

LA TUBERCULOSIS EN GRUPOS DE CAZADORES RECOLECTORES DE PATAGONIA Y TIERRA DEL FUEGO: NUEVAS ALTERNATIVAS DE CONTAGIO A TRAVÉS DE LA FAUNA SILVESTRE

Ricardo Bastida^{1*}, Viviana Quse² y Ricardo Guichón³

¹CONICET. Departamento de Ciencias Marinas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Mar del Plata. Mar del Plata. Buenos Aires. Argentina

²Facultad de Ciencias Veterinarias de Esperanza. Universidad Nacional del Litoral. Mar del Plata. Buenos Aires. Argentina

³CONICET. Laboratorio de Ecología Evolutiva Humana. FACS. UNCPBA. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Mar del Plata. Quequén. Buenos Aires. Argentina

PALABRAS CLAVE paleotuberculosis; cazadores recolectores; Pinnípedos Otariidae

RESUMEN Aún persisten importantes interrogantes sobre los centros de origen y mecanismos de dispersión de la Tuberculosis (TB) a lo largo del poblamiento de las diversas regiones del mundo. Estudios moleculares e inmunológicos de lesiones óseas en momias de los Andes Meridionales, indican que la TB estaba presente en América del Sur antes de la llegada de los europeos. Este trabajo, enmarcado en un proyecto más amplio de paleopatología, tiene como objetivo plantear nuevas hipótesis sobre las fuentes de contagio de TB en grupos de cazadores recolectores del extremo austral de Sudamérica. Hace dos décadas se diagnosticó por primera vez TB en diversas especies de pinnípedos otáridos de Australia y Argentina. En el año 2003 estudios moleculares determinaron que esta TB estaba causada por una nueva especie descrita como *Mycobacterium pinnipedii*, siendo entonces el último miembro del *Mycobacte-*

rium tuberculosis complex (MTC). Esta nueva especie es responsable de producir TB en humanos y también en animales silvestres y domésticos. La recuperación en contextos arqueológicos de Tierra del Fuego de restos humanos con lesiones óseas de TB (confirmado por análisis moleculares), fechados 640±20 BP, incorpora un nuevo escenario sobre las fuentes de contagio de esta enfermedad en el Hemisferio Sur. La distribución y movilidad tanto de cazadores-recolectores como de sus presas es analizada a partir de información etnográfica y ecológica, paralelamente se plantea considerar también a los camélidos sudamericanos como posibles transmisores de TB. Futuros estudios arqueológicos y arqueofaunísticos basados en el mejoramiento de técnicas genéticas moleculares, serán fundamentales para un paleodiagnóstico de TB más preciso. Rev Arg Antrop Biol 13(1):83-95, 2011.

KEY WORDS paleotuberculosis; hunter-gatherers; Otariidae Pinnipeds

ABSTRACT There are still unanswered questions about the centers of origin and the spread mechanisms of Tuberculosis (TB) throughout the population of different regions of the world. Molecular and immunological bone lesions studies in Southern Andes mummies indicate that TB was present in South America before the arrival of the Europeans. This work, set in a larger paleopathology project, aims to raise new hypotheses about the sources of transmission of TB in hunter-gatherers groups from southernmost South America. The first cases of TB in various species of otariid pinnipeds from Australia and Argentina were diagnosed two decades ago. In 2003 molecular studies determined that this TB was caused by a new species described as *Mycobacterium pinnipedii*, being the last member of the *Mycobacterium tuberculosis* complex (MTC). This new species is responsible for producing TB in humans, and also in domestic and wild species. Human remains from archaeological site in Tierra del Fuego, with TB bone lesions (confirmed by molecular analysis) dated 640±20 years BP, incorporate a new scenario

on the sources of transmission of this disease in the Southern Hemisphere. The distribution and mobility of hunter-gatherers as well as their prey is analyzed from an ethnographic and ecological context. In addition, it is also necessary to consider South American Camelidae as possible transmitters of TB. Future archaeological and archaeofaunal studies based on the improvement of genetic molecular techniques will be essential for a more accurate TB paleodiagnostics. Rev Arg Antrop Biol 13(1):83-95, 2011.

Financiamiento: Proyecto PICT 13889 y 01520; Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica; CONICET.

*Correspondencia a: Ricardo Bastida. Departamento de Ciencias Marinas. Universidad Nacional de Mar del Plata. Casilla de Correo 43. 7600 Mar del Plata. Buenos Aires. Argentina. E-mail: biosub@uolsinetis.com.ar

Recibido 06 Octubre 2010; aceptado 22 Marzo 2011

El origen y dispersión de la Tuberculosis (TB) en el hombre y la fauna silvestre es un tema aún no resuelto plenamente a nivel mundial y motivo de intensos estudios y controversias entre especialistas de diversas disciplinas (Cousins et al., 1990, 1993, 2003; Bernardelli et al., 1996; Bastida et al., 1999; Roberts y Buikstra, 2003).

La evidencia más antigua de TB humana data de medio millón de años y corresponde al *Homo erectus*, cuyos restos fósiles fueron encontrados en Turquía (Kappelman et al., 2007). Los estudios inmunológicos y de técnicas moleculares realizados en lesiones óseas de momias halladas en los Andes Meridionales, indican que la TB estaba presente en América del Sur desde antes de la llegada de los europeos (Arriaza et al., 1995). Sin embargo, hasta hace poco tiempo, el extremo austral del continente americano no había sido contemplado en esta discusión.

En virtud de los interrogantes que aún plantea la paleopatología sobre el origen de la TB a nivel mundial y regional, el presente estudio tiene como objetivo plantear nuevas hipótesis sobre las fuentes de contagio en las poblaciones humanas del extremo austral de América del Sur. Este nuevo enfoque se sustenta sobre las vinculaciones existentes entre los seres humanos y los diversos ecosistemas a los cuales se fueron integrando paulatinamente a través del proceso de poblamiento de los diferentes continentes.

Desde sus orígenes, tanto la fauna como los seres humanos han padecido enfermedades y estas son y fueron potencialmente transmisibles entre unos y otros, ya sea por compartir espacios comunes como así también por su aprovechamiento trófico.

En este sentido la paleopatología estudia las enfermedades del ser humano y la fauna en el pasado a través de una variedad de fuentes de información (Ortner, 2003). Por lo tanto, un abordaje ecológico y evolutivo de las enfermedades necesita recurrir a un amplio abanico de líneas de evidencia (Martín, 2003).

En el caso específico de la TB hasta hace pocos años todas estas líneas de evidencia es-

tuvieron vinculadas exclusivamente con ecosistemas terrestres. Sin embargo, muy recientemente han surgido nuevas evidencias del rol que el ecosistema marino podría haber jugado en la diseminación de la TB en las poblaciones del extremo austral de Sudamérica y otras regiones del Hemisferio Sur (Bastida et al., 2010).

Antecedentes sobre el *Mycobacterium tuberculosis* complex (MTC)

La TB es una enfermedad bacteriana, infecto-contagiosa, de curso típicamente crónico y zoonótica que afecta a los seres humanos y a diversas especies de animales domésticos y silvestres.

Se transmite por contacto con individuos que tienen la TB en forma activa; generalmente el sistema respiratorio es el más afectado por dicho bacilo y la sintomatología principal, en este caso, estará vinculada con problemas respiratorios de diversa gravedad. Asimismo, la TB en los seres humanos puede expresarse de diversas formas dependiendo de diferentes variables como por ejemplo, en qué tipo de tejido va a ubicarse la bacteria, la respuesta del paciente ante este patógeno y el tiempo de prevalencia de la infección. Por ello, la sintomatología puede ser muy variable y los niveles de gravedad muy diversos (Francis, 1958; Brosch et al., 2002).

Una expresión avanzada de la TB tiene su representación en lesiones óseas, principalmente a nivel de las vértebras, articulaciones y costillas. Este hecho es de relevante importancia para los estudios paleopatológicos y de ADN antiguo (ADNa) y está íntimamente vinculado con el presente trabajo (Gómez i Prat y Mendonça de Souza, 2003; Sotomayor et al., 2004; Taylor et al., 2005; Casali et al., 2006; Guichón et al., 2006, 2009; Kappelman et al., 2007; Sáez, 2008; Wilbur et al., 2009).

Para poder abordar la problemática de la TB en el pasado es necesario tener presente que, contrariamente a lo que se supone, no es una enfermedad del pasado pues un tercio de la población mundial está infectada y más de

1,5 millones de personas mueren cada año por esta enfermedad. Se estima -según la Organización Mundial de la Salud- que anualmente surgen aproximadamente 10 millones de nuevos casos de TB.

Hasta hace unas décadas los epidemiólogos suponían que la TB podría erradicarse a partir del siglo XXI, sin embargo el surgimiento del HIV, el incremento de la adicción a diferentes drogas, el aumento del hambre y la pobreza son algunos de los responsables del resurgimiento de esta enfermedad, cuyo bacilo fue descubierto por Robert Koch (1882).

Desde el punto de vista taxonómico la TB es producida por diferentes especies del género *Mycobacterium*, que se caracterizan por tener un huésped primario específico. Los seres humanos son los huéspedes primarios del *M. tuberculosis (sensu stricto)*, si bien también son afectados por otras especies del género *Mycobacterium*. El resto de las especies que producen TB en los seres humanos, pero que tienen otros huéspedes primarios, ha sido agrupado en lo que actualmente se denomina *Mycobacterium tuberculosis complex* (MTC). En tal sentido, este complejo está integrado por el *M. bovis*, *M. africanum*, *M. microti*, *M. canettii*, *M. caprae* y recientemente, por *M. pinnipedii*, como se detallará más adelante (Cousins et al., 2003).

Esta última especie de *Mycobacterium* del MTC se caracteriza y diferencia del resto pues sus huéspedes primarios son diversas especies de pinnípedos de la familia Otariidae (lobos marinos) que habitan las aguas del Hemisferio Sur; incorporándose así la TB al ecosistema marino y a las poblaciones humanas integradas al mismo (Bernardelli et al., 1996; Bastida et al., 1999; Cousins et al., 2003).

Desde el punto de vista genético existe acuerdo en que los miembros del MTC comparten muchas características. Por ejemplo, poseen la misma secuencia del gen 16S rRNA y presentan una gran similitud en su ADN (Rogall et al., 1990; Bernardelli et al., 1996; Zumárraga et al., 1999).

En suma, actualmente se acepta que todos los miembros del MTC constituyen especies

válidas en virtud de una combinación de características fenotípicas y genéticas, teniendo todas ellas un atributo fundamental que es su clara especificidad en cuanto a su huésped primario (Cousins et al., 2003).

Por otra parte, desde hace varias décadas se ha tratado científicamente de establecer el origen y antigüedad de la TB. Estudios recientes indican que el género *Mycobacterium* -que también incluye muchas especies no patógenas- se habría originado hace más de 150 millones de años (Daniel, 2006). Además, se supone que hubo un progenitor temprano de la TB que evolucionó juntamente con los primeros homínidos en el Este de Africa, hace aproximadamente unos 3 millones de años. Sin embargo, en base a estudios genéticos, se estima que los miembros modernos del MTC surgieron de un progenitor común hace sólo unos 15.000 a 35.000 años (Gutiérrez et al., 2005), por lo cual los responsables de los casos más antiguos registrados de TB en homínidos serían otras especies de *Mycobacterium* diferentes a las actuales y probablemente ya extinguidas.

Aún persisten importantes interrogantes con respecto a los centros de origen de la enfermedad y los mecanismos de diseminación a lo largo del poblamiento de las diversas regiones del mundo.

Antecedentes sobre el descubrimiento de TB en el ecosistema marino

El primer hallazgo de TB en diversas especies de lobos marinos de Australia (*Neophoca cinerea*, *Arctocephalus pusillus doriferus* y *Arctocephalus forsteri*) surge en el año 1986 en un acuario de dicho país (Cousins et al., 1990; Forshaw y Phelps, 1991). Más tarde, en 1988 se diagnostica TB pulmonar en un entrenador de estos lobos marinos producido por el contagio directo con estos pinnípedos (Thompson et al., 1993).

Los estudios realizados por dichos autores confirmaron que la TB de los lobos marinos correspondía a una mycobacteria con características semejantes a algunos de los integran-

tes del MTC pero, por sus características antigénicas y genéticas, estimaron que se trataba de una nueva cepa de *Mycobacterium* con características propias.

Es importante señalar que hasta ese momento no se habían detectado casos de TB en ninguna colonia natural de pinnípedos. Sin embargo, a partir del año 1990 se logra determinar TB en unos pocos ejemplares de lobos marinos encontrados varados o moribundos en costas naturales de Australia (Cousins et al., 1993).

Paralelamente a los hallazgos de TB en lobos marinos de Australia surge en Argentina en 1989, el primer caso de TB en un ejemplar silvestre de lobo marino de dos pelos sudamericano (*Arctocephalus australis*). A este caso le siguieron muchos otros en la mencionada especie y también en el lobo marino de un pelo sudamericano (*Otaria flavescens*) (Bernardelli et al., 1996). Luego, en 1996 se diagnostica por primera vez TB en un ejemplar silvestre de lobo de dos pelos subantártico (*Arctocephalus tropicalis*) (Bastida et al., 1999). Todos estos casos también fueron producidos por una especie de *Mycobacterium* que compartía varias características con otros miembros del MTC, al igual que lo observado en las mycobacterias de los lobos marinos de Australia.

Cabe mencionar que hasta la fecha los únicos pinnípedos de vida silvestre en los que se ha registrado TB corresponden a especies que se distribuyen exclusivamente en el Hemisferio Sur, no habiendo aún ningún registro de TB en las especies de lobos marinos que habitan regiones costeras e insulares del Hemisferio Norte. Tampoco se ha registrado esta enfermedad en ejemplares silvestres de ninguna especie de la familia Phocidae (las verdaderas focas), tanto en el Hemisferio Norte como en el Sur. Sin embargo, como se verá más adelante (Tabla 1), tanto los pinnípedos otáridos del Hemisferio Norte como las especies de fócidos de ambos hemisferios que vivieran en cautiverio (zoológicos y oceanarios) pueden adquirir y enfermar de TB producida por el *Mycobacterium pinnipedii*, proveniente de especies de otáridos del Hemisferio Sur.

Luego de los hallazgos de TB en pinnípedos otáridos de Australia y del Atlántico Sudoccidental y en virtud del desarrollo de un mayor número de técnicas moleculares, pudo avanzarse rápidamente en esta problemática. A partir de ahí se prosiguió en forma paralela desde Australia y Argentina profundizando en la caracterización de la mycobacteria de los pinnípedos y se mejoró notablemente el conocimiento genético de dichas cepas (Cousins et al., 1993; Bernardelli et al., 1996; Zumárraga et al., 1999).

Años más tarde, a través de un equipo interdisciplinario internacional en el que participó la Argentina, se llegó a la conclusión que la TB en pinnípedos estaba producida por una nueva especie de *Mycobacterium* del MTC. Esta nueva especie para la ciencia fue ampliamente descrita y denominada como *Mycobacterium pinnipedii* (Cousins et al., 2003), constituyéndose así en la primer especie responsable de causar TB a través de un huésped primario de origen marino.

Hasta el presente las diversas especies de *Mycobacterium* integrantes del MTC han demostrado tener diversos niveles de ocurrencia y agresividad en el hombre. Inicialmente se ignoraba el nivel de agresividad y contagio que *M. pinnipedii* podía ejercer hacia otras especies de vertebrados.

Habiendo transcurrido menos de una década desde su descripción formal y en base a relevamientos en diversos centros de rehabilitación y parques temáticos -como parte del presente estudio-, podemos afirmar que *Mycobacterium pinnipedii* presenta un alto grado de agresividad y transmisión, no solamente hacia homínidos sino también hacia diversas especies silvestres y domésticas. Esto ha sido a su vez confirmado en reuniones de trabajo entre especialistas de otras partes del mundo, pudiéndose afirmar que hasta el presente *M. pinnipedii* ha afectado a un total de por lo menos 17 especies de mamíferos acuáticos y terrestres, tanto en ecosistemas naturales como en zoológicos y oceanarios (Lacave et al., 2009; Bastida et al., 2010) (Tabla 1).

PALEOTUBERCULOSIS EN POBLACIONES AUSTRALES

TABLA 1. Especies de mamíferos en la naturaleza y en cautiverio afectados de TB por *Mycobacterium pinnipedii* hasta el año 2010

Pinnípedos	Lobo marino de un pelo de Australia (<i>Neophoca cinerea</i>); Lobo marino de dos pelos de Australia (<i>Arctocephalus pusillus doriferus</i>); Lobo marino de dos pelos de Nueva Zelanda (<i>Arctocephalus forsteri</i>); Lobo marino de un pelo Sudamericano (<i>Otaria flavescens</i>); Lobo marino de dos pelos Sudamericano (<i>Arctocephalus australis</i>); Lobo marino de dos pelos Subantártico (<i>Arctocephalus tropicalis</i>); Elefante marino del Sur (<i>Mirounga leonina</i>) (*); León marino de California (<i>Zalophus californiano</i>) (*); Foca de puerto (<i>Phoca vitulina</i>) (*)
Homínidos	Hombre actual (<i>Homo sapiens</i>); Gorila occidental de llanura (<i>Gorilla gorilla gorilla</i>) (*)
Otros mamíferos	Tapir de tierras bajas (<i>Tapirus terrestris</i>) (*); Tapir malayo (<i>Tapirus indicus</i>) (*); Puercoespín crestado (<i>Hystrix cristata</i>) (*); Camello bactriano (<i>Camelus bactrianus</i>) (*); Llama (<i>Lama glama</i>) (*); Leopardo de las nieves (<i>Panthera uncia</i>) (*); Leopardo de Amur (<i>Panthera pardus orientalis</i>) (*); Tigre de Amur (<i>Panthera tigris altaica</i>) (*); Gato leopardo (<i>Prionailurus bengalensis = Felis bengalensis</i>) (*); Puma (<i>Felis concolor</i>) (*); Perro doméstico (<i>Canis lupus familiaris</i>); Delfín nariz de botella (<i>Tursiops truncatus</i>) (*)

(*) Casos hasta el presente registrados exclusivamente en cautiverio.

Esta situación pone de manifiesto la agresividad de esta mycobacteria y la posibilidad de transmisión de la TB de los pinnípedos hacia grupos humanos que estuvieron íntimamente vinculados con ellos en épocas pre-europeas (Bastida et al., 2010).

A partir de los estudios realizados sobre la TB en oceanarios, centros de rehabilitación y de investigación de la Argentina, se tuvo especial cuidado en difundir el alto riesgo que corrían aquellas personas que trabajaban con pinnípedos (veterinarios, biólogos, técnicos y entrenadores), si no respetaban los estrictos protocolos de manejo, de necropsias y destino de animales enfermos o muertos por TB (Bastida et al., 1994; Bastida y Rodríguez, 2003; Quse y Falzoni, 2008).

Cabe señalar que cuando se detectaban lesiones compatibles con TB en lobos marinos y una vez obtenidas las muestras para el diagnóstico, los cadáveres eran desechados inmediatamente siguiendo los protocolos de necropsias y normas de seguridad de enfermedades infectocontagiosas. Por ello, hasta el presente, no pudieron realizarse análisis óseos de ejemplares de lobos marinos con TB, des-

conociéndose aún el nivel de incidencia de lesiones óseas producidas por TB en pinnípedos. Por lo tanto, dilucidar este último aspecto resulta fundamental para los estudios en sitios arqueológicos vinculados con esta problemática paleoepidemiológica.

Antecedentes de la TB en cazadores recolectores en el extremo austral de Sudamérica

Hace siete años aproximadamente se inició un proyecto de investigación orientado a mejorar el conocimiento sobre los cambios en el proceso salud-enfermedad como consecuencia del contacto interétnico luego de la llegada de los europeos a Tierra del Fuego.

Una parte importante de dicho proyecto se concentró en la antigua Misión Salesiana de Río Grande y se complementó con los estudios de las actas de defunción que dieron cuenta de una alta frecuencia de muertes por TB en los indígenas alojados en la Misión (Casali et al., 2006). Hasta ese momento la hipótesis de trabajo sugería que el origen de la TB en Tierra del Fuego era únicamente resultado de la lle-

gada de los europeos, teniendo en consideración que en dicha época esta enfermedad estaba causando estragos en toda Europa (Roberts y Buikstra, 2003).

En 1999 Constantinescu publicó un posible caso de TB un esqueleto del sitio Myren1 (norte de Tierra del Fuego, Chile), recuperado por Massone. Dichos restos óseos presentaban una morfología compatible con esta enfermedad. En el año 2008 y con el apoyo de los Dres. Buikstra y Wilbur (Arizona State University y el Center for Bioarchaeological Research, Arizona State University, EE.UU.), se realizó un análisis molecular de dichas lesiones óseas fortaleciendo así el diagnóstico de TB sugerido por Constantinescu (1999) varios años antes. Parte de la muestra utilizada para la identificación de TB fue fechada por AMS (Espectrometría de Masas con Aceleradores) en la Universidad de Georgia, EE.UU., ofreciendo un resultado de 640 ± 20 años BP, situando los restos entre los siglos XIV y XV (Guichón et al., 2009).

Recientemente en Argentina han sido descubiertos otros posibles casos de TB previos al proceso de contacto aborigen-europeo. Uno de ellos fue reportado por García Guraieb (2006) para el norte de Santa Cruz, en base a restos óseos humanos provenientes del Lago Salitroso. Simultáneamente y fuera de la región austral, en el noroeste Argentino, Arrieta et al. (2009) presentaron seis posibles casos de TB identificada a partir de estudios de morfología ósea.

A los efectos de plantear las nuevas hipótesis sobre la presencia de TB en los grupos de cazadores-recolectores del extremo austral de Sudamérica, es necesario considerar un esquema general vinculado a los posibles escenarios a lo largo de por lo menos diez mil años, que contemple la variedad de situaciones y aspectos que será necesario analizar. En tal sentido, debe tenerse en cuenta la situación de pequeñas poblaciones de cazadores-recolectores sobreviviendo y/o extinguiéndose y en este último caso, siendo reemplazada por otros colonizadores. En cualquiera de estas alternativas, el aislamiento y la interacción entre grupos poblacionales deben haber variado

tanto temporal como espacialmente. En alguna medida, las áreas de distribución espacial de estas poblaciones humanas condicionaron los comportamientos tróficos y éstos a su vez, plantearon restricciones para la distribución geográfica de estas poblaciones. Asimismo, son esperables variaciones en las áreas geográficas de ocupación humana, donde la historia natural de las presas juega un rol importante (Borrero, 1986, 2007; Orquera y Piana, 1999).

Otro aspecto a considerar es la relación entre movilidad y dispersión. Si se tiene en cuenta únicamente a los humanos como transmisores de la TB, entonces el énfasis estará enfocado en el análisis de la variedad de medios de movilidad de las poblaciones. La incorporación a la discusión sobre la dispersión de nuevos actores -surgidos del ambiente marítimo- agrega vectores de distribución que, relativamente en corto tiempo pueden vincular sectores distantes de la costa patagónica.

Considerando en esta primera aproximación los momentos tardíos donde distintos grupos etnográficos del archipiélago de Tierra del Fuego y Patagonia Austral presentaban claras diferencias con respecto a su ecología trófica, un factor fundamental en el condicionamiento de su alimentación y las estrategias de captura u obtención de las presas, fueron los medios de desplazamiento empleados por los distintos grupos etnográficos.

Los Selk'nam y probablemente también los grupos ancestrales que los originaron, siempre se desplazaron a pie interactuando a lo largo de los diversos paisajes naturales de la Isla Grande de Tierra del Fuego. De esta forma recorrían grandes distancias y se integraban a los diversos ecosistemas, fundamentalmente bosques, estepas y franjas costeras. Sus territorios podían variar a lo largo del año tanto por cuestiones sociales, climáticas y por la ecología de sus principales presas. En suma, sus desplazamientos seguían un sistema de explotación espacial seguramente mucho más complejo de lo que se pensaba originalmente (Chapman, 1977, 1982, 1986; Gusinde, 1982; Borrero, 2007).

Como tipificación trófica principal de los

Selk'nam puede señalarse que energéticamente dependían de la caza del guanaco (*Lama guanicoe*) y otras especies terrestres, pero también podían aprovechar variados recursos alimenticios de acuerdo a las circunstancias, incursionando en zonas costeras y recurriendo en forma oportunista a diversos organismos marinos, tanto vertebrados como invertebrados.

En cuanto al consumo de pinnípedos entre los Selk'nam, en realidad resultaba ser algo circunstancial y en momentos de escasez de alimento. En realidad no poseían una estrategia para la captura de lobos marinos, más allá del uso del garrote o de alguna roca de gran porte (Lista, 1887; Gallardo, 1910; Chapman, 1977, 1982, 1986; Gusinde, 1982; Borrero, 1986). La captura de estos mamíferos estaba principalmente motivada para la construcción de la aljaba en la que transportaban sus flechas debido a las características del cuero de estos mamíferos (más grueso y rígido que el de los guanacos, que también podían ser aprovechados como alternativa ante la falta de los primeros). En virtud de ello, no debe descartarse el contacto directo o próximo entre individuos Selk'nam y las dos especies de lobos marinos que potencialmente podrían ser portadoras de TB en la región (*Otaria flavescens* y *Arctocephalus australis*).

Los Haush o Mánekenk, grupo emparentado en un pasado no muy lejano con los Selk'nam, habitaron el extremo sudoeste de la Isla Grande, lo que actualmente se conoce como Península Mitre. Tenían una importante disponibilidad de mamíferos marinos que supieron explotar intensamente (Furlong, 1917; Chapman, 1986; Borrero, 2007). Por ello, puede afirmarse que los Haush tuvieron un contacto mucho más íntimo con los pinnípedos que los Selk'nam y probablemente semejante al que tuvieron los otros cazadores recolectores costeros fueguinos.

En cuanto a los grupos canoeros, representados por los Yámanas o Yaganes y Kawéskar o Alakaluf, en sus diferentes áreas de influencia de Tierra del Fuego, contaban con sus peculiares canoas como un medio de transporte

muy efectivo y primordial en sus derroteros a lo largo de las costas protegidas del complejo archipiélago fueguino (Gusinde, 1982; Orquera y Piana, 1999).

Indudablemente, su ámbito físico de ocupación territorial y su medio de transporte, ponían a los canoeros en contacto directo con los recursos marinos locales, prácticamente inagotables antes de la llegada de los europeos. Sin embargo, estos últimos compitieron durante cierto período con los grupos canoeros, explotando con sus flotas loberas el recurso más energético que poseían, llevando a las poblaciones de lobos marinos a niveles numéricos muy críticos (Bridges, 1885; Spears, 1895; Schiavini, 1993).

Sin desear entrar en el análisis de los diversos informes de viajeros y etnólogos que emitieron opiniones muy diversas sobre el porcentaje en que cada rubro trófico integraba la dieta de los Yámanas y Kawéskar (Gusinde, 1982; Orquera y Piana, 1999), debe tenerse presente que son referencias realmente muy recientes y en un ámbito que ya había sido alterado por la presencia y actividades de los primeros visitantes europeos.

El registro arqueológico con respecto a la economía de los recursos tróficos a lo largo del tiempo en cambio, es fundamental pues en sitios con antigüedades que oscilan entre 6000 y 300 años se observa que los indígenas canoeros consumieron grandes cantidades de lobos marinos (fundamentalmente *Otaria flavescens* y *Arctocephalus australis*) y que se trataba de un rubro trófico mucho más importante que los otros que integraban su dieta (Orquera y Piana, 1999). Por dicho motivo, las capturas de estas especies eran habituales y sin duda estos grupos de cazadores tenían un contacto muy estrecho con los animales, tanto en su estrategia de aproximación previa a la captura, como al posterior despostado de la presa, su transporte y consumo final.

Los canoeros tenían dos estrategias principales para la captura de lobos marinos. Una de ellas era la terrestre, en la que rodeaban al animal y le asestaban golpes en la cabeza o bien les clavaban sus arpones de punta separa-

ble. El otro método empleado con frecuencia también se basaba en el uso de estos arpones, diseñados para su empleo en embarcaciones y desde donde se arponeaban a los lobos y luego se los retenía y cansaba mediante una correa de cuero. Una vez en tierra eran faenados y transportados hasta el lugar de consumo. Los Kawéskar o Alakaluf además de emplear los métodos ya mencionados para los Yámanas, también desarrollaron un método de captura terrestre, usando redes de malla muy abierta, confeccionadas con tendones y atadas al extremo de fuertes palos (Gusinde, 1951; Orquera y Piana, 1999).

Si bien no existe un registro concreto del hecho, es probable que tanto los Selk'nam y Haush, como así también los grupos canoeros, capturaran y consumieran cualquier ejemplar de lobo marino que encontrarán en la costa, afectado por alguna enfermedad o incapacidad física, precisamente en una situación semejante en la que son rescatados en la actualidad una gran parte de los ejemplares de lobos marinos afectados por TB.

En suma, todos los grupos etnográficos de Tierra del Fuego, gran parte de los cazadores-recolectores de la Patagonia costera y también una parte de los grupos costeros de la Provincia de Buenos Aires y del Uruguay, estuvieron desde hace más de 7000 años en íntimo contacto con dos de las especies portadoras del *Mycobacterium pinnipedii*, por lo cual la participación de este patógeno en los casos de TB humana precontacto europeo constituye una posibilidad que deberá seguir siendo investigada interdisciplinariamente (Bastida et al., 2010).

Debe tenerse presente que las colonias reproductivas de *Otaria flavescens* y *Arctocephalus australis* -antes del inicio de su explotación por parte de los primeros europeos- se extendían en forma casi continua desde el Archipiélago de la Coronilla (33° 56'S) Uruguay hasta el Cabo de Hornos y desde este último por el Pacífico hasta la Isla Lobos de Tierra (6° 30'S) en el norte del Perú (Bastida et al., 2007).

Complementariamente a los métodos tradi-

cionales, actualmente las técnicas de isótopos estables pueden brindarnos un panorama más completo sobre la dieta a través del procesamiento de restos óseos que sin lugar a dudas, pueden indicarnos el nivel de contacto que tenían los antiguos cazadores-recolectores con los diversos rubros alimentarios de su región, periodicidad de su consumo y la posibilidad de transmisión de ciertas enfermedades, entre otros aspectos (Borrero et al., 2001; Panarello et al., 2006).

DISCUSION Y PERSPECTIVAS

Cabe señalar que si bien la incidencia de TB en las diversas especies de pinnípedos es baja en relación con otras enfermedades -según los registros recopilados en diferentes centros de rehabilitación de fauna marina de la Argentina y la información de nuestro grupo de trabajo- el *Mycobacterium pinnipedii* resulta ser sumamente agresivo y fácilmente transmisible a diferentes especies de mamíferos, gran parte de ellos ni siquiera vinculados filogenéticamente con los pinnípedos (Lacave et al., 2009; Bastida et al., 2010).

Debe tenerse presente que entre los cazadores-recolectores la TB podría haberse adquirido fácilmente al inspirar material contaminado proveniente de los aerosoles y moco que suelen expulsar los lobos marinos durante su captura. Cabe mencionar que la vía respiratoria constituye la principal forma de contagio de la TB. También debe contemplarse como otra posible vía de contagio el faenamiento de la presa, el contacto corporal directo durante el transporte y el consumo de la carne y órganos crudos o sin una buena cocción.

Resulta también interesante que *Mycobacterium pinnipedii* se restrinja a huéspedes primarios que habitan exclusivamente en el Hemisferio Sur. Ello encierra interesantes implicancias desde el punto de vista biogeográfico y evolutivo, como así también la acción que pueden ejercer ciertas barreras ambientales. En referencia a este último aspecto, probablemente las masas de aguas tropicales ecuatoriales, caracterizadas por su baja productividad,

deben haber actuado como efectivas barreras naturales entre estos predadores tope de ambos hemisferios. Cabe señalar que no existe ninguna especie de pinnípedos de la familia Otariidae que tenga rutas migratorias que incluyan los Hemisferios Norte y Sur (Bastida et al., 2007).

No se conoce hasta el presente en qué parte del Hemisferio Sur se originó el *Mycobacterium pinnipedii* y cuál especie de pinnípedo pudo haber sido el huésped original. También se desconoce cómo pudo pasar de una especie de pinnípedo a otra, si varias de ellas actualmente están aisladas geográficamente. Una posibilidad en la diseminación del *M. pinnipedii* podría deberse a alguna especie portadora que ocasionalmente entrara en contacto con otras y por lo tanto infectarlas.

En tal sentido, el hallazgo de TB en un ejemplar de lobo marino de dos pelos subantártico (*Arctocephalus tropicalis*) (Bastida et al., 1999) encierra una importancia epidemiológica sumamente relevante, tendiente a explicar las incógnitas mencionadas anteriormente. Este lobo marino constituye la especie de mayor distribución geográfica en aguas templadas y subantárticas del Hemisferio Sur cuyas colonias reproductivas se distribuyen en islas oceánicas justo al norte de la Convergencia Antártica de los océanos Atlántico, Índico y Pacífico. Si bien no se trata de una especie típicamente migratoria, muchos ejemplares vagantes llegan a las costas de Sudáfrica, Sudamérica, Australia, Isla de Juan Fernández y las Georgias del Sur (Croxall y Gentry, 1987; Bester, 1990; Hofmeyr et al., 1997; Bastida et al., 2007). En su desplazamiento, estos individuos siguen las corrientes marinas y ascienden por la costa atlántica africana hacia el norte por la Corriente de Benguela hasta áreas ecuatoriales, para luego descender hacia el sur en dirección a las costas de Brasil, Uruguay y Argentina. También hemos registrado la presencia de *A. tropicalis* en las costas pacíficas de Chile, en medio de las colonias reproductivas de *O. flavescens* y de *A. australis*.

La distribución de las colonias reproductivas de *Arctocephalus tropicalis*, como así

también las rutas por las cuales se desplazan los ejemplares vagantes ponen a este pinnípedo en contacto directo con cinco especies de lobos marinos de dos pelos y tres especies de lobos de un pelo.

En base al caso de TB diagnosticada en *Arctocephalus tropicalis* los autores también planteaban la posibilidad de contagio de esta enfermedad a especies de predadores tope de este lobo marino, como son las orcas (*Orcinus orca*) y algunos predadores terrestres ocasionales que pueden preñar sobre esta especie y otros pinnípedos cuando se congregan en la costa africana (Riedman, 1990; Bastida et al., 1999). En base a ello, sería aconsejable indagar también sobre la posibilidad de TB en cetáceos predadores de pinnípedos.

El panorama paleoepidemiológico de la TB en el Hemisferio Sur no encontraría su contraparte en el Hemisferio Norte pese a que muchos cazadores-recolectores han dependido de los pinnípedos como un recurso trófico fundamental, dado que las especies de dicho hemisferio no son -hasta el presente- portadores primarios del *Mycobacterium pinnipedii*. Por lo tanto, el enfoque de los diversos orígenes de la TB pre-europea del Hemisferio Norte debería centrarse fundamentalmente hacia ciertos componentes de la fauna de ecosistemas terrestres (Davis y Reeves, 1990).

En el Hemisferio Norte una de las posibles vías de la paleo TB residiría en la caza y consumo del bisonte (*Bison bison*) que constituía uno de los principales recursos tróficos de los cazadores recolectores de las praderas de Norteamérica. Precisamente, investigaciones moleculares lograron aislar componentes del MTC de muestras obtenidas de la superficie articular de un bisonte del Pleistoceno, fechados con radiocarbono en más de 17000 años (Rothschild et al., 2001), reforzando así la antigüedad de esta enfermedad en la fauna silvestre del Continente Americano.

En cuanto a los grupos étnicos sudamericanos de hábitos más continentales, sobre los cuales existen registros de TB pre-europea, sería necesario indagar tanto desde el punto de vista arqueológico como a través de las téc-

nicas de isótopos estables, sobre sus hábitos tróficos y en la posibilidad de cuáles podrían haber sido los huéspedes primarios del *Mycobacterium* que los infectó.

Como contrapartida al recurso trófico representado por los pinnípedos en el sector meridional de Sudamérica, debería investigarse al guanaco (*Lama guanicoe*) pues esta especie -de amplia distribución geográfica y gran abundancia- constituía también una de las presas fundamentales en la dieta de grupos de cazadores recolectores de Tierra del Fuego, Patagonia y una gran parte del sector andino.

Entre los camélidos sudamericanos, también merece atención la vicuña (*Lama vicugna*) pues más allá de ser utilizada para consumo de su carne, también era aprovechada para la confección de prendas con un gran significado cultural, especialmente en el período preincaico e incaico (Parera, 2002). Dentro del contexto de los posibles orígenes de la TB humana pre-europea en Sudamérica, debería considerarse además el proceso de domesticación de dos especies que han sido fundamentales para la sociedades andinas, como la llama (*Lama glama*) y la alpaca (*Lama pacos*), ambas especies criadas como fuente de alimento y también por su lana y cuero.

En suma, los camélidos sudamericanos -que son afectados actualmente por *Mycobacterium bovis*-, deberían ser considerados como potenciales fuentes de contagio de la TB a los diferentes grupos étnicos precolombinos de Sudamérica (Bastida et al., 2010). En tal sentido, es importante mencionar que algunos autores consideran que *Mycobacterium bovis* ha sido el responsable de enfermar de TB al hombre antes que lo hiciera *M. tuberculosis* (Karlson y Lessel, 1970).

Como consecuencia de la domesticación del ganado, surgen también evidencias arqueológicas que establecen una infección del humano por *Mycobacterium bovis*, debido probablemente al consumo de leche. Por lo tanto, *M. tuberculosis* podría ser una forma especializada de *M. bovis* desarrollada entre los bebedores de leche Indo-europeos quienes diseminaron esta enfermedad du-

rante su migración hacia el Oeste europeo y Eurasia.

En función del conocimiento genético actual del MTC y el desarrollo de nuevas técnicas moleculares, debe adoptarse un criterio tal, que plantee la posibilidad de un origen diversificado de la paleotuberculosis y de la TB actual en la especie humana en distintas regiones del mundo.

Finalmente y a la luz de esta discusión, pueden observarse ciertos compartimentos estancos en las investigaciones de la TB, ya que si bien la nueva especie del MTC, el *Mycobacterium pinnipedii*, es relativamente reciente ya han transcurrido dos décadas desde que se publicaron casos de TB en lobos marinos transmisible al hombre. También, como ya se mencionó, se ha diagnosticado TB producida por *M. pinnipedii* en dos entrenadores de lobos marinos (Thompson et al., 1993; Lacave et al., 2009) y es muy probable que algunos de los casos de TB registrados en antiguas poblaciones de lobo podrían haberse originado a partir de *M. pinnipedii* y no exclusivamente a través de *M. tuberculosis* o *M. bovis*.

Si bien en el hombre las etapas más avanzadas de TB tienen su expresión en lesiones óseas -fundamentalmente en vértebras, diversas articulaciones y costillas- se ignora hasta el presente si los pinnípedos afectados de TB viven durante períodos prolongados con la enfermedad como para dar lugar a lesiones óseas. Por ello, en una primera etapa de estudio deberá recurrirse a colecciones de museos, material de sitios arqueológicos e históricos de Patagonia y Tierra del Fuego para evaluar la presencia de lesiones óseas en pinnípedos compatibles con esta enfermedad. Asimismo, será fundamental definir las potenciales lesiones y su origen a través de estudios anatómicos, histopatológicos y de ADN antiguo.

Paralelamente a esta propuesta para nuestra región, sería aconsejable que en Australia se abordara un proyecto semejante con los grupos de cazadores-recolectores locales, que eventualmente hubieran sustentado su dieta sobre diversas especies de lobos marinos.

CONCLUSIONES

Tenemos un primer recorte exploratorio que nos permite plantear el siguiente estado de situación: es probable que la TB estuviera presente antes del contacto europeo-aborigen en Patagonia Austral y Tierra del Fuego, sabiendo que la TB post-europea ya ha sido confirmada por García Guraieb (2006) y Guichón et al. (2009).

Hasta el momento, al menos dos especies de pinnípedos de la familia Otariidae (*Otaria flavescens* y *Arctocephalus australis*) deben ser incluidas en la lista de posibles transmisores de la TB a cazadores-recolectores de Patagonia Austral y Tierra del Fuego. Aún no se sabe cuál o cuáles de las especies del género *Mycobacterium* del MTC (*Mycobacterium tuberculosis* complex) estuvieron presentes en la región y desde qué época.

Por el momento el paleodiagnóstico de TB resulta más confiable si surge de varias líneas de evidencias (fuentes documentales, estudios morfológicos y moleculares, entre otros).

En relación a los últimos estudios de Donoghue et al. (2004, 2009), Stone et al. (2009) y Wilbur et al. (2009) es de esperar que los nuevos desarrollos de la genética molecular permitan en los próximos años superar algunas limitaciones técnicas que ayuden a discriminar con mayor precisión especies de TB en muestras arqueológicas y arqueofaunísticas. Al respecto, Smith et al. (2009) en su crítico y polémico trabajo sostienen que los avances en el análisis molecular de las cepas que causaron TB en antiguos restos humanos, podría clarificar diversos aspectos sobre las cepas que precedieron al actual MRCA (most recent common ancestor), si bien dichos resultados deberían ser manejados con suma cautela (Achtman, 2008).

Llegado a este punto de la problemática paleoepidemiológica de la TB y en función de una visión interdisciplinaria de la misma, uno de los actuales desafíos es generar corpus de información que permitan mejorar nuestro conocimiento sobre la problemática del proceso salud-enfermedad para colaborar en la

formulación de modelos interpretativos sobre la dinámica del poblamiento humano en el extremo austral de Sudamérica.

AGRADECIMIENTOS

A oceanarios y zoológicos de Argentina, Australia y Europa que originalmente aportaron valioso material para estos estudios. Finalmente, a los evaluadores anónimos de la RAAB por sus atinadas sugerencias.

LITERATURA CITADA

- Achtman M. 2008. Evolution, population structure, and phylogeography of genetically monomorphic bacterial pathogens. *Annu Rev Microbiol* 62:53-70.
- Arriaza B, Salo W, Auferheride AC, Holcomb TA. 1995. Pre-Columbian tuberculosis in Northern Chile: molecular and skeletal evidence. *Am J Phys Anthropol* 98:37-45.
- Arrieta M, Bordach A, Mendonça O. 2009. Pre-Columbian tuberculosis in the northwest Argentina. The cemetery of Rincón Chico 21 (RCh 21), Santa María, Catamarca. Puentes y transiciones (Bridges and transitions). En: Suby JA, Guichón RA, editores. III Paleopathology Association Meeting in South America. Quequén: Editorial Laboratorio de Ecología Evolutiva Humana. p 41.
- Bastida R, Rodríguez D. 2003. Mamíferos marinos de Patagonia y Antártida. Buenos Aires: Vázquez Mazzini Editores.
- Bastida R, Guichón R, Quse V. 2010. Escenarios para el origen y dispersión de la tuberculosis en Patagonia Austral y Tierra del Fuego. Nuevos actores y líneas de evidencia. Mendoza: XVII Congreso Nacional de Arqueología Argentina.
- Bastida R, Loureiro J, Bernardelli A, Michelis H, Rodríguez D, Costa E. 1994. Health risks while handling eared seals. Tacoma, EE.UU: International Marine Animal Trainers Association Conference.
- Bastida R, Loureiro J, Quse V, Bernardelli A, Rodríguez D, Costa E. 1999. Tuberculosis in a wild subantarctic fur seal from Argentina. *Journal of Wildlife Diseases* 35(4):796-798.
- Bastida R, Rodríguez D, Secchi E, da Silva V. 2007. Mamíferos acuáticos de Sudamérica y Antártida. Buenos Aires: Vázquez Mazzini Editores.
- Bernardelli A, Bastida R, Loureiro J, Michelis H, Romano M, Cataldi A, Costa E. 1996. Tuberculosis in sea lions and fur seals from the southwestern atlantic coast. *Revue Scientifique et Technique de la Office International des Epizooties* 15(3):985-1005.
- Bester M. 1990. Population trends of subantarctic fur seals and southern elephant seals at Gough Island.

- South African Journal of Antarctic Research 20:9-12.
- Borrero L. 1986. La economía prehistórica de los habitantes del Norte de la Isla Grande de Tierra del Fuego. Tesis de Doctorado. Facultad de Filosofía y Letras. Universidad de Buenos Aires.
- Borrero L. 2007. Los Selk'nam (Onas). Evolución cultural en Tierra del Fuego. Buenos Aires: Editorial Galerna.
- Borrero L, Guichón R, Tykot R, Kelly J, Prieto A, Cárdenas P. 2001. Dieta a partir de isótopos estables en restos óseos humanos de Patagonia Austral. Estado actual y perspectivas. Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Ciencias Humanas) 29:119-128.
- Bridges T. 1885. The Yahgans of Tierra del Fuego. Journal of the Anthropological Institute of Great Britain and Ireland 14:288-289.
- Brosch R, Gordon V, Marmiesse M, Brodin P, Buchrieser C, Eiglmeier K, Garnier T, Gutierrez C, Hewinson G, Kremer K, Parsons L, Pym A, Samper S, Van Soolingen D, Cole S. 2002. A new evolutionary scenario for the *Mycobacterium tuberculosis* complex. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 99(6):3684-3689.
- Casali R, Martín F, Guichón R. 2006. Aproximación epidemiológica al proceso de contacto interétnico en el norte de Tierra del Fuego. Magallania 34(1):141-155.
- Chapman A. 1977. Economía de los Selk'nam, Tierra del Fuego. Journal de la Societé des Americanistes 64:135-148.
- Chapman A. 1982. Drama and power in a hunting society: the Selk'nam of Tierra del Fuego. Cambridge: Cambridge University Press.
- Chapman A. 1986. Los selk'nam. La vida de los onas. Buenos Aires: Emecé Editores.
- Constantinescu F. 1999. Evidencias bioantropológicas para modos de vida cazador recolector terrestre y marítimo en los restos óseos humanos de Tierra del Fuego. Anales del Instituto de la Patagonia 26:137-174.
- Cousins D, Bastida R, Cataldi A, Quse V, Redrobe S, Dow S, Duignan P, Murray A, Dupont C, Ahmed N, Collins D, Butler W, Dawson D, Rodríguez D, Loureiro J, Romano MI, Alito A, Zumárraga M, Bernardelli A. 2003. Tuberculosis in seals caused by a novel member of the *Mycobacterium tuberculosis* complex: *Mycobacterium pinnipedii* sp.nov. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology 53:1305-1314.
- Cousins D, Francis B, Gow B, Collins D, McGlashan CH. 1990. Tuberculosis in captive seals. Bacteriological studies on an isolate belonging to the *Mycobacterium tuberculosis* complex. Res Vet Sci 48:196-200.
- Cousins D, Williams S, Reuter R, Forshaw D, Chadwick B, Coughran D, Collins P, Gales N. 1993. Tuberculosis in wild seals and characterization of the seal bacillus. Australian Veterinary Journal 70(3):92-97.
- Croxall J, Gentry R. 1987. Status, biology and ecology of fur seals. National Oceanic and Atmospheric Administration Technical Report 51:211.
- Daniel TM. 2006. The history of tuberculosis. Respir Med 100:1862-1870.
- Davis L, Reeves B. 1990. Hunters of the recent past (One world archaeology 15). London: Unwin Hyman Ltd.
- Donoghue H, Hershkovitz I, Minnikin D, Besra G, Lee O, Galili E, Greenblatt C, Lemma E, Spigelman M, Kahila Bar-Gal G. 2009. Biomolecular archaeology of ancient tuberculosis: response to "Deficiencies and challenges in the study of ancient tuberculosis DNA" by Wilbur et al. (2009). Journal of Archaeological Science 36(12):2797-2804.
- Donoghue H, Spigelman M, Greenblatt C, Lev-Maor G, Bar-Gal G, Matheson C, Vernon K, Nerlich A, Zink A. 2004. Tuberculosis from prehistory to Robert Koch - as revealed by ancient DNA. Lancet Infect Dis 4(9):584-592.
- Forshaw D, Phelps G. 1991. Tuberculosis in a captive colony of pinnipeds. Journal of Wildlife Diseases 27(2):288-295.
- Francis J. 1958. Tuberculosis in animals and man: A study in comparative pathology. London: Cassell and Co. Ltd.
- Furlong C. 1917. The Haush and Ona, primitive tribes of Tierra del Fuego. Washington DC: Proceedings of the XIXth. International Congress of Americanists. p 432-444.
- Gallardo C. 1910. Tierra del Fuego. Los Onas. Buenos Aires: Cabaut y Cia.
- García Guraieb S. 2006. Salud y enfermedad en cazadores-recolectores del Holoceno tardío en la cuenca del Lago Salitroso (Santa Cruz). Intersecciones en Antropología 7:37-48.
- Gómez i Prat J, Mendonça de Souza SH. 2003. Prehistoric tuberculosis in America: adding comments to a literature review. Mem Inst Oswaldo Cruz 98(1):151-159.
- Guichón R, Buikstra J, Massone M, Wilbur A, Suby J, Constantinescu F, Prieto A. 2009. Tuberculosis pre-contacto interétnico en Tierra del Fuego. Confirmación por métodos moleculares en el sitio Myren (Chile). Resúmenes del III Congreso de la Asociación de Paleopatología en Sudamérica. p 46.
- Guichón R, Suby J, Casali R, Fugassa M. 2006. Health at the time of native-european contact in Southern Patagonia. First steps, results, and prospects. Mem Inst Oswaldo Cruz 101 (Suppl II):97-105.
- Gusinde M. 1951. Hombres primitivos en la Tierra del Fuego (de investigador a compañero de tribu). Sevilla: Editorial Escuela de Estudios Hispano-Americanos.
- Gusinde M. 1982. Los Indios de Tierra del Fuego. Tomo I (Vol. I). Buenos Aires: Centro Argentino de Etnología Americana.
- Gutiérrez C, Brisse S, Brosch R, Fabre M, Omais B, Marmiesse M, Supply P, Vincent V. 2005. Ancient origin and gene mosaicism of the progenitor of *Mycobacterium tuberculosis*. PLoS Pathog 1(1): e5 doi:10.1371/Journal.ppat.0010005.
- Hofmeyr G, Bester M, Jonker F. 1997. Changes in population sizes and distributions of fur seals at Marion Island. Polar Biology 17:150-158.
- Karlson G, Lessel E. 1970. *Mycobacterium bovis* nom. nov. Int J Syst Bacteriol 20(3):273-282.
- Kappelman J, Alciček M, Kazanci N, Schultz M, Ozkul M, Sen S. 2007. First *Homo erectus* from Turkey and implications for migrations into temperate Eurasia. American Journal of Physical Anthropology

PALEOTUBERCULOSIS EN POBLACIONES AUSTRALES

- 1(135):110-116.
- Koch R. 1882. Die aetiologie der tuberculose. Berl Klin Wochnschr xix: 221-230. En Brock TD, editor. Milestones in microbiology: 1556 to 1940. Washington: ASM Press. 1998. p 109.
- Lacave G, Malliot A, Alerte V, Boschirolí ML, Lecu A. 2009. Atypical case of *Mycobacterium pinnipedii* in a Patagonian sea lion (*Otaria flavescens*) and tuberculosis cases history review in pinnipeds. EAAM *Mycobacterium pinnipedii* Workshop Report. Duisburg Zoo (Duisburg, 2009).
- Lista R. 1887. Viaje al País de los Onas. Buenos Aires: Establecimiento Tipográfico de Alberto Núñez.
- Martín LD. 2003. Earth history, disease, and the evolution of primates. En: Greenblatt C, Spigelman M, editores. Emerging pathogens: Archaeology, ecology and evolution of infectious disease. Oxford: Oxford University Press. p 13-24.
- Orquera L, Piana E. 1999. La vida material y social de los Yámana. Buenos Aires: Editorial Eudeba.
- Ortner DJ. 2003. Identification of pathological conditions in human skeletal remains. New York: Elsevier Science/Academic Press.
- Panarello H, Zangrando AF, Tessone A, Kozameh LF, Testa N. 2006. Análisis comparativo de paleodietas humanas entre la región del Canal Beagle y Península Mitre: perspectivas desde los isótopos estables. *Magallania* 34(2):37-46.
- Parera A. 2002. Los mamíferos de la Argentina y la región austral de Sudamérica. Buenos Aires: Editorial El Ateneo.
- Quse V, Falzoni E. 2008. Patología en fauna silvestre. Manual y Atlas. Buenos Aires: Vázquez Mazzini Editores.
- Riedman M. 1990. The pinnipeds: seals, sea lions and walruses. California: University of California Press.
- Roberts CA, Buikstra JA. 2003. The bioarchaeology of tuberculosis. Gainesville: University Press of Florida.
- Rogall T, Wolters J, Flohr T, Böttger E. 1990. Towards a phylogeny and definition of species at the molecular level within the genus *Mycobacterium*. *Int J Syst Bacteriol* 40:323-330.
- Rothschild B, Martin L, Lev G, Bercovier H, Kahila Bar-Gal G, Greenblatt C, Donoghue H, Spigelman M, Brittain D. 2001. *Mycobacterium tuberculosis* complex DNA from an extinct bison dated 17,000 years before the present. *Clinical Infectious Diseases* 33:305-311.
- Sáez A. 2008. Impacto del contacto hispano-indígena en la salud de la población de Chiloe. Un caso de tuberculosis en el cementerio Puqueldón 1. *Magallania* 36(2):167-174.
- Schiavini A. 1993. Los lobos marinos como recurso para cazadores-recolectores marinos: el caso de Tierra del Fuego. *Latin American Antiquity* 4(4):346-366.
- Smith N, Hewinson R, Kremer K, Brosch R, Gordon S. 2009. Myths and misconceptions: the origin and evolution of *Mycobacterium tuberculosis*. *Nature Reviews Microbiology* 7:537-544.
- Spears JR. 1895. The gold diggings of Cape Horn (a study of life in Tierra del Fuego and Patagonia). Nueva York, Londres: G.P. Putnam's Sons.
- Sotomayor H, Burgos J, Arango M. 2004. Demonstration of tuberculosis by DNA ribotyping of *Mycobacterium tuberculosis* in a Colombian prehispanic mummy. *Biomédica* 24:18-26.
- Stone A, Wilbur A, Buikstra J, Roberts C. 2009. Tuberculosis and leprosy in perspective. *American Journal of Physical Anthropology* 140:66-94.
- Taylor G, Young D, Mays S. 2005. Genotypic analysis of the earliest known prehistoric case of tuberculosis in Britain. *J Clin Microbiol* 43:2236-2240.
- Thompson PJ, Cousins DV, Gow BL, Collins DM, Williamson BW, Dagnia HT. 1993. Seals, seal trainers, and mycobacterial infection. *Am Rev Respir Dis* 147:164-167.
- Wilbur A, Bouwman A, Stone A, Roberts C, Pfister L-A, Buikstra J, Brown T. 2009. Deficiencies and challenges in the study of ancient tuberculosis DNA. *J Archaeol Sci* 36(9):1990-1997.
- Zumárraga MJ, Bernardelli A, Bastida R, Quse V, Loureiro J, Cataldi A, Bigi F, Alito A, Castro Ramos M, Samper S, Otal I, Martin C, Romano M. 1999. Molecular characterization of mycobacteria isolated from seals. *Microbiology* 145:2519-2526.