



## ARTICULO DE REVISIÓN

# Enfermedad de Chagas en poblaciones prehistóricas del norte de Chile

## Chagas disease in prehistoric populations of northern Chile

NANCY ORELLANA-HALKYER<sup>1, 2, \*</sup> & BERNARDO ARRIAZA-TORRES<sup>3, 4</sup><sup>1</sup> Convenio de Desempeño, UTA-MINEDUC, Universidad de Tarapacá, Instituto de Alta Investigación, Calle Antofagasta 1520, Arica, Chile<sup>2</sup> Museo de Etnografía y Folklore (MUSEF), Calle Ingavi 916, La Paz, Bolivia<sup>3</sup> Instituto de Alta Investigación, Universidad de Tarapacá, Calle Antofagasta 1520, Arica, Chile<sup>4</sup> Centro de Investigaciones del Hombre en el Desierto, Universidad de Tarapacá, Av. General Velásquez 1775, Arica, Chile

\*Autor correspondiente: nancy.orellana@gmail.com

## RESUMEN

La enfermedad de Chagas es producida por el parásito *Trypanosoma cruzi*, el cual afecta tanto a seres humanos como a animales, en particular mamíferos marsupiales y placentarios. Las vías de transmisión son diversas, siendo una de las más importantes la vía vectorial, en la que participan insectos infectados con este parásito, animales y humanos. En este artículo de revisión discutimos los postulados sobre la vía de transmisión oral, los hallazgos de *T. cruzi* en momias de América y especialmente en las del norte de Chile. Presentamos además información que apunta a que la enfermedad de Chagas estuvo presente mucho antes de la conquista europea y de la construcción de viviendas de adobe. Comentamos las hipótesis sobre el vector domiciliado más importante de Sudamérica, *Triatoma infestans*, su antigüedad en la costa de Arica y los reportes más recientes de otros vectores silvestres. También se discute la información relacionada a la participación en el ciclo de *T. cruzi* de distintos mamíferos silvestres de Chile y asimismo proponemos el estudio paleoparasitológico en restos zooarqueológicos para conocer las especies de mamíferos reservorios de *T. cruzi* en la antigüedad.

**Palabras clave:** enfermedad de Chagas, norte de Chile, triatominos, *Trypanosoma cruzi*, zooarqueología.

## ABSTRACT

Chagas diseases is produced by a parasite named *Trypanosoma cruzi*, that affects humans and other marsupial and placental mammals. Transmission routes are diverse, but the most important transmission is the vector route, which involves the triatomine insects, wild and domestic infected animals, and humans. Here we review the data about oral transmission route and the evidences of the etiological agent (*Trypanosoma cruzi*) of Chagas disease in pre-Columbian American mummies, making a critical review of the infection in northern Chile. Moreover, we comment on the hypotheses suggested in relation to the most important vector of the infection in South America *Triatoma infestans*, its antiquity in the Arica coast, and the recent reports about other wild infected vectors in this geographic area. The data presented along this document suggests that Chagas disease was present long before the european conquest and the construction of adobe houses in America. We also discuss the data about the involvement of wild Chilean mammals in the cycle of *T. cruzi* and propose that the paleoparasitologic study of zooarchaeological remains must be done in the future in order to identify ancient mammalian reservoirs of *T. cruzi*.

**Key words:** Chagas disease, northern Chile, triatomines, *Trypanosoma cruzi*, zooarchaeology.

## INTRODUCCIÓN

### *Antecedentes prehistóricos de la enfermedad de Chagas en el norte de Chile*

Las poblaciones de *Homo sapiens* que habitaron desde hace 9-10 mil años, lo que es hoy el extremo norte de Chile, ocuparon diversos hábitats, incluyendo el altiplano, valles y costa (Santoro & Núñez 1987, Standen et al. 2004). Estos ambientes de extrema aridez presentan poca disponibilidad de alimento para ciertas

especies, condicionando o limitando la existencia y diversidad de plantas y animales. Sin embargo, este particular ambiente de cierta forma aísla a las poblaciones que habitan estas regiones, como es el caso de las vinchucas (Hemiptera, Raduviidae, Triatominae Latreille, 1807), vectores transmisores del parásito causante de la enfermedad de Chagas, *Trypanosoma cruzi* (Kinetoplastida: Trypanosomatidae Levine et al., 1980). Estos insectos transmisores, están adaptados a diferentes latitudes, temperaturas y pisos bioclimáticos (Schofield 2000).

Los estudios paleopatológicos y paleoparasitológicos realizados en Brasil, Perú y Chile revelaron que la presencia de *T. cruzi* en la prehistoria debió haber afectado significativamente a las antiguas poblaciones humanas de América (Rothhammer et al. 1985, Auderheide et al. 2004).

Esta revisión bibliográfica tiene por objeto relacionar datos arqueológicos con datos modernos de la enfermedad de Chagas en el norte de Chile, para esto se presentan las evidencias de dicha enfermedad en la prehistoria regional; también se indican las especies de vectores y animales reservorios modernos de la mencionada zona. Además, señalamos la importancia de realizar estudios en restos zooarqueológicos de América, con el fin de conocer los animales que pudieron formar parte del ciclo de *T. cruzi* en la antigüedad.

#### EL PROCESO DE INFECCIÓN POR *TRYPANOSOMA CRUZI*

*T. cruzi* es capaz de infectar diversos tejidos en diferentes especies de mamíferos del continente americano. Este parásito produce diversas patologías en las fases crónicas de la enfermedad, principalmente cardíacas e intestinales (megacardiopatía chagásica, megacolon, megaesófago, ver Levine et al. 1980, Brener 1997).

Durante su ciclo de vida, *T. cruzi* presenta cuatro fases de desarrollo: en los invertebrados (insectos vectores, triatomíneos Neiva & Lent, 1941) se encuentran las formas parasitarias epimastigote y tripomastigote metacíclico. En el huésped vertebrado (mamíferos) se encuentran las formas tripomastigote y amastigote. Consecuentemente, a través de esta vía de transmisión denominada vectorial, los insectos se infectan al ingerir la sangre con las formas tripomastigotes del hombre u otro mamífero silvestre o doméstico. En el insecto, dichas formas parasitarias se multiplican y diferencian en epimastigotes. Y es en el intestino posterior del vector donde los epimastigotes se transforman en tripomastigotes metacíclicos. Posterior a la hematofagia, el insecto, excreta sobre la piel de los mamíferos las heces que contienen los tripomastigotes metacíclicos. Estos ingresan por la piel de los mamíferos y a

través de la sangre infectan otras células, dentro de las cuales se transforman en amastigotes, que se multiplican y diferencian en tripomastigotes. Luego, la célula hospedera es destruida y los tripomastigotes son liberados al torrente sanguíneo (tripomastigotes sanguíneos), son estas las formas que pueden ser ingeridas por un nuevo vector (Carcavallo & Martínez 1972, Brener 1997).

#### *La transmisión del parásito*

*T. cruzi* puede infectar a los mamíferos por diversas vías, aunque la más común es la transmisión vectorial (Carcavallo & Martínez 1972). Sin embargo, se ha postulado que los triatomíneos no son los únicos transmisores de la infección por *T. cruzi* en los ambientes silvestres, ya que los mamíferos marsupiales de Sudamérica (Orden Opposums, Familia Didelphidae Gray, 1821), son reservorios de *T. cruzi* y también son considerados vectores del parásito debido a que presentan las formas infectantes en sus glándulas anales. Como producto del largo contacto entre parásitos y hospederos, los marsupiales infectados no desarrollan patologías asociadas a la enfermedad de Chagas (Jansen & Deane 1985<sup>1</sup>, Schofield 2000). A fin de comprobar este postulado, Deane et al. (1984) inocularon con *T. cruzi* a marsupiales de laboratorio (*Didelphis marsupiales* Linné, 1758), en los que observaron que en las glándulas anales había grandes masas de epimastigotes y tripomastigotes metacíclicos. Además, pudieron verificar que la sangre periférica también presentaba las formas tripomastigotes. Consecuentemente, se demostró que en él se desarrolla el ciclo completo de *T. cruzi*, postulándose que en la antigüedad la glándula anal y la orina de este animal habrían permitido la transmisión de *T. cruzi* entre los marsupiales silvestres (McKeever et al. 1958, Jansen & Deane 1985<sup>1</sup>, Schofield 2000).

En ambientes silvestres, estos y otros mamíferos se encuentran infectados y viven en

<sup>1</sup> JANSEN AM & MP DEANE (1985) *Trypanosoma cruzi* infection of mice by ingestion of food contaminated with material of the anal glands of the opossum *Didelphis marsupialis*. XII Reunión Anual sobre Pesquisa Básica em Doença de Chagas BI-09, Caxambu, Minas Gerais, Brazil.

estrecho contacto con los triatominos, entre los cuales el ciclo de *T. cruzi* se mantiene por la vía vectorial o cuando estos animales ingieren a los triatominos infectados. Se ha propuesto también que cuando las heces de las vinchucas son depositadas en el pelo del animal, este último puede ingerir los tripomastigotes metacíclicos al asearse (Diotaiut et al. 1995). Estas dos últimas situaciones, apuntan a una vía de transmisión oral que posteriormente ha sido verificada y reportada en casos de infección humana aguda (Briones et al. 1999, Schofield 2000). El postulado sobre la vía de transmisión oral en humanos surge a partir de los casos agudos reportados en la región amazónica de Brasil, debidos al consumo accidental de formas infectantes de *T. cruzi* en jugo de la fruta asái (*Euterpe oleracea* Mart, 1824, *Euterpe catinga* Wallace, 1853) y en jugo de caña de azúcar (*Saccharum officinarum* Linné, 1753), al sur de Brasil (Shikanai-Yasuda et al. 1991, Pinto 2006). De la misma forma, algunos casos agudos de la infección reportados en Caracas, Venezuela en 2004, 2007 y 2009, fueron atribuidos a la trituración de vinchucas infectadas junto con alimentos como la guayaba (*Psidium guajava* Kuntze, 1898) (Rodríguez-Morales 2008, Red de sociedades científicas médicas de Venezuela 2009). Ahora bien, también habría evidencias de transmisión oral en el registro arqueológico, mediante el análisis de coprolitos humanos debido a la presencia de pelos y huesos sin cocción de roedores silvestres en las momias de Río Grande, Texas, Estados Unidos (Reinhard et al. 2003). Además, se diagnosticó en una momia (1150 A.P.), patologías asociadas a la enfermedad de Chagas (megacolon), infección que posteriormente fue confirmada mediante análisis moleculares (Dittmar et al. 2003<sup>2</sup>). Según los autores es probable que en la antigüedad la infección haya sido adquirida debido a la ingestión accidental de alimentos contaminados con *T. cruzi*, tal como fue

reportado por Pinto (2006) y Rodríguez-Morales (2008) para casos actuales y por Aufderheide et al. (2005) en el registro arqueológico. Este último grupo de investigadores reportó el hallazgo de restos de *T. cruzi* en coprolitos de momias de Perú y del norte de Chile (ca. 9000 años de antigüedad). Esta propuesta de transmisión fue probada experimentalmente en laboratorio al inocularse por vía oral las formas infectantes del parásito en ratones, comprobándose así su viabilidad (Bastos et al. 1996, Yoshida 2008). Sin embargo, el caso de la transmisión efectiva a través de la ingestión de carne cruda contaminada ha sido muy discutido, debido a las formas del parásito presentes en musculatura (amastigotes). No obstante, la ingestión de sangre que contenga las formas infectantes (tripomastigotes), pudo ser un modo de transmisión viable.

Esta última situación aún podría ocurrir puesto que existen rituales en los que se ingiere sangre de animales. Evidentemente la transmisión efectiva dependerá de la cantidad de parásitos en la sangre ingerida del mamífero. Si se considera que en la costa desértica del norte de Chile hubo periodos de escasez de recursos, tales como maderas y utensilios para cocer bien los alimentos, las poblaciones tempranas podrían haber consumido crudos los distintos recursos alimentarios de la zona, exponiéndose también a adquirir esta infección por la vía oral.

#### *Insectos vectores y la situación actual de la enfermedad de Chagas en Chile*

Los insectos vectores de la enfermedad de Chagas pertenecen al orden Hemiptera, subfamilia Triatominae. El orden de estos insectos, esta representada por más de 80000 especies, ampliamente distribuidas en el mundo. Y la subfamilia de ellos, está constituida en América, por 110 especies potencialmente vectores de *T. cruzi*, de las cuales por lo menos la mitad se encuentran naturalmente infectadas.

El vector más importante de la enfermedad de Chagas en Sudamérica es *Triatoma infestans* (Klug, 1834), el cual es un insecto domiciliado y usualmente hallado entre las grietas de paredes y techos de las viviendas (Carcavallo & Martínez 1985, Gaunt & Miles

<sup>2</sup> DITTMAR K, AM JANSEN, A ARAÚJO & K REINHARD (2003) Molecular diagnosis of prehistoric *Trypanosoma cruzi* in the Texas-Coahuila border region. Paleopathology Newsletter: 4. Thirteenth Annual Meeting of the Paleopathology Association, Tempe, Arizona, Estados Unidos.

2000, Noireau et al. 2005). El área endémica de transmisión vectorial domiciliar comprendía hasta 1983 a 18 países americanos, no obstante, en el año 2006 el área endémica disminuyó a 15 países gracias al programa de intervención y control del vector domiciliado del Cono Sur. Este programa de control tuvo excelentes resultados en América Latina, interrumpiéndose la transmisión domiciliar en Uruguay en 1997, en Brasil en 2006 y en Chile en 1999 (WHO 1991, Moncayo & Silveira 2009).

Puesto que *T. infestans* no es el único vector en el Cono Sur, los demás triatomíneos silvestres y naturalmente infectados, fácilmente pueden colonizar el peridomicilio o domicilio en busca de alimento disponible, contribuyendo así a la continuidad del problema en América (Bacigalupo et al. 2006). Es así que en Chile, luego del exitoso programa de control vectorial reportado en 1999, fueron hallados especímenes infectados de *T. infestans* en áreas silvestres, asociados a roedores infectados de localidades rurales de la región de Valparaíso, y además se reportó el aumento de casos por infección humana tanto en áreas rurales de la mencionada región como en la Metropolitana (Bacigalupo et al. 2006, Galupo et al. 2009).

Además de *T. infestans*, existen otras dos especies de vinchucas que son vectores de *T. cruzi* en Chile: *Mepraia spinolai* (Porter, 1934), cuya distribución abarca particularmente las regiones de Arica y Parinacota, Tarapacá, Antofagasta, Atacama, Coquimbo y Valparaíso (Apt et al. 2008, Cattán et al. 2002) y *Mepraia gajardoi* (Frias et al., 1998) que se encuentra en las playas y desierto costero de las regiones Arica y Parinacota y Tarapacá en el norte de Chile. Estos dos últimos vectores son principalmente silvestres aunque también son encontrados en peridomicilio. Esta situación sumada al contacto del vector con poblaciones humanas con alta prevalencia de *T. cruzi*, aumenta el riesgo de mantenimiento y transmisión de la infección (Martínez et al. 1983, Lent et al. 1994, Canals et al. 1998, 1999b, 2000, Sagua et al. 2000, Carvajal et al. 2007).

Cabe considerar que el índice de ingestión de sangre humana es mucho mayor en *T. infestans* que en *M. spinolai*, el cual además ocupa más tiempo en picar y menor tiempo en defecar y lo hace durante la ingestión de

sangre o inmediatamente después. En contraste *M. spinolai* defeca sobre el huésped en muy raras ocasiones. Consecuentemente, la probabilidad de transmisión de *T. cruzi* a través de una picada de *M. spinolai* es mucho menor y representa aproximadamente el 1 % de la eficiencia de *T. infestans*, condición que explica su bajo impacto epidemiológico (Canals et al. 1999a, 1999b, 2000).

*M. spinolai* ha sido descrito únicamente en Chile (Schenone et al. 1980), y se ha determinado que el promedio de infección de *T. cruzi* varía de acuerdo a cada estadio ninfal y en los insectos adultos (Ordenes et al. 1996, en Canals et al. 2000). Sin embargo, análisis moleculares revelaron mayores promedios de infección en *M. spinolai* que los reportados por Ordenes et al. 1996 para la zona Centro-Sur de Chile, y los altos porcentajes de infección observados en las ninfas jóvenes revelan que estas pueden ser tan importantes como los insectos adultos en la transmisión de *T. cruzi* (Botto-Mahan et al. 2005, Carvajal et al. 2007).

En la isla Pan de Azúcar (Región de Atacama), *M. spinolai* fue recolectada en todos los instares de su ciclo de vida entre los nidos de aves y rocas, cerca de lagartijas, lobos marinos (*Otaria flavescens* Shaw, 1800) y nutria marina (*Lontra felina* Molina, 1782) (Lent & Wygodzinsky 1979, Sagua et al. 2000, Canals et al. 2001, Botto-Mahan et al. 2005). Cabe considerar que estos insectos son encontrados en áreas de deportes marinos y de paseos turísticos, por lo que a pesar de la baja prevalencia es aún viable el riesgo de transmisión (Sagua et al. 2000).

Al considerar toda la información sobre la presencia de los vectores de *T. cruzi* en el norte de Chile y el registro arqueológico sobre su poblamiento, se puede señalar que los lugares donde hoy encontramos los distintos tipos de vectores fueron lugares donde las poblaciones tempranas con las de la Cultura Chinchorro, realizaban actividades como la caza, pesca y recolección de diversos recursos para obtener sus alimentos, lo cual mantuvo a estas poblaciones expuestas, disponibles y conviviendo con los vectores de la zona.

Arriaza (2003) y Standen et al. (2004) indican que las poblaciones de la Cultura Chinchorro (6000-2000 a.C.) debieron estar expuestas a los vectores cuando pernoctaban en sus pequeñas chozas (manufacturadas de

palos, pieles y esteras vegetales), en las laderas de los cerros, también es posible que, durante el desarrollo de sus actividades de subsistencia, los individuos se vieron expuestos a los triatominos, mientras realizaban el trabajo de desconchado, manufactura de anzuelos y preparado de la tatora y junquillo para hacer esteras.

#### INFECCIÓN POR *T. CRUZI* EN MAMÍFEROS SILVESTRES Y DOMÉSTICOS DE CHILE

Con respecto a este particular, Rozas et al. (2005) determinaron mediante pruebas moleculares, que el 51 % de los mamíferos silvestres de América se encuentran infectados con *T. cruzi*, su estudio incluía a los marsupiales *Thylamis elegans* (Waterhouse, 1839) y los roedores: *Octodon degus* (Molina, 1782), *Phyllotis darwini* (Waterhouse, 1837), y *Abrothrix olivaceus* (Waterhouse, 1837). El mencionado estudio incluyó también animales domésticos, como las cabras (*Capra hircus* Linné, 1758), de las cuales el 35.7 % fueron positivas para *T. cruzi*.

En áreas endémicas de *T. cruzi* en Chile, la prevalencia en *O. degus* es de 21.4 % (Jiménez & Lorca 1990), 61 % en otras especies de mamíferos nativos, 50 % en cabras del peridomicilio (Rozas et al. 2005) y 32 % en *Oryctolagus cuniculus* (Linné, 1758) (Acuña-Retamar et al. 2009, Botto-Mahan et al. 2009). Estos resultados se obtuvieron mediante el uso de técnicas moleculares (región de micirculos de *T. cruzi*) aplicadas en muestras de sangre de roedores silvestres (*P. darwini*, *O. degus*, *Abrothrix* sp. y *T. elegans*) recolectadas durante dos períodos (1999-2000 y 2005-2006) en Coquimbo, Chile. Se propuso que los altos niveles de infección reportados para el periodo de 1999-2000, fueron resultado de la influencia del fenómeno climático ENSO (El Niño-Southern Oscillation), ocurrido en 1997-1998, el cual aparentemente afectó el ciclo silvestre de transmisión de *T. cruzi* en regiones semiáridas. Se ha reportado que durante eventos de El Niño, aumenta la población de mamíferos y vectores y que además se amplía la distribución geográfica de ambos. Por lo tanto, esto generaría mayor disponibilidad de huéspedes potenciales para los vectores (Botto-Mahan et al. 2010).

En áreas rurales de Santiago, Galupo et al. (2009), también realizaron estudios para conocer los reservorios silvestres infectados con *T. cruzi* (*O. degus*, *P. darwini*, *Rattus rattus* Linné, 1758). La prevalencia de la infección (17.6 %), entre las especies de roedores estudiadas indica que los especímenes silvestres de *T. infestans*, permiten que se mantenga el ciclo de infección con los animales silvestres de esta zona y en el peridomicilio.

Entre los estudios serológicos más antiguos desarrollados en los sectores rurales de la región de Arica y Parinacota y Tarapacá, se identificó la infección en animales domésticos en peridomicilio y domicilio, entre estos: cuatro de 203 perros analizados fueron positivos, 15 de 140 gatos, de los conejos incluidos en el estudio solo uno de 182 y de las ovejas siete de 161 (Martínez et al. 1983). Posteriormente, otro estudio realizado en el altiplano chileno (regiones de Arica y Parinacota y Tarapacá), muestran que de los animales domésticos, solo un perro de 10 fue positivo, de las cabras cuatro de 41 fueron positivas y de las ovejas tres de 80 (Villarroel et al. 1991). Es importante señalar la necesidad de utilizar técnicas complementarias para el diagnóstico, así como también el hecho de ampliar el número de ejemplares muestreados para corroborar los resultados obtenidos y verificar la presencia de falsos negativos.

En general, *M. spinolai* se alimenta de múltiples huéspedes durante el día (Schenone et al. 1980, Schofield et al. 1982, Sagua 1983<sup>3</sup>). De acuerdo a esto, en el sector de Guanera Culave, región de Arica y Parinacota, los roedores y mamíferos marinos (Carvajal et al. 2007), actuarían como reservorios y tendrían un importante rol en el mantenimiento de la infección. Se reportó también que durante las observaciones en Guanera Culave, *M. spinolai* prefirió alimentarse principalmente de aves marinas (78 %), mamíferos marinos (14 %) y lagartijas (7 %) (Sagua et al. 2000). A pesar de que los reptiles, anfibios y aves tienen un rol

<sup>3</sup> SAGUA H (1983) Reduvidos de Chile y tripanosomiasis americana: *Triatoma infestans* Klug, 1834 y *Triatoma spinolai* Porter, 1934. IX Congreso Latinoamericano de Zoología, Resúmenes de las Comunicaciones Científicas, Arequipa, Perú.

importante como alimento de los vectores, son refractarios a la infección y aún no está claro si esta situación es benéfica en su totalidad, puesto que a pesar de que reduce la tasa global de infección en el vector, también ocurre que la población de estos vectores puede aumentar debido a la disponibilidad de alimento. Por otra parte, estas vinchucas también se encuentran próximas a otros mamíferos reservorios o pueden llegar a otros sectores habitados por humanos, por dispersión pasiva mediada por las aves (WHO 2002).

Cabe señalar que el mencionado patrón epidemiológico de *T. cruzi* en la actualidad revela que la transmisión primitiva se restringió a los ambientes silvestres, donde los insectos vectores se alimentaban de pequeños mamíferos en extensas áreas de Sudamérica sin que el hombre interviniera en el ciclo natural, de tal forma de que existía un equilibrio entre las especies como resultado de un largo período de adaptación (Araújo et al. 2008).

Este ciclo silvestre en los estudios modernos de las regiones costeras del norte de Chile, tiene lugar entre *M. spinolai*, *M. gajardoi*, quienes viven entre las rocas de la costa, y los mamíferos de la zona. Además es importante destacar que los registros arqueológicos muestran que las poblaciones ancestrales de las costas del norte de Chile se alimentaban de lobos marinos y otros mamíferos (Arriaza & Standen 2008). Tales poblaciones no tenían conocimiento del peligro de manipular o consumir sangre contaminada, por lo cual no se descarta la posibilidad de que la sangre de estos animales marinos haya sido ingerida.

Considerando que las formas parasitarias tripomastigotes estarían circulando en la sangre del animal, estos podrían haber sido ingeridos e infectado a los individuos. Además, es posible que las poblaciones costeras tempranas, pudieran infectarse a través de la manipulación de carne y sangre de animales infectados en contacto con lesiones en la piel, situación postulada para poblaciones actuales (WHO 2002, Wolfe 2009). Debemos recordar que los miembros de la Cultura Chinchorro manipulaban intensiva y extensivamente los cuerpos de sus muertos durante el proceso de momificación artificial. Si el difunto estaba

infectado con *T. cruzi*, entonces los preparadores fúnebres corrían el riesgo de infectarse.

#### *Evidencias bioarqueológicas de la enfermedad de Chagas*

Las zonas desérticas del norte de Chile con sus condiciones ambientales constantes han permitido realizar estudios bioarqueológicos específicos en el material preservado. La aridez de los suelos y la alta salinidad han contribuido no solo en la preservación externa de restos humanos momificados, sino que también en la conservación de los parásitos que afectaron a las antiguas poblaciones (Rothhammer et al. 1985, Aufderheide et al. 2004, Pruvost et al. 2007).

En el material bioarqueológico humano del norte de Chile se han desarrollado diversos estudios interdisciplinarios en los cuales se han aplicado distintas técnicas de laboratorio para identificar evidencias sobre la enfermedad de Chagas. Se identificó la presencia de megacolon y cardiomegalia, patologías asociadas a esta enfermedad fueron identificadas en nueve de 22 momias prehispánicas (ca. 2420-1350 A.P.) de la Quebrada de Tarapacá (Rothhammer et al. 1985). A partir de tal hallazgo, se han desarrollado una serie de estudios en restos humanos precolombinos de Sudamérica, tratando de identificar la infección por *T. cruzi*.

Es así que, mediante inmunofluorescencia, Fornaciari et al. (1992) identifican *T. cruzi* en una momia del período Inca, hallada en Cuzco, Perú. Posteriormente, con el avance de la tecnología y las técnicas de diagnóstico aplicadas a material antiguo, se consigue confirmar la presencia del parásito por PCR (reacción en cadena de la polimerasa), siendo posible identificar la infección parasitaria en siete de 27 muestras de corazón y en cuatro muestras de esófago de momias Chinchorro (ca. 4000 A.P.) (Guhl et al. 1999). Posteriormente, utilizando las mismas regiones genéticas (minicírculo región constante 330 pares de bases) descritas por Guhl et al. (1999), Ferreira et al. (2000) analizan material arqueológico (ca. 2000-550 A.P.) procedente de San Pedro de Atacama y consiguen identificar la presencia de *T. cruzi* en cuatro de seis momias. Más tarde,

Aufderheide et al. (2004), analizan 283 cuerpos momificados de 9000-450 A.P., procedentes de la costa y valles bajos del norte de Chile y sur del Perú. En el 41 % de las muestras analizadas se consigue determinar la infección por *T. cruzi* (a través de PCR e hibridación). Este es uno de los trabajos más significativos que aporta a la discusión del origen y demuestra una antigüedad de 9000 años de la infección por *T. cruzi* en las poblaciones costeras del norte de Chile. Además menciona que la infección por *T. cruzi* tuvo lugar en diferentes momentos de la historia del hombre en América y que esta posiblemente se propició a causa de los patrones de ocupación y estilos de vida que permitieron la aproximación del vector hacia los humanos.

Por otra parte, el avance de las técnicas de laboratorio para diagnóstico en material bioarqueológico, permitió que posteriormente se identificara el subtipo de *T. cruzi* que infectó a poblaciones de cazadores y recolectores de Brasil. Fernandes et al. (2008) identifican la presencia del parásito mediante análisis molecular de la región minixon, identificándose el subtipo TCI en una momia del Valle de Peruaçu en Minas Gerais, Brasil, que además presentaba evidencias de megacolon (560 ± 40 A.P.). Lima et al. (2008), también consiguen identificar el subtipo TCI en una momia de 7000-4500 A.P. de la misma región.

Todos los trabajos descritos demuestran que la infección por este parásito tuvo lugar en diferentes regiones de Sudamérica y es mucho más antigua de lo tradicionalmente postulado (Fernandes et al. 2008, Lima et al. 2008). Por otra parte, los hallazgos paleoparasitológicos indican que el ciclo biológico de la enfermedad, ya se encontraba hace miles de años establecido y ampliamente disperso por el continente americano.

#### *Hipótesis sobre la antigüedad de la infección por T. cruzi en América*

Existen varias hipótesis sobre el origen y antigüedad de la tripanosomiasis americana. La más aceptada sugiere que la infección por este parásito se habría originado durante la colonización europea, debido a la construcción de viviendas que favoreció la dispersión de los vectores y su posterior domiciliación. Otra

hipótesis indica que la infección habría tenido lugar durante la sedentarización de poblaciones ancestrales, durante la domesticación de plantas y animales, por el almacenaje de semillas y otros alimentos dentro o alrededor de las viviendas, lo cual habría propiciado la aproximación del vector a las viviendas. Esto produce que el vector encuentre un nuevo hábitat con gran disponibilidad de alimento, logrando domiciliarse más rápidamente. Los últimos estudios en material bioarqueológico, confirman la hipótesis de que esta infección ya existía mucho antes de la sedentarización y colonización europea (Rothhammer et al. 1985, Reinhard et al. 2003, Aufderheide et al. 2004).

Los cuyes (*Cavia* sp. Pallas, 1766), pequeños roedores silvestres identificados con la vida y costumbres indígenas de los Andes, son importantes por su uso en rituales mágico-religiosos ancestrales y además fueron e inclusive aún son parte de la dieta de estas poblaciones. Según los análisis genéticos, fueron domesticados hace aproximadamente 8000 años en las actuales regiones de Bolivia y Perú (Spotorno et al. 2004). Se ha sugerido que este animal, que hoy es reservorio de *T. cruzi*, participó antiguamente en su ciclo parasitario, ya que en el momento de su domesticación, pudo atraer a las vinchucas silvestres, naturalmente infectadas, hacia los asentamientos humanos.

La domesticación de los cuyes (*Cavia* sp.) en el norte de Chile se remonta, según los registros arqueológicos al período Arcaico de Tiliviche (ca. 6710-3780 A.P.), momento en el que los cuyes eran comunes en las comunidades agrocerámicas de la quebrada de Tiliviche. Su domesticación e introducción como alimento, modificó la dieta exclusivamente costeña y es posible también que haya sido consumido durante periodos de crisis de recursos, recurrentes tanto en el litoral como en los oasis interiores (Núñez 1986).

Aparte de los roedores silvestres y los domesticados, de los que se alimentan los vectores, en la costa del Pacífico del norte de Chile se registran las primeras evidencias de ocupación temprana con asentamientos humanos y viviendas, específicamente en la pampa de Acha, a unos 6 km de la costa de Arica (Muñoz & Chacama 1993). En el

mencionado lugar fueron halladas una veintena de chozas que evidencian la economía mixta de la población con productos tanto del valle como de la costa. El almacenaje de plantas y recursos marinos durante los diferentes estadios y períodos culturales, habría atraído a los animales silvestres y por ende a los vectores infectados, generando un lugar propicio para la propagación de *T. cruzi* y la consecuente infección de la población (Aufderheide et al. 2004).

*Zooarqueología, evidencia de posibles reservorios en el norte de Chile*

En el norte de Chile, las evidencias sobre asentamientos humanos y fauna incluyen varias especies de mamíferos de las familias Camelidae, Cervidae y Canidae (Jackson et al. 2004). A pesar de que los hallazgos más antiguos se remontan a finales del Pleistoceno y se refieren en muchos casos a fauna extinta, hallazgos de los grandes grupos de algunos de los animales citados se repiten en períodos más tardíos. Por ejemplo, en el Arcaico Temprano y en períodos posteriores es común hallar restos óseos de camélidos, cánidos, vizcachas y roedores menores que en muchos casos no han sido identificados taxonómicamente (Vilches & Saavedra 1994<sup>4</sup>).

Núñez & Hall (1982), encontraron durante los análisis de coprolitos de Tiliviche (aproximadamente 6800 A.P.) en el norte de Chile, restos óseos de camélidos y pelos de *Lama guanicoe* Müller, 1776. Posteriormente, Cases et al. (2008) reportan la identificación del roedor *Phyllotis* sp. (Spotorno & Walker, 1979) en el desierto de Atacama. Estos ejemplos citados, muestran la presencia de roedores durante la prehistoria regional, sin embargo son pocos los trabajos que reportan hallazgos de animales del área y mucho menos los especializados en zooarqueología, por lo que para delinear un perfil sobre especies de roedores presentes en la zona y su participación como reservorios de la infección

en los paleoambientes silvestres del norte de Chile, deben incluirse en posteriores estudios paleoparasitológicos, restos zooarqueológicos de estas zonas altamente endémicas de la enfermedad de Chagas.

CONSIDERACIONES FINALES

Los hallazgos de infección por *T. cruzi* mediante técnicas serológicas y moleculares realizadas en momias de hace siete mil años en Brasil y de hasta nueve mil años de antigüedad en el norte de Chile, no solo revelaron que la infección por este parásito antecede a la colonización europea sino que ya estaba dispersa por todo el continente americano. Sin embargo, para el caso del norte de Chile, la presencia de la infección y de la enfermedad de Chagas en humanos tuvo una gran relevancia, como se ha reportado en los diversos casos de patologías asociadas a fases crónicas de la enfermedad (Rothhammer et al. 1985), además de la identificación más reciente de la presencia de *T. cruzi*, en diferentes tejidos momificados, procedentes también del norte de Chile (Aufderheide et al. 2004).

La acumulación de los estudios paleoparasitológicos amerita un análisis crítico en relación a la antigüedad de la enfermedad de Chagas en el norte de Chile y las consecuencias en la salud de las poblaciones asentadas en ambientes costeros y de valles. Los vectores infectados presentes en esta región geográfica, los animales que participaron en el ciclo silvestre (mamíferos marinos, aves y roedores de la zona), la proximidad del hombre a estos ciclos silvestres y los diversos modos de vida, incluyendo la predilección por ocupar de ciertos espacios productivos o de recolección para la subsistencia, debieron propiciar la adquisición, transmisión y permanencia de esta parasitosis. Todos los factores citados deben ser estudiados de forma que contribuyan en la reconstrucción de la historia de la enfermedad y la evolución de la misma. Por otra parte, consideramos de gran importancia la inclusión de estudios que aporten información zooarqueológica ya que esto permitiría identificar la fauna que pudo estar asociada a la infección por *T. cruzi*.

<sup>4</sup> VILCHES F & M SAAVEDRA (1994) Arcaico temprano en los Andes de Chile central. Actas del 2° Taller de Arqueología de Chile Central 15 pp. (en línea) URL: <http://www.arqueologia.cl/arqueologia.htm> (accedido: Junio 20, 2009).

Hasta hoy los datos apuntan a la aparición y desaparición cíclica de la enfermedad de Chagas (Araújo et al. 2009), sin embargo futuros estudios paleoparasitológicos en restos humanos y de animales en distintas regiones de América permitirán delinear el perfil epidemiológico de esta enfermedad en la América precolombina.

## LITERATURA CITADA

- ACUÑA-RETAMAR M, C BOTTO-MAHAN, M CANALS, J CORREA & PE CATTAN (2009) Comparative population dynamics of the bug *Mepraia spinolai*, a sylvatic vector of Chagas disease, in different hosts. *Medical and Veterinary Entomology* 23: 106-110.
- APT W, I HEITMANN, M JERCIC, L JOFRÉ, P MUÑOZ et al. (2008) Guías clínicas de la enfermedad de Chagas. Parte I. Introducción y epidemiología. *Revista Chilena de Infectología* 25: 189-193.
- ARAÚJO A, K REINHARD & LF FERREIRA (2008) Parasite findings in archeological remains: Diagnosis and interpretation. *Quaternary International, Neotropical Zooarchaeology and Taphonomy* 180: 17-21.
- ARAÚJO A, AM JANSEN, K REINHARD & LF FERREIRA (2009) Paleoparasitology of Chagas disease - A review. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 104: 9-16.
- ARRIAZA B (2003) Cultura Chinchorro: Las momias más antiguas del mundo. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- ARRIAZA B & V STANDEN (2008) Bioarqueología. Historia biocultural de los antiguos pobladores del extremo norte de Chile. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- AUFDERHEIDE A, W SALO, M MADDEN, J STREITZ, J BUIKSTRA et al. (2004) A 9000 year record of Chagas disease. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 2034-2039.
- AUFDERHEIDE A, W SALO, M MADDEN, J STREITZ, K DITTMAR et al. (2005) Aspects of ingestion transmission of chagas disease identified in mummies and their coprolites. *Chungara, Revista de Antropología Chilena* 37: 85-90.
- BACIGALUPO A, J SEGURA, A GARCÍA, J HIDALGO, S GALUPPO et al. (2006) First finding of Chagas disease vectors associated with wild bushes in the Metropolitan region of Chile. *Revista Médica de Chile* 134: 1230-1236.
- BASTOS OM, A ARAÚJO, LF FERREIRA, A SANTORO, P WINCKER et al. (1996) Experimental paleoparasitology identification of *Trypanosoma cruzi* in desiccated mouse tissue. *Paleopathology Newsletter* 94: 5-8.
- BOTTO-MAHAN C, S ORTIZ, M ROZAS, PE CATTAN & A SOLARI (2005) DNA evidence of *Trypanosoma cruzi* in the Chilean wild vector *Mepraia spinolai* (Hemiptera: Reduviidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 100: 237-239.
- BOTTO-MAHAN C, M ACUÑA-RETAMAR, R CAMPOS, PE CATTAN & A SOLARI (2009) Short report: European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) are naturally infected with different *Trypanosoma cruzi* genotypes. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 80: 944-946.
- BOTTO-MAHAN C, R CAMPOS, M ACUÑA-RETAMAR, X CORONADO, PE CATTAN et al. (2010) Short communication. Temporal variation of *Trypanosoma cruzi* infection in native mammals in Chile. *Vector-borne and Zoonotic Diseases* 10: 317-319.
- BRENER Z (1997) *Trypanosoma cruzi*: Morfología e ciclo evolutivo. En: Dias JCP & JR Coura (eds) *Clínica e terapêutica da doença de Chagas; uma abordagem prática para o clínico general*: 25-31. Editora Fiocruz, Rio de Janeiro, Brazil.
- BRIONES MR, RP SOUTO, BS STOLF & B ZINGALES (1999) The evolution of two *Trypanosoma cruzi* subgroups inferred from rRNA genes can be correlated with the interchange of american mammalian faunas in the Cenozoic and has implications to pathogenicity and host specificity. *Molecular and Biochemical Parasitology* 104: 219-232.
- CANALS M, M EHRENFELD & PE CATTAN (2000) Situación de *Mepraia spinolai*, vector silvestre de la enfermedad de Chagas en Chile, en relación con otros vectores desde la perspectiva de sus fuentes de alimentación. *Revista Médica de Chile* 128: 1108-1112.
- CANALS M, R BUSTAMANTE, M EHRENFELD & PE CATTAN (1999a) Assessing the impact of disease vectors on animal populations. *Acta Biotheoretica* 46: 337-345.
- CANALS M, R SOLÍS, C TAPIA, M EHRENFELD & PE CATTAN (1999b) Comparison of some behavioral and physiological feeding parameters of *Triatoma infestans* Klug, 1834 and *Mepraia spinolai* Porter, 1934, vectors of Chagas disease in Chile. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 94: 687-692.
- CANALS M, M EHRENFELD, R SOLÍS, L CUZAT, A PINOCHET et al. (1998) Biología comparada de *Mepraia spinolai* en condiciones de laboratorio y terreno: Cinco años de estudio. *Parasitología al Día* 22: 72-78.
- CANALS M, L CRUZAT, M MOLINA, A FERREIRA & PE CATTAN (2001) Blood host sources of *Mepraia spinolai* (Hemiptera: Reduviidae), wild vector of Chagas disease in Chile. *Journal of Medical Entomology* 38: 303-307.
- CARVAJAL A, J ORELLANA, W WIGANT, C BÓRQUEZ & I LOBATO (2007) Prevalencia de triatomínicos infectados con *Trypanosoma cruzi* en litoral de la ciudad de Arica. *Parasitología Latinoamericana* 62: 118-121.
- CARCAVALLO RU & A MARTÍNEZ (1972) Life cycles of some species of *Triatoma* (Hemiptera: Reduviidae). *The Canadian Entomologist* 104: 699-704.
- CARCAVALLO RU & A MARTÍNEZ (1985) Biología, ecología y distribución geográfica de los triatomínicos americanos. En: Carcavallo RU, JE Rabinovich & RJ Tonn (eds) *Factores biológicos y ecológicos en la enfermedad de Chagas*: 149-208. Centro Panamericano de Ecología Humana y Salud OPS/OMS, Buenos Aires, Argentina.
- CASES B, C REES, G PIMENTEL, R LABARCA & D LEIVA (2008) Sugerencias desde un contexto

- funerario en un "espacio vacío" del desierto de Atacama. Boletín del Museo Chileno de Arte Precolombino 13: 51-70.
- CATTAN PE, A PINOCHET, C BOTTO-MAHAN, MI ACUÑA & M CANALS (2002) Abundance of *Mepraia spinolai* in a periurban zone of Chile. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 97: 285-287.
- DEANE M, H LENZI & AM JANSEN (1984) *Trypanosoma cruzi*: Vertebrate and invertebrate cycles in the same mammal host, the opossum *Didelphis marsupialis*. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 79: 513-515.
- DIOTAIUT L, AS PEREIRA, CF LOIOLA, AJ FERNANDES, CJ SCHOFIELD et al. (1995) Interrelation of sylvatic and domestic transmission of *Trypanosoma cruzi* in areas with and without domestic vectorial transmission in Minas Gerais, Brazil. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 90: 443-448.
- FERNANDES A, A INÍGUEZ, V LIMA, S MENDONÇA DE SOUZA, L FERREIRA et al. (2008) Pre-Columbian Chagas disease in Brazil: *Trypanosoma cruzi* I in the archaeological remains of a human in Peruçu Valley, Minas Gerais, Brazil. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 103: 514-516.
- FERREIRA LF, C BRITTO, MA CARDOSO, O FERNANDES, K REINHARD et al. (2000) Paleoparasitology of Chagas disease revealed by infected tissues from Chilean mummies. Acta Tropica 75: 79-84.
- FORNACIARI C, M CASTAGNA, P VIACAVAL, A TOGNETTI, G BEVILACQUA et al. (1992) Chagas' disease in Peruvian Inca mummy. The Lancet 339: 128-129.
- FRÍAS DA, AA HENRY & CR GONZÁLEZ (1998) *Mepraia gajardo*: A new species of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) from Chile and its comparison with *Mepraia spinolai*. Revista Chilena de Historia Natural 71: 177-188.
- GAUNT M & M MILES (2000) The ecotopes and evolution of Triatomine bugs (Triatominae) and their associated Trypanosomes. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 95: 557-565.
- GALUPO S, A BACIGALUPO, A GARCÍA, S ORTÍZ, X CORONADO et al. (2009) Predominance of *Trypanosoma cruzi* genotypes in two reservoirs infected by sylvatic *Triatoma infestans* of an endemic area of Chile. Acta Tropica 111: 90-93.
- GUHL F, C JARAMILLO, GA VALLEJO, R YOCKTENG, F CÁRDENAS et al. (1999) Isolation of *Trypanosoma cruzi* DNA in 4000 year old mummified tissue from north Chile. American Journal of Physical Anthropology 108: 401-407.
- JACKSON D, C MÉNDEZ & P DE SOUZA (2004) Poblamiento paleoindio en el norte-centro de Chile: Evidencias, problemas y perspectivas de estudio. Complutum 15: 165-176.
- JIMÉNEZ L & M LORCA (1990) Trypanosomiasis americana en vertebrados silvestres y su relación con el vector *Triatoma spinolai*. Archivos de Medicina Veterinaria 22: 179-183.
- LENT H & P WYGODZINSKY (1979) Revision of the triatominae (Hemiptera: Reduviidae) and their significance as vectors of Chagas disease. Bulletin of the American Museum of Natural History 163: 130-520.
- LENT H, J JURBERG & C GALVÃO (1994) Revalidação de gênero *Mepraia* Mazza, Gajardo and Jorg, 1940 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 89: 347-352.
- LEVINE ND, J COORLIS, F COX, G DEROUX, J GRAIN et al. (1980) A newly revised classification of the Protozoa. The Journal of Protozoology 27: 37-58.
- LIMA V, A INÍGUEZ, K OTSUKI, LF FERREIRA, A ARAÚJO et al. (2008) Chagas disease in ancient hunter gatherer population, Brazil. Emerging Infectious Diseases 14: 1001-1002.
- MARTÍNEZ R, C AHUMADA, M CONTRERAS, F VILLARROEL, A ROJAS et al. (1983) Enfermedad de Chagas en Chile. Sectores rurales. Infestación triatomínea domiciliar e infección por *Trypanosoma cruzi* del vector y mamíferos de la I Región (1982-1983). Boletín Chileno de Parasitología 38: 70-72.
- MCKEEVER S, GW GORMAN & L NORMAN (1958) Occurrence of a *Trypanosoma cruzi*-like organism in some mammals from southwestern Georgia and northwestern Florida. The Journal of Parasitology 44: 583-587.
- MONCAYO A & A SILVEIRA (2009) Current epidemiological trends for Chagas disease in Latin America and future challenges in epidemiology, surveillance and health policy. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 104: 17-30.
- MUÑOZ I & J CHACAMA (1993) Patrón de asentamiento y cronología de Acha-2. En: Muñoz I, B Arriaza & A Aufderheide (eds) Acha - 2 y los orígenes del poblamiento humano en Arica: 15-20. Ediciones Universidad de Tarapacá, Arica, Chile.
- NEIVA A & H LENT (1941) Sinopsis dos triatomíneos. Revista Entomologia 12: 62-92.
- NOIREAU F, A CARBAJAL-DE LA FUENTE, C LOPES & L DIOTAIUTI (2005) Some considerations about the ecology of Triatominae. Anais da Academia Brasileira de Ciências 77: 431-436.
- NUÑEZ L (1986) Evidencias arcaicas de maíces y cuyes en Tiliviche: Hacia el semisedentarismo en el litoral fértil y quebradas del norte de Chile. Chungará 16-17: 25-47.
- NUÑEZ L & H HALL (1982) Análisis de dieta y movilidad en un campamento arcaico del norte de Chile. Chungará 3: 91-113.
- ÓRDENES H, EHRENFELD M, PE CATTAN & M CANALS (1996) Infección tripano-triatomina de *Triatoma spinolai* en una zona de riesgo epidemiológico. Revista Médica de Chile 124: 1053-1057.
- PINTO J (2006) Notas sobre o *Trypanosoma cruzi* e suas características bio-ecológicas, como agente de enfermidades transmitidas por alimentos. Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical 39: 370-375.
- PRUVOST M, R SCHWARZ, VB CORREIA, S CHAMPLLOT, S BRAGUIER et al. (2007) Freshly excavated fossil bones are best for amplification of ancient DNA. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 104: 739-744.
- RED DE SOCIEDADES CIENTÍFICAS DE VENEZUELA (2009) Enfermedad de Chagas, a 100 años de su descripción y descubrimiento del *Trypanosoma cruzi*. Noticias Epidemiológicas N° 2. Observatorio Venezolano de Salud CENDES Centro de Estudios del Desarrollo, Universidad Central de Venezuela. 8 pp. (en línea) URL:

- <http://ovsalud.org/doc/Notiepi2.pdf> (accedido Diciembre 1, 2009).
- REINHARD K, TM FINK & J SKILES (2003) A case of megacolon in Rio Grande Valley as a possible case of Chagas disease. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98: 165-172.
- RODRÍGUEZ-MORALES A (2008) Chagas disease: An emerging food-borne entity? *Journal of Infection in Developing Countries* 2: 149-150.
- ROTHAMMER FA, M ALLISON, L NÚÑEZ, V STANDEN & B ARRIAZA (1985) Chagas disease in pre-Columbian South America. *American Journal of Physical Anthropology* 68: 495-498.
- ROZAS M, C BOTTO-MAHAN, X CORONADO, S ORTIZ, PE CATTAN et al. (2005) Short report: *Trypanosoma cruzi* infection in wild mammals from a Chagasic area of Chile. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 73: 517-519.
- SAGUA H, J ARAYA, J GONZÁLEZ & I NEIRA (2000) *Mepraia spinolai* in the southeastern Pacific Ocean coast (Chile) - First insular record and feeding pattern on the Pan de Azúcar Island. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 95: 167-170.
- SANTORO C & L NÚÑEZ (1987) Hunters of the dry puna and salt puna in the northern Chile. *Andean Past* 1: 57-110.
- SCHENONE H, F VILLARROEL, A ROJAS & E ALFARO (1980) Factores biológicos y ecológicos en la epidemiología de la enfermedad de Chagas en Chile. *Boletín Chileno de Parasitología* 35: 42-54.
- SCHOFIELD CJ (2000) *Trypanosoma cruzi*. The vector-parasite paradox. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 95: 535-544.
- SCHOFIELD CJ, W APT & MA MILES (1982) The ecology of Chagas disease in Chile. *Ecology of Disease* 1: 117-129.
- SHIKANAI-YASUDA M, C MARCONDES, A GUEDES, G SIQUEIRA, A BARONE et al. (1991) Possible oral transmission of acute Chagas disease in Brazil. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo* 33: 351-357.
- SPOTORNO AE & LI WALKER (1979) Analysis of chromosomal similarity according G-banding patterns in four Chilean species of *Phyllotis* (Rodentia, Cricetidae). *Archivos de Biología y Medicina Experimentales (Chile)* 12: 83-90.
- SPOTORNO A, J VALLADARES, J MARÍN & H ZEBALLOS (2004) Molecular diversity among domestic guinea-pigs (*Cavia porcellus*) and their close phylogenetic relationship with the andean wild species *Cavia tschudii*. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 243-250.
- STANDEN V, C SANTORO & B ARRIAZA (2004) Síntesis y propuestas para el período arcaico en la costa del extremo norte de Chile. *Chungará Revista de Antropología Chilena* 36: 201-212.
- VILLARROEL F, H SCHENONE, M CONTRERAS, A ROJAS & E HERNÁNDEZ (1991) Enfermedad de Chagas en el altiplano chileno. Aspectos epidemiológicos, parasitológicos y clínicos. *Boletín Chileno de Parasitología* 46: 61-69.
- WHO (1991) Control of Chagas disease. World Health Organization (WHO) Technical Report Series No. 811: 95. Geneva, Suiza.
- WHO (2002) Control of Chagas disease. Second report of the WHO expert committee. World Health Organization WHO Technical Report Series No. 905: 120. Geneva, Suiza.
- WOLFE N (2009) Na natureza selvagem. *Scientific American Brasil* 84: 72-77.
- YOSHIDA N (2008) *Trypanosoma cruzi* infection by oral route. How the interplay between parasite and host components modulates infectivity. *Parasitology International* 57: 105-109.

Editor Asociado: Mario George-Nascimento

Recibido el 11 de diciembre de 2009; aceptado el 19 de agosto de 2010

