Dendrocygna bicolor* del centro y norte de Argentina se desplazan en otoño-invierno por el corredor Central de Argentina hasta las áreas de invernada en Uruguay y sur de Brasil, formando muchas veces grupos mixtos de miles de individuos (Blanco et al. 2008l, 2008m). Poblaciones de *Netta peposaca* que crían en la Patagonia y el centro de Argentina migran durante el invierno hacia el norte de Argentina, Uruguay, Paraguay, este de Bolivia y sur de Brasil, utilizando los corredores Central y Este de Argentina, registrándose grandes poblaciones (más de 10 000 individuos) en algunos sitios (Blanco et al. 2008i, Menegheti et al., datos no publicados). Si bien las migraciones latitudinales (norte-sur) resultan ser las más numerosas, no son las únicas en América del Sur. Algunas poblaciones de *Netta peposaca* que invernán en el centro-norte de Argentina (Santiago del Estero) se desplazan en sentido sudeste hacia sitios de cría en el sur de Brasil (Rio Grande do Sul) (Blanco et al. 2008i). Poblaciones andinas de *Anas flavirostris oxyptera* realizan desplazamientos altitudinales durante el invierno, desplazándose desde lagunas a 4000 msnm en el norte de Chile hacia tierras bajas en la costa del Pacífico en Perú (Blanco et al. 2008e). Especies como *Anas platalea*, *Anas sibilatrix*, *Anas georgica*, *Anas flavirostris* y *Cygnus melanocorypha* realizan migraciones en otoño desde las áreas de cría en el sur de la Patagonia, a través de cuatro corredores (Andes Patagónicos, Central, Este y Oeste de Argentina), alcanzando áreas de invernada en el norte de Argentina y Chile, Uruguay, Paraguay, sudeste de Brasil, llegando algunas poblaciones hasta el sur de Perú, con abundancias importantes (más de 10 000 individuos). Existen poblaciones que no migran y permanecen todo el año en los mismos sitios, aunque otras, con distribución más meridional, tienden a desplazarse hacia el centro de Chile y Argentina en el invierno; del mismo modo, otras poblaciones también pueden realizar desplazamientos oportunistas en función de la rigidez de las condiciones ambientales (Blanco et al. 2008b, 2008e, 2008f, 2008g, 2008h). Con respecto a las migraciones patagónicas, son de destacar las que realizan *Chloephaga picta* y *Chloephaga poliocephala* en invierno, que se desplazan en grandes números desde Tierra del Fuego y el sur de la Patagonia hasta el sur de la provincia de

Buenos Aires, Argentina (Narosky e Yzurieta 2003, Blanco et al. 2008a).

Los chorlos, playeros, gaviotas y gaviotines del Neotrópico se desplazan entre humedales continentales y a lo largo de las franjas costeras oceánicas. Algunas poblaciones migran entre el sur y centro de Argentina, Uruguay y sur de Brasil por el Atlántico (e.g., *Larus cirrocephalus*, *Charadrius falklandicus*); otras conectan el sur y el norte de Chile por el Pacífico (e.g., *Charadrius modestus*) y el sur de Perú con Ecuador (e.g., *Sterna hirundinacea*) (Canevari et al. 2001, Silva Rodríguez et al. 2005, Blanco et al. 2008d). Considerando lo descripto para los ciclos de transmisión viral entre aves acuáticas del Hemisferio Norte, resulta razonable pensar que la compleja trama de conexiones migratorias entre humedales de América del Sur, en los cuales se superponen poblaciones numerosas de diferente origen y taxón, podría ser un componente fundamental para la perpetuación ecológica y el surgimiento de nuevos virus de Influenza Aviar en la región (Scott y Carbonell 1986, Beldomenico y Uhart 2008).

Dispersión accidental

La dispersión accidental es una modalidad de desplazamiento geográfico por largas distancias determinado principalmente por las condiciones climáticas y que carece de periodicidad. El número de aves dispersas es de unos pocos individuos por década, por lo cual ha sido considerada como una vía poco probable de ingreso de virus exóticos al continente (Kilpatrick et al. 2006, Rappole y Hubálek 2006). Algunas aves playeras paleárticas pueden aparecer ocasionalmente en el Neotrópico durante la temporada de huracanes del Océano Atlántico, de junio a noviembre (Rappole y Hubálek 2006). Ejemplos de tales especies son *Charadrius hiaticula*, *Calidris ferruginea*, *Limosa lapponica*, *Limosa limosa* y *Philomachus pugnax* (Canevari et al. 2001, Remsen et al. 2011); esta última ha sido incluida en una lista de 15 especies migratorias consideradas de alto riesgo para la diseminación geográfica de H5N1 en Eurasia (European Food Safety Authority 2006).

Comercio legal e ilegal de aves vivas

Existen fuertes evidencias en Europa, Asia y África de que la mayor parte de la dispersión del virus asiático H5N1 habría seguido las

rutas comerciales de aves de corral; sin embargo, las migraciones de aves silvestres también fueron involucradas (Gauthier-Clerc et al. 2007). El riesgo que representa el movimiento internacional de aves vivas está vinculado a la existencia de controles sanitarios eficientes. Por ejemplo, se estima que 1 500 000 aves ornamentales (de captura silvestre y nacidas en cautiverio) son comercializadas legalmente en el mundo, pero que una cifra por lo menos similar sería comercializada de manera ilegal, escapando de la posibilidad de garantizar su estado sanitario (Waller 2009). Algunas especies de aves importadas (e.g., *Mesias argentauris*, *Spizaetus nipalensis*) fueron detectadas infectadas por el virus asiático H5N1 durante el desarrollo de cuarentenas y de incautaciones en las fronteras (Dimmock 2005, Van Borm et al. 2005), mientras que individuos de *Francolinus francolinus* vendidos en mercados asiáticos como aves ornamentales también fueron detectados infectados por este virus (Karesh et al. 2007).

DISCUSIÓN

Antes de la aparición del subtipo asiático H5N1, los eventos de mortandad y de enfermedad por Influenza Aviar en la avifauna silvestre habían sido sumamente raros (Friend y Franson 1999). En general, la enfermedad en aves silvestres ha sido asociada con brotes epizooticos simultáneos en aves domésticas de corral, durante los cuales existió alguna vía de contacto directo o indirecto entre especies susceptibles (Ellis et al. 2004). El cambio en la capacidad de algunos virus de producir enfermedad en especies silvestres se debe a la acumulación de mutaciones puntuales, ocasionadas luego de la circulación durante un tiempo en poblaciones domésticas (Capua y Alexander 2007). Sin embargo, muchos episodios de mortandad de aves silvestres no pudieron ser relacionados de manera causal con brotes en aves de corral. Una explicación podría ser la existencia de individuos silvestres que actúan como portadores sanos de virus altamente patógenos, en los cuales se habrían activado mecanismos de resistencia adaptativa que impedirían el desarrollo de enfermedad grave, aunque sus efectos virulentos se harían evidentes al infectar a otros individuos susceptibles. Esto ha sido demostrado experimentalmente en individuos de

Anas platyrhynchos infectados con cepas asiáticas de H5N1, que mostraron mínimos signos clínicos y una total recuperación luego de la infección, mientras lograban contagiar eficazmente a las aves convivientes (Sturm-Ramírez et al. 2005).

Existen opiniones encontradas con respecto al rol de las aves silvestres en la expansión geográfica de virus de Influenza Aviar Altamente Patógena. Las evidencias presentadas por algunos autores indican que la diseminación intercontinental del virus H5N1 ocurrida entre Asia, Europa y África habría seguido las rutas comerciales, legales e ilegales, de aves domésticas vivas y productos de la avicultura industrial (Gauthier-Clerc et al. 2007). Sin embargo, algunos investigadores han presentado evidencias de diseminación viral a través de los desplazamientos de aves migratorias (Gilbert et al. 2006b). Varios estudios predictivos han intentado cuantificar los riesgos de ingreso del virus asiático H5N1 en el continente americano a través de una conexión intercontinental por aves migratorias o bien a través de dispersiones accidentales transoceánicas (Kilpatrick et al. 2006, Rappole y Hubálek 2006), concluyendo que los riesgos por ambas vías resultan de baja probabilidad debido a las características de ambos tipos de desplazamientos geográficos y la susceptibilidad extrema de la mayoría de las aves a las infecciones por virus altamente patógenos. Por ello, la modalidad de ingreso más probable sería a través del comercio legal e ilegal de aves vivas (Kilpatrick et al. 2006, Robertson et al. 2006, Karesh et al. 2007). Además de un hipotético ingreso de virus exóticos en América, merecen consideración los resultados obtenidos en estudios recientes sobre poblaciones silvestres de EEUU y Canadá en los cuales se ha demostrado la circulación de cepas virales levemente patógenas del subtipo H5N1 de origen americano (Deliberto et al. 2009, Parmley et al. 2009). Este hecho subraya la importancia de conocer su ecología, la dinámica de las especies reservorio y las posibilidades de su expansión dentro del continente. Además, es necesario comprobar si existen formas no patogénicas de H5N1 también en América del Sur, donde su falta de descripción hasta el momento podría responder, en realidad, a la ausencia de estudios.

La dispersión de cepas de virus de Influenza Aviar Altamente Patógena en humedales de

Eurasia ha representado una seria amenaza para la conservación de especies migratorias. En 2005 más de 6000 aves acuáticas murieron en el lago Qinghai (China), entre ellas el 6% de la población mundial de *Anser indicus* (Liu et al. 2005). Además de los posibles impactos directos por el virus H5N1, el mayor peligro a nivel mundial se ha asociado con las propuestas de algunos gobiernos y sectores avícolas de controlar su diseminación mediante matanzas masivas de aves silvestres, la destrucción de sus hábitats y su desplazamiento de los sitios de reproducción y descanso (BirdLife 2007). En ese marco, resulta razonable pensar que la presencia de subtipos virales potencialmente patógenos en América debería ser un tema de preocupación, principalmente si se piensa en los efectos de su circulación en sitios críticos para la conservación de especies acuáticas. La pérdida de los hábitats utilizados por las aves migratorias y la existencia de enfermedades altamente transmisibles aumenta las probabilidades de efectos negativos sobre las poblaciones de especies amenazadas (Robertson et al. 2006, Di Giacomo et al. 2007).

La activación de proyectos regionales a largo plazo en América del Sur permitirá descifrar interrogantes de suma importancia sobre la ecología viral y el rol de las especies neotropicales en la perpetuación de virus patógenos para humanos y animales. Los conceptos elementales a conocer se pueden resumir en las siguientes preguntas: ¿cuántos y qué tipos de virus circulan en humedales sudamericanos?, ¿son esos virus pasibles de mutar hacia cepas altamente patógenas?, ¿cuáles son las especie reservorio?, ¿qué especies podrían diseminar virus a través de largas distancias?, ¿existe un intercambio y amplificación viral vinculado a la llegada de aves migratorias neárticas? Las respuestas a estos interrogantes son indudablemente complejas y deben ser aún descubiertas. Se ha sugerido que la ecología de los virus de Influenza Aviar en aves acuáticas de América del Sur podría seguir un modelo equivalente al propuesto para el sur de África, en el cual las aves playeras provenientes de Eurasia excretan virus en los humedales locales infectando a especies simpátricas de varios órdenes, principalmente patos. Estos anátidos actúan, a su vez, como reservorio de virus y como agentes diseminadores dentro del continente, gracias a su desplazamiento por largas distancias (Abolnik et al. 2006). Para

América del Sur se han descrito desplazamientos migratorios de patos en forma latitudinal y longitudinal. La superposición de poblaciones migratorias y residentes en humedales sudamericanos (e.g., Surinam en el norte, Brasil en el centro y Argentina en el sur) podría ser una excelente oportunidad para la diseminación de los virus a través de un modelo de dispersión secuencial (Fig. 1).

Recientemente se están obteniendo los primeros resultados de programas de vigilancia de poblaciones silvestres de América del Sur, promovidos por el interés de los servicios veterinarios oficiales, de organismos internacionales (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Organización Mundial de Sanidad Animal) y de instituciones no gubernamentales vinculadas a la conservación de la fauna silvestre (e.g., Wildlife Conservation Society, Wetlands International) (Beldomenico y Uhart 2008). Con actividades dirigidas a la captura viva de aves, piezas de caza y muestras ambientales, se ha logrado aislar y caracterizar molecularmente ocho subtipos de virus de Influenza Aviar Levemente Patógena (H13N9, H6 y H9 en Argentina; H13N2 y H5N9 en Chile; H10N9, H3N8, H4N5, H13N2 en Perú; H3 en Brasil; Tabla 1). Los análisis filogenéticos realizados sobre virus aislados de individuos de *Anas cyanoptera* en Bolivia (Spackman et al. 2006) y de *Larus dominicanus* en Argentina (Pereda et al. 2008) sugieren la existencia de un linaje regional separado de los de América del Norte. Esto podría indicar el grado de conexión existente entre los humedales del Neotrópico a través de las aves migratorias. Los mismos estudios filogenéticos han revelado altas homologías con virus aislados de aves acuáticas en América del Norte, sugiriendo que en algún punto existe un intercambio viral entre el norte y el sur del continente (Spackman et al. 2006).

La notificación de eventos de enfermedad y mortandad en aves acuáticas reviste suma importancia para la detección de Influenza Aviar y de otras enfermedades altamente transmisibles (Friend y Franson 1999). Existe un gran vacío de información sobre los agentes de enfermedad que circulan en la mayoría de los humedales de América del Sur. Muchos eventos de mortandad en poblaciones silvestres pasan desapercibidos o directamente no son comunicados a tiempo, dificultando enor-

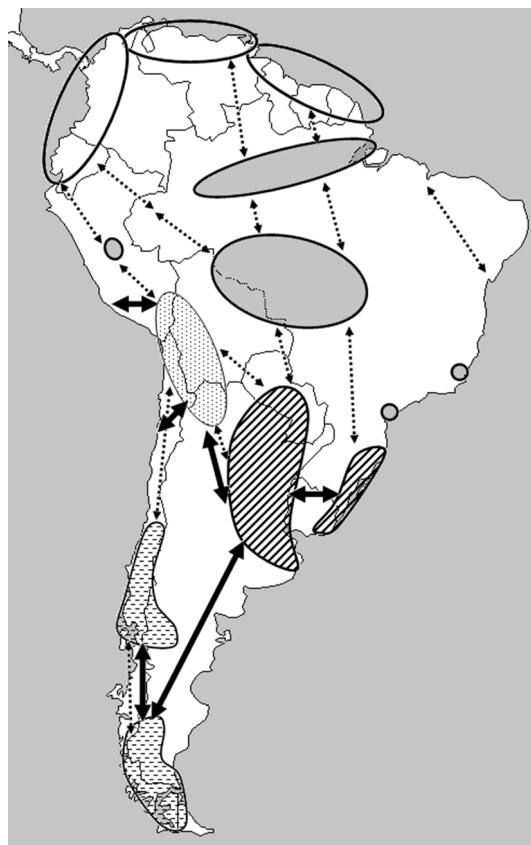


Figura 1. Conexión entre humedales de América del Sur a través de anátidos y aves playeras, en una secuencia hipotética de transmisión de virus de Influenza de tipo A. Los óvalos blancos representan las áreas de contacto entre especies neárticas (Anatidae, Scolopacidae, Charadriidae) y especies neotropicales en el norte de América del Sur. Los grises representan los grandes humedales centrales (e.g., Pantanal do Mato Grosso) donde crían abundantes poblaciones de anátidos (migrantes parciales y residentes). Los óvalos rayados representan áreas de cría e invernada de anátidos migrantes australes, los que tienen punteado grueso las áreas de cría e invernada de anátidos patagónicos y el óvalo que tiene un punteado fino representa humedales altoandinos donde crían anátidos migrantes parciales. Todas las áreas son utilizadas también como sitios de descanso o de invernada por aves playeras neárticas durante su migración. Las flechas discontinuas indican corredores migratorios continentales de aves playeras neárticas, mientras que las continuas representan los desplazamientos de anátidos australes. Los márgenes costeros oceánicos y algunos de los corredores referenciados para anátidos australes son rutas de migración de charadriiformes neárticos y neotropicales. Adaptado de Scott y Carbonell (1986) y de Blanco et al. (2008a, 2008b, 2008c, 2008d, 2008e, 2008f, 2008g, 2008h, 2008i, 2008j, 2008k, 2008l, 2008m).

Tabla 1. Subtipos de virus de Influenza de tipo A aislados y caracterizados a partir de aves acuáticas silvestres en América del Sur (período 2005–2008).

Subtipo	Especies ^a	Localidad	Referencia
H3N8	<i>Anas bahamensis</i> (MAP), <i>Anas cyanoptera</i> (MAP)	Puerto Viejo, Lima, Perú	Gherzi et al. (2009)
H3N (?)	<i>Actitis macularia</i> (MN), <i>Larus dominicanus</i> (R), <i>Calidris pusilla</i> (MN)	Salinópolis, Pará, Brasil	Rebello Pessamilio y Urruth do Amaral (2009)
H4N5	<i>Anas cyanoptera</i> (MAP), <i>Anas bahamensis</i> (MAP), <i>Pelecanus occidentalis</i> (R)	Medio Mundo, Lima, Perú	Gherzi et al. (2009)
H5N9	<i>Larus dominicanus</i> (R)	Río Aconcagua, Valparaíso, Chile	Jeria (2009)
H6 (?)	<i>Netta peposaca</i> (MAP)	San Javier, Santa Fe, Argentina	Pereda et al. (datos no publicados)
H9 (?)	<i>Netta peposaca</i> (MAP)	San Javier, Santa Fe, Argentina	Pereda et al. (datos no publicados)
H10N9	<i>Arenaria interpres</i> (MN), <i>Haematopus palliatus</i> (R)	Puerto Viejo, Lima, Perú	Gherzi et al. (2009)
H13N2	<i>Numenius phaeopus</i> (MN), <i>Larus dominicanus</i> (R)	El Paraíso, Lima, Perú	Gherzi et al. (2009)
H13N2	<i>Larus pipixcan</i> (MN)	Tranque Arenillas, Atacama, Chile	Jeria (2009)
H13N9	<i>Larus dominicanus</i> (R)	Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina	Pereda et al. (2008)

^a Estatus migratorio. MN: migrante neártico, MAP: migrante austral parcial, R: Residente.

mamente el diagnóstico e imposibilitando la implementación de medidas de intervención. Algunos países afectados han adoptado medidas elementales como respuesta a la circulación de virus en poblaciones silvestres, tendientes a disminuir la transmisión de la enfermedad hacia aves domésticas y a proteger las poblaciones silvestres receptoras. Un ejemplo de tales medidas son las adoptadas en Europa (Unión Europea 2006): (1) prohibir la caza y captura de aves silvestres, (2) prohibir la liberación de aves cautivas en el foco, (3) remover aves muertas por personal idóneo, y (4) sensibilizar a cazadores y observadores de aves para que denuncien eventos de mortandad. En países de Asia y Europa, la aplicación de medidas de bioseguridad en granjas avícolas industriales y de traspatio que limitan el contacto entre aves domésticas y silvestres ha sido la estrategia más eficaz para reducir la diseminación de la enfermedad (Gilbert et al. 2006a, Pittman et al. 2007, Leong et al. 2008). En un marco de sospecha de presencia de la enfermedad en América del Sur, resultaría razonable aplicar medidas equivalentes en los países de la región. Será necesario mantener una vigilancia sistemática a largo plazo en los

humedales de riesgo, enfatizando la importancia de las aves jóvenes en la amplificación y surgimiento de nuevos virus, así como en el estudio de los desplazamientos regionales de sus potenciales huéspedes reservorios. Será relevante promover estudios sobre abundancia y tamaño poblacional, mantener registros de anillado de aves acuáticas, comunicar la recuperación o la cacería de individuos anillados y denunciar eventos de mortandad y enfermedad en la avifauna silvestre. Del mismo modo, será de utilidad aprovechar a los zoológicos y a los centros de rehabilitación de vida silvestre como fuentes de material diagnóstico adicional.

El impacto que los virus de Influenza Aviar pueden tener en la conservación de especies silvestres del Neotrópico solo podrá ser estimado a través de estudios ecológicos sostenidos en el tiempo. Será importante, en este sentido, que la información producida por los distintos grupos de investigación sea compartida y publicada sin sufrir restricciones injustificadas, considerando que la detección de aves silvestres infectadas, inclusive con virus altamente patógenos, no modificará en absoluto el estatus sanitario avícola de un país.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece especialmente a Santiago Caligiuri por la colaboración prestada en la revisión bibliográfica que generó este artículo.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ABOLNIK C, CORNELIUS E, BISSCHOP SP, ROMITO M Y VERWOERD D (2006) Phylogenetic analyses of genes from South African LPAI viruses isolated in 2004 from wild aquatic birds suggests introduction by Eurasian migrants. *Developments in Biological Series* 124:189–199
- ALERSTAM T, BÄCKMAN J, GUDMUNDSSON GA, HEDENSTRÖM A, HENNINGSSON SS, KARLSSON H, ROSÉN M Y STRANDBERG R (2007) A polar system of intercontinental bird migration. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences* 274:2523–2530
- ALEXANDER DJ (2000) A review of avian influenza in different bird species. *Veterinary Microbiology* 74:3–13
- ALEXANDER DJ Y BROWN IH (2009) History of highly pathogenic avian influenza. *Revue Scientifique et Technique* 28:19–38
- BELDOMENICO PM Y UHART M (2008) Ecoepidemiología de los virus de influenza aviar. *FAVE, Ciencias Veterinarias* 7:23–40
- BIRDLIFE INTERNATIONAL (2006) *Wild bird H5N1 outbreaks*. BirdLife International, Cambridge
- BIRDLIFE INTERNATIONAL (2007) *BirdLife statement on Avian Influenza*. BirdLife International, Cambridge (URL: http://www.birdlife.org/action/science/species/avian_flu/)
- BLANCO DE, BAIGÚN R Y LÓPEZ-LANÚS B (2008a) *Upland Goose in South America factsheet*. Wetlands International, Wildlife Conservation Society y US Agency for International Development, Buenos Aires
- BLANCO DE, BAIGÚN R Y LÓPEZ-LANÚS B (2008b) *Black-necked Swan in South America factsheet*. Wetlands International, Wildlife Conservation Society y US Agency for International Development, Buenos Aires
- BLANCO DE, BAIGÚN R Y LÓPEZ-LANÚS B (2008c) *Wilson's Phalarope in South America factsheet*. Wetlands International, Wildlife Conservation Society y US Agency for International Development, Buenos Aires
- BLANCO DE, BAIGÚN R Y LÓPEZ-LANÚS B (2008d) *Grey-headed Gull in South America factsheet*. Wetlands International, Wildlife Conservation Society y US Agency for International Development, Buenos Aires
- BLANCO DE, BAIGÚN R Y LÓPEZ-LANÚS B (2008e) *Speckled Teal in South America factsheet*. Wetlands International, Wildlife Conservation Society y US Agency for International Development, Buenos Aires
- BLANCO DE, BAIGÚN R Y LÓPEZ-LANÚS B (2008f) *Red Shoveler in South America factsheet*. Wetlands International, Wildlife Conservation Society y US Agency for International Development, Buenos Aires
- BLANCO DE, BAIGÚN R Y LÓPEZ-LANÚS B (2008g) *Yellow-billed Pintail in South America factsheet*. Wetlands International, Wildlife Conservation Society y US Agency for International Development, Buenos Aires
- BLANCO DE, BAIGÚN R Y LÓPEZ-LANÚS B (2008h) *Southern Wigeon in South America factsheet*. Wetlands International, Wildlife Conservation Society y US Agency for International Development, Buenos Aires
- BLANCO DE, BAIGÚN R Y LÓPEZ-LANÚS B (2008i) *Rosy-billed Pochard in South America factsheet*. Wetlands International, Wildlife Conservation Society y US Agency for International Development, Buenos Aires
- BLANCO DE, BAIGÚN R Y LÓPEZ-LANÚS B (2008j) *White-rumped Sandpiper in South America factsheet*. Wetlands International, Wildlife Conservation Society y US Agency for International Development, Buenos Aires
- BLANCO DE, BAIGÚN R Y LÓPEZ-LANÚS B (2008k) *Lesser Yellowlegs in South America factsheet*. Wetlands International, Wildlife Conservation Society y US Agency for International Development, Buenos Aires
- BLANCO DE, BAIGÚN R Y LÓPEZ-LANÚS B (2008l) *Fulvous Whistling Duck in South America factsheet*. Wetlands International, Wildlife Conservation Society y US Agency for International Development, Buenos Aires
- BLANCO DE, BAIGÚN R Y LÓPEZ-LANÚS B (2008m) *White-faced Whistling Duck in South America factsheet*. Wetlands International, Wildlife Conservation Society y US Agency for International Development, Buenos Aires
- BOERE GC Y STROUD DA (2006) The flyway concept: what it is and what it isn't. Pp. 40–47 en: BOERE GC, GALBRAITH CA Y STROUD DA (eds) *Waterbirds around the world*. The Stationery Office, Edimburgo
- BROWN JD, STALLKNECHT DE, BECK JR, SUÁREZ DL Y SWAYNE DE (2006) Susceptibility of North American ducks and gulls to H5N1 highly pathogenic avian influenza viruses. *Emerging Infectious Diseases* 12:1663–1670
- CANEVARI P, CASTRO G, SALABERRY M Y NARANJO LG (2001) *Guía de los chorlos y playeros de la Región Neotropical*. American Bird Conservancy, WWF, Manomet Conservation Science y Asociación Calidris, Santiago de Cali
- CAPUA I Y ALEXANDER DJ (2007) Avian influenza infections in birds — a moving target. *Influenza and Other Respiratory Viruses* 1:11–18
- CAPUA I Y ALEXANDER DJ (2009) Avian influenza infection in birds: a challenge and opportunity for the poultry veterinarian. *Poultry Science* 88:842–846
- D'AMICO VL, BERTELLOTTI M, BAKER AJ Y DÍAZ LA (2007) Exposure of Red Knots (*Calidris canutus rufa*) to select avian pathogens; Patagonia, Argentina. *Journal of Wildlife Diseases* 43:794–797
- DELIBERTO TJ, SWAFFORD SR, NOLTE DL, PEDERSEN K, LUTMAN MW, SCHMIT BB, BAROCH JA, KOHLER DJ Y FRANKLIN A (2009) Surveillance for highly pathogenic avian influenza in wild birds in the USA. *Integrative Zoology* 4:426–439

- DE MARCO MA, CAMPITELLI L, FONI E, RAFFINI E, BARIGAZZI G, DELOGU M, GUBERTI V, DI TRANI L, TOLLIS MY DONATELLI I (2004) Influenza surveillance in birds in Italian wetlands (1992–1998): is there a host restricted circulation of influenza viruses in sympatric ducks and coots? *Veterinary Microbiology* 98:197–208
- DE MARCO MA, FONI E, CAMPITELLI L, RAFFINI E, DELOGU M Y DONATELLI I (2003) Long-term monitoring for avian influenza viruses in wild bird species in Italy. *Veterinary Research Communications* 27(Suppl. 1):107–114
- DÍAZ LA, KOMAR N, VISINTIN A, DANTUR JURI MJ, STEIN M, LOBO ALLENDE R, SPINSANTI L, KONIGHEIM B, AGUILAR J, LAURITO M, ALMIRÓN W Y CONTIGIANI M (2008) West Nile Virus in birds, Argentina. *Emerging Infectious Diseases* 14:689–691
- DÍAZ LA, QUAGLIA A, FLORES FS Y CONTIGIANI MS (2011) Virus West Nile en Argentina: un agente infeccioso emergente que plantea nuevos desafíos. *Hornero* 26:5–28
- DI GIACOMO AS, DE FRANCESCO MV Y COCONIER EG (2007) *Áreas importantes para la conservación de las aves en Argentina. Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad*. Edición Revisada y Corregida. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires
- DIMMOCK NJ (2005) *Report of the Independent Review of Avian Quarantine*. Department for Environment Food and Rural Affairs, Londres
- DONIS RO, BEAN WJ, KAWAOKA Y Y WEBSTER RG (1989) Distinct lineages of influenza virus H4 hemagglutinin genes in different regions of the world. *Virology* 169:408–417
- ELLIS TM, BOUSFIELD RB, BISSETT LA, DYRTING KC, LUK GS, TSIM ST, STURM-RAMÍREZ K, WEBSTER RG, GUAN Y Y PEIRIS JSM (2004) Investigation of outbreak of highly pathogenic H5N1 avian influenza in waterfowl and wild birds in Hong Kong in late 2002. *Avian Pathology* 33:492–505
- ESCUADERO G, MUNSTER VJ Y BERTELLOTTI M (2008) Perpetuation of avian influenza in the Americas: examining the role of shorebirds in Patagonia. *Auk* 125:494–495
- EUROPEAN FOOD SAFETY AUTHORITY (2006) Scientific report on migratory birds and their possible role in the spread of highly pathogenic Avian Influenza. *European Food Safety Authority Journal* 357:1–46
- FRIEND M Y FRANSON JC (1999) *Field manual of wildlife diseases. General field procedures and diseases of birds*. USDI-USGS Biological Resources Division Information and Technology Report 1999-001, Madison
- GAIDET N, CATTOLI G, HAMMOUMI S, NEWMAN SH, HAGEMEIJER W, TAKEKAWA JY, CAPPELLE J, DODMAN T, JOANNIS T, GIL P, MONNE I, FUSARO A, CAPUA I, MANU S, MICHELONI P, OTTOSSON U, MSHELBWALA JH, LUBROTH J, DOMENECH J Y MONICAT F (2008) Evidence of infection by H5N2 highly pathogenic avian influenza viruses in healthy wild waterfowl. *PLoS Pathogens* 4:e1000127
- GAUTHIER-CLERC M, LEBARBENCHON C Y THOMAS F (2007) Recent expansion of highly pathogenic avian influenza H5N1: a critical review. *Ibis* 149:202–214
- GHERSI BM, BLAZES DL, ICOCHEA E, GONZÁLEZ RI, KOCHER T, TINOCO Y, SOVERO MM, LINDSTROM S, SHU B, KLIMOV A, GONZÁLEZ AE Y MONTGOMERY JM (2009) Avian influenza in wild birds, central coast of Peru. *Emerging Infectious Diseases* 15:935–938
- GILBERT M, CHAITAWEESEB P, PARAKAMAWONGSA T, PREMASHITHIRA S, TIENSIN T, KALPRAVIDH W, WAGNER H Y SLINGENBERGH J (2006a) Free-grazing ducks and highly pathogenic avian influenza, Thailand. *Emerging Infectious Diseases* 12:227–234
- GILBERT M, XIAO X, DOMENECH J, LUBROTH J, MARTIN V Y SLINGENBERGH J (2006b) Anatidae migration in the western Palearctic and spread of highly pathogenic avian influenza H5N1 virus. *Emerging Infectious Diseases* 12:1650–1656
- GUBERTI V, SCREMIN M, BUSANI L, BONFANTI L Y TERREGINO C (2007) A simulation model for low-pathogenicity avian influenza viruses in dabbling ducks in Europe. *Avian Diseases* 51:275–278
- ITO T, OKAZAKI K, KAWAOKA Y, TAKADA A, WEBSTER RG Y KIDA H (1995) Perpetuation of influenza A viruses in Alaskan waterfowl reservoirs. *Archives of Virology* 140:1163–1172
- JERIA LJ (2009) Vigilancia de aves silvestres en Chile. En: *Taller Internacional de Vigilancia en Aves Silvestres: Herramienta Global contra la Influenza Aviar*. Santiago, 17 a 18 de junio de 2009. Servicio Agrícola y Ganadero, USDA Animal and Plant Health Inspection Service y Wildlife Conservation Society, Santiago
- KARESH WB, COOK RA, GILBERT M Y NEWCOMB J (2007) Implications of wildlife trade on the movement of avian influenza and other infectious diseases. *Journal of Wildlife Diseases* 43:55–59
- KARESH WB, UHART MM, FRERE E, GANDIDI P, BRASELTON E, PUCHE H Y COOK RA (1999) Health evaluation of free-ranging Rockhopper Penguins (*Eudyptes chrysocomes*) in Argentina. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 30:25–31
- KAWAOKA Y, CHAMBERS TM, SLADEN WL Y WEBSTER RG (1988) Is the gene pool of influenza viruses in shorebirds and gulls different from that in wild ducks? *Virology* 163:247–250
- KILPATRICK AM, CHMURA AA, GIBBONS DW, FLEISCHER RC, MARRA PP Y DASZAK P (2006) Predicting the global spread of H5N1 avian influenza. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103:19368–19373
- KOMAR N Y CLARCK GG (2006) West Nile virus activity in Latin America and the Caribbean. *Revista Panamericana de Salud Pública* 19:112–117
- KRAUSS S, OBERT CA, FRANKS J, WALKER D, JONES K, SEILER P, NILES L, PRYOR SP, OBENAUER JC, NAEVE CW, WIDJAJA L, WEBBY RJ Y WEBSTER RG (2007) Influenza in migratory birds and evidence of limited intercontinental virus exchange. *PLoS Pathogens* 3:e167

- KRAUSS S, WALKER D, PRYOR SP, NILES L, CHENGHONG L, HINSHAW VS Y WEBSTER RG (2004) Influenza A viruses of migrating wild aquatic birds in North America. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* 4:177–189
- LEONG HK, GOH CS, CHEW ST, LIM CW, LIN YN, CHANG SF, YAP HH Y CHUA SB (2008) Prevention and control of avian influenza in Singapore. *Annals, Academy of Medicine, Singapore* 37:504–509
- LESTERHUIS AJ Y BLANCO DE (2007) *El Censo Neotropical de Aves Acuáticas 2006. Una herramienta para la conservación*. Wetlands International, Buenos Aires
- LIU JH, OKAZAKI K, BAI GR, SHI WM, MWEENE A Y KIDA H (2004) Interregional transmission of the internal protein genes of H2 influenza virus in migratory ducks from North America to Eurasia. *Virus Genes* 29:81–86
- LIU J, XIAO H, LEI F, ZHU Q, QIN K, ZHANG XW, ZHANG XL, ZHAO D, WANG G, FENG Y, MA J, LIU W, WANG J Y GAO GF (2005) Highly pathogenic H5N1 influenza virus infection in migratory birds. *Science* 309:1206
- MAKAROVA NV, KAVERIN NV, KRAUSS S, SENNE D Y WEBSTER RG (1999) Transmission of Eurasian avian H2 influenza virus to shorebirds in North America. *Journal of General Virology* 80:3167–3171
- MUNSTER VJ, VEEN J, OLSEN B, VOGEL R, OSTERHAUS AD Y FOUCHIER RA (2006) Towards improved influenza A virus surveillance in migrating birds. *Vaccine* 24:6729–6733
- NAROSKY T E YZURIETA D (2003) *Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay*. Edición de oro. Vázquez Mazzini Editores, Buenos Aires
- OLSEN B, MUNSTER VJ, WALLENSTEN A, WALDENSTRÖM J, OSTERHAUS AD Y FOUCHIER RA (2006) Global patterns of Influenza A virus in wild birds. *Science* 312:384–388
- OWEN J, MOORE F, PANELLA N, EDWARDS E, BRU R, HUGHES M Y KOMAR N (2006) Migrating birds as dispersal vehicles for West Nile virus. *EcoHealth* 3:79–85
- PADILLA LR, HUYVAERT KP, MERKEL J, MILLER RE Y PARKER PG (2003) Hematology, plasma chemistry, serology and Chlamydia status of the Waved Albatross (*Phoebastria irrorata*) on the Galapagos Islands. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 34:278–283
- PARMLEY J, LAIR S Y LEIGHTON FA (2009) Canada's inter-agency wild bird influenza survey. *Integrative Zoology* 4:409–417
- PEREDA AJ, UHART M, PÉREZ AA, ZACCAGNINI ME, LA SALA L, DECARRE J, GOJMAN A, SOLARI L, SUÁREZ R, CRAIG MI, VAGNOZZI A, RIMONDI A, KÖNIC G, TERRERA MV, KALOGHLIAN A, SONG H, SORRELL EM Y PÉREZ DR (2008) Avian influenza virus isolated in wild waterfowl in Argentina: evidence of a potentially unique phylogenetic lineage in South America. *Virology* 378:363–370
- PETERSON AT, BENZ BW Y PAPES M (2007) Highly pathogenic H5N1 avian influenza: entry pathways into North America via bird migration. *PLoS One* 2:e261
- PITTMAN M, LADDOMADA A, FREIGOFAS R, PIAZZA V, BROUW A Y BROWN IH (2007) Surveillance, prevention, and disease management of avian influenza in the European Union. *Journal of Wildlife Diseases* 43:64–70
- RAPPOLE JH Y HUBÁLEK Z (2006) Birds and influenza H5N1 virus movement to and within North America. *Emerging Infectious Diseases* 12:1486–1492
- RASMUSSEN PC Y ANDERTON JC (2005) *Birds of South Asia*. Smithsonian Institution y Lynx Edicions, Washington DC y Barcelona
- REBELO PESSAMILIO B Y URRUTH DO AMARAL F (2009) Sistemas de vigilancia epidemiológica em aves silvestres no Brasil. En: *Taller Internacional de Vigilancia en Aves Silvestres: Herramienta Global contra la Influenza Aviar. Santiago, 17 a 18 de junio de 2009*. Servicio Agrícola y Ganadero, USDA Animal and Plant Health Inspection Service y Wildlife Conservation Society, Santiago
- REMSEN JV JR, CADENA CD, JARAMILLO A, NORES M, PACHECO JF, PÉREZ-EMÁN J, ROBBINS MB, STILES FG, STOTZ DF Y ZIMMER KJ (2011) *A classification of the bird species of South America*. American Ornithologists' Union, Baton Rouge (URL: <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>)
- ROBERTSON SI, BELL DJ, SMITH GJ, NICHOLLS JM, CHAN KH, NGUYEN DT, TRAN PQ, STREICHER U, POON LL, CHEN H, HORBY P, GUARDO M, GUAN Y Y PEIRIS JS (2006) Avian influenza H5N1 in viverrids: implications for wildlife health and conservation. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences* 273:1729–1732
- SCOTT DA Y CARBONELL ML (1986) *A directory of Neotropical wetlands*. International Union for Conservation of Nature e International Waterfowl Research Bureau, Gland y Cambridge
- SCOTT DA Y ROSE PM (1996) *Atlas of Anatidae populations in Africa and Western Eurasia*. Wetlands International, Wageningen
- SILVA RODRÍGUEZ MP, FAVERO M, BERÓN MP, MARIANO-JELICICH R Y MAUCO L (2005) Ecología y conservación de aves marinas que utilizan el litoral bonaerense como área de invernada. *Hornero* 20:111–130
- SMITH KM, KARESH WB, MAJLUF P, PAREDES R, ZAVALAGA C, HOOGESTEIJN REUL A, STETTER M, BRASELTON WE, PUCHE H Y COOK RA (2008) Health evaluation of free-ranging Humboldt Penguins (*Spheniscus humboldti*) in Peru. *Avian Diseases* 52:130–135
- SPACKMAN E, MCCRACKEN KG, WINKER K Y SWAYNE DE (2006) H7N3 avian influenza virus found in a South American wild duck is related to the Chilean 2002 poultry outbreak, contains genes from equine and North American wild bird lineages, and is adapted to domestic turkeys. *Journal of Virology* 80:7760–7764
- SPACKMAN E, STALLKNECHT DE, SLEMONS RD, WINKER K, SUÁREZ DL, SCOTT M Y SWAYNE DE (2005) Phylogenetic analyses of type A influenza genes in natural reservoir species in North America reveals genetic variation. *Virus Research* 114:89–100

- STURM-RAMÍREZ KM, HULSE-POST DJ, GOVORKOVA EA, HUMBERD J, SEILER P, PUTHAVATHANA P, BURANATHAI C, NGUYEN TD, CHAISINGH A, LONG HT, NAIPOSPOS TS, CHEN H, ELLIS TM, GUAN Y, PEIRIS JS Y WEBSTER RG (2005) Are ducks contributing to the endemicity of highly pathogenic H5N1 influenza virus in Asia? *Journal of Virology* 79:11269–11279
- TERREGINO C, DE NARDI R, GUBERTI V, SCREMIN M, RAFFINI E, MARTIN AM, CATTOLI G, BONFANTI L Y CAPUA I (2007) Active surveillance for avian influenza viruses in wild birds and backyard flocks in Northern Italy during 2004 to 2006. *Avian Pathology* 36:337–344
- TRAVIS EK, VARGAS FH, MERKEL J, GOTTDENKER N, MILLER RE Y PARKER PG (2006a) Hematology, plasma chemistry and serology of the Flightless Cormorant (*Phalacrocorax harrisi*) in the Galapagos Islands, Ecuador. *Journal of Wildlife Diseases* 42:133–141
- TRAVIS EK, VARGAS FH, MERKEL J, GOTTDENKER N, MILLER RE Y PARKER PG (2006b) Hematology, serum chemistry, and serology of Galapagos Penguins (*Spheniscus mendiculus*) in the Galápagos Islands, Ecuador. *Journal of Wildlife Diseases* 42:625–632
- UHART MM, QUINTANA F, KARESH WB Y BRASELTON WE (2003) Hematology, plasma biochemistry and serosurvey for selected infectious agents in Southern Giant Petrels from Patagonia, Argentina. *Journal of Wildlife Diseases* 39:359–365
- UNIÓN EUROPEA (2006) Decisión de la Comisión de 11 de agosto de 2006 sobre determinadas medidas de protección en relación con la gripe aviar altamente patógena del subtipo H5N1 en aves silvestres dentro de la Comunidad y por la que se deroga la Decisión 2006/115/CE. *Diario Oficial de la Unión Europea L* 222:11–19
- VAN BORM S, THOMAS I, HANQUET G, LAMBRECHT B, BOSCHMANS M, DUPONT G, DECAESTECKER M, SNACKEN R Y VAN DEN BERG T (2005) Highly pathogenic H5N1 influenza virus in smuggled Thai eagles, Belgium. *Emerging Infectious Diseases* 11:702–705
- WALLER T (2009) *Intercambio comercial de aves silvestres vivas (y otros desplazamientos afines) en 33 países de América Latina y el Caribe*. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Roma
- WEBSTER RG, BEAN WJ, GORMAN OT, CHAMBERS TM Y KAWAOKA Y (1992) Evolution and ecology of Influenza A virus. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 56:152–179
- WELTY JC (1982) *The life of birds*. CBS Collage Publishing, Philadelphia
- WIDJAJA L, KRAUSS SL, WEBBY RJ, XIE T Y WEBSTER RG (2004) Matrix gene of influenza A viruses isolated from wild aquatic birds: ecology and emergence of influenza A viruses. *Journal of Virology* 78:8771–8779
- WORLD HEALTH ORGANIZATION (2009) *Cumulative number of confirmed human cases of avian influenza A (H5N1) reported to WHO. 11 August 2009*. World Health Organization, Ginebra (URL: http://www.who.int/csr/disease/avian_influenza/country/cases_table_2009_08_11/en/index.html)
- WORLD ORGANISATION FOR ANIMAL HEALTH (2011a) *Avian Influenza portal*. World Organisation for Animal Health, París (URL: <http://www.oie.int/en/animal-health-in-the-world/web-portal-on-avian-influenza/>)
- WORLD ORGANISATION FOR ANIMAL HEALTH (2011b) *Exceptional epidemiological events*. World Organisation for Animal Health, París (URL: http://www.oie.int/wahis_2/public/wahid.php/Countryinformation/Countryreports)
- WORLD ORGANISATION FOR ANIMAL HEALTH (2011c) *Update on Highly Pathogenic Avian Influenza in animals (type H5 and H7)*. World Organisation for Animal Health, París (URL: <http://www.oie.int/en/animal-health-in-the-world/update-on-avian-influenza/2011/>)
- ZHANG G, SHOHAM D, GILICHINSKY D, DAVYDOV S, CASTELLO JD Y ROGERS SO (2006) Evidence of influenza A virus RNA in Siberian lake ice. *Journal of Virology* 80:12229–12235