

# PRIMER REGISTRO PALEOPARASITOLÓGICO DE *TRICHURIS SP.* (NEMATODA, CAPILARIIDAE) EN MUESTRAS ASOCIADAS A RESTOS HUMANOS DEL HOLOCENO TARDIO DE PATAGONIA SEPTENTRIONAL

Martín H. Fugassa<sup>1\*</sup> y Cristian M. Favier Dubois<sup>2</sup>

<sup>1</sup>CONICET. Laboratorio de Paleoparasitología. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Mar del Plata. Mar del Plata. Argentina

<sup>2</sup>CONICET. Departamento de Arqueología (INCUAPA). Facultad de Ciencias Sociales. Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires. Olavarría. Argentina

**PALABRAS CLAVE** parásitos; sedimento arqueológico; Holoceno; cazadores-recolectores; coprolitos

**RESUMEN** En el marco de los estudios paleoepidemiológicos que se realizan en restos arqueológicos asignados a poblaciones de cazadores-recolectores de Patagonia, este trabajo presenta información novedosa acerca de la presencia de parásitos en muestras de sedimento de las cavidades pélvicas correspondientes a individuos que habitaron la costa norte de Patagonia durante el Holoceno Tardío. Fueron analizados 3 casos de diferente cronología y en dos de ellos, los de menor antigüedad relativa, los resultados fueron positivos para la presencia de *Trichuris*

*trichiura*. Es interesante mencionar al respecto que para el período que involucra a los dos casos positivos, la información arqueológica registra un proceso de intensificación en el que se explota una mayor diversidad de fauna y se incrementan los artefactos de molienda en los sitios. Entre las posibles causas propuestas para este proceso se encuentran el aumento demográfico y/o el nucleamiento poblacional en espacios favorables que comienzan a saturarse, hecho consistente con la evidencia cultural obtenida al momento y con la presencia de *Trichuris sp.* Rev Arg Antrop Biol 11(1):61-71, 2009.

**KEY WORDS** parasites; archaeological sediments; Holocene; hunter-gatherers; coprolites

**ABSTRACT** In the framework of paleoepidemiologic studies carried out on archaeological human remains assigned to hunter-gatherer populations from Patagonia, this work offers original information about the presence of parasites in sediments of the pelvic cavity belonging to individuals who inhabited the northern coast of Patagonia during the Late Holocene. Three cases with different chronology were analyzed. The results were positive regarding the presence of *Trichuris trichiura* for the two more recent cases. It is interesting to mention that during the period involved by the both positive cases, the archaeological record showed a process of intensification in food procurement, evidenced by a diversification of the fauna exploited at the sites as well as the increasing use of grinding tools. One possible

explanation proposed for this process is the demographic growth and/or the population density in the coastal favorable spaces that begin to be saturated. This fact is consistent with the cultural evidence obtained at the moment, and with the presence of *Trichuris sp.* for this period. Rev Arg Antrop Biol 11(1):61-71, 2009.

\*Correspondencia a: Martín H. Fugassa. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Mar del Plata. Funes 3350. 7600 Mar del Plata. Argentina. E-mail: mfugasasa@mdp.edu.ar - mhufugassa@hotmail.com

Recibido 22 Junio 2009; aceptado 8 Septiembre 2009

La paleoparasitología intenta develar aspectos biológicos y culturales de los grupos humanos antiguos, mediante el empleo de los micro-restos parasitarios encontrados en los sitios arqueológicos, tales como huevos, quistes, larvas, etc.

El concepto de parásito ha evolucionado durante su historia, conforme al contexto social y cultural de la época. En las últimas décadas se estableció un enfoque ecológico-evolutivo. Así, el concepto de parásito animal abarca tanto a helmintos como a bacterias, protistas y virus, separándose según las estrategias ecológicas de transmisión y circulación dentro de las poblaciones de hospedadores: los macroparásitos (helmintos tales como nematodos, cestodos, trematodos y acantocéfalos) y los microparásitos (bacterias, protistas y virus). Las investigaciones paleoparasitológicas tienen hasta el momento, un mayor cuerpo de evidencias vinculado a los macroparásitos. En términos generales, los macroparásitos se caracterizan por: a) reproducirse dentro del hospedador, aunque la nueva generación de parásitos no infecta a aquel sino a un nuevo hospedador susceptible, b) la tasa de multiplicación es sensiblemente menor a la de los microparásitos, c) poseen una longevidad marcadamente mayor y d) comúnmente la inmunidad inducida en el hospedador infectado es temporal (Anderson y May, 1979). Estas características no sólo describen a un helminto parásito sino que determinan gran parte de la epidemiología de los mismos, es decir su comportamiento en la población de hospedadores.

Los helmintos pueden alojarse en diversos órganos según la especie y la capacidad de generar enfermedad depende

del número de parásitos dentro del hospedador, de su patogenicidad y de factores concausales del hospedador y del ambiente, como la concurrencia de una baja inmunidad y carencias nutricionales. Por lo tanto, el parasitismo no puede asociarse directamente con la manifestación de enfermedad o parasitosis. Sin embargo, la ocurrencia de los parásitos intestinales o digestivos puede ser indicadora de otros aspectos tanto ecológicos como culturales, ya que los helmintos tienen diversos requisitos ambientales para su dispersión y ciclos de vida que solicitan ciertos comportamientos por parte del hospedador susceptible, para que se puedan transmitir desde el hospedador infectado. Estas características hacen de su hallazgo en el material arqueológico un útil indicador de rasgos tanto bioculturales como paleoecológicos. El estudio paleoparasitológico también contribuye con evidencias complementarias y contrastables, con otras líneas de investigación que atienden a problemas paleoecológicos y arqueológicos. La integración de los resultados paleoparasitológicos con otros estudios de microfósiles y de arqueología ambiental, brinda nuevos datos o al menos permite corroborar o discutir diversos aspectos referidos a las poblaciones humanas del pasado.

Si bien las investigaciones paleoparasitológicas en América se efectuaron mayoritariamente sobre coprolitos, los sedimentos representan un recurso valioso y muchas veces son la única fuente de evidencias posible para las investigaciones paleoparasitológicas. Es por ello que para los estudios paleoparasitológicos de Patagonia desde hace algunos años, se vienen realizando exámenes en sedimentos

de diverso origen, como cavidad pélvica (Fugassa, 2006; Fugassa et al., 2006; entre otros), forámenes sacrales (Fugassa et al., 2008a) y suelos con ocupación humana (Fugassa y Barberena, 2006). Hasta el presente, las investigaciones en Patagonia se han concentrado en sitios arqueológicos de Patagonia Meridional, particularmente en las provincias argentinas de Santa Cruz y de Isla Grande de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur (Fugassa y Barberena, 2006; Fugassa et al., 2006; 2007; Sardella y Fugassa, 2009; entre otros). Sin embargo, para la comprensión de procesos biogeográficos como el poblamiento de especies y parásitos a lo largo del tiempo, así como para su utilización como indicadores bioculturales, es relevante incluir de modo gradual otras regiones.

La introducción de muestras procedentes de la región septentrional permite comparar la ocurrencia de parásitos con Patagonia Meridional, para la cual se cuenta con numerosos registros. Estas comparaciones permiten indagar sobre aspectos que han podido tener diferente expresión a lo largo del Holoceno en una y otra zona. Por ejemplo, facilita la contrastación de los resultados paleoparasitológicos con los datos arqueológicos y antropológicos, referentes a temas tales como nucleamiento, demografía y economía. Asimismo, desde un enfoque biogeográfico, es posible conocer mejor la historia de poblamiento de parásitos y hospedadores para el Cono Sur (Araújo et al., 2008; Fugassa et al., 2008b). En la presente contribución se informan los primeros resultados obtenidos de muestras provenientes de la Patagonia Septentrional.

## MATERIAL Y METODOS

Se examinaron muestras de sedimento obtenidas de la región pélvico-abdominal de esqueletos humanos recuperados de dunas litorales en proximidad de la localidad de Las Grutas, provincia de Río Negro, Argentina (Tabla 1). Los esqueletos recuperados de los sitios Buque Sur y Parador Nativo corresponden a entierros primarios datados en ca. 2200 y ca. 1500 años AP, respectivamente. Los datos de isótopos estables sugieren para el individuo más antiguo, una dieta predominantemente marina y para el más reciente, una de tipo continental (Favier Dubois et al., 2008). El esqueleto recuperado de Centro Minero (Criadero), por otro lado, corresponde a un entierro secundario (paquete funerario) aunque contuvo unidades anatómicas articuladas y con tejido blando. Este individuo fue datado en ca. 700 años AP y sus valores de isótopos estables indican una dieta mixta a continental (Favier Dubois et al., 2008).

Las muestras se procesaron mediante la técnica de Stoll modificada (Fugassa et al., 2006). Esta técnica consiste en el peso de un volumen determinado de sedimento (1-10 g según la disponibilidad y densidad del sedimento) y su disolución en un volumen también definido de medio acuoso (Tabla 2). Para una mejor rehidratación se empleó una solución 0,5% de fosfato trisódico acuoso (Callen y Cameron, 1960) durante 7 días. Se agregó un detergente no iónico a una concentración final de 0,22% al sedimento, antes de la toma de alícuotas para su observación microscópica. Ello permite disociar más eficientemente los restos parasitarios de la matriz

TABLA 1. Resumen de las muestras

Nº Inventario	Muestra	Locus arqueológico	Datación AMS y $\delta^{13}C$ (Favier Dubois et al., 2008)	Edad y sexo	Localización muestras
135	PN-1		1513 $\pm$ 48 años AP		Cavidad pélvica
136	PN-2	Parador Nativo	-19.5 ‰ (AA75711)	Adulto joven, femenino.	Control cráneo
307	-				Limpieza sacro
137	BS-1	Buque Sur	2300 $\pm$ 49 años AP	Adulto joven, masculino.	Cavidad pélvica
138	BS-2		-13.9 ‰ (AA70719)		Control cráneo
139	CM-1	Centro Minero	689 $\pm$ 44 años AP		Cavidad pélvica
140	CM-2	(Criadero)	(-18.8) (AA75712)	Adulto, masculino.	Control cráneo
223	-				Limpieza foramen sacral

sedimentaria. Luego se tomaron alícuotas de 50 microlitros para su observación al microscopio óptico con 100 aumentos; las microfotografías y mediciones se realizaron bajo 400 aumentos.

Posteriormente, se aplicó la técnica de flotación de Sheather (Kaminsky, 2003) donde la muestra ya rehidratada, es centrifugada durante tres minutos a 3500 rpm. Se decanta el sobrenadante y el sedimento se resuspende en una solución sobresaturada de sacarosa. Debido a que

los huevos y quistes de parásitos presentes flotan sobre esta solución, la muestra a observar se obtiene de la superficie del tubo de ensayo.

Asimismo, se examinaron sedimentos pertenecientes a los forámenes de la región del sacro conforme a Fugassa et al. (2008a), empleándose las mismas técnicas paleoparasitológicas que para los sedimentos de cavidad pélvica.

Cabe señalar que el examen de todas las muestras se realizó sin conocer la identidad de las mismas.

TABLA 2. Detalle de los pesos y volúmenes empleados

Nº inventario	Muestra tomada (g)	Fosfato trisódico (ml)	Volumen final (ml)	Corrección de densidad del sedimento (g/ml)	Resultado paleoparasitológico
135	11,280	9	13,50	0,835	<i>Trichuris</i> sp.
136	11,639	9	14,50	0,803	(ácaros oribátidos)
307	5,870	10	12,00	0,489	-
137	13,478	9	14,25	0,946	-
138	12,544	8	13,00	0,965	-
139	11,985	8	13,75	0,872	<i>Trichuris</i> sp. y larva nematode
140	11,651	9	13,50	0,863	-
223	2,059	7	-	-	-

## RESULTADOS

La rehidratación produjo diferencias notables en la coloración del sobrenadante en cada caso. El color del sedimento rehidratado fue marcadamente más oscuro en las muestras 139 y 140, correspondientes al sitio Centro Minero. En los tres sitios existió diferencia de coloración entre la muestra y el control, sin que exista un patrón respecto de cuál de ambas fue más oscura.

La observación macroscópica de los sedimentos no evidenció indicios de restos digestivos ni foráneos.

### Técnica cuantitativa de Stoll modificada

En la muestra n° 135 (cavidad pélvica, sitio Parador Nativo) se observaron huevos de *Trichuris sp.* (Fig. 1) que midieron  $55,0 \times 27,5 \mu\text{m}$  y  $57,5 \times 30,0 \mu\text{m}$ , representando una concentración de 0-23,95 ( $9,58 \pm 13,12$ ;  $n = 4$ ) HGS (huevos por gramo de sedimento). En general, la muestra tuvo un contenido esencialmente mineral. La muestra n° 136 (control, sitio Parador Nativo) fue negativa para parásitos, registrándose sólo ácaros oribátidos.

La muestra n° 137 (cavidad pélvica, sitio Buque Sur) se presentó negativa para parásitos y con un alto contenido mineral. En tanto, la muestra n° 138 (control, sitio Buque Sur) fue negativa, muy mineral, con escasas estructuras fúngicas y sin carbón.

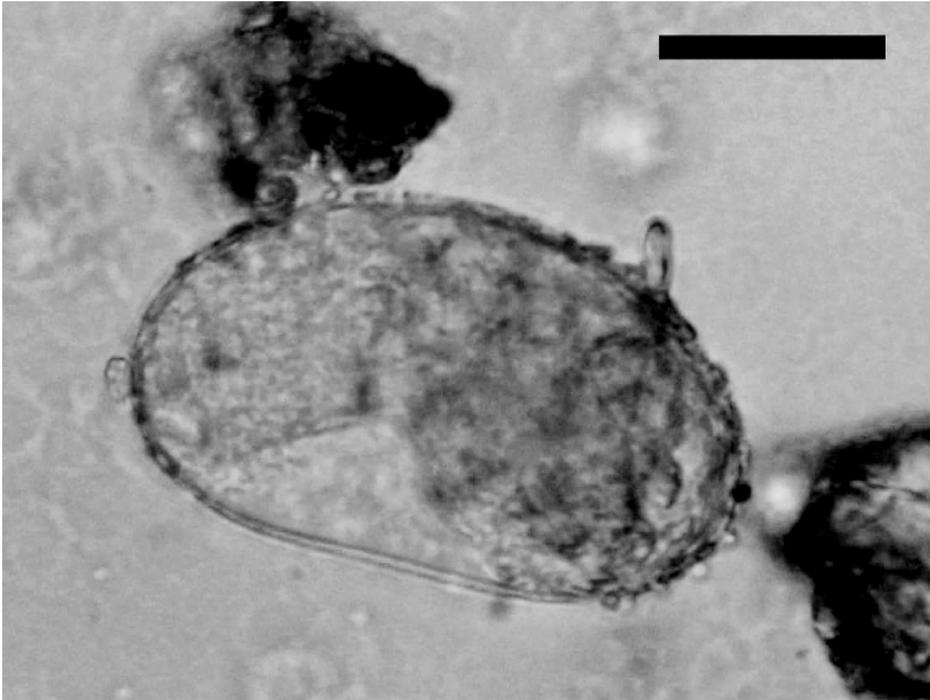
En la muestra n° 139 (cavidad pélvica, sitio Centro Minero) se recuperó un huevo de *Trichuris sp.* que midió  $52,5 \times 30,0 \mu\text{m}$  que significa una densidad de 0-22,93

( $4,59 \pm 10,26$ ;  $n = 4$ ) HGS y un huevo molido, de pared delgada y elíptico que midió  $65,0 \times 38,75 \mu\text{m}$  con una densidad de 0-22,93 ( $4,59 \pm 10,26$ ;  $n = 4$ ) HGS. Este último corresponde a un nematode (Fig. 2), probablemente de vida libre o parásito de la Familia Strongylidae. Asimismo, se identificó un fragmento de pelo de médula uniseriada y restos carbonizados. Por su parte, la muestra n° 140 (control, sitio Centro Minero) resultó negativa, con numerosas estructuras fúngicas, cristales similares a almidón, carbón y material probablemente carbonizado. Asimismo se identificó un nematode de vida libre vivo.

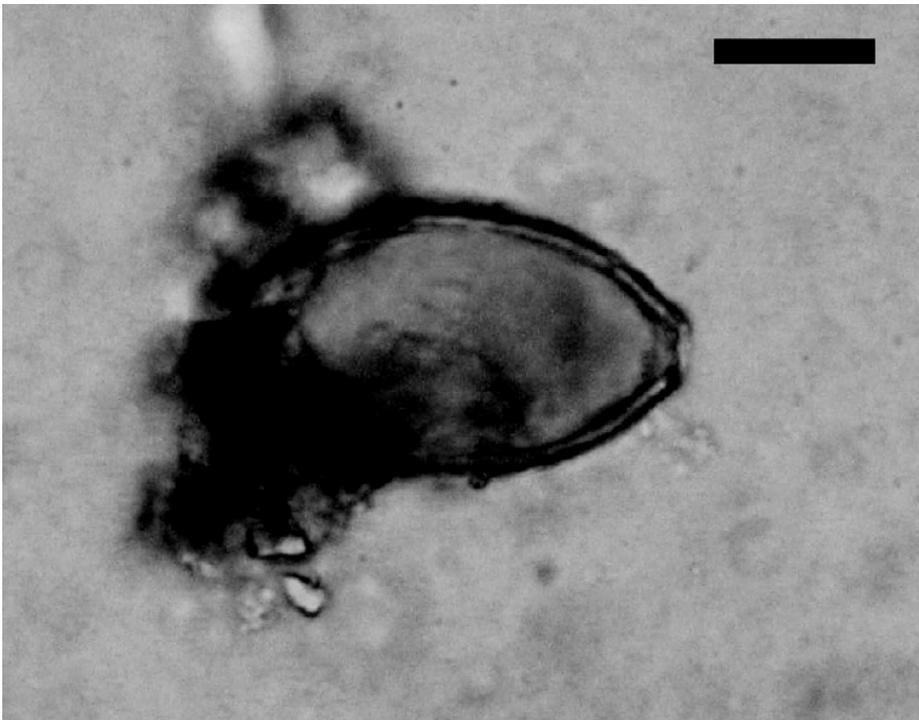
El sedimento procedente de la limpieza de los forámenes sacrales no produjo resultados positivos ni para el individuo de Centro Minero (muestra 223) ni para el de Parador Nativo (muestra 307).

### Flotación con Sheather

La primera flotación en solución de azúcar no condujo a resultados positivos. Sólo se registraron ácaros compatibles con especies de la familia Opiidae y un nematode de vida libre en la muestra n° 136 (control, sitio Parador Nativo), un ácaro indeterminado en la muestra n° 137 (cavidad pélvica, sitio Buque Sur) y un nematode, un ácaro Opiidae en la muestra n° 138 (control, sitio Buque Sur) y dos ácaros Opiidae en la muestra n° 140 (control, sitio Centro Minero). La segunda flotación recuperó escasos microfósiles: un ácaro Opiidae y un nematode de vida libre en la muestra n° 136 (control, sitio Parador Nativo) y dos nematodes de vida libre en la muestra n° 137 (cavidad pélvica, sitio Buque Sur).



**Fig. 1.** Huevo de *Trichuris sp.* encontrado en el sedimento pélvico del individuo de Centro Minero. La barra corresponde a 20 $\mu$ m.



**Fig. 2.** Huevo compatible con tipo *Strongylus* (Familia Strongylidae). La barra corresponde a 20 $\mu$ m.

## DISCUSION

Es importante remarcar que la coloración oscura del sedimento sugeriría un alto contenido orgánico y la probable representatividad de contenido intestinal. Sin embargo, no existió correlación entre la coloración y la localización de la muestra, ya que algunos controles resultaron más oscuros que las muestras. Sin embargo, existió correlación entre el color del rehidratado y el contenido orgánico microscópico, como por ejemplo la presencia de carbón. De esta manera, el color indicó diferencias de contenido orgánico no necesariamente asociables a la localización del sedimento.

Metodológicamente, los resultados apoyan la elección de la técnica de Stoll modificada (Fugassa et al., 2006) como una técnica de sensibilidad aceptable, rápida y fácil de ejecutar con el fin de realizar una exploración del contenido microscópico de la muestra. Los resultados negativos para la técnica de Sheather corroboran dicha idea y son compatibles con los conseguidos en sedimentos de similar composición en Nombre de Jesús, Santa Cruz (Fugassa et al., 2006; Fugassa y Guichón, 2006). El hallazgo de ácaros con esta técnica no se relacionaría con los restos humanos, ya que estuvieron presentes tanto en los controles como en las muestras. Cabe resaltar que la elección de la técnica se asocia estrechamente con la naturaleza del sedimento bajo estudio en cada caso.

Los controles fueron negativos para parásitos. Los hallazgos confirmados se relacionan con la presencia de huevos de *Trichuris sp.* con medidas compatibles

con las de *Trichuris trichiura*, que parasita al ser humano. Este género tiene una alta especificidad de hospedador. Se conocen unas 60 a 70 especies que tienen por hospedador a diversos grupos de mamíferos tales como primates, roedores, carnívoros y ungulados (Soulsby, 1987; Anderson, 2000), en algunos casos con huevos de medidas que se solapan parcialmente. Por lo tanto, el hallazgo de un fragmento de pelo de roedor en la muestra de cavidad pélvica, del esqueleto del sitio Centro Minero (muestra n° 139) podría asociarse a la presencia de un animal parasitado en el sitio y la potencial contaminación del suelo con sus heces. Los roedores son hospedadores de numerosas especies de *Trichuris*, aunque la ausencia de huevos en los controles limita esta posibilidad. Alternativamente, los huevos podrían corresponder a la ingesta de un roedor. En este caso, los huevos de helminto resultarían del roedor y corresponderían a un parásito en tránsito. Cabe recordar que los registros de *Trichuris sp.* sucedieron en dos esqueletos pertenecientes a entierros diferentes (Centro Minero y Parador Nativo) y distantes espacial y temporalmente.

De todas las explicaciones posibles, aquella en la cual los huevos corresponderían a una infección verdadera, es la que suministraría una mayor concentración de huevos en el sedimento y por lo tanto una mayor probabilidad de ser encontrados después del paso del tiempo. Sin embargo, si fuera una infección patente, resta definir por qué hubo tan baja densidad. En general, la intensidad de las infecciones (o el número de parásitos alojados en el hospedador) se reduce con la edad del individuo (Stephenson et al., 2000a) en

este caso ambos son adultos y ello puede explicar, en parte, su baja frecuencia y densidad en los sedimentos examinados. Este argumento, junto a los fenómenos tafonómicos tales como percolación en el sustrato arenoso, degradación de huevos por acción de hongos y efectos mecánicos y físicos provocados por el clima, pueden explicar la densidad hallada. Por lo tanto, la hipótesis más parsimoniosa es que los huevos proceden de parásitos que infectaron a los individuos durante sus vidas. Estos registros, son compatibles con los de *Trichuris trichiura*, significando los primeros comunicados para el norte de Patagonia.

El hallazgo de huevos compatibles con los de *T. trichiura* en la muestra del esqueleto de Centro Minero fundamenta que el sedimento pélvico obtenido sea representativa del contenido intestinal. Por lo tanto, es factible que el huevo de nematode encontrado y semejante con el de una especie de la familia Strongylidae, pertenezca a este taxón. Si bien éstos suelen encontrarse larvados, debe recordarse que el huevo se hallaría aún dentro del hospedador y por lo tanto inmaduro y que los procesos tafonómicos tienden a una conservación diferencial entre la pared del huevo y su contenido (Reinhard et al., 1988). Alternativamente, podría corresponder a un nematode de vida libre. El suelo contiene una abundante fauna edáfica dentro de la cual existen numerosos grupos de nematodes que se alimentan de hongos, restos en descomposición o vegetales y que pueden ser confundidos con nematodes parásitos de animales, si su estado de conservación es insuficiente, al momento de la observación microscópica.

Cabe señalar que la flotación del sedimento del esqueleto del sitio Centro Minero no arrojó larvas ni adultos de nematodes de vida libre. Sin embargo, debido a que existió un único registro, las evidencias son insuficientes para definir la identidad específica del huevo hallado. Es importante señalar que el hallazgo de *Trichuris sp.* en el sedimento del esqueleto de Centro Minero corrobora también que si bien es un enterratorio secundario, el paquete funerario debió contener al menos una gran parte del sistema digestivo donde se alojan estos nematodes y sus huevos. Esto es coherente con la particular disposición del esqueleto, que incluía segmentos articulados, entre ellos, la pelvis y las vértebras lumbares, lo que implica la presencia de tejidos blandos al momento de confeccionar el paquete funerario.

Desde un enfoque paleopatológico, la existencia de este parasitismo en los dos casos (Centro Minero y Parador Nativo) no plantea expectativas referentes al desarrollo de la enfermedad. Como se mencionó anteriormente para el resto de los macroparásitos, el proceso de enfermedad resulta del grado de infestación, la patogenicidad intrínseca del parásito y los factores del hospedador y del ambiente. La tricocefalosis por *T. trichiura* se presenta en escenarios de altas infestaciones y concomitante con condiciones nutricionales o inmunológicas deficientes. La helmintiosis por *T. trichiura* provoca irritación intestinal y daño con una pérdida de la capacidad de absorción intestinal (Stephenson et al., 2000b), pudiendo ser relevante por un eventual efecto sinérgico ya que al dañar la mucosa intestinal facilita co-infecciones por bacterias, protozoos y virus (Stephen-

son et al., 2000b).

A partir de un enfoque paleoepidemiológico, la incorporación de resultados paleoparasitológicos para diversas regiones y tiempos y perfiles bioculturales, permite mejorar la interpretación de la ocurrencia de ciertos parasitismos en el pasado. Huevos de *Trichuris* han sido registrados en numerosos sitios arqueológicos de todo el mundo, con una antigüedad máxima de 30000 años en coprolitos del roedor *Kerodon rupestris*, en el Estado de Piauí, Brasil (Ferreira et al., 1991). En Patagonia se han encontrado huevos de *Trichuris sp.* en diferentes restos arqueológicos, tales como coprolitos, sedimentos de basurales, esqueletos y egagrópilas de rapaces (Fugassa y Barberena, 2006; Fugassa et al., 2007; Sardella y Fugassa, 2009; entre otros). Sin embargo, hasta el momento, huevos con morfometría compatible con *T. trichiura* sólo se encontraron en esqueletos de origen europeo del sitio Nombre de Jesús (Fugassa et al., 2006). El ciclo de vida de *Trichuris sp.* es directo, es decir que sus huevos son liberados dentro del intestino del hospedador, pasando a sus heces, las cuales contaminan el ambiente. Un hospedador susceptible es infectado cuando ingiere alimentos o bebidas contaminadas con materia fecal (Miyazaki, 1991). Por lo tanto, las conductas asociadas con la higiene son de vital importancia para la transmisión del parásito ya que éste ingresa por vía oral. La contaminación del ambiente antrópico es favorecida por asentamientos prolongados en el tiempo y por grupos humanos grandes, situación que no caracteriza a las descripciones tradicionales hechas para los grupos cazadores-recolectores de

Patagonia Meridional. Aunque los resultados aquí presentados refieren a una muestra insuficiente para efectuar inferencias de índole poblacional, esta ocurrencia de *Trichuris sp.* es coherente con las evidencias arqueológicas en la región patagónica septentrional, que sugieren un nucleamiento mayor de los grupos humanos en tiempos tardíos, particularmente en sectores concentradores de recursos y con disponibilidad de agua dulce (Favier Dubois et al., 2008). Se destaca en estos sectores, la diversidad artefactual que incluye gran cantidad y variedad de cerámicas respecto del resto del litoral, a lo que se suma la alta frecuencia de artefactos de molienda que apuntan a una movilidad reducida y a estrategias de tipo “*processor*”. Ello se ve acompañado con una diversificación en la explotación de recursos faunísticos (intensificación) así como con un cambio concomitante en la señal isotópica respecto de períodos anteriores (Favier Dubois et al., 2008). Esto último ilustrado en las diferencias paleodietarias observadas entre el hallazgo de Buque Sur (dieta marina) y aquellos de Parador Nativo y Centro Mínero (dietas mixtas a continentales) presentados en esta contribución.

## AGRADECIMIENTOS

Los trabajos de campo fueron posibles gracias al financiamiento de los proyectos PIP CONICET 6415 y PICT (ANPCYT) 38264 otorgados a Florencia Borella y al segundo autor. Los trabajos de laboratorio se realizaron con el apoyo de CONICET, FONCyT y Universidad Nacional de Mar del Plata.

**LITERATURA CITADA**

- Araújo A, Reinhard KJ, Ferreira LF, Gardner SL. 2008. Parasites as probes for prehistoric human migrations? Trends in Parasitology 24:112-115.
- Anderson RC. 2000. Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission. Wallingford, United Kingdom: CABI Publishing.
- Anderson RM, May RM. 1979. Population biology of infectious diseases: part I. Nature 280:361-367.
- Callen EO, Cameron TWM. 1960. A prehistoric diet revealed in coprolites. New Scientist 8:35-40.
- Favier Dubois CM, Borella F, Tykot RH. 2008. Explorando tendencias en el uso humano del espacio y los recursos en el litoral rionegrino (Argentina) durante el Holoceno Medio y Tardío. En: Salemmé M, Santiago F, Alvarez M, Piana E, Vázquez M, Mansur ME, editores. Arqueología de Patagonia: una mirada desde el último confín. Ushuaia: Editorial Utopías (en prensa).
- Ferreira LF, Araújo A, Confalonieri U, Chame M, Gomes DC. 1991. *Trichuris* eggs in animal coprolites dated from 30000 years ago. J Parasitol 77:491-493.
- Fugassa MH. 2006. Enteroparasitosis en poblaciones cazadoras-recolectoras de Patagonia Austral. Tesis Doctoral. Mar del Plata: Universidad Nacional de Mar del Plata.
- Fugassa MH, Barberena R. 2006. Cuevas y zoonosis antiguas: paleoparasitología del sitio Orejas de Burro 1 (Santa Cruz, Argentina). Magallania 34:57-62.
- Fugassa MH, Guichón RA. 2006. Nuevos aportes a la paleoparasitología del sitio arqueológico Nombre de Jesús (s.XVI-Cabo Vírgenes, Argentina). Rev Arg Antrop Biol 8:73-84.
- Fugassa MH, Araújo A, Guichón RA. 2006. Quantitative paleoparasitology applied to archaeological sediments. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz 101(Suppl. II):29-33.
- Fugassa MH, Sardella NH, Denegri GM. 2007. Paleoparasitological analysis of a raptor pellet from Southern Patagonia. J Parasitol 93:421-422.
- Fugassa MH, Sardella NH, Guichón RA, Denegri GM, Araújo A. 2008a. Paleoparasitological analysis applied to skeletal sediments of meridional patagonian collections. J Archaeol Sci 35:1408-1411.
- Fugassa MH, Sardella NH, Taglioretti V, Reinhard K, Araújo A. 2008b. Morphometric variability in oocysts of *Eimeria macusaniensis* (Guerrero et al. 1967) in archaeological samples from the Holocene of Patagonia, Argentina. J Parasitol 94:1418-1420.
- Kaminsky RD. 2003. Manual de Parasitología. Tegucigalpa: Universidad Nacional Autónoma de Honduras.
- Miyazaki I. 1991. An illustrated book of helminthic zoonoses. Tokyo: International Medical Foundation of Japan.
- Reinhard KJ, Confalonieri U, Herrmann B, Ferreira LF, Araújo A. 1988. Recovery of parasite remains from coprolites and latrines: aspects of paleoparasitological technique. Homo 37:217-239.
- Sardella NH, Fugassa MH. 2009. Paleoparasitological analysis of rodent coprolites in holocenic samples from Patagonia, Argentina. J Parasitol 95(3):646-650.

## PALEOPARASITOLOGIA EN PATAGONIA

- Soulsby EJ. 1987. Parasitología y enfermedades parasitarias en los animales domésticos. México: Nueva Editorial Interamericana.
- Stephenson LS, Holland CV, Cooper ES. 2000a. The public health significance of *Trichuris trichiura*. Parasitology 121:S73-S95.
- Stephenson LS, Latham MC, Ottensen EA. 2000b. Malnutrition and parasitic helminth infections. Parasitology 121:S23-S38.