

Mônica Vieira de Souza

Paleoparasitologia da infecção por oxiurídeos, com ênfase em *Enterobius vermicularis* (Linnaeus 1758)

Rio de Janeiro

2017



Mônica Vieira de Souza

Paleoparasitologia da infecção por oxiurídeos, com ênfase em *Enterobius vermicularis* (Linnaeus 1758)

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Epidemiologia em Saúde Pública da Escola Nacional de Saúde Pública Sérgio Arouca, na Fundação Oswaldo Cruz, como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Ciências.

Orientadora: Prof.^a Dra. Alena Mayo Iñiguez

Rio de Janeiro

2017

Catlogação na fonte
Fundação Oswaldo Cruz
Instituto de Comunicação e Informação Científica e Tecnológica em Saúde
Biblioteca de Saúde Pública

S729p Souza, Mônica Vieira de.
Paleoparasitologia da infecção por oxiurídeos, com ênfase em *Enterobius vermicularis* (Linnaeus 1758) / Mônica Vieira de Souza. -- 2017.
172 f. ; il. color. ; mapas ; tab.

Orientadora: Alena Mayo Iñiguez.
Tese (doutorado) – Fundação Oswaldo Cruz, Escola Nacional de Saúde Pública Sergio Arouca, Rio de Janeiro, 2017.

1. Oxyuroidea. 2. Parasitologia. 3. Paleopatologia.
4. Enterobius. 5. Roedores. 6. Fezes - parasitologia.
7. Oxyurida. 8. Kerodon rupestris. 9. Coprólitos. I. Título.

CDD – 22.ed. – 616.96

Mônica Vieira de Souza

Paleoparasitologia da infecção por oxiurídeos, com ênfase em *Enterobius vermicularis* (Linnaeus 1758)

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Epidemiologia em Saúde Pública da Escola Nacional de Saúde Pública Sérgio Arouca, na Fundação Oswaldo Cruz, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências.

Aprovada em 18/12/2017

Banca Examinadora

Prof. Dr. José Roberto Machado e Silva

Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Faculdade de Ciências Médicas

Prof. Dr. Paulo Roberto Gomes Seda

Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Departamento de História

Prof. Dr. Arnaldo Maldonado Júnior

Fundação Oswaldo Cruz, Instituto Oswaldo Cruz

Prof.^a Dra. Luciana Sianto

Fundação Oswaldo Cruz, Escola Nacional de Saúde Pública Sérgio Arouca

Prof.^a Dra. Alena Mayo Iñiguez (Orientadora)

Fundação Oswaldo Cruz, Instituto Oswaldo Cruz

Rio de Janeiro

2017

A Adauto Araújo (*in memoriam*) por sua sabedoria e eterno carinho

Aos meus pais, Carlos e Fátima, meus amores

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todos que de uma forma ou de outra possibilitaram a conclusão do meu doutorado. Em especial, gostaria de expressar a minha gratidão

À minha querida orientadora Dra. Alena Mayo Iñiguez por me receber com tanto carinho na metade desta tese, pela amizade, confiança, por conduzir o projeto com a França elaborado por Aduino, pelas incontáveis contribuições durante a realização da mesma e com os artigos dela resultantes. Só tenho a agradecer.

Ao meu sempre orientador Dr. Aduino Araújo (*in memoriam*) por me acolher desde a graduação em seu laboratório, pelo incentivo à pesquisa, pela convivência, por idealizar o projeto em colaboração com a França que possibilitou a realização de um sonho, por ser meu exemplo a ser seguido.

Ao Dr. Jean Pierre Hugot, pela disponibilidade e paciência em me ensinar sobre o fantástico mundo dos oxiurídeos, pelo carinho com que me recebeu em Paris para o doutorado sanduíche no Muséum National d'Histoire Naturelle, por ser tão gentil.

Ao Dr. Matthieu Le Bailly, pela gentileza com que me recebeu em seu laboratório, por permitir que eu aprendesse ainda mais sobre os ovos encontrados em Paleoparasitologia na Europa.

Ao Dr. Sérgio Chaves, por me receber no laboratório de Palinologia, por disponibilizar as amostras de mocó para análise, e por todo o apoio e carinho.

À Dra. Luciana Sianto, por sempre acreditar e confiar em mim desde a graduação, pela paciência, por me ajudar a crescer como profissional, e por torcer por mim.

Às meninas do laboratório de Paleogenética, Lucélia, Ludmila e Lorryne, pelo apoio científico. À amiga que o doutorado sanduíche me deu, Mélanie, por todo o suporte no Muséum e fora dele, pelo apoio afetivo e também linguístico. Agradeço também a Dhikra, Soraya, Cissé, Amandine, Elisabeth, Brice, e tantos outros que me acolheram nessa jornada.

Aos queridos amigos Giselle e Paulo, pela amizade e por sempre torcerem por mim em todos os setores da vida.

Aos mais que amigos: Juliana, Bruna, Victor, Priscilla e Andressa, pela amizade, companheirismo, pelas risadas fáceis, por sempre me incentivarem a fazer o meu melhor, por estarem ao meu lado nos momentos mais difíceis, por serem tão especiais.

À minha família: meus pais, Carlos e Fátima, minha irmã Monique, e meu cunhado Wellington, por aceitarem minhas ausências, pelo amor incondicional, por sempre me apoiarem e torcerem por mim, e sem os quais não seria possível a concretização desta conquista.

À todos que me ensinaram, colaboraram e ajudaram durante todo esse tempo, muito obrigada!

“E uma das coisas que aprendi é que se deve viver apesar de. Apesar de, se deve comer. Apesar de, se deve amar. Apesar de, se deve morrer. Inclusive muitas vezes é o próprio apesar de que nos empurra para frente. Foi o apesar de que me deu uma angústia que insatisfeita foi criadora de minha própria vida.”

Clarice Lispector

“On se demande parfois si la vie a un sens et puis on rencontre des êtres qui donnent un sens à la vie.”

Brassai

RESUMO

Oxiurídeos são parasitos de invertebrados e vertebrados do Velho e Novo Mundo, comuns em mamíferos, aves, répteis e anfíbios. Possuem ciclo biológico direto, com alta especificidade ao hospedeiro, e estudos cladísticos forneceram evidências de que há relação coevolutiva entre oxiurídeos e primatas. Investigações paleoparasitológicas revelaram que as taxas de prevalência e a riqueza de parasitos intestinais variaram nas populações pré-históricas das Américas, de acordo com as estratégias de subsistência adotada para cada região geográfica. *Enterobius vermicularis*, o oxiurídeo de humanos, é um exemplo de como mudanças culturais podem modificar a relação parasito-hospedeiro. São os helmintos intestinais de humanos com datações mais antigas, 10.000 anos AP, com origem no continente africano. Nesse contexto, buscou-se estudar a Paleoepidemiologia e a Paleoparasitologia de representantes da Família Oxyuridae em humanos e outros animais, para investigar as hipóteses sobre a modulação diacrônica e ecológica da dinâmica da infecção, assim como pelas transições culturais em populações humanas do passado. A tese está no formato “coletânea”, composta de 3 artigos científicos.

No primeiro manuscrito, realizou-se uma revisão sistemática de estudos paleoparasitológicos do *E. vermicularis*, a fim de determinar a tendência da frequência e riqueza dos parasitos intestinais em diferentes períodos culturais da população humana do passado. Essa revisão demonstrou um potencial em fornecer informações culturais, ecológicas, e epidemiológicas dessa parasitose no passado. Pode-se observar os fatores marcantes que influenciam na preservação de *E. vermicularis* em coprólitos do Novo Mundo, distintos dos fatores encontrados no Velho Mundo.

No segundo manuscrito analisou-se coprólitos do sítio Lluta 57, do vale do Lluta, Chile, que apresenta cronologia de transição pré-Inca até o período pré-contato hispânico, o que possibilitou reavaliar o impacto da expansão Inca, obtendo um cenário da dinâmica parasitária das infecções nessa região. Foram recuperadas formas evolutivas de quatro parasitos: *E. vermicularis*, *Trichostrongylus* sp., *Trichuris* sp. e *Eimeria macusaniensis*. A frequência, diversidade e número de ovos/cistos de parasitos por amostra aumentaram cronologicamente. *Trichostrongylus* sp. e *E. macusaniensis* foram registrados na região pela primeira vez. A infecção por *E. vermicularis*, ausente no período pré-Inca, estava presente no período Inca em caráter de hiper-infecção. A presença de *E. macusaniensis* provavelmente está relacionada à exploração de lhamas, utilizadas para alimentação, transporte e ofertas de sacrifício. O estudo mostrou que a expansão Inca influenciou as relações parasito-hospedeiro-ambiente no Vale do Lluta.

No terceiro manuscrito buscou-se investigar representantes da família Oxyuridae no hospedeiro animal, modelo roedor *Kerodon rupestris*, para avaliar a diversidade e cronologia da infecção por meio de análise parasitológica e revisão sistemática. Foram analisadas amostras de fezes de *K. rupestris* de 10 localidades do semiárido brasileiro. Seis sítios foram positivos para três taxa de parasitos gastrointestinais. Os resultados demonstraram alta ocorrência de *Trichuris* cf. *gracilis* em 9/10 localidades, e a identificação de um novo registro parasitário, *Helminthoxys* sp. (Oxyuridae). Um único cisto de coccídeo não identificado também foi encontrado. A revisão da literatura revelou que pelo menos 22 enteroparasitos foram identificados neste roedor, incluindo membros de Nematoda, Cestoda, Trematoda, Acanthocephala e Protozoa. Os dados cronológicos são consistentes em indicar *Trichuris* spp. e oxiurídeos como parte da fauna parasitária deste roedor.

Palavras-chave: Oxyuridae, Paleoparasitologia, *Enterobius vermicularis*, *Kerodon rupestris*

ABSTRACT

Oxyurids are parasites of invertebrates and vertebrates of the Old and New World, common in mammals, birds, reptiles and amphibians. They have a direct biological cycle, with high specificity to the host, and cladistic studies have provided evidence that there is a coevolutionary relationship between oxyuriids and primates. Paleoparasitological investigations revealed that the prevalence rates and richness of intestinal parasites varied in the prehistoric populations of the Americas, according to the subsistence strategies adopted for each geographic region. *Enterobius vermicularis*, the oxyurid of humans, is an example of how cultural changes can modify the parasite-host relationship. They are older human intestinal helminth found, with 10,000 years BP (Before Present), and it was originated in the African continent. In this context, we sought to study the Paleoepidemiology and Paleoparasitology of representatives of the Family Oxyuridae in humans and other animals, to investigate hypotheses about the diachronic and ecological modulation of the dynamics of infection, as well as cultural transitions in human populations in the past. The thesis is in the "collection" format, composed of 3 scientific articles.

In the first manuscript, a systematic review of paleoparasitological studies of *E. vermicularis* was carried out to determine the frequency and richness of intestinal parasites in different cultural periods of the human evolution in the past. The review demonstrated the potential to provide cultural, ecological, and epidemiological information on this parasite in the past. It can be observed the remarkable factors that influence the preservation of *E. vermicularis* eggs in New World coprolites, distinct from the factors found in the Old World.

In the second manuscript, coprolites of Lluta 57 site, Lluta Valley, Chile, were analyzed, showing a chronology of pre-Inca transition to the pre-Hispanic period, which made it possible to reassess the impact of Inca expansion in the parasite dynamics of infections in this region. Four parasites were recovered: *E. vermicularis*, *Trichostrongylus* sp., *Trichuris* sp. and *Eimeria macusaniensis*. The frequency, diversity and number of parasite eggs per sample increased chronologically. *Trichostrongylus* sp. and *E. macusaniensis* were recorded in the region for the first time. *Enterobius vermicularis* infection, absent in the pre-Inca period, was present as a hyperinfection during the Inca period. The presence of *E. macusaniensis* is probably related to the exploitation of llamas, used for food, transportation and sacrificial offerings. The study showed that Inca expansion influenced the parasite-host-environment relationships in the Lluta Valley.

In the third manuscript, we investigated representatives of the Oxyuridae family in animal host, rodent model *Kerodon rupestris*, to evaluate the diversity and chronology of the infection through parasitological analysis and systematic review. Faecal samples of *K. rupestris* collected in 10 localities from the Brazilian semiarid were analyzed. Six sites were positive for three taxons of gastrointestinal parasites. The results showed a high occurrence of *Trichuris* cf. *gracilis* and the identification of a new parasite record, *Helminthoxys* sp. (Oxyuridae). A single cyst of an unidentified coccidian was also found. The review revealed that at least 22 enteroparasites were identified in this rodent, including members from Nematoda, Cestoda, Trematoda, Acanthocephala and Protozoa. The chronological data are consistent in indicates *Trichuris* spp. and oxiurids as part of the parasitic fauna of this rodent.

Keywords: Oxyuridae, Paleoparasitology, *Enterobius vermicularis*, *Kerodon rupestris*

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Número de espécies de parasitos intestinais descrito em humanos, segundo Ashford (2003).....	13
Figura 2: Fatores que propiciaram a permanência, a perda ou a aquisição de novos parasitos pelos indivíduos de uma população.....	16
Figura 3: Árvore filogenética de oxiurídeos de primatas.....	23
Figura 4: Ciclo biológico de <i>Enterobius vermicularis</i>	28
Figura 5: Dinâmica de transmissão de <i>Enterobius vermicularis</i> na pré-história.....	33
Figura 6: A- <i>Kerodon rupestris</i> (mocó) no Parque Nacional Serra da Capivara; B-fezes de mocó coletadas no mesmo parque.....	54
Figura 7: Mapa de localização dos sítios arqueológicos estudados, Parque Nacional Serra da Capivara e entorno, Piauí, Brasil.....	59

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Oxiurídeos encontrados em roedores e lagomorfos da América do Sul, de hábitat silvestre.....	39
---	----

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AC	Antes de Cristo
AD	Ano Domini
AM	Amazonas
AP	Antes do Presente
CDC	Centers for Disease Control and Prevention
DF	Distrito Federal
ENSP	Escola Nacional de Saúde Pública Sérgio Arouca
EUA	Estados Unidos da América
FIOCRUZ	Fundação Oswaldo Cruz
FUMDHAM	Fundação Museu do Homem Americano
IOC	Instituto Oswaldo Cruz
LABTRIP	Laboratório de Tripanosomatídeos
MS	Mato Grosso do Sul
N	Número
PARNA	Parque Nacional
PE	Pernambuco
PI	Piauí
PR	Paraná
UTM	Universal Transverse Mercator, Sistema referencial de localização terrestre baseado em coordenadas métricas

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	12
1.1	PARASITOS E PALEOPARASITOLOGIA.....	12
1.2	ORIGEM E EVOLUÇÃO DO GRUPO OXYURIDAE (NEMATODA).....	20
1.3	<i>Enterobius vermicularis</i> : CARACTERÍSTICAS GERAIS.....	25
1.4	O OXIURÍDEO <i>Enterobius vermicularis</i> NA PRÉ-HISTÓRIA.....	31
1.5	OUTROS OXYURIDAE EM COPRÓLITOS.....	35
1.6	OXYURIDA EM MATERIAL RECENTE DE ROEDORES DA AMÉRICA DO SUL.....	37
2	JUSTIFICATIVA	42
3	OBJETIVOS	45
3.1	OBJETIVO GERAL.....	45
3.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	45
4.	METODOLOGIA	46
4.1	“ <i>WORLDWIDE DISTRIBUTION OF ENTEROBIASIS IN THE PAST: A REVIEW</i> ”.....	46
4.2	“ <i>NEW PALEOPARASITOLOGICAL INVESTIGATIONS FROM THE PRE-INCA TO HISPANIC CONTACT PERIOD IN NORTHERN CHILE</i> ”.....	47
4.2.1	Saúde das populações pré-históricas do Chile e conquista do Império Inca	47
4.2.2	Sítio arqueológico Lluta 57, vale de Lluta, Chile	49
4.2.3	Processamento de coprólitos e análise paleoparasitológica e paleobotânica por microscopia de luz	51
4.3	“ <i>OCCURRENCE OF ENDOPARASITES IN Kerodon rupestris (RODENTIA, CAVIIDAE) FROM NORTHEASTERN BRAZIL: NEW RECORDS AND REVIEW OF THE LITERATURE</i> ”.....	53
4.3.1	O roedor <i>Kerodon rupestris</i> Wied-Neuwied, 1820	53
4.3.2	O Parque Nacional Serra da Capivara e entorno	56
4.3.3	Localidades do estudo de enteroparasitos de <i>Kerodon rupestris</i>	58
4.3.4	Processamento das amostras e análise parasitológica por microscopia	60
4.3.5	Revisão de literatura	60
5	RESULTADOS	61

5.1	MANUSCRITO 1: “ <i>WORLDWIDE DISTRIBUTION OF ENTEROBIASIS IN THE PAST: A REVIEW</i> ”.....	62
5.2	MANUSCRITO 2: “ <i>NEW PALEOPARASITOLOGICAL INVESTIGATIONS FROM THE PRE-INCA TO HISPANIC CONTACT PERIOD IN NORTHERN CHILE</i> ”	96
5.3	MANUSCRITO 3: “ <i>OCCURRENCE OF ENDOPARASITES IN <i>Kerodon rupestris</i> (RODENTIA, CAVIIDAE) FROM NORTHEASTERN BRAZIL: NEW RECORDS AND REVIEW OF THE LITERATURE</i> ”	103
6	DISCUSSAO GERAL	132
7	CONCLUSÕES	138
	REFERÊNCIAS	139
	ANEXOS A: ARTIGO PUBLICADO EM CO-AUTORIA	162

1 INTRODUÇÃO

1.1 PARASITOS E PALEOPARASITOLOGIA

Os parasitos são definidos como um organismo ou sequência genética que encontra seu nicho ecológico em outro organismo, onde é capaz de se reproduzir (ARAÚJO et al., 2003; ARAÚJO E FERREIRA, 2013; FERREIRA, 1973). Sendo assim, os parasitos incluem desde vírus, bactérias e fungos, até helmintos, protozoários e artrópodes (ARAÚJO et al., 2013). O parasitismo é considerado um fenômeno ecológico (ZELMER, 1998), e inclui todas as variações de associações interespecíficas em um gradiente de interdependência (ARAÚJO et al., 2013; FERREIRA, 1973).

Três subsistemas compõem o parasitismo: o parasito, o hospedeiro e o ambiente. Todo e qualquer organismo está propenso a ser parasitado. No entanto, a relação entre parasito e hospedeiro não resulta na maioria das vezes em infecção para esse hospedeiro, sendo esse limite tênue e baseado no equilíbrio do sistema parasito-hospedeiro-ambiente, alcançado durante toda a evolução mútua (ARAÚJO et al., 2013). As pressões impostas pelo ambiente geram respostas seletivas, e nesse sentido, o parasitismo seria um produto da seleção natural (POULIN, 2007). Os determinantes de saúde e doença dependem das particularidades de cada componente do sistema (ARAÚJO E FERREIRA, 2011), sendo o parasito uma condição necessária para o desencadeamento da enfermidade, mas não suficiente. Para indivíduos que vivem em sociedade, como a espécie humana em particular, ainda outros fatores estão envolvidos como os aspectos culturais, sociais e políticos (FERREIRA, 1973).

Todos os organismos de todas as espécies existentes na Terra encontram-se parasitados (POULIN E MORAND, 2000), e por esse motivo, eles existem (ARAÚJO et al., 2003). Sobre a fauna parasitária dos humanos, segundo Ashford (2003) foram descritas aproximadamente 437 espécies de parasitos, entre endoparasitos e ectoparasitos. Mais de 70% das espécies são consideradas acidentais, enquanto que apenas 16% são espécies consideradas específicas ou que dependem do homem para sua sobrevivência (ASHFORD, 2003). Entre os parasitos intestinais, os Nematoda são os que apresentam mais espécies (34%), seguidos dos Trematoda (30%) (Figura 1) (ASHFORD, 2003).

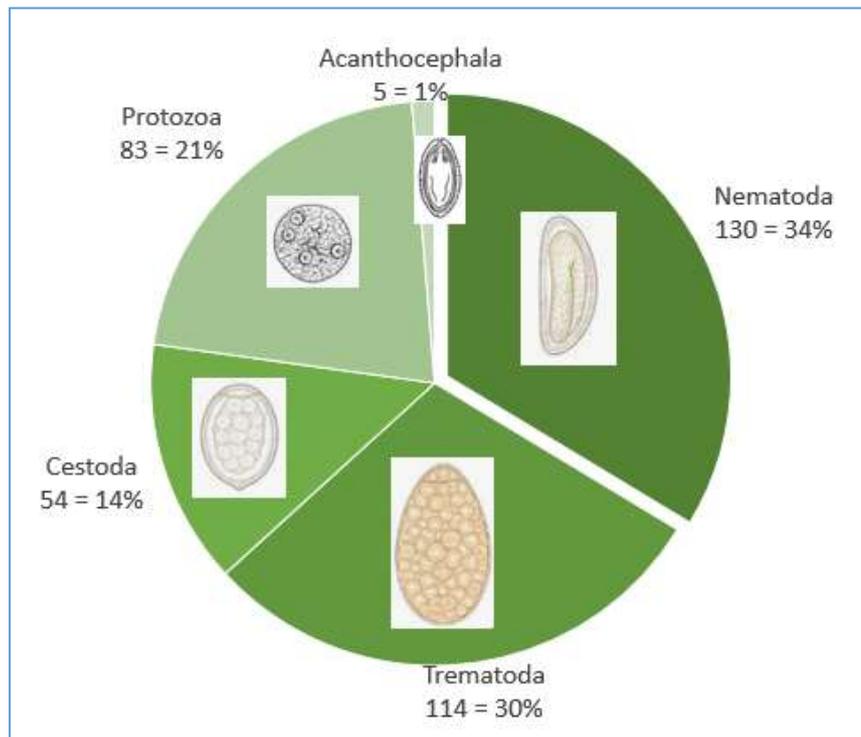


Figura 1: Número de espécies de parasitos intestinais descrito em humanos, segundo Ashford (2003). Figuras: <https://br.pinterest.com> e <https://www.cdc.gov/>

Há aproximadamente 20 mil espécies de nematódeos descritas, mas estima-se que o número real seja de cerca de 500 mil. Cerca de 50 espécies tem relevância para a saúde pública, por serem importantes agentes causadores de doença em todo o mundo (REY, 2001). A ampla variedade de meios que habitam, assim como, o tamanho considerável de suas populações aponta para uma das mais bem-sucedidas organizações funcionais desenvolvidas pela natureza (BLAXTER, 1998; REY, 2001). A maior parte dos nematódeos é de vida livre, e todos os outros parasitam um grande número de plantas e animais.

Em 1999, Stool calculou que possivelmente em todo o mundo, 644 milhões de pessoas estavam infectadas por *Ascaris lumbricoides* Linnaeus 1758, 457 milhões por ancilostomídeos, 355 milhões por *Enterobius vermicularis* (Linnaeus, 1758), e 209 milhões por *Trichuris trichiura* Linnaeus 1771 (STOLL, 1999). Em 1998, foi reportado que *A. lumbricoides* infectava mais de um bilhão de pessoas em todo o mundo causando desnutrição e obstrução intestinal, seguido pelos *Ancylostoma duodenale* (Dubini, 1843)

Creplin, 1845, *Necator americanus* (Stiles, 1902) e outros Strongylida que infectam mais de 600 milhões (BLAXTER, 1998).

Muitos parasitos humanos foram adquiridos de outros animais ao longo da história evolutiva das espécies, que coabitaram as mesmas regiões geográficas, permitindo a troca de parasitos. Essa transferência de parasitos seria consequência da ecologia do homem, que ao habitar e penetrar em vários ambientes com diferentes parasitos, e exibir diversos padrões de comportamento, forneceu oportunidades para que estes se adaptassem a novos hospedeiros (HUGOT et al., 1999). Duas vias de transmissão de parasitos são aceitas para a origem dos parasitos da espécie humana: por via filogenética, os quais foram herdados de ancestrais filogeneticamente próximos, como o *E. vermicularis* e *Pediculus humanus* Linnaeus, 1758 (piolhos), herdados de primatas da mesma família Hominidae; e por via ecológica, adquiridos do ambiente a medida que territórios foram explorados, permitindo o contato com novos parasitos do ambiente e de outros animais (COCKBURN, 1971; FERREIRA, 1973; FERREIRA, REINHARD E ARAÚJO, 2011). Tuberculose e varíola são exemplos de parasitos adquiridos por via ecológica, relacionados ao surgimento da agricultura e domesticação de animais, que levou a agrupamento de indivíduos e modificação da situação ecológica pré-estabelecida. Parasitos se adaptaram a espécie humana ao longo da história biológica e social que o hospedeiro humano teve com o ambiente (FERREIRA, 1973).

Enterobius vermicularis (Nematoda: Oxyuridae), *pinworm*, é um bom exemplo de parasito herdado de ancestrais. É o oxiurídeo específico de humanos (SKRJABIN et al., 1974). Em geral, oxiurídeos são bons indicadores das histórias evolutivas entre hospedeiro e parasito, devido a sua especificidade, e estudos já revelaram que a origem *E. vermicularis* é anterior à dos humanos, visto que evoluíram em seus ancestrais pré-hominídeos (BROOKS E GLEN, 1982; HUGOT et al., 1999). As interações com o ambiente utilizadas por algumas populações humanas propiciaram o aumento ou declínio da infecção por oxiurídeos, como a forma como construía as habitações, que criou uma nova condição ecológica para a propagação da infecção e será discutida mais adiante, e até mesmo a redução da ingestão de plantas vermífugas, como demonstrada por Reinhard (1990), que possivelmente provocou o avanço dessa infecção nos Pueblos Ancestrais da América do Norte.

Muitos são os fatores que propiciaram a permanência, a perda ou aquisição de novos parasitos pelos indivíduos. Cockburn (1963, 1977) demonstrou que mudanças na

ecologia dos parasitos foram favorecidas pelos processos de domesticação de plantas e animais. Estes processos culturais possibilitaram a exposição a diversos riscos à saúde humana, e propiciaram o contato com a fauna parasitária de outros animais e ambientes. Essa premissa é corroborada por estudos paleoparasitológicos na América do Norte, que comprovaram que a diversidade de parasitos, em termos de número de espécies encontradas em uma determinada região, em horticultores era maior do que a encontrada em caçadores-coletores, pois a agricultura teria intensificado a transmissão por via fecal-oral (REINHARD, 1988). A teoria proposta por Anderson e May (1992) sugere que parasitos com a estratégia de transmissão fecal-oral seriam mais comuns em grandes grupos do que em pequenos grupos, pois em grandes grupos o contato social e com itens contaminantes seria maior. A domesticação de animais teria possibilitado o encontro acidental com novos parasitos, gerando relações bem-sucedidas ou não, e concluindo na emergência de parasitos zoonóticos (DIAMOND, 2002; NOZAIS, 2003; SIANTO et al., 2009). Nesse sentido, o sedentarismo, as condições ambientais adequadas ao desenvolvimento do ciclo biológico do parasito, a forma de organização social e cultural da população e urbanização, o contato com a fauna local, e a forma de alimentação contribuíram para mudanças na dinâmica das infecções parasitárias, com o um impacto de cada um desses fatores (Figura 2) (ARAÚJO et al., 2008; FERREIRA, REINHARD E ARAÚJO, 2011). Altas prevalências, (porcentagem de indivíduos infectados em uma população de hospedeiros) de *E. vermicularis* são observadas nas populações pré-históricas do Novo Mundo, especialmente nos Estados Unidos e no litoral do Pacífico da América do Sul, no qual o principal fator relacionado a essas taxas é a forma de organização social e cultura da população (REINHARD, 1988; HUGOT et al., 1999).

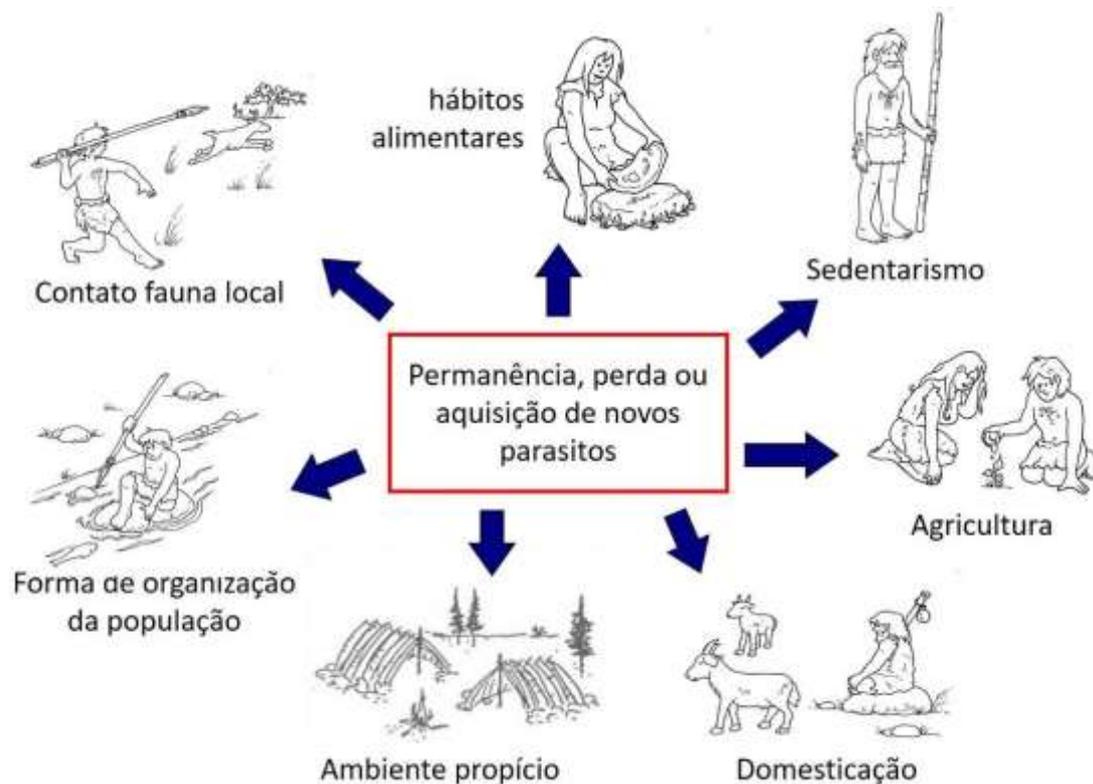


Figura 2: Fatores que propiciaram a permanência, a perda ou a aquisição de novos parasitos pelos indivíduos de uma população. (Imagens retiradas de <https://danielmcarlos.wordpress.com> e <http://www.midisegni.it>).

Os estudos paleoparasitológicos revelaram que as taxas de prevalência e a riqueza (número de espécies de uma determinada população) de parasitos intestinais variam de acordo com as estratégias de subsistência das populações pré-históricas adotada para cada região geográfica (REINHARD, 1990, 1992; REINHARD et al., 2016). As evidências encontradas, como ovos de helmintos e cistos de protozoários, proporcionam visões únicas sobre a influência da mudança de comportamento nessas populações, com conseqüente emergência de infecções parasitárias após a adaptação a espécie humana (REINHARD, 1988; SANTORO et al., 2003). Essas taxas podem ser alteradas pela biologia reprodutiva do parasito (BEGON et al., 2006), interferindo na quantidade de ovos encontrados nos coprólitos. Além disso, outros fatores como o tamanho do fragmento do coprólito, os processos tafonômicos e ambientais envolvidos, e a interação entre parasitos que ocupam o mesmo habitat, que podem se expressar por cooperação ou competição, também podem influenciar a prevalência e riqueza de

achados (REINHARD et al., 2016). A análise prévia por microscopia de luz de coprólitos humanos de populações pré-colombianas não revelaram a presença de ovos de *E. vermicularis*, somente detectado por análises moleculares de aDNA (IÑIGUEZ et al., 2006). Os ovos desse nematódeo são frágeis e podem quebrar ou se degradar facilmente devido a ações tafonômicas impostas pelo ambiente.

Alguns estudos destacaram a importância da demografia na disseminação da infecção parasitária, observando uma certa dependência de alguns parasitos no estabelecimento e manutenção da infecção, ao tamanho de uma população de hospedeiros (COCKBURN, 1977; REINHARD, 1990; REINHARD E BRYANT, 2008; SANTORO, 1995; SANTORO et al., 2003). *E. vermicularis* e *Pediculus humanus* prevalecem em locais onde há maior agregação populacional, transmitidos diretamente de um indivíduo para outro (REINHARD, 1990). O vírus do Sarampo não se mantém em populações com menos de 250 mil habitantes (COCKBURN, 1977). O sucesso evolutivo não é só caracterizado por alterações morfológicas, mas também por mudanças no habitat e história de vida de ambos parasito e hospedeiro (ADAMSON, 1994).

Existem três transições epidemiológicas principais propostas para a história humana. A primeira ocorreu entre o Paleolítico e o Neolítico, do modo de subsistência dos caçadores-coletores para hábitos sedentários, com o surgimento da agricultura e domesticação de animais (COCKBURN, 1971; BARRET et al., 1998). A segunda se refere a revolução industrial, que modificou as relações, e doenças crônicas começaram a substituir doenças infecciosas. E a terceira se refere ao ressurgimento da mortalidade de doenças infecciosas causada por novos agentes patogênicos, emergentes, re-emergentes e patógenos resistentes a antibióticos, devido ao avanço da globalização, modificando a ecologia humana. Esses cenários modificaram a dinâmica de transmissão dos parasitos (BARRETT et al. 1998). Infecções foram selecionadas, favorecidas pelo sucesso adaptativo, e micro-organismos se tornaram mais ou menos bem-sucedidos (FERREIRA et al., 2011).

A Paleoparasitologia surge como um ramo do conhecimento destacado da Paleopatologia com o estudo pioneiro de sir Marc Armand Ruffer em 1910, que descreveu a presença de ovos de *Schistosoma haematobium* (Trematoda) em tecido renal de múmias egípcias datadas de 3.200 anos. Ruffer (1910) comprovou a presença da infecção do parasito causador da hematúria no passado, e estabeleceu as técnicas

básicas para reidratar tecidos mumificados. Posteriormente, novas técnicas foram testadas no início de década de 60 e a utilização da solução de fosfato trissódico para a reidratação dos coprólitos (fezes conservadas naturalmente por dessecação ou mineralização) por Callen e Cameron (1960) permitiu o uso de técnicas convencionais de concentração de ovos e cistos de parasitos para o exame microscópico. Com isso, os achados de parasitos em material antigo se ampliaram, com a análise de sedimentos retirados de corpos mumificados e coprólitos encontrados em latrinas ou dispersos no solo de sítios arqueológicos e paleontológicos (CALLEN E CAMERON, 1960; FRY E MOORE, 1969; SZIDAT, 1944). Mas somente em 1978, a Paleoparasitologia se consolidou como ciência no Brasil com o Dr. Luiz Fernando Ferreira, que cunhou o termo, juntamente com Dr. Adauto Araújo que desenvolveu seus estudos sobre os parasitos recuperados de material arqueológico e paleontológico de Minas Gerais, Brasil. Incorporando conhecimentos de outras ciências como biologia, arqueologia, antropologia, geografia e genética, foi possível identificar diversos parasitos intestinais de humanos e outros animais como oxiurídeos, ancilostomídeos, trichurídeos e ascarídeos, em populações pré-históricas dos diversos continentes, buscando a origem e colaborando para escrever ou reescrever a história de algumas doenças (ARAÚJO et al. 2011; FERREIRA et al. 2011).

O interesse pelo parasitismo na pré-história tem se intensificado e nos dias atuais pesquisas são realizadas em diversos países. Os estudos passaram à interpretação dos resultados encontrados dentro do contexto arqueológico e cultural, deixando de se referir apenas aos relatos e diagnósticos dos parasitos no material arqueológico ou paleontológico (HUGOT, REINHARD E GARDNER, 1999; REINHARD E BRYANT, 2007). O registro no espaço e tempo da presença das infecções nas populações pré-históricas, pela análise dos vestígios orgânicos deixados por eles, possibilitou entender melhor os caminhos percorridos ao longo da história evolutiva e social humana durante o processo de povoamento dos continentes (ARAÚJO et al., 2008; MONTENEGRO et al., 2006), sendo um indicador sensível de contatos populacionais no passado (FERREIRA et al., 2011). Durante esse processo de exploração e dispersão pelos continentes, o *Homo sapiens* foi uma das espécies que mais obteve sucesso, conquistando quase todos os territórios da Terra.

As populações indígenas que viveram na América do Norte e Sul subsistiram como caçadores-coletores e viveram em pequenos grupos. Mais tarde, em algumas

regiões das Américas, que hoje correspondem a Chile e Peru, a conquista de novos territórios somou novos hábitos e padrões de assentamentos, com o surgimento de grandes aldeias e agregação populacional, favorecendo a transmissão de parasitos. Essa transmissão foi influenciada pelo desenvolvimento cultural em grandes escalas como a agricultura, o urbanismo e desenvolvimento de sistemas sociais complexos (SANTORO et al., 2003). Nos grupos que viveram no deserto do Atacama, Chile, a infecção por *Trichuris trichiura* (Nematoda: Trichuridae) foi mais prevalente em populações agricultoras do que em caçadores-coletores (FERREIRA et al., 1984). Sendo assim, as taxas de prevalência de helmintos variaram de acordo com as estratégias de vida adotada por cada grupo, nomadismo ou sedentarismo (FERREIRA et al., 1984a).

Fry (1977) foi um dos primeiros a fornecer uma nova compreensão sobre o comportamento de caçadores-coletores, ao encontrar ovos de Acanthocephala nos coprólitos, sugerindo que insetos faziam parte da dieta dos povos pré-históricos da região de Utah, EUA. Ferreira e colaboradores (1984b) encontraram ovos de *Adenocephalus pacificus* (syn. *Diphyllobothrium pacificum*), indicando o consumo de peixe cru pelas populações do Peru. Reinhard (1988) testou a hipótese de Cockburn (1971) sobre o impacto do surgimento da agricultura e aquisição de novos hábitos alimentares sobre o parasitismo por *E. vermicularis*, e comprovou que houve considerável aumento desse parasito no sudoeste dos EUA. Hugot e colaboradores (1999) indicaram que o tipo de construção das habitações e a agregação populacional proporcionaram o aumento da infecção por *E. vermicularis*. Martinson e colaboradores (2003), Reinhard e Buikstra (2003), e Santoro e colaboradores (2000, 2003) seguiram os estudos sobre o impacto da ecologia das infecções parasitárias nas populações pré-históricas dos Andes. No Peru, definiram a importância do comércio e contaminação da água na transmissão de parasitos entre os Chiribaya (MARTINSON et al., 2003; REINHARD E BUIKSTRA, 2003), e no Chile, mostraram que após a expansão do império Inca houve uma grande mudança da fauna parasitária dos habitantes do vale de Lluta (SANTORO et al., 2003).

Uma das contribuições mais importantes da Paleoparasitologia se refere as migrações humanas para o Novo Mundo. Araújo e colaboradores (1981) mostraram que geohelmintos como os ancilostomídeos, dependentes de temperatura e pH adequados do solo para o desenvolvimento do ciclo biológico, não poderiam sobreviver ao clima frio encontrado no Estreito de Bering, durante o percurso exploratório para outros

continentes. Um estudo paleogenético detectou pela primeira vez a presença de aDNA de *E. vermicularis* em amostras de coprólitos de populações pré-colombianas, datados de 6.000 anos AP (IÑIGUEZ et al., 2006). Foi identificado uma distinta linhagem em amostras de um sítio arqueológico da costa do Chile, divergente das encontradas nos demais sítios estudados e nas populações atuais. Com essa descoberta, a hipótese de migração transpacífica do parasito para o continente americano foi reforçada (IÑIGUEZ et al., 2006).

1.2 ORIGEM E EVOLUÇÃO DO GRUPO OXYURIDAE (NEMATODA)

Oxiurídeos (Oxyurida, Oxyuroidea) são parasitos de invertebrados e vertebrados do Velho e Novo Mundo, comuns em mamíferos, aves, répteis e anfíbios, mas raros em peixes (CARRENO, 2014; HUGOT, GARDNER E MORAND, 1996; ROBERTS E JAVONY, 2008; SKRJABIN et al., 1974; SORCI et al. 1997). Possuem ciclo biológico direto, com uma história de haplo-diploidia, com machos haplóides e fêmeas diplóides (SORCI et al., 1997). Membros da Ordem Oxyurida foram os únicos entre os nematódeos capazes de colonizar e passar por processos adaptativos em ambos hospedeiros invertebrados e vertebrados, possuindo a distribuição mais ampla de hospedeiros (ADAMSON, 1994; CARRENO, 2014). É proposto que provavelmente os oxiurídeos de vertebrados evoluíram de oxiurídeos que infectam invertebrados. Supostamente surgiram com os Diplopoda, animais conhecidos como piolho-de-cobra ou gongolos, que vivem em ambientes úmidos e se alimentam de matéria em decomposição (ADAMSON, 1994). Essa hipótese é sustentada devido ao local de ocorrência dos oxiurídeos em seus hospedeiros, no intestino modificado para câmaras de decomposição desse material, o que permite a alimentação bacteriana. Por serem restritos ao intestino posterior de seus hospedeiros, praticamente todos os oxiurídeos conhecidos se alimentam das bactérias presentes nessa região. Isso tornaria os carnívoros inadequados a infecção por oxiurídeos, como observada atualmente a ausência do parasito nesses animais (ADAMSON, 1994).

O grupo mais recente de Oxyuridae seriam os Syphaciinae Railliet 1916, que infectam roedores de todo o mundo (HUGOT et al., 2013), e teriam surgido no Mioceno em roedores Muridae da Ásia, irradiando para outros hospedeiros da África, América do Norte e Austrália (ADAMSON, 1994). Alguns autores sugerem que o gênero *Syphacia* Seurat 1916 teria se originado de oxiurídeos ancestrais de Sciuridae (esquilos) africanos

(HUGOT, 1988; WEAVER et al., 2016). Esse gênero apresenta uma baixa especificidade de hospedeiros, pois observa-se que uma mesma espécie pode infectar vários roedores, sendo específicos apenas para Cricetidae (QUENTIN, 1969). Já o gênero *Wellcomia* Sambon 1907 teria surgido juntamente com os primeiros roedores caviomorphas na África, pois todas as formas primitivas desse oxiurídeo são encontradas nos Hystricidae (porco-espinho africano) da Etiópia (HUGOT, 1982). Uma das hipóteses propostas para a chegada de roedores nas Américas seria por migração transatlântica de Caviomorphas vindo da África (HOFFTETTER, 1972; LAVOCAT, 1969). Caviomorpha é um grupo monofilético dos roedores Hystricognathi, um dos quatro grupos que constituem a fauna de roedores da América do Sul, e que provavelmente são derivados de ancestrais africanos. Para a América do Sul, são aceitas duas rotas de migração, uma vinda da África, e outra da América do Norte (WYSS et al., 1993).

Pouco se sabe sobre as relações filogenéticas dos Oxyurida e somente recentemente são realizadas pesquisas, com aportes moleculares, com o intuito de conhecer melhor os padrões evolutivos dos Oxyurida (BOLLETE et al., 2016; CARRENO, 2014; NADLER et al., 2007). Na década de 20, Cameron (1929) já especulava sobre a possível relação coevolutiva entre as famílias e grupos de primatas e seus parasitos oxiurídeos, baseando-se nos padrões de distribuição dos parasitos nos vários táxons dos seus hospedeiros (CAMERON, 1929). A coevolução indica as mudanças genéticas recíprocas de um ou mais traços que ocorrem em duas ou mais espécies que interagem (FUTUYMA, 2005). Nesse contexto, o autor observou que cada espécie de oxiurídeo ocorria em um grupo ou espécie específica de hospedeiro, sugerindo que parasito e hospedeiro evoluíram juntos. Mais tarde, Brooks e Glen (1982) realizaram análises cladísticas de 13 espécies de *Enterobius*, corroborando com essa premissa, propondo ainda que todas as espécies de *Enterobius*, exceto *E. vermicularis*, teriam co-especiado com os primatas. Os homínídeos teriam perdido sua linhagem de oxiurídeos ao longo desse percurso, readquirindo mais tarde através de espécies irmãs de primatas (BROOKS E GLEN, 1982). Hugot et al. (1999) também aplicaram análises cladísticas em 45 espécies de oxiurídeos de primatas e compararam a árvores filogenética reconstruída com as dos hospedeiros. Assim, suportaram a hipótese de Cameron e sugeriram padrões de distribuição desses helmintos, demonstrando que cada

espécie de oxiurídeo ocorre em um hospedeiro específico, o que comprova a alta especificidade de hospedeiros (HUGOT et al., 1999).

Devido a sua especificidade e ocorrência em hospedeiros primatas, com evolução paralelas, os oxiurídeos poderiam servir como marcador filogenético dos primatas (BROOKS E GLEN, 1982). A especificidade de um grupo mede o grau em que uma espécie é restrita a uma determinada espécie hospedeira (POULIN, 1995), e resulta de mecanismos associados a fisiologia do hospedeiro, ligados a atributos físicos ou moleculares, e a ecológicos, resultantes do comportamento e hábitos do hospedeiro (ADAMSON, 1994). O fato dos oxiurídeos serem tão específicos permite estudar a evolução do grupo e seus hospedeiros, comportamento, auxiliando em investigações sobre as migrações humanas (FERREIRA et al., 1997).

Os representantes da ordem Oxyurida são atualmente agrupados em três grandes famílias: Oxyuridae Cobbold 1864; Pharyngodonidae Travassos 1919; e Heteroxyematidae Skrjabin e Schikhobalova 1948 (HUGOT, 1988; PETTER E QUENTIN, 2009; ABDEL-GABER, 2015). A Família Oxyuridae Cobbold 1864 é dividida em três subfamílias: Enterobiinae Hugot, Gardner & Morand 1996; Syphaciinae Raillet, 1916; e Oxyurinae Raillet, 1916. A subfamília Enterobiinae compreende três gêneros: *Enterobius*, *Trypanoxyuris* e *Lemuricola* (Figura 3). Os membros do gênero *Enterobius* infectam primatas Catarrhini, que inclui a Família Hominidae do Velho Mundo; *Trypanoxyuris* infectam primatas Platyrrhini, que inclui primatas do Novo Mundo; e *Lemuricola*, que infectam primatas Strepsirrhini da África e Ásia (HASEGAWA, 2009; HUGOT et al., 1999). *Enterobius vermicularis*, da subfamília Enterobiinae, está entre os nematódeos mais frequentes dos humanos (ROBERTS E JAVONY, 2008).

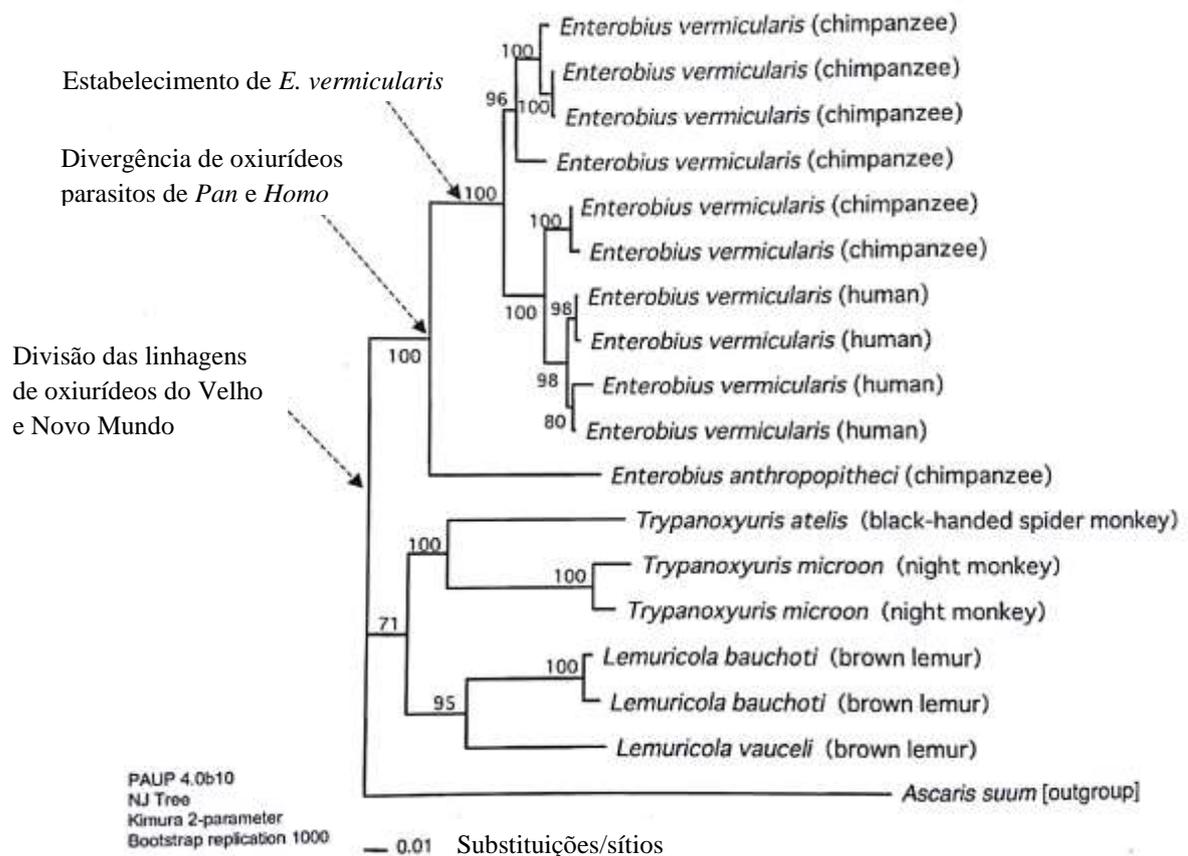


Figura 3: Árvore filogenética de oxiurídeos de primatas reconstruída pelo método de Neighbor-Joining, baseado no dataset de 761 nucleotídeos do *cox1* e eventos evolutivos sugeridos pelas divergências da árvore. Os valores nos nós representam o nível de confiança *bootstrap* baseado em 1.000 reamostragens. Adaptado de Huffman & Chapman (2009).

A subfamília Syphaciinae compreende parasitos de roedores e lagomorfos (ADAMSON, 1994; HUGOT et al., 1996). Inclui o gênero *Helminthoxys* Freitas, Lent et Almeida, 1937, que infecta roedores caviomorfos americanos (HUGOT, 1986; QUENTIN, 1973); e o gênero *Syphacia* Seurat 1916, que é o mais frequente, com distribuição cosmopolita em roedores (QUENTIN, 1971; HUGOT, 1988). A subfamília Oxyurinae inclui parasitos de mamíferos, principalmente de primatas e roedores (QUENTIN, 1973). *Wellcomia* Sambon 1907 é um dos mais estudados, e infecta roedores do Velho Mundo e caviomorfos do Novo Mundo (SUTTON E HUGOT, 1987).

Descrições morfológicas das estruturas dos membros da Família Oxyuridae revelaram que eles compartilham características derivadas em relação ao sexo que os agrupam na subfamília Enterobiinae (HUGOT, GARDNER E MORAND, 1996). As evidências apontam que este táxon representa um grupo monofilético e que nesta subfamília estão inclusos gêneros de oxiurídeos que ocorrem em primatas do Novo e Velho Mundo e roedores da Família Sciuridae (HUGOT, GARDNER E MORAND, 1996; SKRJABIN et al., 1974). Baseado nas características morfológicas da subfamília Enterobiinae, foi possível dizer que estes parasitos teriam evoluído junto aos hospedeiros. Várias linhagens diferentes de Enterobiinae podem ter estado em competição pelo mesmo grupo de hospedeiros, visto que membros desta subfamília ocorrem simultaneamente na maioria das famílias e gêneros da Ordem Primata (HUGOT, 1999).

Através de técnicas de biologia molecular, foi possível detectar assinaturas genéticas em determinados isolados de *E. vermicularis* de populações sul-americanas. Foram identificados haplótipos que podem representar origens geográficas diferentes para este helminto nas populações que habitaram sítios arqueológicos do deserto do Arizona, Estados Unidos, e da costa do Pacífico, no Chile (IÑIGUEZ et al., 2003, 2006). Uma análise paleoparasitológica molecular de infecção por helmintos demonstrou presença de DNA antigo (aDNA) de *E. vermiculares* em populações históricas do Rio de Janeiro (JAEGER E IÑIGUEZ, 2014).

Sugere-se que a baixa frequência de achados de *E. vermicularis* em sítios arqueológicos do Velho Mundo se deve em parte a biologia desse helminto, que depositam seus ovos na região perianal do hospedeiro. Os ovos de oxiurídeos são leves e frágeis, possuem de duas a três camadas envoltórias, finas ou mais espessas, e sua coloração pode variar de translúcidos a marrom escuro. Sendo assim, poucos ovos são propagados nas fezes, considerando que uma em cada 20 pessoas infectadas liberam fezes com ovos (REY, 2008). A alta ventilação pode contribuir para a desidratação dos ovos em áreas abertas (GARDNER E CLARY, 1987), e resistem viáveis apenas 16 horas em locais secos (COURA, 2005). Pressupõe-se que temperaturas mais baixas conservam melhor os ovos do que as elevadas e com umidade baixa, que causariam rápida destruição devido ao calor intenso (REY, 2008). Estratégias de evolução relacionadas aos ovos de oxiurídeos são percebidas em algumas espécies de Pharyngodonidae. Os ovos com a casca fina se quebram facilmente durante a sua

deposição, dando origem ao ciclo endogênico que proporciona a autoinfecção. Outros, que possuem a casca mais espessa, necessariamente devem passar pelo ambiente para se tornar infeccioso. O tamanho menor dos machos em relação a fêmea e a vida mais curta com maturação sexual mais acelerada parecem ser outras estratégias desenvolvidas por esse grupo. O número de ovos produzido está correlacionado ao tamanho do corpo da fêmea (CHO et al., 1985). Espécies distintas de oxiurídeos podem coexistir em um mesmo hospedeiro e conviver por longos períodos (ADAMSON, 1994), sendo assim, outras estratégias podem estar envolvidas durante esse processo.

A infecção por *E. vermicularis* acompanhou as migrações dos homínídeos desde a África durante o processo de dispersão e povoamento dos continentes, devido ao seu mecanismo de transmissão direto e sem necessidade de efetuar parte de seu ciclo no solo, permitindo sobreviver a baixas temperaturas. Com isso, atravessaram a ponte de terra e gelo da região do Estreito de Bering, ou por outras rotas migratórias como via transpacífica, com as populações sem maiores dificuldades (ARAÚJO E FERREIRA, 1995; ARAÚJO et al., 2008; FERREIRA et al., 1997).

1.3 *Enterobius vermicularis*: CARACTERÍSTICAS GERAIS

O gênero *Enterobius* foi originalmente descrito por Leach em 1853 para incluir oxiurídeos de primatas e roedores, estabelecendo *Enterobius vermicularis* (Linnaeus, 1758) (syns. *Ascaris vermicularis*, *Oxyuris vermicularis*) como espécie tipo (LEVINE, 1980; BOLETTE et al., 2016). O gênero possui atualmente 23 espécies descritas, que infectam primatas de todo o mundo. *Enterobius vermicularis* é um oxiurídeo específico de humanos (LEVINE, 1980; SKRJABIN et al., 1974). No entanto, já foi registrada infectando espécies filogeneticamente mais próximas como gorilas e chimpanzés mantidos em zoológicos do Japão e Coreia (HASEGAWA E KINJO, 1996; YAMAGUTI, 1963; YAMASHITA E KONNO, 1957). Como não foi encontrado em animais de vida livre, sugere-se que os animais cativos adquiriram a infecção dos humanos após a captura (NAKANO et al., 2006). Outra espécie do gênero foi descrita em humanos, porém mais raramente vista: *E. gregorii* Hugot, 1983. A existência de *E. gregorii* ainda é discutida. Alguns autores a consideram como uma fase de desenvolvimento de *E. vermicularis* por não apresentarem diferenças morfológicas entre as fêmeas dessas duas espécies, somente no tamanho e morfologia dos espículos dos machos (HASEGAWA et al., 1998; HASEGAWA E KINJO, 1996). Outros autores

sugerem que seja realmente uma nova espécie proveniente da evolução e diversificação de *E. vermicularis*, resultado da deriva genética que ocorreu conforme as populações humanas divergiram por novos territórios (HUGOT, 1999; ROBERT E JAVONY, 2008).

Enterobius vermicularis é um pequeno nematódeo fusiforme, de coloração branca, que vive na região do intestino grosso, ceco e apêndice cecal dos humanos (COURA, 2005; LEVINE, 1980) aderidos à mucosa ou livres na cavidade intestinal (REY, 2008). Se alimentam de resíduos de células acumulados na superfície do epitélio, de bactérias, ou de outras substâncias presentes no lúmen (ROBERT E JAVONY, 2008). Apresentam acentuado dimorfismo sexual, sendo as fêmeas maiores que os machos, medindo de 0,8 a 1,3 cm de comprimento e com extremidade posterior afilada, enquanto que os machos medem de 0,3 a 0,6 cm e possuem a extremidade posterior recurvada ventralmente e truncada (COURA, 2005). Essa característica dos machos está relacionada à cópula, e permite a fixação ao orifício genital da fêmea. Ambos apresentam um par de projeções cuticulares laterais na região anterior denominadas asas cefálicas, uma particularidade marcante do gênero, e boca circundada por três pequenos lábios retráteis. A boca se comunica com um esôfago longo e musculoso, que possui uma região mais desenvolvida e globular denominada bulbo esofágico, formando o tubo digestivo. O intestino é retilíneo e se abre para o exterior em uma abertura anal no terço posterior (COURA, 2005).

As fêmeas possuem um sistema reprodutor tubular didelfo e anfidelfo (um ovário anterior a vulva e outro posterior), que compreende dois ovários e dois úteros que se reúnem na vagina, se comunicando com o exterior através da vulva. Os óvulos produzidos se acumulam nos úteros, pois não há oviposição durante o período de permanência no intestino do hospedeiro (REY, 2008, ROBERT E JAVONY, 2008). A fêmea pode depositar de 4.600 a 16.000 ovos (ROBERT E JAVONY, 2008).

É um parasito de ciclo monoxeno, ou seja, não possui hospedeiros intermediários. Após a cópula os machos se desintegram, motivo pelo qual são raramente visualizados (ROBERT E JAVONY 2008). As fêmeas, quando grávidas e sobrecarregadas de ovos, migram para o reto do hospedeiro e se fixam na região perianal para liberá-los, provocando intenso prurido. Realizam a postura durante à noite, mecanismo de migração relacionado à baixa de temperatura corporal do hospedeiro (REY, 2008). Após a postura, as fêmeas morrem e ressecam, liberando o restante dos

ovos. Nestes encontram-se a larva de segundo estágio (L2) já formada. Os ovos tornam-se infectivos em torno de 6 horas à temperatura do hospedeiro, com os estágios L3 e L4 evoluindo para L5 (infectante) dentro dos ovos na região perianal do hospedeiro. Uma proteína aderente presente na casca dos ovos gera intenso prurido na pele. O ato de coçar facilita a disseminação por contaminação das mãos e alimentos, quando levados até a boca, propiciando a auto-infecção (reinfecção com ovos do mesmo indivíduo). Ao se deslocar pelos ambientes com os ovos aderidos à pele, o hospedeiro dissemina a infecção, favorecendo a heteroinfecção (transmissão de um indivíduo a outro), que pode ser transmitida ainda por via aérea, suspensos no ar, aumentando a chance de inalação ou ingestão destes. Após a ingestão, passam pelo estômago até chegar no intestino delgado, onde as larvas rabditóides liberam enzimas que promovem a ruptura da casca. As larvas penetram nas vilosidades e criptas intestinais, passam por dois estádios até chegar ao intestino grosso como adultos jovens. O desenvolvimento do ciclo, desde a infecção com o parasito até a deposição dos ovos, se dá em torno de 30 a 53 dias. As fêmeas podem armazenar de 5.000 a 16.000 ovos (em média 11.000 ovos), e o tempo de sobrevivência dos oxiúros é de 45 a 60 dias (COURA, 2005; ROBERT E JANOVY, 2008).

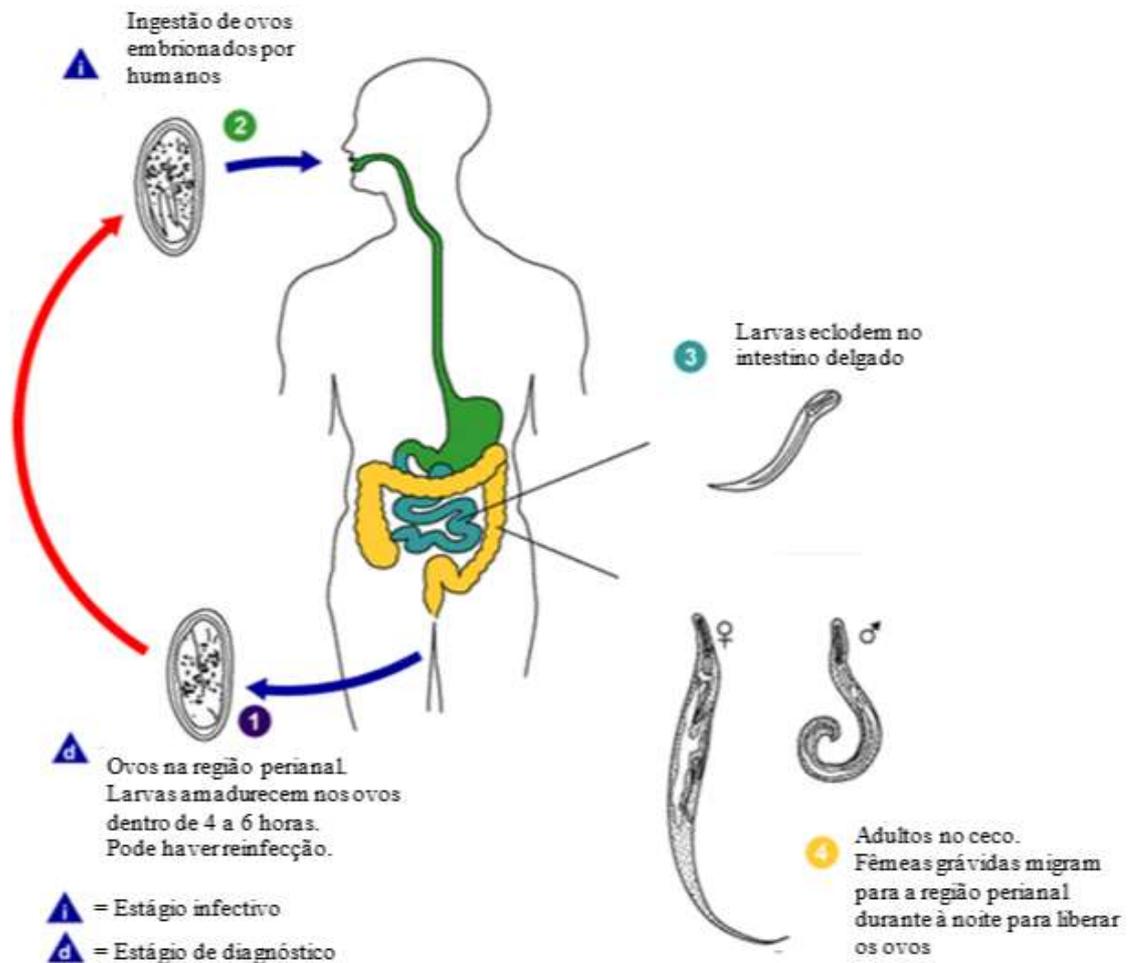


Figura 4. Ciclo biológico de *Enterobius vermicularis*. Fonte: adaptado de CDC, 2016 (<https://www.cdc.gov/parasites/pinworm/biology.html>).

Os ovos apresentam uma casca com três camadas transparentes, uma interna lipóide, uma quitinosa, e uma mais externa albuminosa, que lhe confere aderência. Diferem dos ovos de outros helmintos por possuírem uma face ligeiramente achatada. Possuem de 50 a 60 μm de comprimento por 20 a 30 μm de largura. Nas fezes são encontrados com uma larva já formada em seu interior (COURA, 2005; Rey, 2008).

São encontrados em todo o mundo, não se limitando a regiões tropicais e subtropicais, apresentando altas prevalências em climas frios ou temperados (ROBERTS E JAVONY, 2008. Segundo alguns autores, essa pré-disposição a climas frios estaria relacionado à maior permanência em locais fechados, e as condições de

higiene precárias dessas populações (NUÑEZ et al., 1996; SIRIVICHAYAKUL et al., 2000; CARVALHO et al., 2006; CAZORLA et al., 2006). As baixas temperaturas provocam aglomerações e o uso de roupas íntimas por longos períodos, associada a falta de higiene pessoal, favorece a disseminação da infecção nesses países (COURA, 2005; CARVALHO et al., 2006; NUÑEZ, et al., 1996; SIRIVICHAYAKUL et al., 2000). Estima-se que 400 milhões de pessoas se encontram infectadas com *E. vermicularis* em todo o mundo. Em meados do século XX, esse quadro era de 200 milhões de casos (REY, 2008). Só nos Estados Unidos afeta 42 milhões de pessoas, com alta prevalência entre crianças em idade escolar (BURKHART E BURKHART, 2005; COOK, 1994). São relatados em famílias com altos níveis socioeconômicos, ressaltando a ocorrência em países com um nível maior de desenvolvimento (COURA, 2005). As ocorrências de *E. vermicularis* são mais constantes em orfanatos, creches e hospitais psiquiátricos, onde as condições facilitam a transmissão e a reinfeção (ROBERTS E JAVONY, 2008), sendo a faixa etária de 5 a 15 anos de idade a mais prevalente (NUÑEZ et al., 1996, LOIRIYA et al., 2000; SIRIVICHAYAKUL et al., 2000; CARVALHO et al., 2006; CAZORLA et al., 2006). Em estudo epidemiológico realizado em um estabelecimento de cuidados para pessoas com deficiência de desenvolvimento dos EUA encontrou-se prevalências entre 21% a 31% de positividade para *E. vermicularis*, taxa essa reduzida para 1% após o tratamento com anti-helmínticos (LOIRIYA et al., 2000). As taxas de prevalência na faixa etária em idade escolar em regiões específicas da Índia já atingiram 61% de casos (KANG et al., 1998), seguido de 50% na Inglaterra (GILBERT, 1998), 42% na Rússia (CHEMYSHENKO et al., 2003), 37% na Suécia (HERRSTROM et al., 2001), 29% na Dinamarca (LACROIX E SORENSEN, 2000), e 21% em Taiwan (CHANG et al., 2009). Para a América do Sul, a Venezuela registrou os maiores índices em crianças da área rural, com 57%, prevalência correlacionada a aglomeração da população, escassez de água, juntamente com a higiene pessoal inadequada (ACOSTA et al., 2002). Para crianças e adultos de seis comunidades do Peru, verificou-se que 1,1% dos indivíduos encontravam-se infectados com *E. vermicularis* (MARCO FLORES et al., 2002). No Brasil, os maiores índices estão no estado do Rio de Janeiro e São Paulo, entre 20% e 40%, também relacionados a crianças em idade escolar (SOUZA et al., 2006). Um estudo epidemiológico recente, de corte transversal, apresentou prevalências mais baixas para a região de Ribeirão Preto, São Paulo, entre 5% a 7% de positividade para *E. vermicularis*, e que segundo os autores, estaria relacionado às boas condições de saneamento, enfatizando a importância de

programas educacionais voltados à saúde da população (FONSECA et al., 2017). Apesar dos números elevados, não há políticas públicas direcionadas para o controle desse helminto, pois os esforços estão orientados contra agentes infecciosos mais incapacitantes.

A infecção por *E. vermicularis* não apresenta grandes complicações, evoluindo normalmente sem sintomatologia. Cerca de um terço das infecções são assintomáticas, e em outros casos, os sintomas clínicos podem ser insignificantes (ROBERT E JAVONY, 2008). O ato de coçar provocado pelo prurido intenso produzido pela migração da fêmea na região perianal e postura dos ovos pode ocasionar infecções secundárias de origem bacteriana, levando a ulcerações mínimas da mucosa intestinal (ARIYARATHENAM et al., 2010; TANDAN et al., 2002). Esse é o sintoma mais marcante, mas também são descritos outros sintomas como diarreia, dor abdominal, nervosismo, inquietação, irritabilidade, insônia, perda de apetite e náuseas, determinados pela carga parasitária (COURA, 2005; ROBERT E JAVONY, 2008). Os danos podem ser provocados pela presença do helminto no intestino ou podem ser resultantes da deposição ao redor do ânus (ROBERT E JAVONY, 2008). A patogênese desses helmintos pode ser ainda muito subestimada (SUN et al., 1991). São descritos casos clínicos de granulomas perianal contendo ovos ou adultos de *E. vermicularis* e que requereram intervenção cirúrgica (MATTIA, 1992; AVOLIO et al., 1998). A presença do parasito no apêndice tem sido relatada, mas existem controvérsias sobre implicações na apendicite aguda (COOK, 1994; CAPALDI et al., 2000). Vulvovaginitis é uma seqüela reconhecida da migração à vagina pelo oxiúro adulto. Outras manifestações de patologia pela migração ectópica do oxiúro foram citadas como reações granumalotosas na vulva, vagina, cerviz, útero, trompas de Falópio, ovários, peritônio pélvico, ureter e próstata (RUSSELL, 1991; COOK, 1994; ARORA et al., 1997; CAPALDI et al., 2000; SANTOS et al. 2002; TANDAN et al. 2002). Por último, ligeira eosinofilia, 4-15% de eosinófilos, sem outra causa, é associada a enterobíase, chamando-se estes casos de enterobíase oculta (LIU et al., 1995; SURMONT E LIU 1995; VILLARREAL et al., 1999). A relação entre infecção pelo oxiúro e alergias é controversa sendo um objeto de estudo (HERRSTROM et al., 2001; GALE, 2002; HUANG et al., 2002).

O diagnóstico de *E. vermicularis* faz-se usualmente pela identificação morfológica de ovos ou verme adultos. Mesmo com a utilização de técnicas de

enriquecimento, os exames de fezes só revelam de 5% a 10% dos casos de enterobíase (DENHAM E SUSWILLO, 1995; COOK, 1994; REY, 2008), pois poucos ovos são depositados no intestino e passam pelas fezes (ROBERT E JAVONY, 2008). São preferivelmente usados os métodos da fita de celofane adesiva e o do swab de vaselina, os quais têm como base a aderência de ovos e fêmeas do *E. vermicularis* na região perianal (HALL, 1937; GRAHAM, 1941; DE CARLI, 1994). Os ovos se aderem à superfície gomada da fita, que é colocada em uma lâmina e examinada ao microscópio de luz (REY, 2008). No entanto, o exame da fita adesiva, reconhecidamente mais eficiente, também pode revelar resultados falsos negativos, sendo que no primeiro ensaio 88% e 55% dos casos de infecção intensa e moderada são confirmados, respectivamente (REY, 2001).

O tratamento é realizado com anti-helmínticos comuns como albendazol, mebendazol e pamoato de pirantel, com expectativa de cura parasitária de 80% a 95% com uma só dose (COOK, 1994; SIRIVICHAYAKUL et al., 2000), que deve ser repetida após cerca de 10 dias. Esse tratamento deve se estender a toda família. Deve-se cuidar da higiene pessoal, fazendo a troca de roupas de cama e similares, manter as mãos limpas, realizar a limpeza da habitação, e evitar a superlotação em locais fechados (REY, 2008; ROBERT E JAVONY, 2008). A falha do tratamento se deve a que os medicamentos só eliminam os vermes adultos, deixando ovos e larvas para manter a infecção.

Ovos de *E. vermicularis* podem conservar-se viáveis por mais de 20 dias (ALLENSWORTH, 1976; HASWELL-ELKINS, 1987; ROBERTS E JANOVY, 2000). A análise de amostras de poeira em casas, especificamente em roupas de cama e no chão, mostrou a presença de 7,7 a 13,1 de ovos por grama de poeira, e revelaram que 65,5 a 85,5% dos ovos coletados estavam viáveis (HUGOT et al., 1999). Apesar de drogas eficientes, a alta prevalência continua, e a quase impossibilidade da erradicação da enterobíase. O tratamento efetivo da enterobíase deve combinar o uso de anti-helmínticos com mudanças educacionais, a fim de evitar a reinfecção (LOHIYA et al., 2000; IBARRA, 2001; SUNG et al., 2001).

1.4 O OXIURÍDEO *Enterobius vermicularis* NA PRÉ-HISTÓRIA

Enterobius vermicularis (Linnaeus, 1758) é um exemplo de como a mudança de comportamento, com a aquisição de novos hábitos, pode modificar a relação parasito-hospedeiro. São os helmintos intestinais de humanos com datações mais antigas em estudos paleoparasitológicos, 10.000 anos AP na América do Norte (FRY E MOORE, 1969). Na América do Sul, *E. vermicularis* foi evidenciado em coprólitos de até 4.730 anos AP, do Peru e Chile, que corresponde a populações da região andina até a Argentina (ARAÚJO et al., 1985; GONÇALVES et al., 2003; PATRUCCO et al., 1983).

Sabe-se que a infecção por *E. vermicularis* teve origem no continente africano, se dispersando para as outras regiões do globo acompanhando as migrações das populações humanas (ARAÚJO E FERREIRA, 1995; ARAÚJO et al., 2008; FERREIRA et al., 1997; GLEN E BROOKS, 1986; HUGOT, 1999; KLIKS, 1990). Baseado na distribuição *E. vermicularis* na pré-história e nas condições específicas do ciclo biológico, uma hipótese amplamente aceita atualmente para a sua entrada no continente americano se refere à migração via Estreito de Bering, por volta de 20.000 a 15.000 anos AP (ARAÚJO et al., 2008; FERREIRA et al., 1997). Uma vez que *E. vermicularis* pode ser transmitido de indivíduo para indivíduo, sem a necessidade de realizar uma fase larvar no solo, as condições climáticas não afetariam o desenvolvimento de seu ciclo biológico. Em razão disso, foi possível a permanência da infecção nos grupos humanos, em temperaturas baixas rigorosas como do Alaska e da Sibéria (FERREIRA et al., 1997; HUGOT et al., 1999; ARAÚJO et al., 2008). Rotas alternativas como migrações transpacíficas também são discutidas para explicar a origem deste helminto no continente americano, e uma ou mais migrações costeiras, além de rotas transpacíficas, teriam ocorrido durante o processo exploratório (ADAMSON, 1994; ARAÚJO E FERREIRA, 1995; FERREIRA et al., 1997).

A importância de ambientes fechados, sem a circulação de ar, na transmissão de *E. vermicularis* é observada na pré-história em povos caçadores-coletores da América do Norte (Figura 5), que possuíam prevalências elevadas para esse helminto, variando entre 3% a 63% (FAULKNER et al., 1989; FRY E MOORE, 1969). A infecção teria se intensificado com o advento da agricultura, durante a transição de caçadores-coletores nômades para agricultores sedentários (REINHARD, 1990; IÑIGUEZ et al., 2006). Os grupos de caçadores-coletores Pueblos Ancestrais da América do Norte possuíam menor prevalência para a infecção por *E. vermicularis*, de

2%, quando comparados a grupos que construíam habitações em cavernas muradas, com 19% de positividade das amostras (REINHARD, 1990; 2008), destacando um aumento de coprólitos positivos nas comunidades que ocuparam essas cavernas (REINHARD et al., 2016).



Figura 5: Dinâmica de transmissão de *Enterobius vermicularis* na pré-história. Adaptado de Reinhard K. (2008).

Os primeiros estudos que encontraram *E. vermicularis* ocorreram na América do Norte em 1965, com o relato de ovos em coprólitos humanos (SAMUELS, 1965). Um pouco depois, foi descrito o achado mais antigo até o momento em Danger Cave, Estados Unidos, com datação de 10.000 anos AP (FRY E HALL, 1969; FRY E MOORE, 1969; HALL, 1969). Outros achados de ovos de *E. vermicularis* ocorreram em regiões distintas dos Estados Unidos, com datações de 2.000 anos (HALL, 1972; FAULKNER et al., 1989; FAULKNER E PATTON, 1990); e em fossas de residências de colonos ingleses, datadas do século XVII (REINHARD et al., 1986). Também foram encontrados ovos no conteúdo intestinal de um corpo mumificado da Groelândia,

datado de 1.400 anos (HAUSEN, 1986). Coprólitos humanos de 14 sítios arqueológicos provenientes do Colorado, Estados Unidos, com datações que variam entre 8.800 a 200 anos, reafirmaram a presença da infecção por *E. vermicularis* em povos da América do Norte (REINHARD et al., 1987). Em aldeias construídas em cavernas, com paredes de pedra, a prevalência era de 19%, enquanto que em aldeias agrícolas, também muradas com pedras, mas não associada a cavernas, as taxas são menores, de 10%, o que mostra a importância do tipo de construção de moradia na transmissão de *E. vermicularis* no passado (REINHARD et al., 2016).

Na América do Sul e Central, a presença de *E. vermicularis* em populações pré-históricas tem sido revelada pela análise de material do Peru (PATRUCCO et al., 1983), do Chile (ARAÚJO et al., 1985; FERREIRA et al., 1984, 1989), da Argentina (ZIMMERMAN E MORILLA, 1983), e do México (REINHARD et al., 1989; JIMÉNEZ et al., 2012), em coprólitos de humanos com datações que variam entre 4.000 a 800 anos AP. De acordo com esses estudos, *E. vermicularis* parece ter sido relativamente raro antes do estabelecimento da agricultura, dados esses similares às evidências da América do Norte (REINHARD et al., 2016). O sítio Tulán 54, localizado em San Pedro de Atacama, no norte do Chile, registrou a prevalência mais alta até o momento para *E. vermicularis*, de 69%, em coprólitos datados de 1.000 anos AP relacionados a uma população sedentária e com subsistência baseada em cultivo de quinoa (*Chenopodium quinoa*) e criação de lhamas (*Lama spp.*) (FERREIRA et al., 1989). A presença de *E. vermicularis* no Brasil foi revelada por análise paleoparasitológica molecular em material recuperado do Cemitério da Praça XV, do Rio de Janeiro, datado do período colonial. O aDNA deste parasito foi detectado em 50% dos indivíduos analisados (JAEGER E IÑIGUEZ, 2014).

Poucas são as evidências paleoparasitológicas no Velho Mundo, e dois estudos realizados no Irã revelaram a presença de oxiurídeos em material antigo. Nezamabadi e colaboradores (2013) encontraram ovos de *E. vermicularis* em amostras de solo coletadas de uma antiga mina de sal em Cheharabad, no Irã, com datações de 2.500 e 1.500 anos BP. Em associação foram recuperados ovos de *Trichuris sp.*, *Ascaris sp.*, *Taenia sp.* (ou *Echinococcus sp.*), *Dicrocoelium sp.*, e *Oxyuris equi*, um oxiurídeo de equídeos. Os achados são evidências das condições sanitárias precárias em que viviam os mineiros e mostra que indivíduos de diferentes faixas etárias estavam infectadas por oxiúros naquela época, o que não ocorre nos dias atuais onde a prevalência é maior em

crianças (NEZAMABADI et al., 2013). No estudo mais recente, Paknazhad e colaboradores (2016) descreveram a mais antiga evidência de um *E. vermicularis* na Ásia até o momento, encontrado em amostras de um sítio arqueológico do Teerã, Iran. As datações por termoluminescência de cerâmica encontradas em associação com o indivíduo são de cerca de 6.950 anos AP e nenhum outro helminto foi evidenciado nas amostras. Os outros relatos são da China em múmias da Dinastia Han de 2.100 anos AP (WEI, 1973); da Alemanha com material de latrinas da Idade Média (HERMANN, 1985); da Coreia, em múmias da Dinastia Joseon datadas do século XVII (SHIN et al., 2011); e do continente africano, com múmias egípcias datadas de 30 aC-395 dC (HORNE, 2002).

Um estudo recente sintetizou todos os relatos de *E. vermicularis* na antiguidade, somente para o Novo Mundo, e avaliou a frequência de baixos achados em populações pré-agricultores, quando comparada a agricultores, além da relação entre *E. vermicularis* e a forma de construir habitações (REINHARD et al., 2016). Os autores descreveram os achados por tipo de cultura e subsistência, com a descrição dos sítios arqueológicos apresentados nos diversos artigos publicados (ARAÚJO et al., 1997; HUGOT et al., 1999; REINHARD, 1988, 1990, 1992, 1996). Apesar da raridade dos achados de ovos de *E. vermicularis* em material de populações de caçadores-coletores, o relato com datação mais antiga é proveniente dessa população, de 10.000 anos AP, observado em coprólitos dos EUA, o que revela a antiguidade dessa infecção nas Américas (FRY E MOORE, 1969). Outros estudos nas Américas encontraram além de *E. vermicularis*, ovos de parasitos zoonóticos o que relacionou os achados à presença de outros animais na região, como canídeos, roedores e insetos, associados ao armazenamento de produtos agrícolas que atraíam esses animais (REINHARD, 1990; ARAÚJO et al., 1997; HUGOT et al., 1999; JIMENEZ et al., 2002).

1.5 OUTROS OXYURIDAE EM COPRÓLITOS

Estudos com coprólitos de outros animais também são realizados pela Paleoparasitologia e encontros de oxiurídeos têm sido registrados. O achado de ovo de oxiurídeo mais antigo foi relatado com a descrição de uma nova espécie, *Paleoxyuris cockburni* n. gen., n. sp., Família Heteroxynematidae, encontrado em coprólito mineralizado coletado no Rio Grande do Sul (HUGOT et al., 2014). Este coprólito estava associado a proto-mamíferos da Classe Cynodontia, com datações estimadas em

240 milhões de anos. A descoberta é extremamente interessante por serem os cinodontes um grupo da linhagem dos primeiros vertebrados, que deram origem aos mamíferos, e por mostrar a antiguidade da associação parasitária entre oxiurídeos e hospedeiros que obteve sucesso infectando mamíferos herbívoros e aves (em menor escala) até os dias atuais. Este estudo ainda aponta para a possibilidade de existir oxiurídeos em linhagens de animais herbívoros extintos, já que a maioria dos grupos de animais que possuem representantes com esse comportamento alimentar são infectados por oxiurídeos (HUGOT et al., 2014).

Parapharyngodon sp., oxiurídeo de répteis que possui distribuição mundial, foi registrado em material paleoparasitológico proveniente de Minas Gerais com datação de 9.640 ± 110 anos AP (ARAÚJO et al. 1980). A morfologia e morfometria dos ovos foram similares para a espécie *P. sceleratus*, encontrada em Lacertidae de Minas Gerais. Esta espécie é descrita para Lacertidae do gênero *Tropidurus*, existente no Parque Nacional Serra da Capivara (ARAÚJO et al. 1998).

Sianto e colaboradores (2012) encontraram ovos de Pharyngodonidae, parasitos de répteis e anfíbios, em coprólitos humanos de dois sítios arqueológicos da região de São Raimundo Nonato, Piauí, com datações de até 10.000 anos AP, e do sítio Furna do Estrago, Pernambuco, em sepultamento humano datado entre 1860 ± 50 e 1610 ± 70 anos AP. Os autores também recuperaram escamas de lacertídeo dos coprólitos. Estes resultados trouxeram novas informações sobre falso parasitismo e hábitos alimentares das populações pré-históricas do nordeste brasileiro, mostrando que o hábito de ingerir lagarto observado hoje na região tem origens antigas.

Ovos de Oxyuroidea foram recuperados de coprólitos de felinos datados de 9,000 anos AP, do semiárido brasileiro (SIANTO et al., 2014). Esse achado está associado ao consumo de presas infectadas pelo hospedeiro, refletindo um caso de falso parasitismo (parasito espúrio), já que carnívoros não são hospedeiros naturais de oxiurídeos (ADAMSON, 1994; LEVINE, 1968; ROBERTS E JANOVY, 2009). Nessas situações, os ovos são ingeridos junto com a presa e seguem direto pelo intestino do indivíduo, pois não são capazes de infectar os felinos ou não estão em sua forma infectiva. Sendo assim, são eliminados nas fezes do predador (SIANTO et al., 2014).

A síntese de trabalhos elaborada por Dufour e colaboradores (2015) reuniu mais de 20 estudos que desde a década de 60 relatam achados de ovos do *Oxyuris equi*, oxiurídeo específico de equídeos, em coprólitos coletados em diversos sítios

arqueológicos ao redor do mundo. O estudo mostrou que a ocorrência de *O. equi* é mais evidente na Europa e com um período de ausência entre de 10.000 anos até 500 anos AP, correspondente a ausência de cavalos. *Oxyuris equi* reaparece após a importação de cavalos por europeus para o continente americano, o que indicaria, conseqüentemente, a introdução recente do parasito.

Em análise de coprólitos para a presença de parasitos intestinais provenientes de sítios arqueológicos localizados no Parque Nacional Serra das Confusões, Piauí, região semiárida do nordeste brasileiro, provenientes de Dasypodidae, *Tamandua tetradactyla*, *Homo sapiens*, Felidae e *Kerodon rupestris*, foram identificadas espécies de helmintos e protozoários comumente encontradas em *K. rupestris* e espécies ainda não descritas ou relatadas para esse hospedeiro (SOUZA, 2013). Porém, não foram recuperados ovos de oxiurídeos nos coprólitos desse roedor. Ainda são poucos os estudos com material antigo de animais que relatam a presença de oxiurídeos, sendo ainda mais raros estudos que relacionem esses dados encontrados com a história filogenética de parasitos e hospedeiros.

Na região da Patagônia, Argentina, uma série de escavações em sítios arqueológicos e paleontológicos forneceram coprólitos de diferentes espécies de roedores. Ovos dos oxiurídeos *Heteroxyema (Cavioxyura) viscaciae* e *Helminthoxys* sp. foram encontrados nas análises, sendo as primeiras descrições em material antigo (BELTRAME et al., 2012; 2014; SARDELLA E FUGASSA, 2011). Ovos de *Syphacia* sp. também foram relatados pela primeira vez em coprólitos de *Kerodon rupestris*, roedor caviídeo que habita regiões rochosas do semiárido brasileiro, datados de 5.300 anos AP (SOUZA et al., 2012).

A relevância de se estudar os coprólitos de roedores foi assinalada em uma revisão de achados paleoparasitológicos em material de roedores da América do Sul (BELTRAME et al., 2014). Os dados encontrados podem ser úteis para reconstruir cenários em épocas passadas, com base no ciclo de transmissão do parasito, de um hospedeiro para o outro, além de fornecer uma imagem da biodiversidade parasitária em tempos remotos.

1.6 OXYURIDA EM MATERIAL RECENTE DE ROEDORES E LAGOMORFOS DA AMÉRICA DO SUL

Entre as três famílias da ordem Oxyurida, Oxyuridae e Heteroxynematidae possuem indivíduos que infectam roedores e lagormorfos na América do Sul. Para esse continente foram reportados seis gêneros da família Oxyuridae: *Aspiculuris* Schulz, 1924, *Helminthoxys* Freitas, Lent & Almeida, 1937, *Syphacia* Seurat 1916, *Passalurus* Dujardin, 1845, *Protozoophaga* Travassos, 1923, e *Wellcomia* Sambon 1907. Para a família Heteroxynematidae, foram relatados os gêneros *Dentostomella* Schulz et Krepkogorskaja 1932 e *Heteroxynema* Hall 1916. As espécies descritas na América do Sul estão relacionadas na Tabela 1.

Para os roedores Caviidae Fischer 1817, que inclui os gêneros *Cavia* Pallas, 1766 (préas); *Galea* Meyen, 1833; *Microcavia* Gervais e Ameghino, 1880; *Dolichotis* Desmarest, 1820 (mara); *Hydrochoerus* Brisson, 1762 (capivaras); e *Kerodon* Cuvier, 1825 (mocó), estão descritos *Helminthoxys* spp., *Syphacia* spp., *Wellcomia* spp. e *Heteroxynema* spp. (Tabela 1).

Helminthoxys spp. são parasitos de roedores caviomorphas neotropicais, que habitam o ceco e o intestino grosso de seus hospedeiros (HUGOT, 1989; SUTTON, 1989). Atualmente compreende nove espécies (Tabela 1), e apenas *Helminthoxys freitasi*, foi descrita no Brasil (QUENTIN, 1969).

Syphacia spp. incluem mais de 60 espécies conhecidas para roedores e lagomorfos, sendo 16 espécies conhecidas na América do Sul (Tabela 1). Para o caviídeo *K. rupestris*, a única espécie relatada até o momento foi *Syphacia criceti*, em Pernambuco e São Paulo, Brasil (VAZ E PEREIRA, 1934). Um estudo mais recente relatou ovos de três morfotipos de Oxyuridae em fezes de *K. rupestris* da região sul do Parque Nacional Serra da Capivara, porém sem chegar à identificação de espécie (SALDANHA, 2016).

Wellcomia spp. são encontradas em roedores do Velho e Novo Mundo. Na América do Sul (Tabela 1), duas espécies são descritas para roedores caviomorphas da Argentina (SUTTON E HUGOT, 1987) e da Guiana Francesa (HUGOT, 1982). *Heteroxynema* spp. são oxiurídeos de roedores neotropicais e quatro espécies foram descritas na Argentina (HUGOT, 1983; HUGOT E SUTTON, 1989; TEIXEIRA DE FREITAS E ALMEIDA, 1936) e Chile (QUENTIN, 1975).

Tabela 1: Oxiurídeos encontrados em roedores e lagomorfos da América do Sul, de hábitat silvestre.

Parasito	Localidade	Hospedeiro	Medida dos ovos (µm)	Referência
OXYURIDAE				
<i>Aspicularis tetraptera</i> (Nitzsch, 1821)	MS, Brasil	<i>Mus musculus</i>	60 x 24	Bazzano et al. 2002
<i>Helminthoxys abrocomae</i> n. sp.	Bolivia	<i>Abrocoma cinerea</i>	77 x 33	Hugot e Gardner 2000
<i>Helminthoxys caudatus</i> (syn. <i>H. pujoli</i>) Teixeira de Freitas 1937	Argentina	<i>Caviella australis</i>	104-119 x 41-54	Teixeira de Freitas et al. 1937
	Bolívia	<i>Microcavia australis</i> , <i>Caviella niata</i>	123 x 65	Quentin 1973
	Argentina	<i>Microcavia australis</i>	não informado	Hugot e Sutton 1989
	Argentina	<i>Microcavia australis</i>	não informado	Fugassa 2015
<i>Helminthoxys effilatus</i> Schuurmans-Stekhoven 1951	Argentina	<i>Lagidium viscacia</i>	não informado	Schuurmans 1952
	Argentina	<i>Lagidium viscacia</i>	não informado	Hugot e Sutton 1989
	Argentina	<i>Lagidium viscacia</i>	não informado	Quentin 1973
	Bolívia	<i>Lagidium peruanum</i>	não informado	Sutton e Hugot 1993
	Peru	<i>Lagidium peruanum</i>	não informado	Sutton e Hugot 1993
<i>Helminthoxys freitasi</i> Quentin 1969	Brasil	<i>Trichomys aperioides</i>	não informado	Quentin 1969
	PE, Brasil	<i>Cercomys cunicularius</i> , <i>Thrichomys aperioides</i> , <i>T. laurentius</i>	não informado	Vicente et al. 1997; Sutton e Hugot 1993
	AM, Brasil	<i>Mesomys hispidus</i>	não informado	Andrade-Silva e Maldonado Junior 2017
<i>Helminthoxys gigantea</i> (Quentin, Courtin et Fontecilla, 1975)	Chile	<i>Octodon degus</i>	92 x 35	Quentin, Courtin e Fontecilla, 1975
	Argentina	<i>Octodon bridgesi</i>	não informado	Sutton e Hugot 1993
<i>Helminthoxys quentini</i> Barus, 1972	Cuba	<i>Capromys pilorides</i>	não informado	Sutton e Hugot 1993
<i>Helminthoxys tiflophila</i> (Vigueras, 1943)	Cuba	<i>Capromys prehensilis</i>	90 x 40	Hugot 1982
<i>Helminthoxys urichi</i> Cameron & Reesal, 1951	AM, Brasil	<i>Dasyprocta aguti</i>	não informado	Pinto e Gomes 1980
	Guiana Francesa	<i>Dasyprocta aguti</i>	não informado	Hugot 1986
	AM, Brasil	<i>Dasyprocta fulliginosa</i>	76-90 x 40-43	Gonçalves et al. 2006
<i>Helminthoxys velizi</i> Parra Ormefio, 1953	Bolívia	<i>Lagidium peruanum</i>	115 - 120 x 71	Quentin 1973
<i>Syphacia alata</i> (Quentin 1968)	PE, Brasil	<i>Necomys lasiurus</i> ; <i>Oligoryzomys nigripes</i>	95-97 x 34-40	Quentin 1968
	Colômbia	<i>Sigmodontomys alfari</i>	95-97 x 34-40	Quentin 1969
	Argentina	<i>Necomys temchuki</i> , <i>N. benefactus</i>	75-106 x 20-31	Robles 2008
	PB, Brasil	<i>Necomys lasiurus</i>	não informado	Simões et al. 2017
	DF, Brasil	<i>Necomys lasiurus</i> , <i>Mus musculus</i>	não informado	Grossmann 2015

<i>Syphacia carlitosi</i> Robles et Navone, 2007	Argentina	<i>Akodon azarae</i>	100 x 37	Robles e Navone 2007
	Argentina	<i>Akodon azarae</i>	não informado	Navone et al. 2009
	RJ, Brasil	<i>Akodon cursor</i> , <i>A. montensis</i> , <i>Oligoryzomys nigripes</i>	70-100 x 20-37	Simões et al. 2011
	RJ, Brasil	<i>Akodon cursor</i> , <i>A. montensis</i> , <i>Oligoryzomys nigripes</i>	70-100 x 20-37	Pinto et al. 2011
	Argentina	<i>Akodon azarae</i>	não informado	Herrera et al. 2012
	Argentina	<i>Akodon azarae</i>	não informado	Miño et al. 2012
<i>Syphacia criceti</i> Vaz & Pereira 1934	SP, Brasil	<i>Rattus rattus</i>	não informado	Vaz e Pereira 1934
	SP, Brasil	<i>Kerodon rupestris</i>	90-98 x 34-36	Vaz e Pereira 1934
	PE, Brasil	<i>Calomys callosus</i> , <i>Oryzomys subflavus</i>	83-87 x 27-34	Quentin 1969
	PE, Brasil	<i>Kerodon rupestris</i>	83-87 x 27-34	Quentin 1971
	DF, Brasil	<i>Necomys lasiurus</i> , <i>Calomys expulsus</i> , <i>Mus musculus</i>	não informado	Grossmann 2015
<i>Syphacia evaginata</i> Hugot e Quentin, 1985	DF, Brasil	<i>Calomys tener</i> , <i>C. expulsus</i>	não informado	Grossmann 2015
	PA, Brasil	<i>Oryzomys</i> sp.	não informado	Hugot and Quentin, 1985
<i>Syphacia hodarae</i> n. sp.	Argentina	<i>Calomys laucha</i>	100 - 160 x 30 - 50	Herrera et al. 2011
<i>Syphacia (Seuratoxyuris) hugoti</i> n. sp.	Argentina	<i>Sooretamys angouya</i>	85 x 30	Robles et al. 2014
<i>Syphacia kinsellai</i> Robles & Navone, 2007	Argentina	<i>Oligoryzomys nigripes</i>	87 x 41	Robles e Navone 2007
	RJ, Brasil	<i>Akodon cursor</i> , <i>A. montensis</i> , <i>Oligoryzomys nigripes</i>	87 x 41	Pinto et al. 2011
	RJ, Brasil	<i>Akodon cursor</i> , <i>A. montensis</i> , <i>Oligoryzomys nigripes</i>	não informado	Simões et al. 2011
	Argentina	<i>Oligoryzomys nigripes</i>	85 - 90 x 30- 41	Robles e Navone 2007
<i>Syphacia megadeiros</i> Quentin, 1969	Colombia	<i>Rhipidomys latimanus</i> , <i>Oryzomys alfaroi</i>	66 x 23	Quentin, 19
<i>Syphacia mesocriceti</i> Quentin, 1971	RJ, Brasil	<i>Mesocricetus auratus</i>	130 x 40	Pinto et al. 2011
<i>Syphacia muris</i> (Yamaguti, 1935) Yamaguti, 1941	GO, Brasil	<i>Rattus rattus frugivorus</i>	não informado	Pinto et al. 1982
	RJ, Brasil	<i>Rattus norvegicus</i>	60-70 x 28-30	Pinto et al. 2001
	Argentina	<i>Rattus norvegicus</i>	63-72 x 27-30	Robles et al. 2008
<i>Syphacia obvelata</i> Rudolphi, 1802	MS, Brasil	<i>Mus musculus</i>	108 x 30	Bazzano et al.. 2002
	Brasil	<i>Mus musculus</i> , <i>Rattus rattus</i> , <i>Rattus norvegicus</i>	não informado	Vicente et al. 1997
	DF, Brasil	<i>Calomys expulsus</i> , <i>Mus musculus</i>	não informado	Grossmann 2015
<i>Syphacia odilbainae</i> Hugot e Quentin, 1985	Colômbia	<i>Zygodontomys brevicauda</i>	115 x 30	Hugot and Quentin, 1985
<i>Syphacia oryzomae</i> Sutton, 1978	Argentina	<i>Oryzomys (Oligoryzomys) sp.</i>	não informado	Sutton 1978
<i>Syphacia phyllotios</i> Quentin, Babero e Cattan, 1979	Chile	<i>Phyllotis darwini</i>	109 - 112 x 34 - 38	Quentin et al. 1979
<i>Syphacia quentini</i> Quentin 1969	Colômbia	<i>Melanomys caliginosus</i>	não informado	Quentin 1969

<i>Syphacia venteli</i> Travassos, 1937	Colômbia	<i>Melanomys caliginosus</i>	80-82 x 30-33	Robles e Navone 2010
	RJ, Brasil	<i>Nectomys squamipes</i>	78-80 x 32	Travassos, 1937
	Colômbia	<i>Melanomys caliginosus</i>	82 x 33	Quentin, 1969
	Argentina DF, Brasil	<i>Nectomys squamipes</i> <i>Mus musculus</i>	75-87 x 25-31 não informado	Robles e Navone 2010 Grossmann 2015
<i>Passalurus ambiguus</i> (Rudolphi, 1819)	Brasil	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	93 - 103 x 45	Lins de Almeida 1933
	RS, Brasil	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	não informado	Tarouto et al. 1983
<i>Protozoophaga obesa</i> Diesing, 1851	SP, Brasil	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	não informado	Sinkoc et tal. 2009
	MS, Brasil	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	não informado	Bonuti et al. 2002; Costa e Catto 1994; Fagonde e Batista 1994; Nascimento et al. 1991
	PR, Brasil	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	não informado	Truppel 2009; Antonucci et al. 2012
	RS, Brasil	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	87 x 73	Ribeiro e Amato 2003
	Brasil	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	não informado	Yamaguti 1961; Arantes et al 1985
	Bolívia Venezuela	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i> <i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	não informado não informado	Casas et al. 1995 Salas e Herrera 2004
<i>Wellcomia dolichotis</i> n. sp Sutton & Hugot 1987	Argentina	<i>Dolichotis patagonum</i>	70 x 45	Sutton e Hugot 1987
<i>Wellcomia carolodomínici</i> Hugot, 1982	Guiana Francesa	<i>Coendou prehensilis</i>	não informado	Hugot 1982
HETEROXYNEMATIDAE				
<i>Dentostomella translucida</i> Schulz & Krepkorgorskaya, 1932	RJ, Brasil	<i>Meriones unguiculatus</i>	100 x 30	Pinto et al. 2003
	RJ, Brasil	<i>Meriones unguiculatus</i>	100 x 30	Pinto et al. 2011
<i>Heteroxynema (cavioxyura) caviellae</i>	Argentina	<i>Caviella australis</i>	não informado	Hugot 1983
<i>Heteroxynema (Cavioxyura) chiliensis</i> Quentin 1975	Chile	<i>Octodon degus</i>	não informado	Quentin 1975
<i>Heteroxynema (Cavioxyura) viscaciae</i>	Argentina	<i>Lagidium viscacia</i>	134-140 x 65-74	Hugot e Sutton 1989
<i>Heteroxynema wernecki</i> n. sp.	Argentina	<i>Galea leucoblephara</i>	94-114 x 45-62	Teixeira de Freitas e Almeida 1936

2 JUSTIFICATIVA

A Paleoparasitologia contribuiu com dados empíricos ao conhecimento histórico, auxiliando a esclarecer a origem e evolução das doenças infecciosas (FERREIRA et al., 2011). O estudo dos parasitos no passado proporciona modelos ideais para testar hipóteses sobre a origem e evolução de doenças (HUGOT et al., 1999), além de relacionar com aspectos culturais e comportamentais das populações humanas como a baixa diversidade e prevalência de algumas parasitoses impostas pela vida nômade dos caçadores-coletores (REINHARD, 1988, 1992, 2007; REINHARD et al. 2016). Essas mudanças de hábitos culturais e comportamentais, como higiene e dieta, influenciam diretamente a relação hospedeiro-parasita-ambiente e moldaram o surgimento de infecções parasitárias (HUGOT et al., 1999; JAEGER E IÑIGUEZ, 2014; REINHARD, 1992).

Pouco se sabe sobre as relações filogenéticas dentro do grupo Oxyurida. Os estudos existentes têm demonstrado a alta especificidade de hospedeiro entre os oxiurídeos, em especial, os Syphaciinae, que pertencem à mesma família de roedores, com filogenias estreitamente paralelas com eles (por ex. HASEGAWA et al., 2003; HUGOT et al., 2013). Os estudos propostos aqui serão importantes para futuras investigações sobre a evolução do grupo.

Estudos anteriores realizados com coprólitos do Vale do Lluta avaliaram o impacto da expansão do Império Inca sobre a saúde e dieta das populações do vale (SANTORO et al., 2003). Observou-se um aumento de parasitos intestinais após a conquista, relacionado as mudanças dos aspectos culturais e sociais impostas pelos Incas. Nesse cenário, dois helmintos foram importantes: *E. vermicularis* e *A. pacificum*, relatados em 21% e 4% das amostras após a expansão Inca, respectivamente. O aumento da prevalência de *E. vermicularis* durante esse período seria consequência da transição de pequenos vilarejos a aldeias densamente povoadas, impulsionado por mudanças significativas na estrutura dessas comunidades existentes e acesso a maior variedade de alimentos incorporado à dieta pelos Incas (SANTORO et al. 2003). Assim, a análise de dados dos sítios arqueológicos do Vale do Lluta torna-se importante para compreender como ocorreu o processo de ocupação dos novos territórios, e como a modificação do comportamento e cultura influenciaram a dinâmica dos parasitos nas populações locais.

O sítio Lluta 57 fornece a oportunidade de avaliar o impacto do Império Inca durante o período pré-Inca, definido por comunidades interdependentes com organização política não estatal e sociedade igualitária segmentada, centrada na agricultura e consumo de produtos marinhos; período Inca, com consequente reorganização social, econômica e política, e incorporação de novos alimentos; e durante o período pré-hispânico, com o colapso do Estado Inca, pouca influência hispânica nas áreas rurais, até o abandono total de aldeias e vilarejos.

Grande parte dos estudos realizados no vale do Lluta foram conduzidos para conhecer o comportamento social, práticas culturais e dieta das populações (AUFDERHEIDE et al., 1999; DORSEY-VINTON et al., 2009). Não há dados paleoparasitológicos sobre o sítio arqueológico Lluta 57, sendo esse o primeiro estudo que revela a fauna parasitária que esteve presente nesse povoado do importante Vale de Lluta. Este sítio contém um grande potencial de informações para a compreensão da ocupação do vale. Nesse sentido, torna-se relevante a análise dos coprólitos encontrados nesse sítio, que, somando-se aos esforços investigativos realizados pela equipe de arqueólogos para caracterizar essa população e auxiliar no melhor entendimento sobre os processos sociais e culturais que formaram esses assentamentos complexos. Este sítio representa uma cronologia de transição pré-Inca até o período pré-contato hispânico, possibilitando reavaliar o impacto da conquista Inca da primeira transição epidemiológica, obtendo assim um cenário da dinâmica parasitária das infecções nessa região.

Em outros estudos realizados com populações pré-históricas da América do Norte e da região dos Andes, como Chile e Peru, também se destaca o oxiurídeo *E. vermicularis*, com mudanças na prevalência da infecção de acordo com os padrões de comportamento e hábitos culturais do homem pré-histórico. Um estudo avaliou a distribuição *E. vermicularis* nas Américas ao longo do tempo, resumindo estudos com resultados positivos e negativos para oxiurídeos obtidos em mais de 30 anos de pesquisas, e definindo tendências para sua presença no continente americano (REINHARD et al., 2016). Dados relatados no Velho Mundo sugerem que a ocorrência de *E. vermicularis* em populações antigas está relacionada principalmente às más condições de saneamento e higiene em que essas populações viviam, revelando uma associação desse parasito com outros parasitos de transmissão fecal-oral. Há uma evidência da infecção por *E. vermicularis*, revelada por análises paleogenéticas em

material do período colonial, recuperado do Cemitério Praça XV, no Rio de Janeiro (JAEGER E IÑIGUEZ, 2014). Nesse sentido, uma revisão sistemática sobre a presença desse oxiurídeo no Velho e Novo Mundo torna-se relevante a fim de conhecer o cenário no qual apresenta-se esse parasito no passado. Além disso, estudos que relacionam dados sobre a biologia do parasito e a dinâmica da infecção, fatores tafonômicos, e numa perspectiva diacrônica nas populações das Américas, são necessários. Nesse sentido, pode-se propor um cenário mais completo desta parasitose no passado.

A Paleoparasitologia inclui o estudo de coprólitos de outros animais como fonte de importante conhecimento a ser estudado no final da década de 80. As primeiras investigações analisaram coprólitos do roedor endêmico brasileiro *Kerodon rupestris*, e encontraram *Strongyloides ferreirai* n. sp. e *Trichuris* sp. em amostras coletadas de camadas arqueológicas datadas de 8.000 a 2.000 BP (ARAÚJO et al., 1989). O único oxiurídeo identificado até o momento em material de *K. rupestris* foi *Syphacia* sp., descrito em coprólitos de *K. rupestris* de 5.300 anos (VIEIRA DE SOUZA, 2012; Sianto 2009). Mais tarde foram encontrados outros morfotipos em material recente desse roedor, porém sem chegar ao menor táxon (SALDANHA, 2016). Oxiurídeos também são relatados em coprólitos de animais de outras regiões da América do Sul e ovos de dois gêneros de oxiurídeos, encontrados atualmente em roedores neotropicais, já foram descritos na Patagônia, Argentina (BELTRAME et al., 2012, 2014, 2016; SARDELLA E FUGASSA, 2011). As investigações da helmintofauna de roedores podem ajudar a monitorar populações de parasitos na região, permitindo determinar o possível surgimento ou extinção de espécies (OGUNSEITAN, 2005).

Nesse sentido, na tentativa de realizar um levantamento dos oxiurídeos encontrados em roedores do semiárido para avaliar a viabilidade da região em manter o ciclo biológico desse helminto, analisou-se amostras de fezes de *K. rupestris*. Além disso, é apresentada uma revisão sistemática da literatura de enteroparasitos de *K. rupestris*, no passado e no presente, analisando a frequência e prevalência de achados para cada parasito relatado ao longo do tempo. A literatura sobre a helmintofauna desse roedor está amplamente dispersa entre alguns periódicos e teses, e uma compilação de dados proporcionará uma base para futuros estudos e uma melhor compreensão sobre a helmintofauna da região do semiárido do Brasil. Este trabalho também amplia os dados sobre a biodiversidade de parasitos em roedores do semiárido.

3 OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GERAL

Estudar a paleoepidemiologia, e a paleoparasitologia de representantes da Família Oxyuridae no hospedeiro humano e de outros animais, para investigar a hipóteses sobre a modulação diacrônica e ecológica da dinâmica da infecção, assim como pelas transições culturais em populações humanas do passado.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Estabelecer a Paleoepidemiologia e Paleoparasitologia da infecção por *E. vermicularis*, por meio de revisão sistemática de achados no Velho e Novo Mundo, para analisar os fatores ecológicos e culturais envolvidos na dinâmica da relação-parasito hospedeiro.
- Determinar a tendência da frequência e riqueza dos parasitos intestinais, com ênfase em *Enterobius vermicularis*, em diferentes períodos culturais da população humana do passado, para avaliar o efeito das transições cronológicas na dinâmica da infecção.
- Investigar representantes da família Oxyuridae no hospedeiro animal, modelo roedor *Kerodon rupestris*, para e avaliar a diversidade e cronologia da infecção por meio de análise parasitológica e revisão sistemática.

4 METODOLOGIA

Como mencionado, a tese está no formato “coletânea”, composta de 3 artigos científicos: “*Enterobiasis in the past: review of the distribution worldwide*”; “*New Paleoparasitological investigations from the Pre-Inca to Hispanic Contact Period in northern Chile*”; e “*Occurrence of endoparasites in *Kerodon rupestris* (Rodentia, Caviidae) from northeastern Brazil: new records and review of the literature*”. Assim, neste tópico é exposto o detalhamento de materiais e métodos e/ou abordagens teórico-metodológicas utilizadas para todo o estudo, específicas para cada produção científica.

4.1 “WORLDWIDE DISTRIBUTION OF ENTEROBIASIS IN THE PAST: A REVIEW”

Todos os estudos paleoparasitológicos publicados disponíveis sobre *E. vermicularis* foram incluídos. No entanto, palestras e resumos em congressos não foram aproveitados, sendo o único critério de exclusão utilizado. Foram analisadas as seguintes bases de dados eletrônicas, consultadas até outubro de 2017: PubMed, Scopus, Scielo, Google Scholar, Web of Science e BioOne. Para as pesquisas eletrônicas, as seguintes palavras-chave foram utilizadas: “*Enterobius*”, “*Enterobius vermicularis*”, “oxyuridae”, “oxyurid”, “paleoparasitology”, “archaeoparasitology”, “coprolite”, “sediment”, “latrine”, “remains”, “excavation”, “ancient disease”, “ancient parasite”, “skeleton”, “mummy”, “colonial”, “medieval”, “archaeological”, and “prehistoric”. Os operadores lógicos “AND” e “OR” foram utilizados para combinar descritores e encontrar publicações, assim como os “\$” e “*” para cortar palavras-chave em ordem para pesquisar todas as derivações. As publicações de dados foram classificadas em Velho Mundo e Novo Mundo, devido às particularidades dos achados. Os achados do Novo Mundo não foram completamente descritos por já terem sido devidamente detalhados em publicação por Reinhard, Araújo e Morrow (2016), e esses dados foram utilizados para discussão. Os estudos com resultados negativos para *E. vermicularis* não foram adicionados por não indicarem necessariamente a ausência desse parasito nas amostras, já que diversos outros fatores, como tafonômicos e condições desfavoráveis a preservação dos ovos do parasito, podem influenciar a sua presença em um sítio arqueológico. Esses dados negativos devem ser interpretados com cuidado pois podem não refletir o real cenário da infecção no passado. Já os dados positivos são inquestionáveis.

4.2 “NEW PALEOPARASITOLOGICAL INVESTIGATIONS FROM THE PRE-INCA TO HISPANIC CONTACT PERIOD IN NORTHERN CHILE”

4.2.1 Saúde das populações pré-históricas do Chile e conquista do Império Inca

O deserto do Atacama localizado no norte do Chile é a região mais seca do mundo, característica essa ideal para a conservação do material arqueológico. Particularmente a região situada próxima a cidade de Arica apresenta condições excelentes para avaliar a influência do desenvolvimento cultural sobre as infecções parasitárias no passado, pois oferece uma variedade de ambientes de subsistência. A costa de Arica possui abundância de itens alimentares como peixes, mariscos e aves, além de água doce dos dois grandes rios da região, Lluta e Azapa, que fluem dos Andes formando um estuário no território, de forma sazonal devido à escassez de chuvas. Esses fatores propiciaram a formação de um corredor de comércio com acessibilidade de alimentos, o que permitiu o povoamento da costa do Chile por longos períodos com continuidade cultural, desde os antigos caçadores-coletores e pescadores Chinchorros, até os povos agricultores, passando pela expansão do Império Inca (DORSEY-VINTON et al., 2009; SANTORO et al., 2003).

Estudos sobre a paleodieta da região indicaram que os principais nutrientes das populações pré-históricas do Vale do Lluta provinham de plantas terrestres e carne de animais marinhos, com poucos recursos proteicos adquiridos de animais terrestres (AUFDERHEIDE E SANTORO, 1999). Peixes marinhos teriam sido consumidos habitualmente por populações pré-Incas, sendo os vestígios de vegetais como feijão, batata e mandioca, mais abundantes após a conquista Inca. Essa reconstrução da paleodieta entra em desacordo com estudos que analisaram a fauna parasitária dos habitantes da região, no qual não foram encontrados ovos de tênia de peixe, *Adenocephalus pacificus* (syn. *Diphyllobothrium pacificum*), em coprólitos pré-Incas, apenas durante o Império Inca (SANTORO et al., 2003). Porém nesse mesmo estudo foram encontradas altas prevalências para *E. vermicularis* (21%), que está relacionado às mudanças culturais e comportamentais, helminto esse ausente em períodos pré-Incas. No entanto, segundo Dorsey-Vinton (1997) o consumo de peixes teria se intensificado, com o aumento da prevalência de 15% para 45% de positividade. A presença desse cestódeo, parasito que tem a fase infectiva em peixes como hospedeiro intermediário, é

indicativa do consumo de produtos marinhos pelos indivíduos da região (SANTORO et al., 2003).

Animais como os camelídeos (llama e alpaca) eram importantes e amplamente utilizados ao longo dos Andes para o transporte de mercadorias da planície e planalto (AUFDERHEIDE E SANTORO, 1999; LEGUÍA E CASAS, 1999), sendo o contato próximo relacionado apenas ao comércio local. No entanto, a utilização de camelídeos para o consumo, em forma de charque (carne desidratada), ou para fins cerimoniais, parece provável, mesmo que de forma ocasional (AUFDERHEIDE E SANTORO, 1999; SANTORO, 1995).

Desde a década de 80, grande parte dos estudos realizados na costa do pacífico concentraram-se nas populações costeiras de caçadores-coletores e pescadores Chinchorro que viveram muito antes dos povos indígenas pré-Incas, há aproximadamente 9.000 anos AP (ARRIAZA et al., 2010; DAGEFÖRDEA et al., 2014; FERREIRA et al., 1984; HORNE 1985; REINHARD E URBAN, 2003), e sobre a cultura Chiribaya, que habitaram a região de 700 à 1.476 anos AP (DAGEFÖRDEA et al., 2014; HOLIDAY et al., 2003; HORNE, 1985; MARTINSON, 2002; MARTINSON et al., 2003). Em consequência de suas atividades exploratórias costeira, os indivíduos padeciam de várias doenças ósseas, crônicas e/ou degenerativas, como hiperosteose porosa (GERSZTEN et al., 1998) e displasia fibrosa (SAWYER et al., 1979), e doenças ocupacionais como infecções no canal auditivo (GERSZTEN et al., 1998) em decorrência do mergulho frequente em águas frias, além de sofrer com a infecção por parasitos intestinais relacionados à dieta adotada, como *A. pacificus* e *Anisakis* sp. Foram encontradas altas prevalências para *A. pacificus* em populações pré-Inca, relacionado ao consumo de produtos marinhos crus ou malcozidos, com 19% das amostras positivas nas populações Chinchorro (REINHARD E URBAN, 2003). Devido a esse hábito alimentar, esses habitantes da costa do Chile e Peru estavam constantemente expostos a esses parasitos, com a infecção variando regionalmente. O alto consumo de *Ceviche*, alimento tradicional dessa região preparado com peixes crus, permitiu que a infecção não fosse eliminada (ARRIAZA et al., 2010). Ainda, a madeira para cozinhar os alimentos era escassa ao longo das margens do deserto do Atacama, impossibilitando o cozimento, reafirmando o consumo do pescado cru (ARRIAZA et al., 2010). Outros aspectos apontados que modularam a infecção por *A. pacificum* foram mudanças ambientais causadas pelos fenômenos El Niño e La Niña, que geraram

impactos significativos na biota marinha e na saúde humana (SAGUA et al., 2001), e também alteraram a prevalência dessa infecção nas populações do norte do Chile (ARRIAZA et al., 2010; WILLIAMS et al., 2008). A elevação da temperatura das correntes oceânicas ocasionada pelo El Niño teria modificado a quantidade de nutrientes encontrada na água do mar, aumentando a prevalência das infecções parasitárias devido a presença de peixes e aves não habituais na região, adaptados às correntes de calor (SAGUA et al., 2001). Os efeitos dessas mudanças climáticas nas populações podem ter sido devastadores, reduzindo consideravelmente a quantidade de alimentos, decorrente das inundações das plantações provocadas pela flutuação dos períodos de chuva (SUTTER, 1997). Como consequência, doenças transmitidas pela água podem ter prevalecido, visto que os rios eram as únicas fontes de água potável e estariam contaminadas por parasitos (MARTINSON et al., 2003).

O Vale de Lluta localiza-se no extremo norte do Chile, a 10 km da fronteira com o Peru, e foi uma região muito habitada pelos povos pré-históricos devido a seus grandes rios e solos férteis. Albergava inúmeros assentamentos, dispostos nos sítios arqueológicos (MENDEZ-QUIRÓS, 2015; SANTORO, 1995), por ser uma região que compreende diversos afluentes de rios que se estendem desde os Andes, com uma bacia hidrográfica de mais de 150 km de comprimento (SANTORO et al., 2000). Essa bacia é dividida em três grandes zonas ecológicas: zona baixa, zona serrana e zona altiplânica (SANTORO et al., 2000). A zona baixa compreende as localidades mais amplas com maior potencial agrícola, porém limitado pela salinidade do solo e da água. Essa zona se divide em vale costeiro, vale fértil e vale intermédio (SANTORO et al., 2000). A zona serrana é até hoje limitada as atividades humanas, e a zona altiplânica é um local produtivo de pastoreio marginal.

4.2.2 Sítio arqueológico Lluta 57, Vale de Lluta, Chile

O sítio arqueológico Lluta 57 (KM 41 Sul), de onde proveem as amostras do presente estudo, está localizado na zona baixa da bacia hidrográfica do Vale do Lluta, ao longo do rio Lluta, se concentrando nos setores de maior potencial produtivo do vale fértil (ARANDA E SUTIL, 2013). Este sítio localiza-se na região de Arica e Parinacota, próximo as localidades de Linderos e Poconchile, no Vale de Lluta, e foi descoberto durante a construção de um caminho no quilômetro 30,7 da rota internacional 11-CH (ARANDA E SUTIL, 2013). Nesse sítio foram estudados o setor funerário, com a

caracterização dos conjuntos funerários e tumbas encontrados pela equipe de arqueólogos coordenada por Pablo Méndez-Quirós Aranda e Diego Salazar Sutil, e relatada no informe final do projeto “Estudios Arqueológicos em el Valle de Lluta: Sítio Lluta 57” (2013). As evidências funerárias configuram um ambiente fúnebre e com disposição de símbolos e conotações ritualísticos, sociais, territoriais e políticos, onde é observado um contexto de negociação e resistência à expansão do Império Inca. Se destacam ainda nesse sítio as mudanças arquitetônicas, contextuais, estratigráficas e de artefatos, também relacionados a esse momento histórico (ARANDA E SUTIL, 2013).

Os habitantes dos diversos sítios arqueológicos de Vale de Lluta albergaram uma grande diversidade de espécies de parasitos, transmitidos por via fecal-oral, pela dieta, e por via aérea por inalação dos ovos (SANTORO et al., 2003; REINHARD et al., 2016). As múmias Chinchorro apresentam alta prevalência de tênia de peixe, mas não a mesma riqueza que Vale de Lluta para outras espécies de parasitos intestinais. As mudanças dos padrões alimentares se referem a forma como as comunidades locais se integravam aos novos sistemas econômicos, políticos e ideológicos impostos pelo Estado Maior após domínio Inca (DORSEY-VINTON et al., 2009).

Os estudos realizados com coprólitos do vale de Lluta avaliaram a influência da expansão do Império Inca na região e sobre população indígena local (DORSEY-VINTON et al., 2009; SANTORO et al., 2003). Duas culturas de ocupações foram estabelecidas para Vale de Lluta: pré-Inca (Período Intermediário Tardio – PIT), de 1.100 a 1.400 anos AP; e Inca (Período Tardio – PT), de 1.400 a 1532 anos AP (DORSEY-VINTON et al., 2009; SANTORO et al., 2003, 2004). A ocupação durante o PIT, estabelecida antes da conquista do Império Inca, era formada por aldeias simples e pequenas, contendo grupos de casas, além de um pequeno cemitério, dispostas pelo vale fértil. As áreas residenciais não ultrapassavam 4 hectares ou possuíam estrutura arquitetônica perceptível. Os alimentos eram obtidos localmente, sendo milho e mandioca as principais fontes de alimento, com consumo limitado de tubérculos (DORSEY-VINTON et al., 2009; SANTORO, 1995). Segundo a análise de coprólitos desse período de ocupação, a ingestão de produtos marinhos parece não ter sido essencial, apresentando uma frequência de 15% de evidências de ossos de peixes (SANTORO et al., 2003). Entretanto o consumo de “Chicha”, bebida feita com milho fermentado, parece ter sido alto se comparado ao período Inca, de acordo com a reconstrução da dieta realizada por Dorsey-Vinton e colaboradores (2009). O milho era

utilizado como alimento e durante as cerimônias de plantio e colheita, cenário esse modificado pela expansão Inca, onde a “Chicha” estava associada com o poder imperial do sistema Inca (HASTORF E JAHANNESSEN, 1993).

Após o domínio Inca, período tardio de ocupação, as áreas residenciais aumentaram para 11 hectares, com arquitetura na forma de plataformas. A forma de subsistência também sofreu modificações e torna-se mais complexa (DORSEY-VINTON, 1997). Os alimentos eram comercializados, e tubérculos como batata e “oca”, vegetal normalmente cultivado na costa do pacífico, foram incluídas à dieta pré-existente, reduzindo o consumo de milho local tributável (DORSEY-VINTON et al., 2009; SANTORO et al., 2003). O consumo de produtos marinhos se intensificou, com achados de ossos de peixe em 45% dos coprólitos analisados desse período (SANTORO et al., 2003). Durante a economia Inca, a tradição da bebida “Chicha” foi em grande parte perdida pela população local, em consequência dessa adição de novos alimentos e da produção de milho para comercialização e não consumo próprio (DORSEY-VINTON et al., 2009). A bebida passou a ter importância como moeda de troca associada ao sistema Inca, e utilizada como oferta para os antepassados durante as cerimônias para plantação (HASTORF E JAHANNESSEN, 1993).

Destaca-se que os parasitos intestinais envolvidos durante a cultura pré-Inca PIT estavam relacionados à dieta, enquanto que para o período Inca PT se relacionavam à transmissão via aérea e fecal-oral (SANTORO et al., 2003). Os efeitos da conquista Inca resultaram em mudanças na população indígena, que passaram a viver em residências em grandes assentamentos, e em condições mais precárias de saneamento e higiene. Com isso, a prevalência da infecção por *E. vermiculares* se intensificou durante PT, antes ausente em PIT. A mudança na densidade populacional intensificou a autoinfecção e a contaminação por inalação dos ovos (REINHARD, 1988, 1992, et al., 2016), sugerindo que a população de PT sofria de hiperinfecção por *E. vermicularis* (SANTORO et al., 2003).

4.2.3 Processamento de coprólitos e análise paleoparasitológica e paleobotânica por microscopia de luz

As amostras provenientes de Lluta 57 foram coletadas em contexto arqueológico, conforme relatado no Informe Final do sítio arqueológico (ARANDA E SUTIL, 2013).

Quatorze coprólitos coletados no sítio LLuta 57 foram analisados para a presença de ovos de parasitos intestinais, grãos de pólen, e micro-restos. Os coprólitos foram coletados de áreas domésticas do sítio, com exceção de uma (CH03), coletada de um sepultamento. Baseado na calibração por radiocarbono, quatro coprólitos são do PIT, cinco do PT, e quatro do período pré-hispânico. A amostra CH03 não pode ser datada. Os coprólitos foram catalogados e processados individualmente no Laboratório de Paleogenética (LABTRIP/IOC/FIOCRUZ, Brasil), segundo o procedimento padrão utilizado no LABTRIP para evitar contaminação moderna, degradação e a contaminação cruzada do material (IÑIGUEZ, 2011; JAEGER E IÑIGUEZ, 2014). A superfície do coprólito foi removida, e a amostra foi irradiada com luz UV, como descrito por Iñiguez e colaboradores (2003, 2006).

Para a análise por microscópica de luz, 2 gramas de cada coprólito foram reidratadas separadamente, com solução aquosa de fosfato trissódico (Na_3PO_4) a 0,5% por um período de 72 horas, conforme técnica adaptada por Callen e Cameron (1960), a 4°C. Após esse período utilizou-se a técnica de sedimentação espontânea (Lutz 1919), que consiste em homogeneizar o material com auxílio de um bastão de vidro, coar em gaze triplamente dobrada colocada em um funil, para um cálice cônico. O material ficou em repouso por 24 horas, para sedimentar. Foram montadas trinta lâminas 22 x 22 mm para cada amostra, com 20 μL do material sedimentado no cálice cônico com uma gota de glicerina. As observações foram feitas em microscópio de luz, com aumento de 100x e 400x, como recomendado por Araújo e colaboradores (1998). Os ovos de parasitos encontrados foram fotografados e medidos em micra com auxílio de ocular micrométrica em aumento de 400x, ou utilizando-se o software Image-Pro 3600®. A identificação dos micro-restos se baseou em Chaves (1996).

4.3 “OCCURRENCE OF ENDOPARASITES IN *Kerodon rupestris* (RODENTIA, CAVIIDAE) FROM NORTHEASTERN BRAZIL: NEW RECORDS AND REVIEW OF THE LITERATURE”

4.3.1 O roedor *Kerodon rupestris* Wied-Neuwied, 1820

O *Kerodon rupestris* (mocó) é um dos representantes da subfamília de roedores Caviinae, constituída por animais de pequeno porte e adaptados a condições de baixas altitudes (LIMA et al., 2002). Além de *K. rupestris*, também fazem parte os gêneros *Cavia* Pallas, 1766, *Galea* Meyen, 1831, e *Microcavia* Gervais & Ameghino, 1880 (LIMA et al., 2002; WOODS, 1993), distribuídos por grande parte da América do Sul (MARES et al., 1982). Dentre os Caviinae, *Kerodon* spp. atinge as maiores dimensões corporais e desde o Pleistoceno são encontrados pela região do semiárido e em pequena extensão da região mais úmida do Brasil (LESSA et al., 2005; OLIVEIRA et al., 2006; OLIVEIRA E BONVICINO, 2011; WILLIG E LACHER Jr., 1991). A espécie *K. rupestris* é endêmica do semiárido brasileiro, sendo a mais comumente encontrada na área arqueológica de São Raimundo Nonato, Piauí, região de onde proveem a maioria de fezes e coprólitos para estudos parasitológicos até o momento (ALMEIDA, 2004, DUARTE, 1994, SALDANHA, 2016, SIANTO, 2009, VIEIRA DE SOUZA, 2013).

Kerodon rupestris (Figura 6A) são animais com habilidade arborícola, que vivem confinados a afloramentos rochosos e paredões de serra (LESSA et al., 2005; OLIVEIRA et al., 2006; OLIVEIRA E BONVICINO, 2011; WILLIG E LACHER Jr., 1991). Esses locais servem de refúgio das altas temperaturas regionais, e protegem de predadores e da caça humana (LACHER, 1981). Atualmente está distribuído pelos estados do Nordeste e algumas regiões do norte de Minas Gerais (MOOJEN, 1952; ALHO, 1982; CHAME, 2007; ALMEIDA et al., 2008). Foi introduzida em Fernando de Noronha em meados de 1960 por militares para servir de caça a soldados (INSTITUTO HÓRUS, 2005). Outra espécie está descrita para regiões sazonalmente secas do Cerrado: *K. acrobata* Moojen, Locks & Langguth 1997, também restrita a regiões rochosas (MOOJEN et al., 1997; LESSA et al., 2005; BEZERRA et al., 2010).

Os mocós produzem sítios de defecação, nos locais rochosos, na qual várias gerações destes roedores depositam suas fezes (CHAME, 2003). As fezes (Figura 6B) de *K. rupestris* são inconfundíveis por possuírem morfometria diferente de outros roedores, além da presença de uma ranhura evidente que percorre sua face côncava de uma extremidade a outra (FERREIRA et al., 1991; CHAME, 2003). As medidas das

fezes variam entre 0,9-1,7 x 0,4-0,6 cm, e o formato é cilíndrico e alongado (CHAME, 2003).

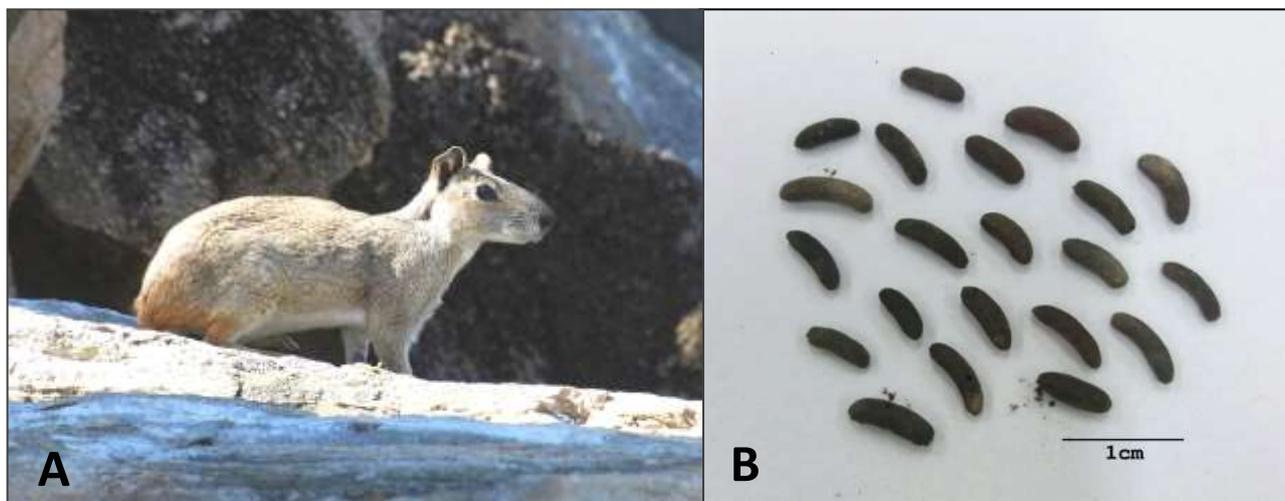


Figura 6: A-*Kerodon rupestris* (mocó) no Parque Nacional Serra da Capivara; B-fezes de mocó coletadas no mesmo parque. Fonte: A-www.flickr.com/fotos, e B-Laboratório de Palinologia ENSP/Fiocruz.

Adultos de *K. rupestris* possuem pelagem de coloração cinza, intercalada por pelos pretos e brancos (MOOJEN, 1952). A cauda é atrofiada, não possuem clavícula, e apresentam pernas que auxiliam na ascensão em árvores e caminhadas nas pedras (OLIVEIRA et al., 2011). Podem pesar até um quilo, com comprimento corporal do adulto em torno de 41 cm (ROBERTS et al., 1984; OLIVEIRA, 2003). Alimentam-se de cascas de árvores, brotos, ramos de plantas, pequenos arbustos e gramíneas (LACHER, 1981; MENDES, 1985). Mofumbo (*Cobretum leprosum*), Faveleira (*Cnidoscolus phyllacanthus*) e Parreira brava (*Cissampelos parreira*) são as árvores mais procuradas pelo roedor (SOUZA, 2006).

Mocós não foram encontrados em material fóssil do Quaternário, extraído de grutas calcárias de regiões externas à Caatinga (OLIVEIRA, GONÇALVES & BONVICINO, 2003; SALLES et. al., 1999), o que sugere uma diferenciação autóctone (OLIVEIRA, GONÇALVES E BONVICINO, 2003). A diferenciação de outras espécies de *Kerodon* estaria relacionada ao isolamento geográfico entre a Caatinga e o Cerrado, no qual é encontrada a outra espécie do gênero, *K. acrobata* (MOOJEN,

1952). Sua distribuição limitada a áreas rochosas deve-se a adaptações morfológicas, ecológicas e comportamentais, destacando-se entre essas adaptações a presença de pés com coxins calosos e unhas rígidas, que facilita a locomoção nessas áreas (LACHER, 1981). Costumam formar colônias nesses terrenos pedregosos, aproveitando cavernas naturais ou cavidades entre as pedras ou por baixo delas (MOOJEN et al., 1997).

Dois estudos com coprólitos de mocó se destacaram por se tratarem de épocas em que importantes mudanças ambientais ocorreram na região do Nordeste brasileiro. O primeiro, de Ferreira e colaboradores (1991), descreve a presença de ovos *Trichuris* sp. em coprólitos datados de 30.000 até 8.450±80 anos AP, provenientes do sítio arqueológico Pedra Furada, no Piauí. Os autores sugerem o achado de uma nova espécie de *Trichuris* infectando *K. rupestris* neste período a que, posteriormente, desapareceu ou se tornou rara neste hospedeiro. À época, os autores analisaram mais de 1.000 pelotas (unidade) de fezes de *K. rupestris* provenientes de sítios de defecação e todas foram negativas para o gênero *Trichuris*. Mudanças climáticas de um período mais úmido para o período mais seco do semiárido, que ocorreram na região há aproximadamente 10.000 anos, foram sugeridas como motivo do desaparecimento e/ou variação da composição da fauna parasitária neste roedor (FERREIRA et al., 1991).

O segundo relato de Araújo, Rangel e Ferreira (1993), descreve achados de ovos de *Trichuris* sp. em coprólitos do Sítio do Meio, da área arqueológica de São Raimundo Nonato, com datações de 9.000 anos AP. Por ser um geohelminto, são necessárias condições adequadas de temperatura e pH para que *Trichuris* sp. complete seu ciclo biológico no solo. Assim, com esse estudo reafirmou-se a hipótese de que mudanças ambientais que ocorrem no nordeste brasileiro afetaram a ecologia de *Trichuris* sp., causando a inconstância desse gênero na região semiárida, já que a probabilidade de infecção do hospedeiro é determinada pelo ambiente, geralmente mais úmido.

No Parque Nacional Serra da Capivara já foram encontrados vestígios de caça de mocós, preás e outros roedores (ARAÚJO E FERREIRA, 1992), mostrando que a caça e o consumo desse roedor são hábitos recorrentes dos habitantes da região, e que possivelmente o mocó sempre esteve presente na dieta dos seres humanos. Atualmente são fonte alternativa de proteína para a população do interior do nordeste brasileiro, e com isso sofrem intensa pressão de caça (ALMEIDA et al., 2008; ALVES et al., 2009; LACHER, 1979; NOGUEIRA FILHO E NOQUEIRA CUNHA, 2000). De acordo com a Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da IUCN de 2017, *K. rupestris* é considerada

de menor preocupação. No entanto, a espécie integra a Lista Nacional Oficial de Espécies Ameaçadas de Extinção do ICMBio na categoria vulnerável, o que a protege integralmente contra captura, transporte, armazenamento e comercialização (IUCN 2017). As capturas são permitidas somente mediante autorização para fins de pesquisa ou conservação da espécie.

4.3.2 O Parque Nacional Serra da Capivara e entorno

O Parque Nacional (PARNA) Serra da Capivara está localizado na área arqueológica de São Raimundo Nonato, Piauí, Brasil, e desde a década de 80 pesquisadores da FUMDHAM realizam investigações e fornecem um número excepcional de coprólitos e fezes de diferentes espécies de animais para estudos parasitológicos (ARAÚJO et al., 1989, 1993; FERREIRA et al., 1989, 1991, 1992; NORONHA et al., 1994; SIANTO et al., 2012; SOUZA et al., 2012). Os resultados têm apresentado inclusive parasitos com potencial zoonótico (SIANTO, 2009). Além da fauna parasitária dos hospedeiros, a paleodieta também é investigada (TEIXEIRA-SANTOS, 2013). O PARNA Serra da Capivara se conecta ao Parque Nacional Serra das Confusões, outro parque da área arqueológica que também possui grande quantidade de sítios, por um corredor ecológico que permite a circulação de animais e dispersão de vegetais entre os dois parques (ICMBio 2015). Devido a essa mobilidade entre as populações de animais dos parques pode ocorrer troca de parasitos entre eles. O mapa da Figura 2 ilustra esse corredor ecológico.

A área arqueológica de São Raimundo Nonato, o corredor ecológico e o PARNA Serra das Confusões fazem parte do Território Berço do Homem Americano, que apresenta áreas delimitadas com unidades de conservação permanente (FUMDHAM, 2014). A região arqueológica é rica em abrigos com pinturas rupestres onde há registros da ocupação humana por povos pré-históricos há mais de 50.000 anos AP (MARTIN, 2008), datação essa questionada por alguns autores, pois foi obtida através de fragmentos de carvão coletados em um dos sítios da área arqueológica, no Toca do Boqueirão da Pedra Furada (GUIDON et al., 1994). As amostras de coprólitos mais antigas coletadas na região possuem datações que chegam a 30.000 anos AP (FERREIRA et al., 1991).

A paisagem da área arqueológica é variada constituindo-se de serras, *canyons*, vales e planícies. Rios e riachos que sulcam estas colinas foram os únicos recursos hídricos das populações pré-históricas que se adaptaram à aridez dos sertões. Com exceção do rio São Francisco e do Parnaíba, na bacia Piauí-Maranhão, a região Nordeste não possui atualmente grandes rios que se mantenham caudalosos durante longos períodos sem chuvas, que torna a maioria dos rios de lá intermitentes. O rio Piauí, atualmente de curso temporário e que é afluente do rio Parnaíba, atravessa a área arqueológica de São Raimundo Nonato (MARTIN, 2008).

A variedade de grutas e abrigos na área arqueológica é grande, com diferentes profundidades. Os abrigos-sob-rocha são as cavidades com altura da boca maior que a profundidade, podendo se abrir em um grande salão onde predomina a zona fótica. As grutas possuem cavidades maiores que a altura da boca, mais desenvolvidas, onde predomina a zona afótica, ou pobre em iluminação natural. Ambos os tipos de feições geomorfológicas oferecem condições microclimáticas que garantem a preservação do material fecal, podendo ainda em alguns casos diminuir os efeitos erosivos, possibilitando obter informações importantes sobre a pré-história da região (GUIDON, 1987; LA SALVIA, 2006). Os grupos humanos que circularam pelas chapadas do Brasil procuravam abrigos calcários para diversas finalidades, entre elas, para se protegerem e para enterros, locais onde hoje inclusive são encontrados os registros arqueológicos mais antigos (MARTIN, 2008).

Os solos da região de São Raimundo Nonato resultam de processos ativos de lixiviação e possuem altos teores de óxido de ferro. Apesar de possuírem espécies adaptadas à baixa umidade, com características próprias, como plantas com reserva de água em tubérculos e talos, as Caatingas da região de São Raimundo Nonato são menos xerófilas do que as de outras regiões do Nordeste (BASTOS, 1987).

Estudos palinológicos indicam que o paleoambiente da Serra da Capivara e região de São Raimundo Nonato possuía um clima mais úmido do que o atual, com um suporte vegetal exuberante, que incluía plantas da Amazônia e Mata Atlântica (CHAVES, 2002), o que permitiu no passado a existência de uma megafauna rica composta por tatus-gigantes, preguiças, mastodontes e tigres-dentes-de-sabre. As modificações do clima teriam ocorrido há aproximadamente 10.000 anos, no final do Pleistoceno e início do Holoceno. Essa mudança provocou a retração das florestas tropicais, com a expansão das regiões semiáridas do nordeste que encontramos hoje

(FELICE et al., 2014). A megafauna também está representada nas pinturas rupestres expostas nas paredes dos diversos sítios da região, indicando a convivência destes animais com as populações humanas que utilizaram a região para caça e abrigo (MARTIN, 2008).

4.3.3 Localidades do estudo de enteroparasitos de *Kerodon rupestris*

Amostras de fezes de *K. rupestris* foram coletadas da superfície de 10 sítios para a condução desse estudo. Os sítios Toca do Boqueirão da Pedra Furada, Toca do Sítio do Meio, Toca da Baixa do Cipó, Toca do Paraguai e Toca do Baixão do Perna I estão localizados na região da Serra Talhada. O sítio Toca do Morcego situa-se na Serra Branca, a noroeste do parque; O Toca do Gongo I e o Toca do Arapuá do Gongo na Serra do Gongo; o Toca do Antônio no Serrote da Barra, no domínio cárstico; e o Toca de Cima dos Pilão no Serrote do Sansão, na Planície Pré-Cambriana. A localização dos sítios, assim como dos povoados do entorno, está representada no mapa 1 (Figura 7). A seguir, uma breve descrição dos sítios.

A Toca do Boqueirão da Pedra Furada é um abrigo sob rocha localizado a 75 metros de altura, com 70 metros de largura, no sopé da *cuesta* arenítica (768877 UTM L e 9022398 UTM N) (LA SALVIA, 2006). A água de chuva escorre pela parede formando um grande reservatório (MARTIN, 2008; PESSIS, 2003). A Toca do Sítio do Meio, UTM 770050 L e UTM 9023206 N, é um abrigo sob rocha arenítico que possui evidências de restos faunísticos de roedores, tatus, tamanduás, entre outros animais presentes ainda na região do semiárido (MELO, 2007). A Toca da Baixa do Cipó, outro abrigo sob rocha, está localizado na área de boqueirão (vale) da Serra da Capivara (UTM 774248 L e UTM 9028415 N), na Serra Talhada. A Toca do Paraguai localiza-se no boqueirão de mesmo nome (UTM 776238 L e UTM 9028069 N) e também é um abrigo sob rocha que teve intensa atividade humana na antiguidade. (LA SALVIA, 2006; MARTIN, 2008). A Toca do Baixão do Perna I (UTM 762562 L e UTM 9021780 N) é na verdade um conjunto de sítios que possui fonte de água permanente, com 11 abrigos sob rocha. Devido a presença dos diversos reservatórios de água, a vegetação é composta por uma caatinga arbórea (LA SALVIA, 2006; MARTIN, 2008; PESSIS, 2003). A Toca de Cima dos Pilão (768696 UTM L e 9019427 UTM N) é uma gruta calcária dividida em dois grandes salões, La Rotonde e Salão da Teresinha, localizado a 2 Km do Boqueirão da Pedra Furada, em uma região chamada de Serrote do Sansão,

Planície Pré-Cambriana. A Toca do Morcego é um abrigo sob rocha localizado na Serra Branca (UTML 759714 e UTMN9060683), que possivelmente foi área de passagem dos grupos humanos e de outros animais, por apresentar pinturas rupestres com diversas técnicas e gravuras. (VALLS, 2007; FUMDHAM, 2016). A Toca do Gongo I foi utilizado como cemitério pela população pré-histórica e está localizada no centro-oeste do parque (771699 UTM L e 9042616 UTM N) (LA SALVIA, 2006). A Toca do Arapuá do Gongo (772104 UTM L e 9042979 UTM N) é um abrigo sob rocha localizado na *cuesta* arenítica a 386 metros de altura, com aproximadamente 40 metros de largura. A vegetação no entorno do sítio é composta por uma caatinga arbórea. A Toca do Antônio localiza-se no Serrote da Barra (784194 UTM L e 9026010 UTM N), um maciço calcário que é atualmente explorado para produção de cal pela população local. É um sítio amplo com 180 metros de largura com 28 metros de profundidade.

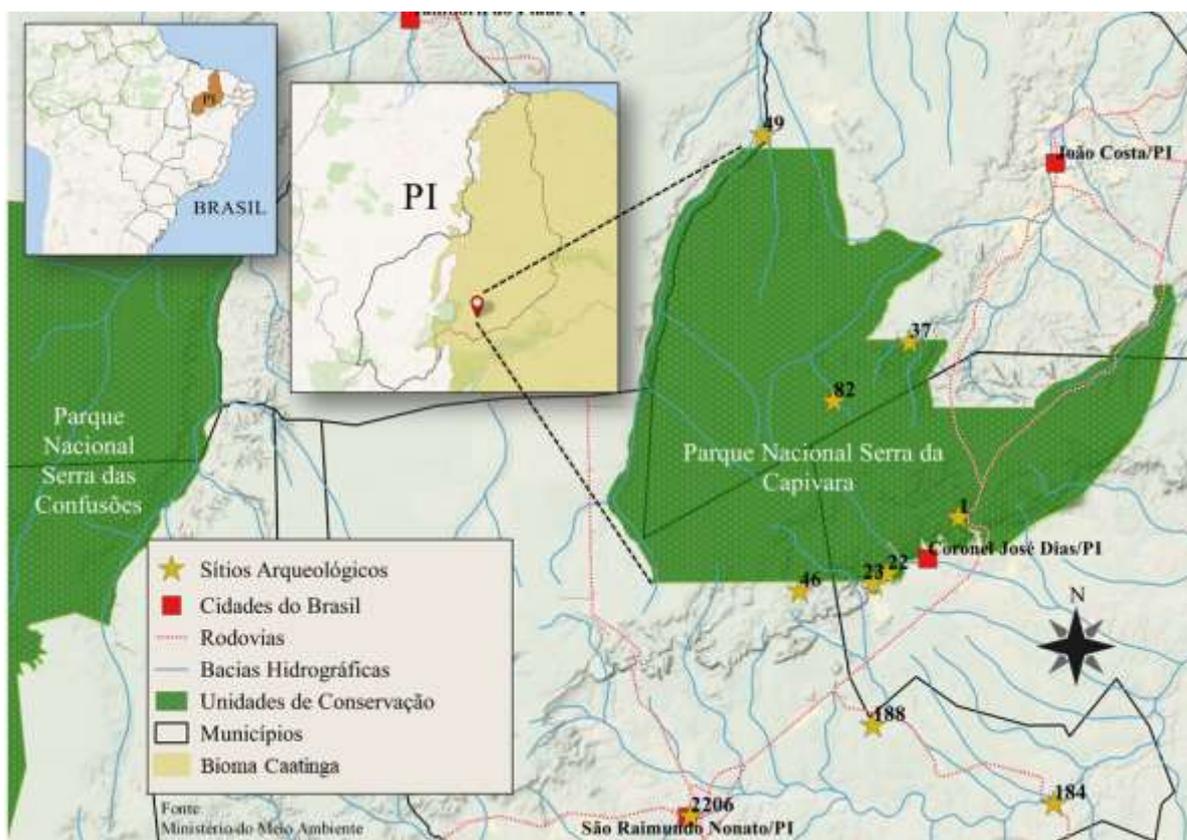


Figura 7: Localidades do estudo de enteroparasitos de *Kerodon rupestris* no Parque Nacional Serra da Capivara e entorno, Piauí, Brasil. Toca da Baixa do Cipó (171), Toca do Arapuá do Gongo (37), Toca do Paraguaio (001), Toca do Morcego (049), Toca do Boqueirão da Pedra

Furada (023), Toca do Baixão do Perna I (046), Toca do Antônio (184), Toca do Sítio do Meio (022), Toca do Gongo I (082) e Toca de Cima dos Pilão (188).

4.3.4 Processamento das amostras e análise parasitológica por microscopia

Inicialmente a morfologia e morfometria das amostras fecais de *Kerodon rupestris* foram comparadas com as descrições feitas nos trabalhos de Chame (1988, 2003) para correta identificação da origem zoológica do material. As pelotas de fezes de *K. rupestris* são característicos da espécie: cilíndricos, alongados e com um sulco que percorre a parte côncava do material fecal, de uma extremidade a outra (Figura 6B). As medidas variam entre 0,9 a 1,7 cm de comprimento, com 0,4 e 0,6 cm de largura. Este roedor utiliza sítios de defecação coletivos que permanecem em uso por várias gerações (CHAME, 2003).

Para a análise parasitológica por microscopia de luz, dez gramas de cada amostra de fezes foram reidratadas, sedimentadas, processadas e analisadas como descrito no item **4.2.3**.

4.3.5 Revisão de literatura

Todos os estudos parasitológicos e paleoparasitológicos publicados foram incluídos nessa revisão. Palestras e resumos em congressos não foram incluídos, sendo o único critério de exclusão utilizado. Foram analisadas as seguintes bases de dados eletrônicas, consultadas até outubro de 2017: “*Kerodon*”, “Caviidae”, “faeces”, “stool”, “feces”, “coprolites”, “helminthes”, “protozoa”, “paleoparasitology”, “archaeology”, “necropsy”, “Nematoda”, “Trematoda”, “Cestoda”, “parasitology”, “ancient parasites”, “semiarid”, e “Northeast Brazil”. Os operadores lógicos “AND” e “OR” foram utilizados para combinar descritores e encontrar publicações, assim como os “\$” e “*” para cortar palavras-chave em ordem para pesquisar todas as derivações.

5 RESULTADOS

A seguir os resultados são apresentados no formato de tese “coletânea”, composta de 3 artigos científicos, submetidos ou destinados a publicação.

Manuscrito 1: “*Worldwide distribution of enterobiasis in the past: A review.*”

Revista: Quaternary International

Status: Em desenvolvimento

Manuscrito 2: “*New Paleoparasitological investigations from the Pre-Inca to Hispanic Contact Period in northern Chile*”

Revista: Acta Tropica

Status: Aceito. ACTROP_2017_719.

DOI:10.1016/j.actatropica.2017.11.021

Manuscrito 3: “*Occurrence of endoparasites in Kerodon rupestris (Rodentia, Caviidae) from northeastern Brazil: new records and review of the literature*”.

Revista: Parasitology International

Status: Submetido.

ENTEROBIASIS IN THE PAST: REVIEW OF THE DISTRIBUTION WORLDWIDE

Mônica Vieira de Souza¹, Jean-Pierre Hugot², Alena Mayo Iñiguez^{1*}

¹ LABTRIP, Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz, Fiocruz, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

² Museum National d'Histoire Naturelle UMR 7205 CNRS MNHN, Paris, France.

*Corresponding author: LABTRIP, Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz (IOC/Fiocruz), Av. Brasil 4365, 21040-900, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.
alenainiguez@gmail.com alena@ioc.fiocruz.br

Mônica Vieira de Souza: mvieira26@gmail.com

Jean-Pierre Hugot: hugot@mnhn.fr

Alena Mayo Iñiguez: alenainiguez@gmail.com

RESUMO

Enterobius vermicularis (Linnaeus, 1758) é o oxurídeo específico para humanos, com uma longa relação co-evolutiva com o hospedeiro. Este parasito possui ampla distribuição geográfica com altas frequências em países com clima temperado, mais frequente em locais confinados. É o helminto intestinal com datação mais antiga em estudos paleoparasitológicos (10.000 anos AP). Mudanças culturais no comportamento humano podem afetar a prevalência do parasito em uma população. Isso também foi observado na pré-história em relação à infecção por *E. vermicularis*. Apresentamos uma análise de todos os dados publicados até o momento para a ocorrência mundial deste parasito no passado, discutindo e explorando padrões de comportamento e hábitos humanos que podem ter influenciado a sua presença em populações pré-históricas. Os dados relatados no Velho Mundo sugerem que a ocorrência de *E. vermicularis* em populações antigas está relacionada principalmente com as más condições de saneamento em que essas populações viveram. Também se observa a associação deste parasito com outros de transmissão fecal-oral. São discutidas questões sobre o ciclo biológico, a preservação dos ovos e a origem dessa infecção parasitária, e as possíveis influências sobre a colonização das Américas. Devido ao mecanismo de transmissão direta, sem necessidade de estágio de desenvolvimento no solo, *E. vermicularis* seguiu as migrações dos hominídeos da África para a dispersão e assentamento dos continentes. Os dados proporcionam um possível cenário para a presença desta parasitose no passado.

Keywords: Paleoparasitologia, oxiurídeos, coprólitos, evolução

INTRODUÇÃO

A Paleoparasitologia estuda a presença de parasitos em material arqueológico ou paleontológico, auxiliando a responder questões sobre a origem e evolução das infecções parasitárias nas populações do passado (Ferreira, Araújo e Reinhard, 2011). Ruffer (1910) foi pioneiro nesses estudos e descreveu ovos de *Schistosoma haematobium* no tecido renal de múmias egípcias de 3.200 anos, despertando o interesse pelo parasitismo na pré-história, que se intensificou nos dias atuais com pesquisas conduzidas em vários países. Devido a esses estudos, sabemos que diversas infecções intestinais existiram nas populações americanas pré-históricas, mudando o paradigma de que foram introduzidas com os escravos africanos (Gonçalves et al., 2003; Araújo et al., 2011, 2013).

Alguns estudos destacaram a importância da demografia na disseminação da infecção parasitária, observando uma certa dependência de alguns parasitos no estabelecimento e manutenção da infecção, ao tamanho de uma população de hospedeiros (Cockburn 1977; Reinhard 1990; Reinhard e Bryant 2008; Santoro 1995; Santoro et al. 2003). *Enterobius vermicularis* e *Pediculus humanus* Linnaeus 1758 (piolho) prevalecem em locais onde há maior agregação populacional, transmitidos diretamente de um indivíduo para outro (Reinhard 1990). O vírus do Sarampo, outro exemplo, não se mantém em populações com menos de 250 mil habitantes (Cockburn 1977). O sucesso evolutivo não é só caracterizado por alterações morfológicas, mas também por mudanças no habitat e história de vida de ambos parasito e hospedeiro (Adamson 1994).

Existem três transições epidemiológicas principais propostas para a história humana. A primeira ocorreu entre o Paleolítico e o Neolítico, do modo de subsistência dos caçadores-coletores para hábitos sedentários, com o surgimento da agricultura e domesticação de animais (Cockburn 1971; Barret et al. 1998). A segunda se refere a revolução industrial, que modificou as relações, e doenças crônicas começaram a substituir doenças infecciosas. E a terceira se refere ao ressurgimento da mortalidade de doenças infecciosas causada por novos agentes patogênicos, emergentes, re-emergentes e patógenos resistentes a antibióticos, devido ao avanço da globalização, modificando a ecologia humana. (Barrett et al. 1998). Esses cenários modificaram a dinâmica de

transmissão dos parasitos. Infecções foram selecionadas, favorecidas pelo sucesso adaptativo, e micro-organismos se tornaram mais ou menos bem-sucedidos (Ferreira et al. 2011).

O gênero *Enterobius* foi originalmente descrito por Leach em 1853 para incluir oxiurídeos de primatas e roedores, estabelecendo *Enterobius vermicularis* (Linnaeus, 1758) (syns. *Ascaris vermicularis*, *Oxyuris vermicularis*) como espécie tipo (Levine 1980; Bolette et al. 2016). O gênero possui atualmente 23 espécies descritas, que infectam primatas de todo o mundo. *Enterobius vermicularis* é um oxiurídeo específico de humanos (Levine 1980; Skrjabin et al. 1974). Entretanto, já foi registrado infectando espécies filogeneticamente mais próximas como gorilas e chimpanzês mantidos em zoológicos do Japão e Coreia (Hasegawa e Kinjo 1996; Nakano et al. 2006; Yamaguti 1961; Yamashita e Konno 1957). Outra espécie do gênero foi descrita em humanos, porém mais raramente vista: *E. gregorii* Hugot 1983. No entanto, a sua existência ainda é discutida. Alguns autores a consideram como uma fase de desenvolvimento de *E. vermicularis* por não apresentarem diferenças morfológicas entre as fêmeas dessas duas espécies, somente no tamanho e morfologia dos espículos dos machos (Hasegawa et al. 1998; Hasegawa e Kinjo 1996; Totkora et al. 2003). Outros autores sugerem que seja realmente uma nova espécie proveniente da evolução e diversificação de *E. vermicularis*, resultado da deriva genética que ocorreu conforme as populações humanas divergiram por novos territórios (Hugot et al. 1999; Robert e Javony 2008).

Os estudos realizados por Araújo e Ferreira (1995), Ferreira et al (1997), Hugot et al. (1999), Reinhard (2007) and Reinhard, Araújo and Morrow (2016), tem proposto algumas hipóteses sobre a origem e evolução de *E. vermicularis*. Segundo esses estudos, ambientes fechados teriam destacada importância na transmissão de *E. vermicularis*, devido a circulação limitada de ar. Populações de caçadores-coletores da América do Norte possuíam prevalências elevadas para esse helminto (Faulkner et al. 1989; Fry e Moore 1969). A infecção teria se intensificado com o advento da agricultura, durante a transição de caçadores-coletores nômades para agricultores sedentários (Reinhard 1990; Iñiguez et al. 2006). Por possuírem alta especificidade parasitária ao hospedeiro e terem coevoluídos juntos, são informativos para estudos evolutivos e paleoepidemiológicos (Hugot 1999).

Neste estudo é conduzida uma revisão das evidências da infecção por *E. vermicularis* em populações pré-históricas de todo o mundo, incluindo todos os estudos paleoparasitológicos e paleogenéticos publicados mundialmente. Discutimos ainda sobre a origem, evolução e dispersão do parasito pelos continentes. Exploramos os padrões de comportamento e hábitos que podem ter influenciado a sua presença no homem pré-histórico. O estudo de Reinhard e colaboradores (2016) é o mais recente publicado sobre a distribuição da infecção por *E. vermicularis* nas Américas ao longo do tempo, resumindo resultados positivos e negativos obtidos em mais de 30 anos de pesquisas, e definindo tendências para sua presença no continente americano. São discutidas questões sobre o ciclo biológico, a preservação dos ovos e as prováveis influências sobre o povoamento das Américas, fornecendo um possível cenário para a presença desta parasitose no passado.

Histórico do *Enterobius vermicularis*

Enterobius vermicularis, é um nematódeo que pertence à Família Oxyuridae, Ordem Oxyurida, que agrupa membros com ciclo de vida direto e com haplodiploidia. A classe Rhabditida reúne, além da ordem Oxyurida, outras que contêm a maioria dos nematódeos enteroparasitos humanos de importância para a saúde pública; e com a classe Enoplea (ou Adenophorea) constituem o filo Nematoda (Roberts & Janovy 1998, 2000).

Enterobius vermicularis vulgarmente conhecido como oxiúro, foi classificado por Linnaeus em 1758 no primeiro estudo sobre seu ciclo de vida. Foi nomeado então de *Oxyuris vermicularis*, nome que prevaleceu até que em 1853 definiu-se o nome científico atual. Historicamente, *E. vermicularis* tem sido um grande conhecido do homem. O antigo documento conhecido como Papiro de EBERS (*Erbers papyrus*), o qual data de 1550 anos AP, descreve uma sintomatologia similar a enterobíase em habitantes do Egito (Hoepli 1969). Documentos médicos provenientes da China e datados entre 200-300 anos AC referem-se à irritação anal causada pelo oxiúro (Hoepli & Chiang 1938). Hipócrates, Aristóteles, e Galeno chamaram-no de saltador, referindo-se ao comportamento da fêmea durante a oviposição (Russell 1991). O médico bizantino Alexander de Tralles, (535-605 dC), já naquela época, descreve algumas das características “epidemiológicas” do oxiúro. Autor de doze livros de medicina e trabalhos sobre patologia e terapia que serviriam de base para o ensino da medicina por

vários séculos, notou: “o privilégio destes helmintos sobre os outros é de ser atormentador para qualquer povo de qualquer idade” (Russel 1991).

No entanto, só a partir do século XX estudos sistemáticos sobre patofisiologia do parasito foram feitos. Muitos dos conhecimentos atuais sobre aspectos clínicos e sintomatologia da infecção de *E. vermicularis* foram descritos pela primeira vez por Cram (1943). Com referência aos testes de diagnóstico, Hall (1937) propõe o uso de um swab como modo fácil de recuperação dos ovos do parasito até que Graham (1941) desenvolveu o método da fita adesiva transparente que é o mais eficiente e amplamente usado até nossos dias (Método de Graham).

Morfologia e Biologia

Enterobius vermicularis e *E. gregorii*, únicos oxiúros parasitos de humanos, se distinguem somente pelo tamanho do espículo do macho, o qual tem de 100 a 141µm de comprimento no *E. vermicularis* e até 80 µm no *E. gregorii*. Machos medem de 1 a 5mm de comprimento e o extremo posterior é fortemente curvado ventralmente. As fêmeas são maiores do que os machos, como em todos os nematódeos, medindo de 8 a 13 mm. São fusiformes com extremos afilados, particularmente o posterior, dando ao oxiúro seu nome (*Oxyuris*: cauda pontuda). Seus dois úteros podem conter milhares de ovos os quais são ovais, alongados e com um lado achatado, medindo entre 50 a 60 µm por 20 a 30 µm (Roberts & Janovy 2000). Em estudos paleoparasitológicos, durante o processo de conservação das amostras, tais ovos podem sofrer várias alterações morfológicas resultantes da dessecação do material ou de outros fatores, como físicos e biológicos (Araújo et al. 1988; Rey 2008; Bowman, 2010). Nesse sentido, a aplicação de técnicas de biologia molecular tem sido um recurso promissor, com a qual foi possível recuperar DNA antigo (aDNA) desse helminto em amostras antes negativas para *E. vermicularis* por microscopia, ampliando assim sua distribuição em sítios arqueológicos (Iñiguez et 2003; 2006).

As formas adultas, livres ou aderidos à mucosa, se concentram no intestino na região ileocecal, mas, podem ser encontradas desde o estomago até o ânus. Fêmeas grávidas migram para o reto e atravessam ativamente o ânus, depositando de 5 mil a 16 mil ovos na região perianal. As fêmeas morrem depois da postura e machos, aparentemente, depois da única cópula. Os ovos têm três membranas e uma superfície viscosa que provoca aderência em qualquer superfície e com grande eficiência. São resistentes à putrefação e a desinfetantes nas concentrações normais, mas, vulneráveis a

dessecação por ar seco. Chegam ao estágio infectante entre 4 a 6 horas na temperatura do corpo, e quando ingeridos ou inalados, as larvas eclodem no intestino delgado novamente ou do mesmo hospedeiro, permitindo a reinfecção. Quando há ingestão de ovos pelo novo hospedeiro, as larvas completam dois estágios no trato digestivo antes de atingir o estágio adulto. As larvas medem cerca de 150 µm e se desenvolvem enquanto migram para o ceco, e uma vez adultas, copulam para reiniciar o ciclo biológico (Grencis & Cooper 1996).

Patologia

A despeito de *E. vermicularis* infectar de 400 milhões a um bilhão de indivíduos (Rey 2008), surpreendentemente quase nada se tem feito para controlar a pandemia. As razões são simples e práticas. A enterobíase geralmente não tem efeitos graves ou não leva ao óbito. Adicionalmente, estudos sobre a patogênese deste nematódeo têm sido amplamente desvalorizados (Roberts & Janovy 2000).

Aproximadamente a terça parte das infecções por *E. vermicularis* são assintomáticas, no entanto, muitos sintomas são negligenciados (Roberts & Janovy 2000). A patogênese de *E. vermicularis* tem duas apresentações: dano causado pela invasão do verme no intestino e outras regiões, e como resultado da deposição dos ovos ao redor do ânus. A primeira manifestação pode causar pequenas ulcerações na mucosa intestinal levando a leve inflamação e infecção bacteriana, mas raramente o oxiúro penetra a submucosa com consequências graves.

Os movimentos da fêmea durante a oviposição induzem ao sintoma mais frequente, o prurido anal (*pruritis ani*), que varia desde uma leve coceira até dor aguda (Cook 1994). O prurido, o qual ocorre principalmente à noite, é intenso e produz escoriações e infecção secundária bacteriana. Também pode ser acompanhado de prurido vulvar e nasal. Outros sintomas gerais são: nervosismo, insônia, fadiga, incontinência urinária, irritabilidade e instabilidade emocional, e em crianças principalmente: falta de concentração, perda de peso, falta de apetite, hiperatividade e baixo rendimento escolar (Allensworth 1976; Rivera-Marrero 1986; Cook 1994; Das 2001; Rey 2001). Nos casos de enterobíase intensa, desenvolve-se uma colite crônica e casos clínicos de granulomas perianal contendo ovos ou adultos de *E. vermicularis* e que requereram intervenção cirúrgica foram descritos (Mattia 1992; Avolio et al. 1998). Outras manifestações de patologia pela migração ectópica do oxiúro foram citadas como reações granumalotosas na vulva, vagina, cerviz, útero, trompas de Falópio,

ovários, peritônio pélvico, ureter e próstata (Russell 1991; Cook 1994; Arora et al. 1997; Capaldi et al. 2000; Santos et al. 2002; Tandan et al. 2002). Por último, ligeira eosinofilia, 4-15% de eosinófilos, sem outra causa, é associada a enterobíase, chamando-se estes casos de enterobíase oculta (Liu et al. 1995; Surmont & Liu 1995; Villarreal et al. 1999). A relação entre infecção pelo oxiúro e alergias é controversa sendo um objeto de estudo (Herrstrom et al. 2001; Gale 2002; Huang et al. 2002).

Diagnóstico e Tratamento

O diagnóstico de *E. vermicularis* faz-se usualmente pela identificação morfológica de ovos ou verme adultos. Os ovos são raramente encontrados nas fezes, aproximadamente de 5 a 10% dos casos parasitados se confirmam, mesmo com técnicas de enriquecimento (Denham & Suswillo 1995; Cook 1994). São preferivelmente usados os métodos da fita de celofane adesiva e o do swab de vaselina, os quais têm como base a aderência de ovos e fêmeas do *E. vermicularis* na região perianal (Hall 1937; Graham 1941; De Carli 1994). No entanto, o exame da fita adesiva, reconhecidamente mais eficiente, também pode revelar resultados falsos negativos, sendo que no primeiro ensaio 88% e 55% dos casos de infecção intensa e moderada são confirmados, respectivamente (Rey 2001).

A quimioterapia baseada na utilização de anti-helmínticos descritos primeiramente para ascaríase reage facilmente à infecção pelo *E. vermicularis*. Utilizando-se albendazol, mebendazol ou pamoato de pirantel têm-se uma expectativa de cura parasitária de 80% a 95% com uma só dose (Cook 1994; Sirivichayakul et al. 2000).

A falha do tratamento se deve a que os medicamentos só eliminam os vermes adultos, deixando ovos e larvas para manter a infecção. Ovos de *E. vermicularis* podem conservar-se viáveis por mais de 20 dias (Allensworth 1976; Haswell-Elkins 1987; Roberts & Janovy 2000). A análise de amostras de poeira em casas, especificamente em roupas de cama e no chão, mostrou a presença de 7,7 a 13,1 de ovos por grama de poeira, e revelaram que 65,5 a 85,5% dos ovos coletados estavam viáveis (Hugot et al. 1999). Desta forma explica-se que apesar de drogas eficientes, continue a alta prevalência, e a quase impossibilidade da erradicação da enterobíase. O tratamento efetivo da enterobíase deve ser uma combinação de anti-helmínticos com a educação (Lohiya et al. 2000; Ibarra 2001; Sung et al. 2001). A informação que instrua sobre a

biologia do verme, hábitos de higiene, e medidas eficientes para interromper a transmissão e evitar a reinfecção, é fundamental.

Epidemiologia e Transmissão

Enterobius vermicularis tem ampla distribuição geográfica, e não se limita a regiões tropicais e subtropicais, apresentando altas prevalências em climas frios ou temperados (Roberts e Javony 2008). Segundo alguns autores, essa pré-disposição a climas mais frios estaria relacionado à maior permanência em locais fechados, e as condições de higiene precárias dessas populações (Nuñez, et al. 1996; Sirivichayakul et al. 2000; Carvalho et al. 2006; Cazorla et al. 2006). Estima-se que quase um bilhão de pessoas em todo o mundo e de diferentes classes socioeconômicas, estejam infectadas pelo *E. vermicularis* (Lohiya et al. 2000). Em meados do século XX, esse quadro era de 200 milhões de casos (Rey 2008). Só nos Estados Unidos afeta 42 milhões de pessoas, com alta prevalência entre crianças em idade escolar (Burkhart e Burkhart 2005; Cook 1994). São relatados em famílias com altos níveis socioeconômicos, ressaltando a ocorrência em países com um nível maior de desenvolvimento (Coura 2005). As ocorrências de oxiurídeos são mais constantes em orfanatos, creches e hospitais psiquiátricos, onde as condições facilitam a transmissão e a reinfecção (Roberts e Javony 2008), sendo a faixa etária de 5 a 15 anos de idade a mais prevalente (Nuñez et al., 1996, Loiriya et al., 2000, Sirivichayakul et al 2000, Carvalho et al., 2006, Cazorla et al., 2006). Estima-se que, em meados do século XX, aproximadamente 50% das crianças nos EUA da Europa estiveram infectadas pelo oxiúro (Libbus 1983; Mattia 1992; Gale 2002).

A transmissão ocorre pela ingestão ou inalação de ovos. Duas formas de transmissão são consideradas: a retroinfecção, ou migração inversa de formas infectantes para o interior do ânus; e a heteroinfecção ou transmissão do parasito a outro hospedeiro, que se dá principalmente por via aérea, seja por ingestão ou inalação dos ovos. Outro tipo de heteroinfecção ocorre via fecal-oral pela transmissão indireta, normalmente em crianças que precisam dos cuidados de adultos. A autoinfecção ou reinfecção com ovos provenientes do mesmo indivíduo ocorre mais facilmente pela roupa de cama e as vestes. Finalmente a transmissão direta fecal-oral, dada pelo prurido intenso e posterior contato através das unhas, objetos e alimentos contaminados propiciam reinfecções intensas (Russel 1991; Rey 2001).

Enterobius vermicularis é um exemplo de especificidade ao hospedeiro e de co-evolução parasitária. Espécies de *Enterobius* encontram-se parasitando espécies da classe Antropoidea, gorilas e chimpanzés (Brooks 1982; Hugot et al. 1999; Araújo et al. 2000; Murata et al. 2002). A co-evolução de espécies de oxiúros e seus hospedeiros primatas fora proposta pela primeira vez por Cameron (1929), que notou que determinadas espécies parasitavam restritamente um único gênero de hospedeiros. Análises filogenéticas e de sistemática têm mostrado um paralelo entre a evolução das espécies de oxiúros e dos primatas infectados, sugerindo a existência de pré-*Enterobius* em pré-símios (Hugot et al. 1999). Desta maneira se estabelece a possibilidades de que *E. vermicularis* tenha se originado na África, e acompanhado as migrações de seu hospedeiro *Homo sapiens* na sua dispersão pela Europa, Ásia e América do Norte (Ferreira et al. 1997; Gonçalves et al. 2002).

Achados arqueológicos e evidências históricas, sugerem que *E. vermicularis* foi introduzido em América do Norte pela migração via do Estreito de Bering. As peculiaridades biológicas de *E. vermicularis* são fundamentais para esta afirmação, pois como foi dito, oxiúros não necessitam da fase de vida livre no solo ou maturação em outro hospedeiro, sendo transmitidos eficientemente de um indivíduo a outro diretamente. Isto deve ter proporcionado a manutenção da infecção nos grupos humanos migratórios, mesmo em condições climáticas rigorosas da Alaska e Sibéria (Ferreira et al. 1997; Hugot et al. 1999). Devido a esta distribuição foi sugerido que a introdução de *E. vermicularis* na América do Sul deu-se através das migrações humanas da América do Norte que trouxeram a infecção pela costa do pacífico, alcançando tardiamente a Argentina. A introdução da infecção pelos contatos transpacíficos também é postulada (Ferreira et al. 1989; 1997). É um dos helmintos intestinais do homem com datação mais antiga em estudos paleoparasitológicos (10.000 anos BP).

MATERIAL E MÉTODOS

Todos os estudos paleoparasitológicos e paleogenéticos sobre *E. vermicularis* publicados foram incluídos. Infomações em palestras e resumos de congressos não foram considerados, sendo o único critério de exclusão utilizado. Foram analisadas as seguintes bases de dados eletrônicas, consultadas até outubro de 2017: PubMed, Scopus, Scielo, Google Scholar, Web of Science e BioOne. Para as pesquisas eletrônicas, as seguintes palavras-chave foram utilizadas: “*Enterobius*”, “*Enterobius vermicularis*”, “oxyuridae”, “oxyurid”, “paleoparasitology”, “archaeoparasitology”,

“coprolite”, “sediment”, “latrine”, “remains”, “excavation”, “ancient disease”, “ancient parasite”, “skeleton”, “mummy”, “colonial”, “medieval”, “archaeological”, and “prehistoric”. Os operadores lógicos “AND” e “OR” foram utilizados para combinar descritores e encontrar publicações, assim como os "\$" e "*" para cortar palavras-chave em ordem para pesquisar todas as derivações. As publicações de dados foram classificadas em Velho Mundo e Novo Mundo, devido às particularidades dos achados. Os achados do Novo Mundo foram utilizados na discussão, mas não completamente detalhados por já terem sido recentemente abordados por Reinhard, Araújo e Morrow (2016). Os estudos com resultados negativos para *E. vermicularis* não foram adicionados por não indicarem necessariamente a ausência desse parasito nas amostras, já que diversos outros fatores, como tafonômicos, podem influenciar a sua presença em um sítio arqueológico. Esses dados negativos devem ser interpretados com cuidado pois podem não refletir o real cenário da infecção no passado. Já os dados positivos são inquestionáveis.

Calibração das datas arqueológicas

A calibração das datações arqueológicas foi realizada no programa OxCal v4.3 da Universidade de Oxford, disponível online, utilizando as curvas IntCal13 (para o Hemisfério Norte) e SHCal13 (para o Hemisfério Sul). Os intervalos de confiança correspondem aos valores de 2σ , o que significa que é uma datação com 95,4% de probabilidade de ser encontrada dentro do intervalo temporal definido pela calibração das datas por Carbono 14. As datações foram ajustadas para BC/AD para facilitar a visualização da ordem cronológica das idades convencionais e calibradas. As datações calibradas são apresentadas na Tabela 1 e 2, de acordo com as datações convencionais encontradas nos artigos publicados.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Velho Mundo

Evidências paleoparasitológicas de *E. vermicularis* na Europa, África e Ásia são curiosamente escassas, talvez insuficientes (Tabela 1). Na verdade, a maior parte das descobertas ocorre em material antigo das Américas, mesmo com o aumento progressivo do número de grupos de pesquisas em Paleoparasitologia em todo o mundo. Até agora foram relatados nove achados de ovos deste nematódeo no Velho Mundo, e a maior parte da produção foi conduzida há pouco mais de cinco anos atrás. Destes, seis

referem-se a sedimentos e coprólitos coletados de corpos mumificados, sendo os outros três relacionados a material coletado em latrinas.

Na Europa foram relatados três achados de *E. vermicularis*. Hermann (1985) examinou coprólitos coletados em uma latrina romana do sítio arqueológico de Göttingen, cidade da Alemanha, datados de aproximadamente 1,200 anos atrás. No entanto, não foi possível verificar a prevalência nesse estudo pois os autores não mencionam a quantidade de coprólitos analisados. Os outros dois registros da Europa foram feitos por Jaeger e colaboradores (2015), que examinaram 19 coprólitos coletados da região abdominal de 6 corpos mumificados da população Guanches, datados de 1200 AD, Cal 750 BP, com uma prevalência de 66%. Os Guanches eram antigos habitantes das Ilhas Canárias, Espanha, que praticavam a mumificação de seus mortos, com técnicas de embalsamamento semelhantes às de outras civilizações antigas, o que permitia a excelente preservação das múmias. Quatro dos seis indivíduos mumificados (67%) foram positivos para ovos de *E. vermicularis*, com 88 ovos bem preservados. Além de oxiurídeos, os autores identificaram a presença de *Ascaris* sp., *Trichuris trichiura* e ancilostomídeos, geohelminthos que indicam uma transmissão fecal-oral. O outro estudo mais recente também realizado com material coletado na Espanha, realizou análises paleoparasitológicas de 72 amostras do sítio arqueológico de La Draga. Por técnicas convencionais, 67 amostras (93%) continham ovos de sete enteroparasitos: *Trichuris* sp., *Macracanthorhynchus* sp., *Capillaria* sp., *Ascaris* sp., *Taenia* sp., *Diphyllobothrium* sp., e *Paramphistomum* sp. (Maicher et al. 2017). A presença de *E. vermicularis* foi demonstrada em uma de cinco amostras (20%) de sedimento analisadas por técnicas moleculares, juntamente com o aDNA de *Taenia saginata* (Cestoda), *T. trichiura*, *Ascaris* sp., e *Dicrocoelium dendriticum* (Trematoda). O sítio La Draga é datado do período Neolítico, de 5,320 – 4,980 anos, e se localiza à beira de um lago, aos pés dos Pyrenees. Os habitantes da região pertenciam a Cardial Pottery Culture e esses foram os primeiros resultados relacionados a essa cultura, descrevendo a presença de parasitos associados a hábitos alimentares, higiene e estilo de vida da população. Mudanças de comportamento em relação a dieta e durante o processo de neolitização foram apontadas. Os indivíduos desta cultura passaram de uma dieta baseada em pesca e caça para uma dieta baseada em recursos terrestres como trigo, ervilha e feijão (Antolín 2013), e também fornecidos por animais domésticos como bovinos, caprinos e suínos (Antolín 2013), o que pode ter intensificado ou possibilitado o parasitismo por algumas espécies de geohelminthos como *Ascaris* spp e *Trichuris* spp. No caso da infecção por *E.*

vermicularis, os autores sugerem que a presença está associada a transmissão fecal-oral, revelando problemas de higiene nessa população (Maicher et al. 2017).

Horne (2002) relatou a única evidência de oxiurídeos na África, até o momento. A análise de amostras arqueológicas do continente é escassa, e é possível que seja a razão para a ausência de achados. Dois sítios, Kellis-1 e Kellis 2, forneceram 8 amostras para o estudo, associadas a restos humanos esqueléticos e mumificados, e duas amostras (25%) foram positivas para 10 ovos de oxiurídeos. Ambos os sítios são limitados pelas areias do Deserto do Sahara, com datações do período romano (30 anos AC - 395 anos DC), e ocupação continuada há 7.000 anos. Também foram descritos ovos de *Acanthocephala*, que podem ser associados com a ingestão de insetos, pois muitos fragmentos foram encontrados durante as análises.

A produção científica nas regiões da Ásia aumentou consideravelmente nos últimos cinco anos, com achados de *E. vermicularis* (Seo et al., 2014). Grandes grupos de pesquisas paleoparasitológicas concentram o centro ativo de estudos na Europa, e contribuem para o estudo de parasitos encontrados nas populações antigas da França e Coreia. Wei (1973) fez a primeira descrição, analisando o conteúdo estomacal e intestinal de um corpo preservado da dinastia Han, túmulo de Mawantui, da província de Hunan, China central, datado de 2,100 anos. Os artefatos funerários permitiram aos arqueólogos dizer que era uma mulher, com idade estimada em cerca de 50 anos, que sofria com várias outras doenças, como doença coronariana. O corpo estava em excelente estado de conservação, e foi possível também encontrar ovos de tricurídeos e *Schistosoma* sp., além de detectar evidências de outras doenças infecciosas por microscopia eletrônica, como tuberculose. O autor não menciona o número de amostras analisadas e ovos encontrados.

Na Coreia, as múmias da dinastia Joseon (1392-1910) são atualmente bem estudadas pelo grupo de paleoparasitologia coreano. Shin e colaboradores (2011) analisaram o material da cavidade abdominal de uma múmia feminina, encontrada no túmulo Joseon de Dangjin-gun, Chungcheongnam-do, Coreia. A datação foi baseada na calibração de radiocarbono por anéis de árvore, confirmando que o túmulo foi construído no ano de 1630. Os autores encontraram três ovos típicos de *E. vermicularis* bem preservados, na única amostra analisada, com tamanho médio de $50,3 \pm 5,2 \mu\text{m} \times 28,2 \pm 3,9 \mu\text{m}$. Também foram recuperados ovos de *A. lumbricoides* e *Paragonimus westermani*. Até a data desse estudo, oxiurídeos estavam ausentes em amostras coletadas de sítios arqueológicos na Coreia. Os corpos mumificados encontrados na

Coréia representam excepcional fonte de estudo, com excelente estado de conservação, sendo assim o material mais utilizado para os estudos paleoparasitológicos (SEO et al., 2014).

Um estudo realizado no Irã revelou a presença de oxiurídeos em amostras de solo coletadas de uma antiga mina de sal em Cheharabad, no Noroeste do país. No estudo de Nezamabadi e colaboradores (2013) foram encontrados três ovos de *E. vermicularis*, em 3 de 31 amostras (9%). O local tem camadas arqueológicas datadas de 2.500 e 1.500 anos BP. A mina de sal antiga tem condições ambientais favoráveis à preservação de restos orgânicos, e além dos vestígios humanos, restos orgânicos de outros animais também foram encontrados. Uma diversidade de parasitos humanos e de outros animais foi recuperada: tricurídeos (*Trichuris* sp.), ascarídeos (*Ascaris* sp.), taenidae (*Taenia* sp. ou *Echinococcus* sp.), trematódeo (*Dicrocoelium* sp.), e oxiurídeo de equídeos (*Oxyuris equi*). Esses resultados mostram que os antigos mineiros de Cheharabad foram expostos a uma variedade de helmintos, alguns relacionados a condições sanitárias precárias, onde o espaço fechado pode ter influenciado no ciclo de transmissão e desenvolvimento de parasitos, favorecendo a disseminação (Nezamabadi et al. 2013). Em outro estudo do Irã, Paknazhad e colaboradores (2016) descreveram a mais antiga evidência de oxiurídeo na Ásia, encontrado em amostras do sítio arqueológico de Molavi Street, na capital Teerã. O local foi descoberto durante construções na cidade e as escavações revelaram um esqueleto mantido em decúbito fetal a quatro metros da superfície. As datações por termoluminescência de cerâmica encontradas em associação com o indivíduo são de cerca de 6,950 anos AP. As amostras de sedimento foram coletadas de diferentes partes do enterramento e após a análise de 488 lâminas, revelou a presença de apenas um ovo de *E. vermicularis*. Nenhum outro helminto foi evidenciado nas amostras.

De maneira geral os escassos registros paleoparasitológicos na Europa representam infecções por indivíduo, que contribuem com o dado da extensão geográfica e temporal da presença do parasito desde pelo menos 6,950 anos AP. A maioria, em conjunto com os parasitos de transmissão fecal-oral como *Ascaris* spp. e *Trichuris* spp., relacionados a higiene, e principalmente, parasitos considerados agentes causadores de zoonoses como *Dicrocoelium* sp., *Paragonimus* sp., *Schistosoma* sp., *Taenia* sp., e Acanthocephala (PAHO 2003). Os poucos estudos que podem ser considerados populacionais demonstram variadas frequências de infecção (Tabela 1), mas todas superiores a 5-10% o usualmente encontrado pelo diagnóstico parasitológico

em fezes. Com esta observação, somada à excelente preservação dos ovos apontada em alguns estudos, podemos sugerir o caráter de hiperinfecção da enterobíase no Velho Mundo.

Novo Mundo

A Tabela 2 sumariza todos os estudos paleoparasitológicos que apresentam resultados positivos para *E. vermicularis* no Novo Mundo. A antiguidade de *E. vermicularis* como parasito humano foi bem documentada no Novo Mundo por Reinhard, Araújo e Morrow (2016).

O primeiro relato da infecção foi de Patruco e colaboradores (1983), que encontraram ovos de *E. vermicularis* em uma das 52 amostras (5%) de coprólitos coletados do sítio de Los Gavilanes, no Peru, datados de 4.730-4.130 anos. Posteriormente, em coprólitos coletados em sítios arqueológicos da região do Deserto do Atacama, no Chile, foram encontradas prevalências altas de *E. vermicularis*, nos sítios Tulán 54 e Tulán, com 69% e 65% de positividade, respectivamente, associada com a infecção por *Trichuris trichiura*. Essas populações possuíam uma forma de subsistência que envolvia agricultura e domesticação de lhamas (Araújo et al. 1985; Ferreira et al. 1989; Gonçalves et al. 2003). Entre os sítios arqueológicos pré-Incas e Incas, as escavações conduzidas no Vale do Lluta forneceram grande parte dos coprólitos para estudos paleoparasitológicos que mostraram que há diferenças no padrão de infecção dos oxiurídeos (Santoro et al. 2013). Coprólitos pertencentes ao período pré-Inca foram negativos para este helminto, mas foram positivos os coprólitos do período Inca, da mesma região (n=5), com prevalência de 21% das amostras positivas. Em associação a esse achado foram encontrados ovos de Trichuridae, *Adenocephalus pacificus* (syn. *Diphyllobothrium pacificum*) e *Hymenolepis* sp.. A população pré-Inca vivia em pequenas aldeias, dispersas por toda a área. Após a expansão Inca, o povo sofrera mudanças comportamentais impostas pelo império, passando a viver em grandes aldeias com aglomeração de indivíduos. Os autores sugerem que a agregação da população fez com que a prevalência de *E. vermicularis* aumentasse, favorecendo a transmissão pessoa-pessoa e por inalação dos ovos, configurando um ambiente altamente favorável para a infecção (Santoro et al. 2003). Se considera que o Vale de Lluta apresenta uma das maiores prevalências para oxiurídeos, de 21%, que foi proposto como um cenário de hiper-infecção, superada apenas por sítios da América do Norte

(Santoro et al. 2013; Reinhard et al. 2016). Um estudo paleoparasitológico e paleobotânico mais recente demonstra que a população de Lluta 57 encontrava-se infectada por uma diversidade e frequência de parasitos, que se intensifica cronologicamente, relacionado possivelmente aos processos culturais decorrentes da expansão Inca e o contato inicial hispânico (Souza et al. 2017 *in press*). *Enterobius vermicularis* mostrou a igual prevalência de 21%, que combinando os dados para o Vale do Lluta, revela uma de 24%, a maior registrada para outras populações da América do Sul. A infecção por *E. vermicularis* em Lluta 57 emerge depois da expansão Inca e em caráter de hiperinfecção, ratificando a oxiuríase como indicador de processos culturais drásticos, como proposto para outras populações do Vale e no Novo Mundo.

Técnicas moleculares para identificar aDNA de *E. vermicularis* em material arqueológico foram utilizadas pela primeira vez por Jaeger e colaboradores (2003, 2006) em sítios arqueológicos das Américas. Sítios da América do Norte e Sul foram positivos por análises paleogenéticas, um dos Estados Unidos e três do Chile, datados de 4.110 anos AP a 900 anos DC, antes com resultados negativos para análise por microscopia de luz. Foi demonstrado que existem duas linhagens diferentes de *E. vermicularis*, uma, presente em todos os sítios analisados e na população atual (Iñiguez et al., 2002), e outra, somente identificada no sítio Tulan, das populações da costa do Pacífico. A presença destes dois genótipos do parasito pode ser evidências de múltiplas entradas das populações humanas no continente americano, uma clássica, pela ligação terrestre de terra e gelo de Bering, e outra por migração transpacífica ou via costal (Iñiguez et al 2003, 2006, Araújo, Reinhard e Ferreira, 2008, Araújo et al., 2011).

Para a América do Norte, Reinhard, Araújo e Morrow (2016) sintetizaram todos os relatos para avaliar a frequência baixa de achados em populações pré-agricultoras, quando comparada a agricultoras, e a relação entre oxiurídeo e a forma de construir aldeias. Os autores descreveram os achados por tipo de cultura e subsistência, com a descrição dos sítios arqueológicos apresentados nos diversos artigos publicados. O relato com datação mais antiga para estudos paleoparasitológicos é de 10.000 anos para populações de caçadores-coletores que viveram na América do Norte. Essas populações possuem baixa frequência de achados de *E. vermicularis*, mais prevalentes em povos agricultores. Outros estudos nas Américas encontraram além de oxiurídeos, ovos de parasitos zoonóticos como *Acanthocephala* e *Taenidae*, relacionados à presença de outros animais na região como canídeos, roedores e insetos, associados ao

armazenamento de produtos agrícolas (Araújo et al., 1997; Fugassa et al. 2011; Hugot et al., 1999; Jimenez et al. 2002; Reinhard, 1990).

Alguns estudos paleoparasitológicos foram de extrema importância para o entendimento sobre o comportamento e hábitos das populações, como por exemplo, o realizado com amostras arqueológicas dos esquimós, habitantes da Groelândia, único na região até o momento (Hausen 1976). A análise do conteúdo estomacal de um indivíduo revelou ovos de *E. vermicularis*, mostrando que este helminto sobrevive a extremas temperaturas, sendo transmitido devido as condições de pouca higiene dos habitantes da região, como observado atualmente.

Cenário apresentado de acordo com os estudos no Velho e Novo Mundo

De um total de 64 estudos paleoparasitológicos positivos para *E. vermicularis*, 55 (85,9%) se referem a sítios arqueológicos do Novo Mundo, que correspondem a 32 sítios analisados. Para o Velho Mundo somam 9 (14,1%) estudos positivos. Alguns fatores devem ser tratados com cuidado ao destacarmos esses números. Provavelmente a prevalência de oxiurídeos é mais notada no Novo Mundo pois o número de investigações paleoparasitológicas nas Américas cresce progressivamente a cada ano, com estudos realizados nos EUA com a integração de análises de pólen e vestígios de parasitos (Reinhard e Araújo 2012), sendo os primeiros estudos produzidos com amostras dessa região da década de 60 (Fry e Moore 1969; Hall 1969). A prevalência mais alta encontrada até o momento para oxiurídeos é de 29% para Turkey Pen Cave, Estados Unidos, um sítio agrícola, e 2% de prevalência em sítios de caçadores-coletores que viviam em cavernas (Reinhard 1987, 1988, 1992). No entanto, a datação mais antiga registrada para este helminto que é de 10.000 anos e se refere a um sítio de caçadores-coletores (Danger Cave, USA), mas que possui prevalências baixas, de 2% (Tabela 1). Na América do Sul, assim como se apresenta na América do Norte, a infecção parece ter sido rara antes do advento da agricultura, pois grande parte dos achados positivos se referem a sítios agrícolas. Os grupos de caçadores-coletores eram formados por poucas pessoas que subsistiam de animais e plantas selvagens, diferentemente dos aglomerados nos quais viviam os grandes grupos de horticultores, em vilas e povoados, que domesticaram e cultivavam plantas e animais.

Tem-se como premissa que o tipo de moradia, aspectos de comportamento e forma de subsistência são condições determinantes para o parasitismo por oxiurídeos. O tamanho da população associada à forma de moradia desses indivíduos concentrados em

cavernas foram fatores marcantes para o parasitismo na América do Norte, o que parece não ser tão marcante para sítios do Velho Mundo, relacionados à falta de higiene e saneamento. Os ambientes fechados limitavam o fluxo de ar, possibilitando e intensificando a transmissão por inalação dos ovos.

Em contraponto, para países do Velho Mundo não há dados anteriores a 7.000 anos, antes da revolução neolítica (revolução agrícola), primeira transição epidemiológica (Tabela 1). Os estudos que mostram dados positivos para *E. vermicularis* revelam uma associação com parasitos relacionados a mudança dos hábitos alimentares, de higiene, e de saneamento inadequados das populações. Com a revolução neolítica, com domesticação de plantas e animais, aparecem os primeiros sistemas de cultivo pastoris e com eles alguns parasitos como os geohelminthos (*Ascaris* sp., *T. trichiura*, ancilostomídeos), parasitos zoonóticos como trematódeos (*Dicrocoelium* sp., *P. westermani*, *Schistosoma* sp.) e tenídeos (*Echinococcus* sp.), que parece ter se intensificado. O relato mais antigo de 7.000 anos é proveniente de um ambiente fechado, coletado em um sítio localizado em antigas minas de sal no Irã. No entanto, somente um ovo foi encontrado, com prevalência de 10%, pois os outros ovos estavam danificados (Paknazhad et al. 2016). O maior número de ovos encontrados até o momento para todos os estudos paleoparasitológicos do Velho e Novo Mundo foram descritos em sedimentos e coprólitos coletados em corpos mumificados das Ilhas Canárias, Espanha, com 88 ovos encontrados, onde a prevalência foi de 21% (Jaeger et al. 2015).

A preservação dos ovos de *E. vermicularis* é um fator que impede um maior número de achados. Apesar de mais de 280 coprólitos terem sido analisados de sítios arqueológicos do Brasil, até o momento a única evidência da presença desse parasito foi registrada por técnicas moleculares. Isso sugere que fatores tafonômicos, físicos e químicos, podem agir de forma incidente sobre os ovos, dificultando a sua preservação. Em sítios mais abertos, os ovos aparecerem mais fragmentados e danificados, se conservando melhor em locais confinados, com baixa ventilação, distantes de correntes de ar que causam a desidratação. Aldeias agrícolas construídas em locais confinados como cavernas possuem prevalência maior de oxiurídeos do que as aldeias construídas com diversos andares e mais amplas, que facilitam a circulação de ar. A má circulação de ar intensificava a transmissão por inalação dos ovos nas cavernas e provavelmente a infecção era inevitável (Reinhard 1988, 1992). A transmissão por aerossol pode ter se tornado importante no momento em que a transmissão fecal-oral se tornou pouco

eficiente (Reinhard 2008). O uso de cavernas sazonalmente pode ter intensificado o parasitismo e a infecção. Mudanças evolutivas em função da alteração de comportamento e morfologia do hospedeiro, gerando adaptações, permitiram a continuidade do ciclo em humanos na antiguidade (Adamson 1994; Reinhard et al. 2016).

O parasitismo é resultado de uma associação de fatores, decorrente da interação do hospedeiro e ambiente. O ciclo biológico do parasito, comportamento do hospedeiro, o ambiente onde ambos vivem, o status nutricional e resposta imunológica do hospedeiro são fatores que podem definir o quadro de uma infecção parasitária, promovendo ou reduzindo (Ferreira et al. 1997; Reinhard 2008).

Mesmo em abrigos relativamente menores, de pequenos povoados em regiões áridas, a infecção por oxiurídeos foi revelada. O sítio arqueológico Glen Canyon, EUA, possui essas condições e 4 amostras das 30 analisadas (13%) foram positivas (Fry 1977; Moore et al. 1974). A prevalência é menor quando comparada a outras encontradas na mesma região, para sítios maiores como Antelope House, com 24% de positividade. Contudo, outros fatores podem ter garantido a permanência e transmissão da infecção como a alimentação sazonal.

Considerando que o metabolismo do *E. vermicularis*, com reservas energéticas dos ovos constituída essencialmente de carboidratos (Coura 2005), e que são evidenciadas mudanças na dieta dos indivíduos ao longo das estações quentes e frias (Satterlee 1993), um consumo considerável de vegetais em determinadas épocas do ano provavelmente tenha potencializado a infecção por *E. vermicularis* já que, assim como outros membros do grupo Oxyuridae, esse helminto se prevalece da digestão anaeróbica bacteriana realizada por seus hospedeiros, que possuem uma câmara de decomposição de celulose em uma porção do intestino (Adamson 1994; Hugot et al. 2014). Humanos não possuem esse compartimento, no entanto, a ingestão de grande quantidade de celulose após o advento da agricultura permitiu o desenvolvimento maior de bactérias, utilizadas como alimento por *E. vermicularis*. Essa pode ser uma explicação para o aumento da ocorrência desse helminto nas populações após a conquista Inca, já que o consumo de tubérculos se intensificou e diversificou, como demonstrado nos estudos de Santoro et al. (2004) e Dorsey-Vinton et al. (2009). Oxiurídeos parecem ter se especializado em infectar hospedeiros que consomem grande quantidade de plantas terrestres. Pode ser que oxiurídeos tenha infectado diversos hospedeiros, até mesmo já extintos, mas desapareceram desses por serem espécies aptas a hospedeiros

colonizadores de novos habitats. Carnívoros foram provavelmente os primeiros vertebrados terrestres e teriam sido hospedeiros não muito eficazes para espécies de oxirídeos (Adamson 1994; Roberts e Janovy 2009). Essa especificidade a hospedeiros herbívoros, as mudanças na dieta do hospedeiro, a ecologia do parasito, e alterações nos padrões de habitação podem influenciar na relação de parasitismo em determinada população (Ferreira et al. 1997).

Em sítios de caçadores-coletores das Américas, houve o consumo intenso de milho, tanto em estações quentes, com sementes de milhos inteiras e cactos, como em estações frias, com a ingestão de sementes de milho moídas e outros alimentos provenientes da estocagem e armazenamento (Reinhard 2008). Esses sítios, como Elden Pueblo e Turkey Pen Cave, possuem altas prevalências de infecção por oxiurídeos, de 31% e 29%, respectivamente. Esse quadro de alta infecção por *E. vermicularis* reflete a intensa ocupação desses sítios em estações frias. Adicionalmente, as evidências de ovos de *Acanthocephala* e *Hymenolepis* sp., se relacionam aos hábitos de estocagem dos alimentos para essas estações, atraindo para o local de armazenagem insetos e roedores, animais que participam do ciclo destes parasitos. A premissa de que caçadores-coletores possuíam melhor saúde e dieta do que populações de horticultores, com uma baixa prevalência de infecção por parasitos, vem sendo discutida detalhadamente desde 1988 por Reinhard em estudo de coprólitos da América do Norte. Ainda segundo trabalhos anteriores, a prevalência de doenças infecciosas entre caçadores-coletores era relativamente baixa (Dunn 1972).

A alternância para períodos de seca fez com que os indivíduos do Ancestral Pueblo procurassem outras fontes de água, o que causou a aglomeração da população próximo a esses recursos hídricos. As más condições de saneamento propiciaram a propagação de outros parasitos como *Giardia lamblia* e *Entamoeba histolytica*, veiculadas pela água contendo cistos desses protozoários, transmitidos por ingestão. Verificou-se em estudos anteriores que a população sofria com quadros de anemia e diarreia, o que coincide com os períodos de seca juntamente com a transmissão via oral (Reinhard 2008).

A disposição das excretas pode ser outro fator que diferencia os padrões de achados de ovos de parasitos do Novo Mundo e Velho Mundo, relacionados a higiene da população. Em sítios como Salmon Pueblo, com 8% de prevalência para *E. vermicularis*, e onde somente foram encontrados ovos deste parasito, as excretas eram depositadas em áreas isoladas para esse fim, com baixa circulação de ar e bancos de

alvenaria destinado à defecação, separados do local de convívio (Reinhard 2008). Estudos anteriores revelaram que essa população possuía hábitos de higiene que mesmo sendo um sítio aberto, dificultavam a aproximação de outros animais aos dejetos humanos como separação de lixo e a produção de sabão com folhas de mandioca (Reinhard 2008).

Enterobíase e migrações pré-históricas

Sabe-se que a infecção por *E. vermicularis* teve origem no continente africano, se dispersando para as outras regiões do globo acompanhando as migrações das populações humanas durante todo o processo de povoamento (Araújo e Ferreira 1995; Araújo et al 2008; Ferreira et al. 1997; Glen e Brooks 1986; Hugot 1999). Oxiurídeos permaneceram em grupos de caçadores-coletores e já foram encontrados em amostras analisadas das regiões frias da Groelândia (Hermann 1985), mostrando que a infecção persistiu as baixas temperaturas, e possivelmente as habitações de inverno teriam intensificado a transmissão.

Se alimentam saprozoicamente do conteúdo intestinal do seu hospedeiro, outra característica que pode ter determinado a continuidade do parasitismo. Apesar de liberarem em média 11.000 ovos por dia, é um número baixo se comparado com geohelminthos como *A. lumbricoides*, 200,000 ovos/dia, que fazem necessariamente uma passagem do ciclo pelo solo. As fêmeas de *E. vermicularis* podem ter se favorecido de temperaturas mais baixas para liberarem seus ovos, já que a migração para a região perianal do hospedeiro é a procura de temperaturas mais baixas para a oviposição, o que ocasiona o seu ressecamento e com posterior rompimento e liberação dos ovos. A evidência de fêmeas nos coprólitos e fezes recentes é rara devido a essa particularidade de seu ciclo biológico (Wilke e Hall 1975). Quando presentes, os ovos se apresentam todos na mesma fase evolutiva e nesse momento, mudanças na temperatura podem limitar ou não o seu desenvolvimento. Baixas temperaturas conservam melhor os ovos, que são destruídos em calor seco e desidratam em ambientes com grande circulação de ar e ventilados (Rey 2008; Reinhard Morrow 2016). Essas características possibilitaram a permanência da infecção nos grupos humanos, em condições climáticas rigorosas como do Alaska e Sibéria (Hermann 1985; Ferreira et al 1997; Hugot et al. 1999; Araújo et al. 2008). Rotas alternativas como migrações transpácificas também são discutidas para explicar a origem nesse helminto no continente americano (Araújo et al.

2008; Ferreira et al. 1997). A infecção está presente no continente americano há pelo menos 10,000 anos AP (Fry e Hall 1969).

Também já foi evidenciado que a prevalência de oxiurídeos é maior em aldeias que têm altas taxas de certas patologias ósseas, como hiperostose poródica, observada em vestígios ósseos e ocasionada como resposta a infecções associadas a anemia (Reinhard e Bryant 2007). Estudos de grupos de caçadores-coletores revelaram que uma dieta rica em plantas com propriedades anti-helmínticas parece ter limitado à infecção por vários parasitos, incluindo *E. vermicularis*. Com o grande consumo de plantas com essa propriedade, ocorreu a redução da infecção parasitária (Reinhard, 1990; Teixeira-Santos et al 2015). As culturas que fazem pouco uso de vestimentas seriam também menos susceptíveis à infecção (Rey 2008). Esses dados mostram que os parasitos têm um valor substancial, proporcionando informações sobre o comportamento humano.

Os fatores que influenciam na frequência de achados de ovos de oxiurídeos no Novo Mundo são distintos dos fatores encontrados no Velho Mundo. Nas Américas, as análises definem várias tendências, e como já dito, sítios pré-agricultores possuem uma frequência relativamente baixa da presença de oxiurídeos quando comparados a sítios agricultores, além de haver relação entre a forma de construção e a prevalência de oxiurídeos nessas populações. A baixa prevalência em uma região, como em parte da América do Norte, pode não refletir o real quadro da infecção, pela ausência de estudos nessas localidades. Isso pode ser especialmente verdade para a baixa prevalência de oxiurídeos em estudos do Velho Mundo.

Verifica-se mais uma vez a potencialidade de informações que podemos extrair de estudos paleoparasitológicos, determinando cenários culturais, mostrando como certos fatores relacionados ao estilo de vida e hábitos das populações pode refletir no parasitismo e relação parasito, hospedeiro e ambiente.

Tabela 1: Estudos paleoparasitológicos do Velho Mundo com resultados positivos para *Enterobius vermicularis*, cronologicamente.

Localização	Datação (BC/AD)	Natureza da amostra	Estrutura de origem	N.º de amostras	Amostras positivas	N.º de ovos	%	Cultura	Tipo de moradia	Parasitas associados	Referência
Molavi Street, Tehran, Iran	7.000	soil samples	soil sample, skeletons	1	1	1	0		village	Negative	Paknazhad et al. 2016
La Draga, Catalonia, Spain*	5,320-4,980	clayey sediment	occupation layers	5	1	aDNA	20	Horticultural site	peopled	Negative	Maicher et al. 2017
Chehrabad Salt Mine, Province Zanzan, Chehrabad, Iran	2,500- 1,500	coprolites	occupation layers	31	3	3	10	Salt mine	Salt mines	<i>Taenia</i> sp. ou <i>Echinococcus</i> sp., <i>Trichuris</i> sp., <i>Ascaris</i> sp., <i>Dicrocoelium</i> sp.	Nezamabadi et al. 2013
Ch'angsha, Hunan Province, China	2,100	sediment	mummified female body	NI	NI	NI	0		peopled	<i>Trichuris trichiura</i> , <i>Schistosoma</i>	Hall 1974
Han Dynasty mummy, Mawantui tomb, Hunan Province, China	2,100	sediment	mummified female body	NI	NI	NI	0		Han Dynasty	whipworms, <i>Schistosoma</i> , tuberculose	Wei 1973
Dangjin-gun, Chungcheongnam-do, Coreia	1,630	sediment	mummified female body,	1	1	3	0	Joseon Dynasty	classical Korean culture	<i>Ascaris lumbricoides</i> , <i>Paragonimus westermani</i>	Shin et al. 2011
Gran Canaria Island, Spain	1,200	sediment, coprolites	mummified body	19	4	88	21		Guanche culture	<i>Ascaris</i> sp., <i>Trichuris trichiura</i> , hookworms	Jaeger et al. 2015
Lower Saxony, Göttingen, Alemanha	Middle Age	coprolites	occupation layers	NI	NI	NI	0		villages, peopled	Negative	Hermann 1985
Kellis-1 e Kellis-2 site, Dakhleh Oasis, Egito	30-395	coprolites	mummified body and skeletal remains	8	2	10	25		villages, built with bricks	Acanthocephala	Horne 2002

Tabela 2: Estudos paleoparasitológicos do Novo Mundo com resultados positivos para *Enterobius vermicularis*, cronologicamente.

Localização	Datação (BC/AD)	Natureza da amostra	Estrutura de origem	N.º de amostras	Amostras positivas	N.º de ovos	%	Cultura	Tipo de moradia	Parasitas associados	Referência
Great Basin, USA	10,000	coprolites	occupation layers	NI	NI	NI	0			Acanthocephala	Hall 1969
Danger Cave, Utah, USA	10,000-9,000	coprolites	occupation layers	46	1	NI	0	Hunter-gatherer site		-	Reinhard 1992
Danger Cave, Utah, USA	10,000-1,400	coprolites	occupation layers	142	1	NI	0	Hunter-gatherer site	limestone cave	Acanthocephala	Fry e Moore 1969
Danger Cave, Hogup Cave, Glen Canyon, Utah, USA	8,000	coprolites	occupation layers	193	NI	NI	0	Hunter-gatherer site			Fry e Hall 1969
Salmon Ruin, Dust Devil Cave, New Mexico, USA	6,800-4,800	coprolites	occupation layers	112	12	NI	11	Horticultural site	cave, open site	Negative	Reinhard 1988a
Dirty Shame, Oregon, USA	6,750-8,250	coprolitos	occupation layers	13	1	NI	0				Reinhard 1992
Dirty Shame, Oregon, USA	6,300	coprolites	occupation layers	NI	NI	NI	0	NI	NI	-	Hall 1976
Hogup Cave, Utah, USA	5,960-1,600	coprolitos	occupation layers	50	4	NI	8	Horticultural site			Reinhard 1992
Hinds Cave, Texas, USA	4,100-2,600	coprolites	occupation layers	117	1	NI	0	Hunter-gatherer site			Reinhard 1992
Antelope Cave, Arizona, USA	4,000-1,150	coprolites	occupation layers	22	5	45	23	Horticultural site	limestone cave	<i>Macracanthorhynchus ingens</i>	Fugassa et al. 2011
Hogup Cave, Utah, USA	2,876-2,244	coprolites	occupation layers	142	4	NI	2,8	Horticultural site	limestone cave	Acanthocephala	Fry e Moore 1969
Mono, Peru	2,300	coprolites	occupation layers	28	1	NI	0			-	Reinhard et al. 2016
Clyde's Cavern, Utah, USA	2,300	coprolites	occupation layers	20	4	NI	20	Fremont occupation	peopled, villages	Acanthocephala, larval threadworms (<i>Strongyloides</i> sp.)	Hall 1972
Hinds Cave, Texas, USA	2,100-600	coprolites	latrines	39	1	1	2,5	Hunter-gatherer site	cave	Negative	Reinhard 1988
Turkey Pen Cave, Utah, USA	2,050-1,775	coprolites	occupation layers	24	7	NI	29	Horticultural site			Reinhard 1988; 1992

Turkey Pen Cave, Utah, USA	1,600	coprolites	occupation layers	24	7	NI	29	Horticultural site	peopled, houses built	Negative	Reinhard et al. 1987
Clyde's Cavern, Utah, USA	1,500-800	coprolites	occupation layers	24	4	NI	17				Reinhard 1992
Antelope House, Arizona, USA	1,400-860	coprolites	occupation layers	180	44	NI	24	Horticultural site			Reinhard 1992
Inscription House, Arizona, USA	1,250-1,300	coprolites	occupation layers	16	3	NI	18	Horticultural site		Nematode unidentified, rhabditid larve	Fry & Hall 1973
Canyon del Muerto, Arizona, USA	1,228-1,455	sediment	mummified body	1	1	NI	0	Horticultural site	peopled built with bricks	Ácaro: <i>Acarina</i>	El-Najjar et al. 1980
Salmon Pueblo (Salmon Ruin), New Mexico, USA	1,088-1,290	coprolites	separate rooms	112	9	NI	8	Horticultural site	cave, open site	Negative	Reinhard 1985; 2008
Salmon Ruin, New Mexico, USA	1,200-1,275	coprolites	occupation layers	112	9	NI	8	Horticultural site	peopled, villages	Negative	Reinhard et al. 1987
Elden Pueblo, Colorado Plateau, Arizona, USA	1,070-1,250	coprolites	occupation layers	3	-	NI	0	Hunter-gatherer site	villages	<i>Trichuris trichiura</i> , <i>Ascaris lumbricoides</i> , taeniid, hymenolepidid	Hevly et al. 1979
Elden Pueblo, Colorado Plateau, Arizona, USA	1,070-1,250	sediment	soil sample of latrines	16	5	NI	19	Hunter-gatherer site	peopled, villages	<i>Ascaris lumbricoides</i> , <i>Trichuris trichiura</i> , tenídeo	Reinhard et al 1987
Antelope House, Arizona, USA	1,075-1,250	coprolites	occupation layers	46	7	NI	15	Horticultural site		-	Fry & Hall 1975
Mesa Verde, Colorado, USA	1,000-800	coprolites	occupation layers	76	5	NI	7	Horticultural site			Reinhard 1992
Wetherill Mesa, Step House Mesa Verde, Colorado, USA	1,000	coprolites	occupation layers	20	1	NI	5			rhabditoid nematodes and mites	Samuels 1965
Pueblo Bonito, New Mexico, USA	920-870	coprolites	occupation layers	15	4	NI	27				Reinhard 1992
Bighorn Sheep Ruin, Canyonlands National Park, Utah, USA	900-1,250	coprolites	occupation layers	20	2	3	10	Hunter-gatherer site	cave	Negative	Gardner & Clary 1987
Hogup Cave, Utah, USA	900-1,250	coprolites	occupation layers	56	4	NI	7	Hunter-gatherer site	villages	Negative	Stiger 1977
Chaco Canyon, New Mexico, USA	920-1,200	coprolites	occupation layers	NI	NI	NI	0	Horticultural site	villages	Negative	Reinhard & Clary 1986

Chaco Canyon, New Mexico, USA	920-1,200	coprolites	occupation layers	20	2	NI	10	Horticultural site	peopled, villages	Negative	Reinhard et al. 1987
Antelope House, Arizona, USA	900	coprolites	occupation layers	3	3	NI	100	Horticultural site	Anasazi village site	Negative	Iñiguez et al. 2003, 2006
Inscription House, Arizona, USA	750-700	coprolites	occupation layers	17	3	NI	18	Horticultural site			Reinhard 1992
Big Bone Cave, Van Buren County, Tennessee, USA	747-127	coprolites	mummified body	8	5	NI	63	Horticultural site	housing closed	<i>Ascaris lumbricoides</i> , larvas rabbitiformes, Ancylostomoidea, <i>Giardia duodenalis</i>	Faulkner et al. 1989
Antelope House, Arizona, USA	500-1,250	coprolites	occupation layers	49	9	NI	18	Horticultural site	closed cave in rocky shore	Hymenolepidid, <i>Trichonstrongylus</i>	Reinhard 1988a
Antelope House, Arizona, USA	500-1,250	coprolites	Individual latrines	180	52	NI	29	Horticultural site	closed cave in rocky shore	<i>Strongyloides</i> sp., Hymenolepidae, <i>Ascaris lumbricoides</i> , strongylate species	Reinhard 2008
Qilakitsoq Cave, Greenland, Denmark	430-656	coprolite	mummified body	1	1	NI	0		cave	Negative	Hausen 1986; Lorentzen 1989
Antelope House, Arizona, USA	200-1,250	coprolites	occupation layers	49	8	NI	16	Horticultural site	peopled, villages	<i>Hymenolepis</i> sp., <i>Strongyloides</i> larva, <i>Trichonstrongylus</i>	Reinhard et al. 1987
Queen Anne Square Site, Newport, Rhode Island, USA	XVIII	sediment	occupation layers	NI	NI	2	0		villages	<i>Ascaris lumbricoides</i> , <i>Trichuris trichiura</i> , tenídeo	Reinhard et al 1986
Glen Canyon, USA	NI	coprolites	occupation layers	30	4	NI	13	Horticultural site	peopled, villages	<i>Moniliformis clarki</i> , taeniid, trematode	Fry 1977; Moore et al. 1974
Antelope Cave, Arizona, USA	NI	coprolites	occupation layers	1980	45	NI	2	Horticultural site		Strongyloides, Strongylate, Hymenolepidid	Reinhard 1988
Antelope Cave, Arizona, USA	NI	coprolites	occupation layers	90	14	NI	15	Horticultural site		-	Fry e Hall 1986
Los Gavilanes, Huarney Valley, Peru	4,730-4,130	coprolites	occupation layers	22	1	NI	4,5	Preceramic	peopled, Preceramic site	<i>Diphyllobothrium pacificum</i> , <i>Ascaris lumbricoides</i> , <i>Trichuris trichiura</i>	Patruco et al 1983

Tiliviche, Iquique, Chile	4,110-1,950	coprolites	occupation layers	NI	NI	NI	0		villages	Negative	Gonçalves et al. 2003
Tiliviche, Iquique, Chile	4,110-1,950	coprolites	occupation layers	2	1	NI	50		villages	Negative	Iñiguez et al. 2003, 2006
Lluta Valley, Arica, Chile	1,400-1,532	coprolites	occupation layers	24	5	NI	21		small village with houses	<i>Trichuris trichiura</i> , <i>Diphyllobothrium pacificum</i> , <i>Hymenolepis nana</i>	Santoro et al. 2003
Tulán, San Pedro Atacama, Chile	1,080-950	coprolites	occupation layers	20	13	NI	65		complex villages	<i>Trichuris trichiura</i> (2 amostras)	Iñiguez et al. 2003, 2006
Tulán 54, San Pedro Atacama, Chile	880-750	coprolites	occupation layers	16	11	15	69		complex villages	<i>Trichuris trichiura</i>	Ferreira et al. 1989
Caserones, Tarapaca Valley, Chile	400-800	coprolites	occupation layers	10	1	1	10		villages	Negative	Araújo et al. 1985
Caserones, Tarapaca Valley, Chile	400-800	coprolites	occupation layers	1	1	NI	0		villages	Negative	Iñiguez et al. 2003, 2006
Pie de Palo, Argentina	400	sediment	mummified body children	1	1	NI	0		shelter	-	Zimmerman e Morilla 1983
Site Praça XV Cemetery (CPXV), Rio de Janeiro, Brazil*	XVIII e XIX	sediment	collected sediment skeletons	10	5	aDNA	50		houses built	<i>Ascaris lumbricoides</i> , <i>Trichuris trichiura</i>	Jaeger e Iñiguez 2014
Rio Zape, Durango, Mexico	1,400-1,200	coprolites	occupation layers, skeletons	36	16	51	44		villages	<i>Ancylostoma duodenalis</i> , <i>Trichuris trichiura</i> , <i>Echinostoma</i> sp, <i>Diphylidium caninum</i> , Hymenolopidid	Jiménez et al. 2012
Rio Zape, Durango, Mexico	1,400	coprolites	occupation layers	25	1	NI	4		villages	-	Reinhard et al. 1989

REFERÊNCIAS

- ADAMSON, M. Evolutionary patterns in life histories of Oxyurida. **International Journal of Parasitology**, v. 24, n. 8, p. 1167-1177, 1994.
- ALLENSWORTH, D. Pinworms? Not in my family. **Journal of Practical Nursing**, v. 26, p. 16-23, 1976.
- ANTOLÍN, F. Os cereals, poppy, acorns and hazelnuts. Plant economy among early farmers (5500-2300 cal BC) in the NE of the Iberian Peninsula. Na archaeobotanical approach. Universitat Autònoma de Barcelona, These. 2013
- ARAÚJO, A. J. G.; FERREIRA, L. F. Parasitismo. In: Ferreira LF, Reinhard KJ, Araújo A. Fundamentos da Paleoparasitologia. Rio de Janeiro: Fundação Oswaldo Cruz; p. 121-39, 2011.
- ARAÚJO, A. J. G.; FERREIRA, L. F.; CONFALONIERI, U. E. C. Paleoparasitologia do Brasil. 1. ed. Rio de Janeiro: PEC/ENSP, 158 pp., 1988.
- ARAÚJO, A.; FERREIRA, L. F. Oxiúriase e migrações pré-históricas. **História, Ciências, Saúde**. Rio de Janeiro, v. II, n. 1, p. 99-109, 1995.
- ARAÚJO, A. J. G. et al. The finding of *Enterobius vermicularis* eggs in pre-columbian human coprolites. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 80, n. 2, p. 141-143, 1985.
- ARORA, V. K. et al. Fine needle aspiration diagnosis of a subcutaneous abscesso from *Enterobius vermicularis* infestation. A case report. **Acta Cytol**, v. 41, p. 1845-1847, 1997.
- AVOLIO, L. et al. Perinal granuloma caused by *Enterobius vermicularis*: Report de a new observation e review de the literature. **Jornal de Pediatria**, v. 132, p. 1055-1056, 1998.
- BARRETT, R. et al. Emerging and Re-emerging Infections Diseases: The Third Epidemiologic Transition. **Annual Review of Anthropology**, v. 27, pp. 247-71, 1998.
- BOWMAN, D. D. Parasitologia Veterinária de Georgis. 8 ed. Barueri, São Paulo, Manole, 422 pp, 2009.
- BROOKS, D. R.; GLEN, C. Pinworms and primates: a case study in coevolution. **Proceedings of the Helminthology Society of Washington**, v. 49, p. 76-85, 1982.
- BURKHART, C. G. Assessment of frequency, transmission, and genitourinary complications of enterobiasis (pinworms). **International Journal of Dermatology**, v. 44, p. 837-840, 2005.
- CAMERON, T.W. The species of *Enterobius* Leach, in Primates. **Journal of Helminthology**, v. 7, p. 161-182, 1929.
- CAPALDI, M. Appendiceal oxyuriasis: a case report and review of the literature. **Chirurgia Italiana**, v. 52, p. 87-89, 2000.
- CARVALHO, T. B.; CARVALHO, L. R.; MASCARINI, L. M. Occurrence of enteroparasites in day care centers in Botucatu (São Paulo State, Brazil) with emphasis on *Cryptosporidium* sp., *Giardia duodenalis* and *Enterobius*

- vermicularis*. **Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo**, v. 48, n. 5, p. 269-273, 2006.
- CAZORLA, D. et al. *Enterobius vermicularis* infection in preschool and schoolchildren of six rural communities from a semiarid region of Venezuela: A clinical and epidemiological study. **Helminthology**, v. 43, n. 2, p. 81-5, 2006.
- COCKBURN, T. A. Infectious diseases in ancient populations. **Current Anthropology**, v. 12, p. 45-62, 1971.
- COCKBURN, T. A. Where did our diseases come from? The evolution of infectious disease. Health and disease in tribal societies. Ciba Foundation Symposium, v. 49, p. 103-113, 1977.
- COOK, G. C. *Enterobius vermicularis* infection. *Gut*, v. 35, p. 1159-1162, 1994.
- COURA, J. R. (Ed.). Dinâmica das Doenças Infecciosas e Parasitárias. 2005.
- DE CARLI, G. A. Diagnostico Laboratorial das parasitoses humanas: métodos e técnicas. MEDSI Editora Médica e Científica Ltda., Rio de Janeiro, 315pp., 1994.
- DENHAM, D. A.; SUSWILLO, R. R. Diagnosis of intestinal helminth infections. In "Medical parasitology: a practical approach" (S. H., Gillespie, and P. M., Hawkey, Eds.), Oxford University Press, Oxford, p. 253-265, 1995.
- DORSEY-VINTON S. et al. Impacto f Empire Expansion on Household Diet: The Inka in Northern Chile's Atacama Desert. **PLoS One**, v. 4, Issue 11, p. 1-5, 2009.
- DUNN, F. L. Epidemiological factors: Health and disease in hunter-gatherers. In *Man the hunter*, R. P. Lee and I. DeVore (eds.). Aldine-Atherton, Chicago, p. 221-228, 1972.
- FAULKNER, C. T.; PATTON, S. Prehistoric parasitism in Tennessee. **Parasitology Today**, v. 6, n. 12, 1990.
- FAULKNER, C.T.; PATTON, S.; JOHNSON, S. S. Prehistoric parasitism in Tennessee: evidence from the analysis of desiccated fecal material collected from Big Bone Cave, van Buren Coutry, Tennessee. **Journal of Parasitology**, v. 75, pp. 461-463, 1989.
- EL-NAJJAR M. Y. et al. Autopsies on two native American Mummies. *American Journal of Physical Anthropology*, v. 53, p. 197-202, 1980.
- FERREIRA, L. F. et al. *Enterobius vermiculares* eggs in precolumbian human coprolites from Chile. **Paleopathology News**, v. 46, p. 4-5, 1984.
- FERREIRA, L. F. et al. Infecção por *Enterobius vermicularis* em populações agropastoris pré-colombianas de San Pedro do Atacama, Chile. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**. v. 84, p. 197-199, 1989.
- FERREIRA, L. F. et al. Paleoparasitology of oxyuriasis. **Anais da Academia Nacional de Medicina**, 1997; v. 157, p. 20-24, 1997.
- FERREIRA, L. F. Introdução a Paleoparasitologia. In: Ferreira, L. F., Reinhard, K. J., Araújo, A. Fundamentos da Paleoparasitologia. Rio de Janeiro: Fundação Oswaldo Cruz, p. 27-41, 2001.
- FERREIRA, L. F., et al. Paleoparasitology of oxyuriasis. *Anais da Academia Nacional de Medicina*, v. 157, p. 20-24, 1997.

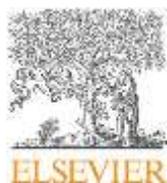
- FRY, G. F. Analysis of prehistoric coprolites from Utah. In University of Utah Anthropological Papers, J.D. Jennings and L.S. Sweeney (Eds.). University of Utah Press: Salt Lake City, p. 45, 1977.
- FRY, G. F.; HALL, H. J. Parasitological examination of prehistoric human coprolites from Utah. **Proceeding Utah Academia of Sciences Art and Letteres**. 1969; 46:127-54.
- FRY, G. F.; MOORE, J. G. *Enterobius vermicularis*: 10,000 year old human infection. **Science**, v. 166, p. 1620, 1969.
- FUGASSA, M. H. et al. Parasitism of Prehistoric Humans and Companion animals from Antelope Cave, Mojave County, Northwest Arizona. **Journal of Parasitology**, v. 97, n. 5, p. 862-867, 2011.
- GALE, E. A. A missing link in the hygiene hypothesis? **Diabetologia**, v. 45, p. 588-594. 2002.
- GARDNER, S. L.; CLARY, K. Helminth parasites of Anasazi period coprolites from Bighorn Sheep ruin [42SA1563], Canyonlands National Park, Utah. Manuscript, 1987.
- GLEN, D. R.; BROOKS, D. R. Parasitological evidence pertaining to the phylogeny of the hominoid primates. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 27, p. 331-354, 1986.
- GONÇALVES, A. Q. et al. New records for helminths of hystricognath rodents from the middle and high Rio Negro microregion, State of Amazonas, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 23, n. 3, p. 716- 726, 2006.
- GONÇALVES, M. L. C; ARAÚJO, A.; FERREIRA, L. F. Human intestinal parasites in the past: new findings and a review. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, n. 1, p. 103-118, 2003.
- GRAHAM, C. F. A device for the diagnosis of *Enterobius* infection. **American Journal of Tropical Medicine**, v. 21, p. 159-161, 1941.
- GRENCIS, R. K.; COOPER, E. S. *Enterobius*, *Trichuris*, *Capillaria*, and hookworm including *Ancylostoma caninum*. **Gastroenterol Clinics of North Am**, v; 25, p. 579-597, 1996.
- HALL, M. C. Studies on oxyuriasis. I. Types of anal swabs and scrapers, with a description of an improved type of swab. **American Journal of Tropical Medicine**, v. 17, p. 445-53, 1937.
- HALL, M. Helminths in Archaeological and Pre-historic deposits. Paleopathology Symposium and Annual Meeting. **Paleopathology Newsletter**, n. 13, p. 16, 1976.
- HASEGAWA, H., Y. et al. Is *Enterobius gregorii* Hugot, 1983 (Nematoda: Oxyuridae) a distinct species? **Journal of Parasitology**, v. 84, p. 131–134, 1998.
- HASEGAWA, I. I.; KINJO, T. Human pinworms collected from a chimpanzee, *Pan troglodytes*, in a zoo of Okinawa, Japan. **Journal of Helminthology Society**. Wash, v 63, p. 272–275, 1996.
- HASWELL-ELKINS, M. R. Epidemiology of *Enterobius vermicularis*. **Parasitology**, v. 95, p. 339-354, 1987.
- HAUSEN, J. P. Les momies du Groenland. **Antrophology**, v. 17, p. 1490-1497,1976

- HERMANN, B. Parasitologisch-epidemiologische auswertungen mittelalterlicher kloaken. **Zoo Archaeology Mottelalters**, v. 13, p. 131-161, 1985.
- HERRSTROM, P. et al. Allergic disease and the infestation of *Enterobius vermicularis* in Swedish children 4-10 years of age. **Journal of Investigational Allergology & Clinical Immunology**, v. 11, p. 157-160, 2001.
- HORNE, P. D. First evidence of Enterobiasis in ancient Egypt. **Journal of Parasitology**, v. 88, n. 5, p. 1019-1021. 2002.
- HUANG, S. L.; TSAI, P. F.; YEH, Y. F. Negative association of *Enterobius* infestation with asthma and rhinitis in primary school children in Taipei. **Clinical and Experimental Allergy**, v. 32, p. 1029-1032, 2002.
- HUGOT, J. P. Primates and Their Pinworm Parasites: The Cameron Hypothesis Revisited. **Systematic Biology**, v. 48, n. 3, p. 523-546, 1999.
- IÑIGUEZ, A. M. et al. Analysis of ancient DNA from coprolites: a perspective with random amplified polymorphic DNA-polymerase chain reaction approach. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, n. 1, p. 63-65, 2003.
- IÑIGUEZ, A. M. et al. *Enterobius vermicularis*: specific detection by amplification of an internal region of 5S ribosomal RNA intergenic spacer and trans-splicing leader RNA analysis. **Experimental Parasitology**, v. 102, p. 218-22, 2002.
- IÑIGUEZ, A. M. et al. SL1 RNA gene recovery from *Enterobius vermicularis* ancient DNA in Pre-Columbian Human Coprolites. **International Journal of Parasitology**, v. 36, n. 13, p. 1419-1425, 2006.
- HOEPPLI, R. Parasitic diseases in Africa and the western hemisphere early documentation and transmission by the slave trade. **Acta Tropica**, Suppl. 10, 239 pp, 1969.
- HOEPPLI, R.; CHIANG, I. The origin de human helminthes according to old Chinese medical literature. **Monumenta Serica**, v. 3, p. 579-588, 1938.
- JAEGER, L. H.; IÑIGUEZ, A. M. (2014) Molecular Paleoparasitological Hybridization Approach as Effective Tool for Diagnosing Human Intestinal Parasites from Scarce Archaeological Remains. **PLoS ONE**, v. 9, n. 8, 2014.
- JAEGER, L. H. et al. Evidence of helminth in Guancho Mummies: integrating paleoparasitological and paleogenetic investigations. **Journal of Parasitology**, v. 102, n. 2, p. 222-228, 2015.
- JIMÉNEZ, A. F. et al. Zoonotic and human parasites of inhabitants of Cueva de los Muertos Chiquitos, Rio Zape Valey, Durango, Mexico. **Journal of Parasitology**, v. 98, p. 304-309, 2012.
- LEVINE, N. D. Nematode parasites of domestic animals and of man. 2nd ed. Minneapolis: Burgess Publishing Co. 600 pp, 1980
- LIBBUS, M. K. Enterobiasis. **Nurse Pract**, v. 8, p. 17-18. 1983.
- LORENTZEN, B.; RØRDAM, A. M. Investigation of faeces from a mummified Eskimo woman. In Hart Hansen JP, Gullov HC eds, The Mummies from Qilaleitsoq: Eskimos in the 15th Century. Copenhagen, Denmark. Kommissionen for Videnskabelige Undersøgelser i Grønland, pp 139-143, 1989.
- LIU, L. X. et al. Eosinophilic colite associated with larvae of pinworm *Enterobius vermicularis*. **Lancet**, v. 346, p. 410-412, 1995.

- LOHIYA, G. S. et al. Epidemiology and control of enterobiasis in a developmental center. *West J Med.* May, v. 172, n. 5, p. 305–308, 2000.
- MAICHER, C. et al. Paleoparasitological investigations on the Neolithic Lakeside settlement of La Draga (Lake Banyoles, Spain). *The Holocene*, p. 1-10, 2017
- MATTIA, A. R. Perinatal mass e recurrent cellulites due to *Enterobius vermicularis*. **The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene**, v. 47, p. 811-815, 1992.
- MURATA, K. et al. Fatal infection with human pinworm, *Enterobius vermicularis*, in a captive chimpanzee. **Journal of Medical Primatology**, v. 31, p.104-108, 2002.
- NAKANO, T. et al. Mitochondrial cytochrome c oxidase subunit 1 gene and nuclear rDNA regions of *Enterobius vermicularis* parasitic in captive chimpanzees with special reference to its relationship with pinworms in humans. *Parasitology Research*, v. 11, p. 51–57, 2006.
- NEZAMABADI, A. et al. Paleoparasitological analysis of samples from the Chehrabad salt mine (Northwestern Iran) M. **International Journal of Paleopathology**, v. 3, p. 229–233, 2013.
- NUÑEZ, F. A.; HERNÁNDEZ, M.; FINLAY, C. M. A longitudinal study of enterobiasis in three days case centers of Havana City. **Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo**, v. 38, n. 2, p. 129-132, 1996.
- PAKNAZHAD N. et al. Paleoparasitological evidence of pinworm (*Enterobius vermicularis*) infection in a female adolescent residing in ancient Tehran (Iran) 7000 years ago. **Parasites & Vectors**, p. 9:33, 2016.
- PATRUCCO, R.; TELLO, R.; BONAVIA, D. Parasitological studies of coprolites of pre-Hispanic Peruvian populations. **Current Anthropology**, v. 24, p. 145-63, 1983.
- REINHARD, K. J.; BRYANT, V. M. Pathoecology and the Future of Coprolite Studies in Bioarchaeology, in: *Reanalysis and Reinterpretation in Southwestern Bioarchaeology* (A. W. M. Stodder, ed.), Arizona State University Press, Tempe, in press, 2008.
- REINHARD, K. J. Archaeoparasitology in North America. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 82, n. 2, p. 145-63, 1990.
- REINHARD, K. J. Pathoecology of two Ancestral Pueblo Villages. In *Case Studies in Environmental Archaeology*, 2nd ed. Edited by E. J. Reitz, C. M. Scarry, S. J. Sudder. Springer, New York, in press, 2008.
- REINHARD, K. J. The cultural ecology of prehistoric parasitism on the Colorado Plateau as evidenced by coprology. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 77, pp. 355-366, 1988.
- REINHARD, K. J. The impact of diet, and parasitism on anemia in the prehistoric west. In Stuart-McAdam, P., Kent, S. (eds.) *Diet, Demography and Disease: Changing Perspectives of Anemia*. New York, USA. Aldine de Gruyter, p 219-258, 1992.
- REINHARD, K. J.; ARAPUJO, A.; MORROW, J. J. Temporal and Spatial Distribution of *Enterobius vermicularis* (Nematoda: Oxyuridae) in the Prehistoric Americas. **Korean Journal of Parasitology**, v. 54, n. 5, p. 591-603, 2016.
- REINHARD, K.J., BYRANT, Jr. V.M., VINTON, S.D., 2007. Reinterpreting the Pollen data from dos Cabezas. *Int. J. Osteoarcheol.* 38, 1–11.

- REY, L. Parasitologia. 4 ed., Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2008
- RIVERA-MARRERO, C. A. Prevalence and intensity of helminths infection in southwest Puerto Rico. **Journal of Parasitology**, v. 72, p. 787-788, 1986.
- ROBERTS, L. S.; JANOVY, J. J. Foundations of parasitology. New York: McGraw-Hill Professional Publishing; 2009.
- RUFFER, M. A. Remarks on the histology and pathological anatomy of Egyptian mummies. **Cairo Scient Journal.**, v. 4, n. 40, p. 1-5, 1910.
- RUSSELL, L. J. The pinworm, *Enterobius vermicularis*. Prim Care, v. 18, p. 13-25, 1991.
- CRAM, E. B. Studeis on oxyuriasis. XXVIII, Summary and conclusions. Am J Dis Child, v. 65, p. 46, 1943.
- SAMUELS R. Parasitological study of long dried fecal samples. Amer Antiq. 1965; 31: 175-179.
- SANTORO, C. Late prehistoric regional interaction and social change in a coastal valley of Northern Chile, PhD Thesis, Department of Anthropology, University of Pittsburgh, 1995.
- SANTORO, C., DORSEY-VINTON, S., REINHARD, K. J. Inka expansion and parasitism in the Lluta valley: Preliminary data. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, suppl. I, p. 161-163, 2003.
- SATTERLEE, D. The Impact of a 14th Century El Niño Flood on an Indigenous Population Near Ilo, Peru, PhD Thesis, University of Florida, Gainesville. 1993.
- SEO, M. et al. Paleoparasitological studies on mummies of the Joseon Dynasty, Korea. **Korean Journal of Parasitology**, v. 52, n. 3, p. 235-242, 2014.
- SHIN, D. H. et al. *Enterobius vermicularis* eggs discovered in coprolites from a medieval Korean mummy. **Korean Journal of Parasitology**, v. 49, p. 323-326, 2011.
- SIANTO, L. et al. Helminths in feline coprolites up to 9000 years in the Brazilian Northeast. **Parasitology International**, v. 63, p. 851-857, 2014.
- SIRIVICHAYAKU, L. C. et al. Prevalence of enterobiasis and its incidence after blanket chemotherapy in a male orphanage. **Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health**, v. 31, n. 1, p. 144-146, 2000.
- SKRJABIN, K. I.; SHIKHOBALOVA, N. P.; LAGADOVSKAYA, E. A. Oxyurata of Animals and Man, part. Two, Essential and Nematodology, ad, by K. K. Skrjabin. Vol. X. Translated from Russian, Israel Program for Scientific Translations, 1974.
- STIGER, M. A. Anasazi diet: The coprolite evidence. Master's Thesis. University of Colorado, Boulder, Colorado, 1977.
- SUNG, J. F. et al. Pinworm control and risk factors of pinworm infection among primary-school children in Taiwan. **American Journal of Tropical Medicine and Hygiene**, v. 65, p. 558-562, 2001.
- SURMONT I, LIU LX. 1995. Enterites, Eosinophilia, and *Enterobius vermicularis*. Lancet 346: 1167
- TANDAN, T. et al. Pelvic inflammatory disease associated with *Enterobius vermicularis*. Arch Disease Child, v. 86, p. 439-440, 2002.

- TEIXEIRA-SANTOS, I. et al. The evidence of medicinal in human sediments from Furna do Estrago prehistoric site, Pernambuco State, Brazil. **Quaternary International**, p. 1-6, 2015.
- VILLARREAL, O.; VILLARREAL, J. J.; DOMINGO, J. A. Progressive eosinophilia e elevated IgE in enterobiasis. **Allergy**, v. 54, p. 643-650, 1999.
- WEI, O. Internal organs of a 2100 year-old female corpse. **Lancet**, v. 2, n. 1, p. 198, 1973.
- YAMAGUTI, S. *Systema helminthum*. New York: Interscience Publishers, 1963.
- YAMASHITA, J.; KONNO, S. On *Enterobius vermicularis microbulbus* subsp. nov. from a chimpanzee. **Japanese Journal of Veterinary Research**, v. 5, p. 83-85, 1957.
- ZIMMERMAN, M. R.; MORILLA, R. E. Enterobiasis in pre-Columbian America. **Paleopathology News**, 42:48, 1983.



Contents lists available at [ScienceDirect](http://ScienceDirect.com)

Acta Tropica



New paleoparasitological investigations from the pre-inca to hispanic contact period in northern Chile



Mônica Vieira de Souza^{a,b}, Lucélia Guedes Ribeiro da Silva^b, Verónica Silva-Pinto^{c,d}, Pablo Mendez-Quiros^e, Sergio Augusto de Miranda Chaves^f, Alena Mayo Iñiguez^{b,*}

^a Laboratório de Paleoparasitologia, Escola Nacional de Saúde Pública Sergio Arouca/Fundação Oswaldo Cruz (DENSP/ENSP/FIOCRUZ), Rua Leopoldo Bulhões, 1480, Manguinhos, Rio de Janeiro, RJ, 21041-210, Brazil

^b LABTRIP, Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz (IOC/FIOCRUZ), Av. Brasil 4365, Rio de Janeiro, RJ, 21040-900, Brazil

^c Área de Antropología, Museo Nacional de Historia Natural, Casilla 787 Santiago de Chile, Chile

^d Department of Human Evolution, Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology, Deutscher Platz 6, Leipzig, Germany

^e Universidad Autónoma de Barcelona, Departamento de Prehistoria, Programa de Doctorado en Arqueología Prehistórica, Spain

^f Laboratório de Ecologia da Escola Nacional de Saúde Pública da FIOCRUZ, Rua Leopoldo Bulhões 1480, térreo-Manguinhos, 21041-210 Rio de Janeiro, RJ, Brazil

ARTICLE INFO

Keywords:

Paleoparasitology
Paleobotany
Helminth Coprolite
Micro-remains Inca
empire

ABSTRACT

Paleoparasitological studies have demonstrated that changes in environment or culture are reflected in the patterns of parasitic infection diseases in populations worldwide. The advent of agriculture and animal domestication, with its accompanying reduction in human mobility and expanding population involves changes in or emergence of, parasites, the so-called first epidemiological transition. Cultural processes related to territory occupation contribute to both loss and acquisition of parasites. The archaeological site Lluta 57 in the Lluta Valley, Chile, provides a chronology of the transition from the pre-Inca or Late Intermediate Period (LIP), through the Late or Inca Period (LP), to the Hispanic Contact Period (HCP), providing the possibility of evaluating this epidemiological transition. The aim of this study was to conduct a paleoparasitological investigation of to gain insight into the dynamics of parasitism in Lluta people throughout the Inca expansion. Fourteen human coprolites from the three periods were rehydrated, submitted to spontaneous sedimentation, and examined by light microscopy for the presence of intestinal parasite eggs, pollen grains, and micro-remains. Eggs of four parasites: *Enterobius vermicularis*, *Trichostrongylus* sp., *Trichuris* sp., and *Eimeria macusaniensis* were recovered. Frequency, diversity, and number of parasite eggs per sample increased over the studied time period. *Trichostrongylus* sp. and *E. macusaniensis* were recorded in the region for the first time. *Enterobius vermicularis* eggs, absent in the LIP, were present as a hyper-infection in LP. The presence of *E. macusaniensis* is likely related to exploitation of llamas, which were used for food and transport and as sacrificial offerings. The paleobotanical analysis revealed ten families of pollen grains, as well as phytoliths and floral remains. In contrast to parasitological results, a diachronic pattern was not detected. Evolution of the settlements, with the advent of larger, more densely populated, villages, could have influenced the emergence and intensification of transmission of parasites in the region. The study showed that the Inca expansion influenced host-parasite-environment relationships in the Lluta Valley.

1. Introduction

Since the emergence of paleoparasitology, the study of parasites in archaeological or paleontological material has clarified many aspects of the origin and evolution of parasites (Araújo et al., 2003; Ferreira et al., 2011; Reinhard, 1990). The host-parasite-environment relationship is directly influenced by culture and behaviors, including diet and hygiene practices, factors that have molded the emergence of parasitic

infections (Hugot et al., 1999; Jaeger and Iñiguez, 2014; Reinhard 1992).

Cockburn (1971) postulated that changes in environment and culture are reflected in the patterns of infection diseases of the population. In particular, the advent of agriculture and animal domestication, involving reduction in human mobility, and the increase in population (Cockburn, 1971) are reflected in intensification and/or changes in human parasite infections, the so-called first epidemiological transition

* Corresponding author.

E-mail addresses: lucelia.fiocruz@gmail.com (L.G.R. da Silva), veronica.silva@mnhn.cl (V. Silva-Pinto), mendez.quiros@gmail.com (P. Mendez-Quiros), semirandachaves8@gmail.com (S.A. de Miranda Chaves), alenainiguez@gmail.com, alena@ioc.fiocruz.br (A.M. Iñiguez).

(Barret et al., 1998). In contrast to findings of the Old World, paleoparasitological studies in the Americas have not clearly demonstrated the strength of the first epidemiological transition (Reinhard et al., 2013) in the emergence and increase of parasitic infection, with three exceptions, which include the Inca expansion in Lluta Valley, Chile (Santoro et al., 2003).

During the pre-Inca or Late Intermediate Period (LIP) (1200–1400 CE), in the Lluta Valley, settlement reflected a segmented egalitarian society defined by interdependent communities with non-state political organization. During the LIP, the economy of these communities focused on agriculture, but foods and other products were available from nearby coastal areas and highlands through exchange. In the XV century, the Inca State began to expand in the area, defining the Inca or Late period (LP) (1400–1530 CE). A century under Inca influence brought changes to the way of life as a consequence of social and economic reorganization, resulting in political integration.

The first decades after the Hispanic conquest and the Inca State collapse (1530–1600 CE) represent the Hispanic contact period (HCP). During the HCP, the Inca pre-Hispanic lifestyle continued with little Hispanic influence in the rural areas, until people abandoned the ancient hamlets and villages.

An earlier paleoparasitological study evaluated the impact of the Inca Empire (Quechua: Tawantinsuyu) expansion on diet and health in the Lluta Valley (Santoro et al., 2003) and an increase of intestinal parasites from the LIP to LP related to changes in social and cultural changes was reported. Two helminths were important in this period: *Enterobius vermicularis* (pinworm) and *Adenocephalus pacificus* (syn *Di-phylobothrium pacificum*) (fish tapeworm) reported in 21% and 4%, respectively, of LP samples, contrasting with absence in LIP settlements. The authors suggested that the emergence and increase in prevalence of *Enterobius vermicularis* since the LP is an indicator and consequence of crowded villages. After the arrival of the Incas, the population experienced significant changes in community structure and gained access to a wider variety of foods. During the LP, patterns of infection and transmission of parasites were strongly influenced by growth of small settlements into larger, more densely populated, villages.

The diet composition of population subgroups from the Molle Pampa Este/Medio archaeological sites, Lluta Valley, established by isotope analysis, did not differ between the LIP and LP, consisting primarily of terrestrial plants, marine meat, and a small contribution of terrestrial meat (Aufderheide and Santoro 1999). Archaeological excavation of domestic structures determined that Molle Pampa Este was primarily occupied during the LP, while Molle Pampa Medio was exclusively occupied in the LIP. No evidence of differences in diet of the two subgroups was found. Dorsey-Vinton et al. (2009), evaluated the dietary changes during the expansion of the Inca State in Lluta Valley, using starch analysis. The high consumption of maize in LIP declined in LP, when tubers were introduced into the Lluta valley communities, probably due to a tax on maize production by the Inca. This would have led to a dramatic difference in diet in the two periods.

In this study, we present a paleoparasitological and paleobotanical investigation of human coprolites collected from the Lluta 57 site, a Pre-Hispanic village of the Lluta Valley. This archaeological site represents a chronology of the transition from the pre-Inca, through the Inca, to the Hispanic Contact Period, providing the potential to evaluate the impact of the first paleo-epidemiological transition and to gain insight into the dynamics of parasitic infections following the Inca expansion.

2. Materials and methods

2.1. Study site

The Lluta 57 archaeological site is located in the hydrographic basin of the Lluta Valley, Arica, Northern Chile (18.4° S) of length exceeding 150 km. The site is dated from 1268 to 1624 cal AD, corresponding to the prehistoric periods (Mendez-Quiros and Silva-Pinto, 2015): the LIP

from 1268 to 1431 CE, and the LP, from 1428 CE plus a brief span of historic time encompassing the incorporation of the territory into the Inca Empire (HCP) (Dorsey-Vinton et al., 2009).

Late Intermediate Period settlements were characterized by dwellings on slopes, scattered villages, and exchange with coastal and highland communities. According to Santoro et al. (2000), the LP was distinguished by settlement in large communities and villages, changes in house construction technology, and extensive agricultural production. The Lluta 57 site represents a large village specializing in maize production and husbandry of camelids and *Cavia porcellus*, elements strongly represented in the archaeological site. Lluta 57 has a large cemetery with several sets of burials distributed throughout the area, including orthogonal cist graves, cairn burials, simple burials, and a single possible *chullpa*, a funerary tower (Mendez-Quiros and Silva-Pinto, 2015).

The Lluta River drains the region, producing several areas of arable soils and native vegetation in the Atacama Desert (Mendez-Quiros and Silva-Pinto, 2015; Santoro et al., 2003). The food resources of the region is the foundation of a long history of human occupation in pre-historic times, from the Chinchorro hunter-gatherers (Archaic Period) to the Inca agriculturalists, in diverse ecosystems (Santoro et al., 2003).

2.2. Paleoparasitological and paleobotanical analyses

Fourteen coprolites collected from Lluta site 57 were examined for the presence of intestinal parasite eggs, pollen grains, and micro-remains (Table 1). Coprolites were collected from the domestic areas of the site, except one (CH03) taken from a burial. Based on calibrated radiocarbon dating, four coprolites were from LIP, five from LP, and four from HCP (Table 1). Sample CH03 could not be dated. Coprolites were catalogued and processed individually in the Paleogenetic Laboratory (LABTRIP/IOC/FIOCRUZ, Brazil) using LABTRIP standard procedures to avoid modern contamination, degradation, and cross-contamination as described elsewhere (Iñiguez, 2011; Jaeger and Iñiguez, 2014). The surface of the coprolites was removed, and samples were irradiated with UV light as described by Iñiguez et al. (2003, 2006). A 2 g sample of each coprolite was separately rehydrated for 72 h in an aqueous solution of 0.5% trisodium phosphate (Callen and Cameron, 1960). After rehydration, the samples were submitted to spontaneous sedimentation (Lutz, 1919). Microscope slides were loaded with 20 µL each of sediment and glycerin under a cover slip and sealed. Twenty slides of each sample were examined by light microscopy at 100 x and 400 x as recommended by Araújo et al. (1998). Parasite eggs were photographed and measured using Image Pro™ software, and their dimensions and morphology were compared with the literature to identify to the lowest possible taxon. Micro-remain identification was based on Chaves (1996).

3. Results

3.1. Paleoparasitological identification

The human origin of Lluta 57 coprolites was determined based on size, morphology, color, and location in the archaeological site (Jouy-Avantin, 2003; Sutton et al., 2006). Findings of human-specific *E. vermicularis* eggs also confirmed the origin of some samples. The parasites from the 14 coprolites included eggs of three helminths and cysts of one protozoon (Table 1; Fig. 1).

Twenty-seven oxyurid eggs were found (Fig. 1a) in samples from the LP and HCP. The eggs were ovoid and asymmetrically flattened and measured 58.56–62.96 µm in length ($60.19 \pm 1.79 \mu\text{m}$; $n = 27$) and 28.31–35.34 µm in width ($31.97 \pm 2.26 \mu\text{m}$; $n = 27$), characteristics consistent with *Enterobius vermicularis* L, 1758, which measure (50–60 × 20–30 µm) (Roberts and Janovy, 2008).

Four trichurid nematode eggs, having characteristics consistent with *Trichuris* sp. Roederer 1761, were found in a sample from the HCP

Table 1
Paleoparasitological results of human coprolites collected from the archaeological site Lluta 57, Arica, Chile.

Period	Coprolites		Parasites eggs	n	Measurements						
	Level	Layer			Length (μm)			Width (μm)			
					Range	Mean	SD	Range	Mean	SD	
LIP	CH02	4	5	Negative	–	–	–	–	–	–	–
LIP	CH07	3	3	<i>Trichostrongylus</i> sp.	1	87.23	–	–	39.17	–	–
LIP	CH14	–	88	Negative	–	–	–	–	–	–	
LIP	CH15	3	4	Negative	–	–	–	–	–	–	
LIP or LP	CH03	–	Rec sup	Negative	–	–	–	–	–	–	
LP	CH04	10	8	Negative	–	–	–	–	–	–	
LP	CH06	12	11	<i>Eimeria macusaniensis</i>	1	92	–	–	67	–	–
LP	CH08	9	7	<i>Enterobius vermicularis</i>	1	63.43	–	–	33.76	–	–
LP	CH09	1	5	Negative	–	–	–	–	–	–	
LP	CH10	7	2	<i>Enterobius vermicularis</i>	10	58.87–63.41	60.14	60.14 \pm 1.44	28.31–34.65	31.42	31.42 \pm 2.63
HCP	CH05	9	6	<i>Trichostrongylus</i> sp.	7	89.56–91.19	90.11	90.11 \pm 0.94	33.44–38.3	35.36	35.36 \pm 2.59
HCP	CH11	15	6	Negative	–	–	–	–	–	–	
HCP	CH12	11	6	<i>Enterobius vermicularis</i>	16	58.56–62.96	60.02	60.02 \pm 1.90	29.33–35.34	32.20	32.20 \pm 2.06
HCP	CH13	11	6	<i>Trichuris</i> sp.	4	59.41–74.92	68.55	68.55 \pm 8.54	34.03–42.14	37.74	37.74 \pm 3.55

(Fig. 1b). The identification of *Trichuris* sp. eggs was based on the lemon shape with prominent polar plugs and absence of ornamentation on the surface (Roberts and Janovy, 2008). No content was observed in the *Trichuris* sp. eggs, and only one exhibited polar plugs (Fig. 1B). Eggs

were 59.41–74.92 μm in length and 34.03–42.14 μm in width (Table 1). *Trichuris* sp. eggs were of mean length 68.55 \pm 8.54 (n = 4) and mean width 37.74 \pm 3.55 (n = 4) (Table 1), suggestive of *Trichuris trichiura* (Yoshikawa et al., 1989; Confalonieri et al., 1988). This identification

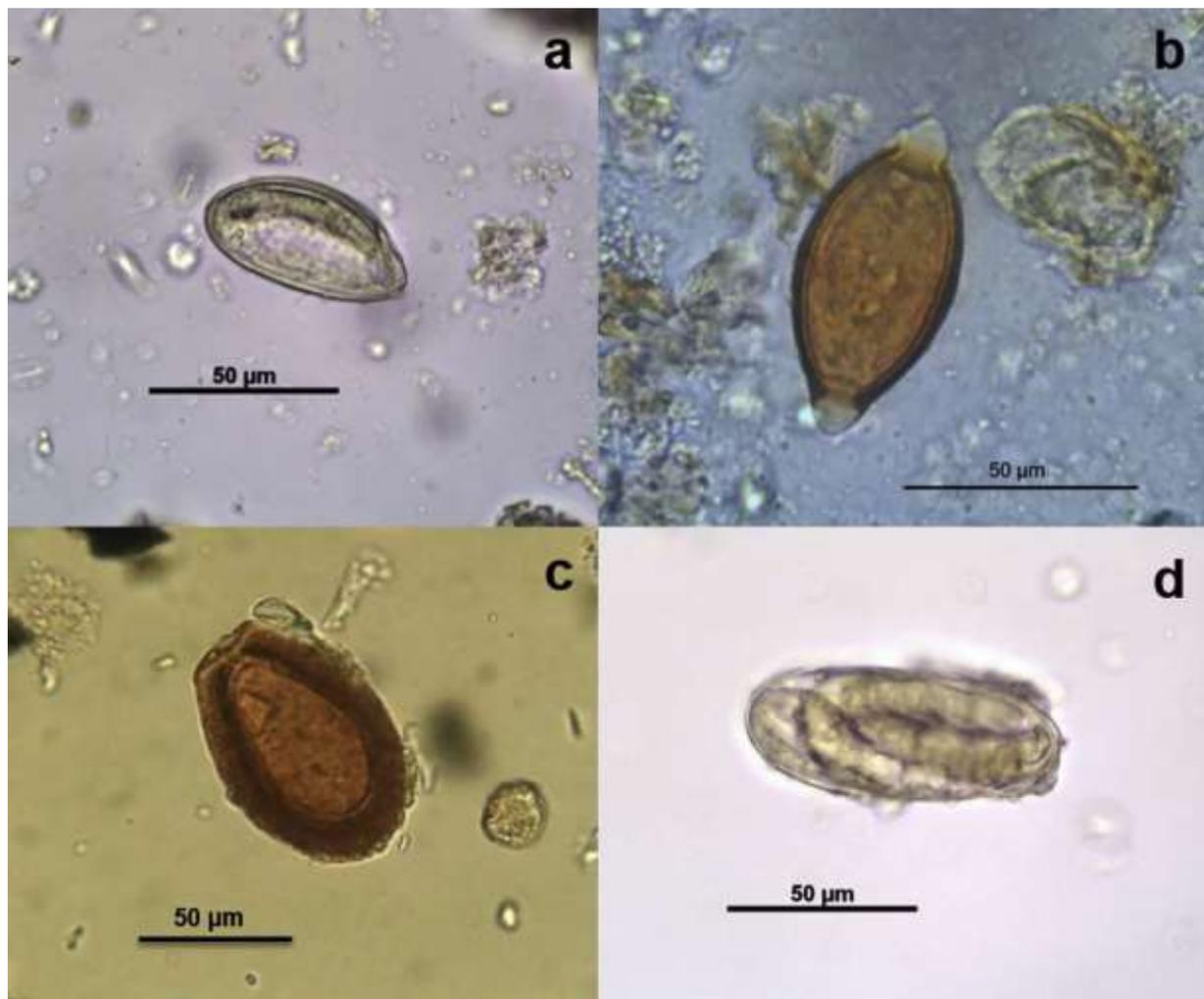


Fig. 1. Intestinal parasites in human coprolites from Lluta 57 archaeological site, Arica, Chile. a. *Enterobius vermicularis*; b. *Trichuris* sp.; c. *Eimeria macusaniensis*; d. *Trichostrongylus* sp. 40x.

was reinforced by the finding of *E. vermicularis*, a human-specific parasite, at the same level and archaeological layer as these eggs (Table 1). However, *Trichuris* species that infect camelids, such as *T. tenuis*, of size ($64 \times 32 \mu\text{m}$) (Foreyt and Foreyt, 2001) comparable to those found in this study, cannot be ruled out.

One eimerid protozoan oocyst was identified as *Eimeria macusaniensis* (Fig. 1c), based on its piriform shape and thick wall, measuring $92 \times 67 \mu\text{m}$, characteristic of this species [$93.6 (81–107) \times 67.4 \mu\text{m} (61–80)$] [36]. Differential diagnosis included *Eimeria ivitaensis*, which has also been identified in camelids from South America (Cafrune et al., 2009) and is of similar length, $88.8 \mu\text{m}$ ($83.5–98.6$). However, the oocysts of this species are ellipsoidal, thin walled, and with a mean width of $51.8 \mu\text{m}$ ($49.3–59.1$) (Leguía and Casas, 1998), so can be rejected (Fig. 2).

Two samples contained nematode eggs that were translucent and thin shelled as well as larvae morphologically and morphometrically consistent with Trichostrongylidae, probably *Trichostrongylus* Looss 1905 (Fig. 1d). This genus infects humans (Roberts and Janovy, 2008; Silveira et al., 1974) and has been found in human coprolites of the Americas. We cannot rule out the possibility that the eggs could be from *Ostertagia* or *Haemonchus*, since it is not possible to differentiate the eggs of these three genera (Silveira et al., 1974). There are no reports of *Ostertagia* or *Haemonchus* presence in human coprolites or feces. The eggs were $87.23–91.19 \mu\text{m}$ in length (89.39 ± 1.63 ; $n = 4$) and $28.31–34.65 \mu\text{m}$ in width (36.31 ± 1.63 ; $n = 4$).

3.2. Frequency and diversity of parasites with respect to chronology

Three samples were positive for *E. vermicularis* eggs, two for

Trichostrongylus sp. eggs, one for *T. trichiura* eggs, and one was positive for *E. macusaniensis* eggs. One of four LIP samples was positive (one parasite species), and six of nine samples were infected after the LIP (four species). In the LP and HCP, three of five (two species) and three of four (3 species) samples were parasitized, respectively, showing an increase in parasite frequency and diversity from the LP to the HCP, albeit in a small sample. A chronological increase was also observed in egg numbers (Table 1). *Enterobius vermicularis* was absent in the LIP samples, 1–10 eggs were found in LP samples, and 16 in the single HCP sample. The number of *Trichostrongylus* sp. eggs increased from one in the LIP to seven in a sample from the HCP.

3.3. Paleobotanical results

Micro-remains, including pollen grains, were found in all but one coprolite (Table 2). In general, the samples had a low occurrence of pollen grains. Sample CH11 was the most diverse, with more than 200 pollen grains from Onagraceae (*Oenothera*-type), Fabaceae, Chenopodiaceae, Poaceae, Malvaceae, Umbelliferae, Euphorbiaceae (*Euphorbia* sp.), and Asteraceae. Plant residues such as tracheids, phytolith, and floral parts were identified, with no observable pattern among samples or historic periods. Floral remains were most abundant in LP samples CH06 and CH08. All observed phytoliths were from the family Poaceae, although no maize pollen grains were observed (Table 2). A diachronic pattern in the diet was not observed.

4. Discussion

Pinworms are directly influenced by human behavior, adapting to

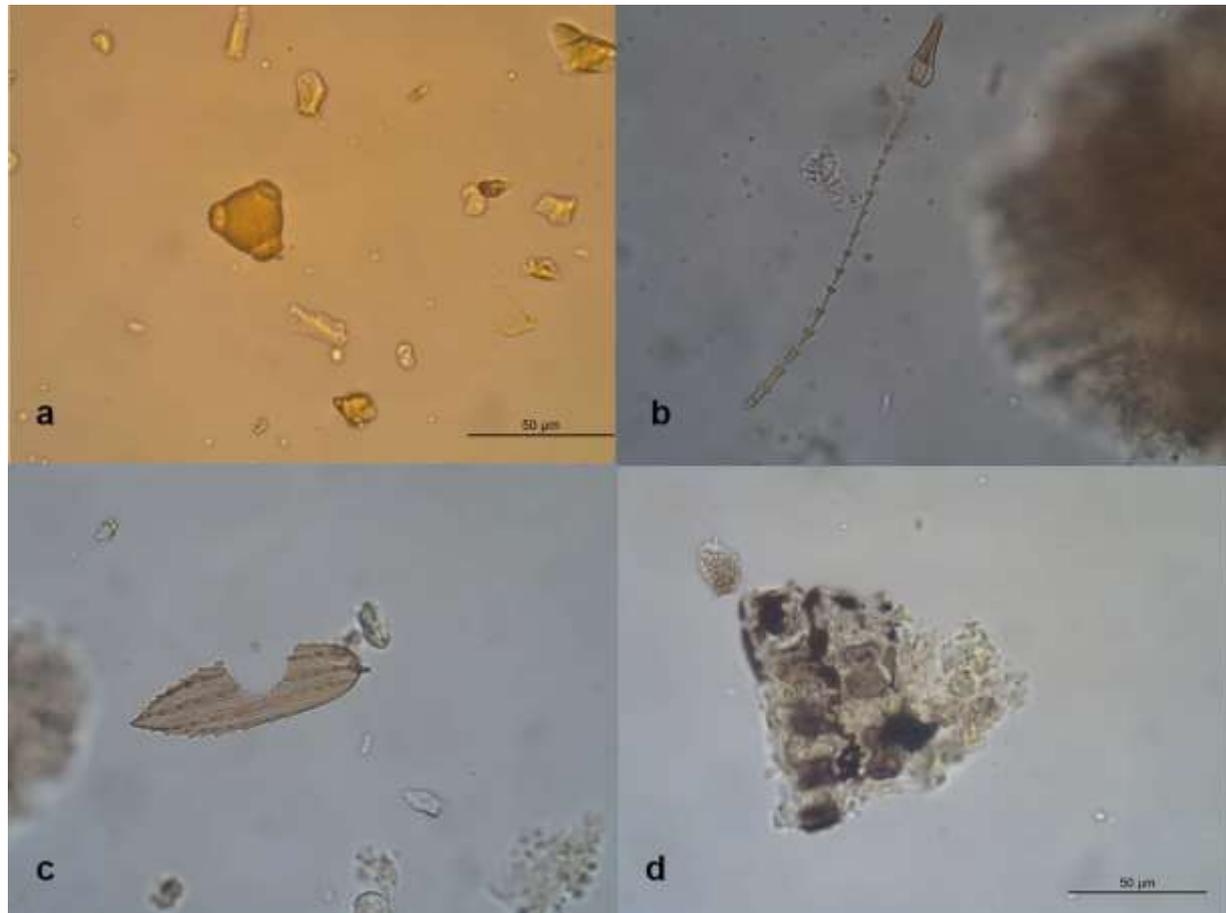


Fig. 2. Food particles and micro-remains found in 14 human coprolites from Lluta 57 archaeological site, Arica, Chile. a-pollen grain from *Oenothera*-type; b and c- floral remains; d- phytolith from Poaceae.

Table 2
Diet and microremains results of human coprolites collected from the archaeological site Lluta 57, Arica, Chile.

Period	Coprolites	Paleoparasitological results	Pollen Grains	Microremains
LIP	CH02	Negative	–	Floral remains, acari
LIP	CH07	<i>Trichostrongylus</i> sp.	Chenopodiaceae	Tracheids
LIP	CH14	Negative	–	–
LIP	CH15	Negative	Poaceae	Tracheids
LIP or LP	CH03	Negative	–	Floral remains phytoliths,
LP	CH04	Negative	Fabaceae	Phytoliths, tracheids
LP	CH06	<i>Eimeria macusaniensis</i>	Urticaceae	Floral remains
LP	CH08	<i>Enterobius vermicularis</i>	Poaceae	Floral remains, tracheids
LP	CH09	Negative	–	Phytoliths, tracheids
LP	CH10	<i>Enterobius vermicularis</i>	Fabaceae	Tracheids
HCP	CH05	<i>Trichostrongylus</i> sp.	Fabaceae	Tracheids
HCP	CH11	Negative	Onagraceae (<i>Oenothera</i> -type) Papilionaceae, Chenopodiaceae, Poaceae, Malvaceae, Umbelliferae, Euphorbiaceae (<i>Euphorbia</i> sp.), Asteraceae	–
HCP	CH12	<i>Enterobius vermicularis</i>	–	Phytoliths, tracheids
HCP	CH13	<i>Trichuris</i> sp.	Poaceae	Phytoliths, tracheids

changes imposed by their host in their macro-environment (Ferreira et al., 1989, 2011; Reinhard, 1990). Paleoparasitological records of *E. vermicularis* date it to 10,000 years ago in North America (Fry and Moore, 1969). *Enterobius vermicularis* eggs were more frequent in samples from the LP. This was similar to findings of Santoro et al. (2000), who interpreted it as a consequence of transition from living in isolated hamlets to larger, more densely populated, villages. In small and dispersed human groups, the frequency of infection by pinworms remains low (Hugot et al., 1999; Reinhard, 1992; Reinhard et al., 1997). The increase or decrease of parasite infection rates is affected by interactions of their host with the environment. In contrast to that of other helminths, *E. vermicularis* transmission is not influenced by soil temperature and humidity (Araújo and Ferreira, 1995; Ferreira et al., 1989; Reinhard, 1990).

In Lluta 57, 21% of analyzed coprolites of the LP and HCP were positive for *E. vermicularis*. A similar rate was found in LP coprolites in a previous paleoparasitological study of the Lluta Valley, which also reported no pinworm eggs in LIP coprolites (Santoro et al., 2003). The authors stated that 21% *E. vermicularis* prevalence could be considered a pinworm hyper-infection. Pinworms are transmitted by direct person-to-person contact, by retro-infection, and through air-borne environmental contamination. Overcrowding facilitates transmission and, consequently, increases prevalence (Hugot et al., 1999; Reinhard, 1992; Reinhard et al., 1997; Santoro et al., 2003). The numbers of *E. vermicularis* eggs found increased chronologically in Lluta Valley, suggesting development of an environment suitable for transmission. Since females release eggs onto the perianal area of the host, *E. vermicularis* eggs are not usually observed in feces or coprolites, even using parasitological enrichment techniques (Jaeger and Iñiguez, 2014). Only 5–10% of eggs are revealed in conventional stool examinations (Rey, 2008; Roberts and Janovy, 2008). Our results reinforced the scenario of an *E. vermicularis* hyper-infection in the Lluta Valley population during the LP. In South America, paleoparasitological data has mostly demonstrated absence or low frequency of pinworms. The exception is the early-pastoralist Tulán 54 site in northern Chile, with the extraordinary prevalence of 65–69% (Ferreira et al., 1989; Iñiguez et al., 2003), and interestingly, circulation of a unique *E. vermicularis* genotype (Iñiguez et al., 2006).

The second helminth of importance in the Atacama coastal region commonly found in coprolites, *Adenocephalus pacificus* (syn. *Diphyllobothrium pacificum*), is acquired by consumption of raw or undercooked fish. This helminth has usually been found in Pre-Columbian samples, and, in the Lluta Valley, Santoro et al. (2000) reported it only in the LP at low prevalence (4%). In this study of the Lluta 57 site, *A. pacificus* was absent, possibly reflecting low fish consumption relative to other sites in the Lluta Valley, or fish preparation may have eliminated the parasite cyst. Tapeworm infection has been reported in LIP

sites of the Chiribaya culture, Peru (Martinson et al., 2003). However, the high number of *A. pacificus*-positive coprolites in two Chiribaya archaeological sites, as well as results showing high marine product consumption, contrasted with rare findings in the Chiribaya Alta site. The data were interpreted as reflecting reduced reliance on fish and/or fish handling practices that prevented parasite transmission.

Eggs of *Trichuris trichiura* are slightly smaller (Rey, 2008; Sloss and Kemp 1978) than those found in the present study, but according to Yoshikawa et al. (1989), there is a large variation in egg size over the developmental period. Therefore, we can not rule out this species. Furthermore, *T. trichiura* are distributed worldwide, and appear in paleoparasitological records of both the Old and the New World, having originated in the ancestral pre-hominid (Ferreira et al., 2011; Gonçalves et al., 2003). Santoro et al. (2000) demonstrated *T. trichiura* presence in the Lluta Valley at low prevalence in both LP (8%) and LIP (7%). The authors suggested that this helminth infection was not affected by social and cultural changes in the region. In Lluta 57, we found only one sample positive for *T. trichiura* in the LP. Since infection by *T. trichiura* is strongly related to poor sanitary conditions, the increase in population density imposed by the Inca system may have brought about a decline in sanitation and hygiene, contributing to parasite transmission.

Trichuris tenuis, found in camelids, with eggs $64 \times 32 \mu\text{m}$, cannot be ruled out (Foreyt and Foreyt, 2001) and may be supported by the strong relationship of the Lluta Valley inhabitants with camelids and the finding of a camelid-specific parasite, *E. macusaniensis*. A *Trichuris* sp. from cervids, found in coprolites from northeastern Brazil, can also be considered, since it is of similar size ($53.28\text{--}69.93 \times 29.97\text{--}36.63 \mu\text{m}$), despite the difference in the thickness of the egg shell (Sianto et al., 2012). This size of the eggs observed in the present study is also consistent with *Trichuris suis* ($71.2 \times 46.6 \mu\text{m}$) (Beer 1976), but this possibility was rejected, since its natural host is the domestic pig *Sus scrofa domestica*, which has no records in the region during the early HCP. Eggs of *Trichuris muris* in rodents are slightly larger than those found in this study ($83.0\text{--}63.7 \times 38.7\text{--}31.3 \mu\text{m}$) (Koyama 2013), and the morphology differs, especially in the opening of the plugs. In addition, food remains indicating the consumption of rodents, or other evidence of these animals, were not observed in the site.

The oocyst of *E. macusaniensis*, a parasite of camelids, is an interesting find in Lluta 57. *Eimeria macusaniensis* was reported in mummified llamas of the Chiribaya culture from southern Peru (Leguía and Casas, 1999). In the Patagonian region, Beltrame et al. (2010) and Fugassa et al. (2010) reported the parasite in three of four human coprolites analyzed in the Cerro Casa de Piedra (CCP) site, Argentina. Most recently, oocysts of *E. macusaniensis* were described by Valenzuela et al. (2015) in camelid coprolites from the CCP site dating from 9600 to 3400 BP. *Eimeria macusaniensis* was found in Argentina and Peru by Leguía et al. (1998) and Fugassa (2007). These studies demonstrated

that the parasite has followed the host dispersion through South America since ancient times. This study represents the first record of *E. macusaniensis* in Chile. In the Andes, camelids constitute a high proportion of the diet, with animals housed near, or even in, homes, indicative of a close relationship with humans (Valenzuela et al., 2015). Camelids were traditionally an important protein source and means of transportation, with llama cargo caravans used to transport goods from the lowlands to the highlands. Camelids were killed for domestic consumption and as offerings in ceremonies (Aufderheide and Santoro, 1999; Santoro, 1995). Consumption of undercooked viscera is the most probable explanation for *E. macusaniensis* presence in humans; intestine of camelid is a traditional food in Andean region. However, soil, water, or food contamination cannot be ruled out. In any case, the possibility of a true human infection should be rejected, since *E. macusaniensis* is a strict parasite of camelids (Santoro, 1995).

Trichostrongylus sp. eggs have been observed in human coprolites collected only from archaeological sites in the New World, with the oldest, dating from 6800 to 4800 BP, reported in Utah, USA. *Trichostrongylus* sp. are commonly present in the small intestine of all classes of vertebrates, especially ruminants, causing economic losses. The infection in humans is associated with diet and the presence of moist soil favorable to the development of the parasite life cycle (Reinhard et al., 1985; Reinhard and Hevly, 1987). The few cases of human disease have been associated with the ingestion of water or food, especially raw vegetables, contaminated with infective-stage larvae, which complete their life cycle in the intestine of the host (Roberts and Janovy, 2008). The presence of adult parasites in humans is often asymptomatic, but may cause digestive disorders and anemia. Individuals in direct contact with farm animals are generally the most susceptible (Acha and Szyfres, 2003). Paleoparasitological records are restricted to the Americas, and exist in USA (Reinhard et al., 1985, 1987), México (Reinhard et al., 1989), Brazil (Araújo et al., 1984), and Argentina (Gonçalves et al., 2003). In Chile *Trichostrongylus* sp. have been found in archaeological sites from San Pedro de Atacama (Gonçalves et al., 2003), but have not been previously reported in the Lluta Valley. Although species identification is not possible based on the egg, *Trichostrongylus* sp. was the only parasite present in both LIP and LP in the present study, demonstrating continuity of the source of human infection over time. However, since the trichostrongylid reservoir is both domestic and wild ruminants, true or false *Trichostrongylus* sp. infection cannot be discriminated.

This study demonstrated that the frequency, richness, and number of parasite eggs increased chronologically over the time periods studied. We suggest that Inca expansion and the early HCP way of life may have influenced transmission, leading to an increase in human parasite infections, effecting a paleo-epidemiological transition. Due to the low number of samples, the results should be interpreted with caution. More sampling from Pre-Inca and Inca periods is necessary to support this hypothesis. Jovani and Tella (2016) suggested that the accuracy of prevalence data is reduced with sample size < 15. If we combine the data from the present study with that of Santoro et al. (2003) from the LIP (n = 29) and LP (n = 19), pinworm infection reached a prevalence of 24% in the LP period in the Lluta Valley. The combined data also reveal that parasite species richness increased from 3 to 4 species following the LIP period. The finding of six parasite species in the Lluta Valley is greater than in other populations of South America.

The complexity of the population subsistence structure in the LP period was shown by Dorsey-Vinton et al. (2009). During the LIP, foods were obtained locally in a region of small settlements. However, during the LP, trade in food products was established, mainly maize and potato. In this study, findings of maize (Poaceae) pollen grains were absent, at odds with the corn-based diet usually assumed for the area based on starch analysis, as well as with the abundance of Poaceae phytoliths observed. Pollen grains in addition to those of the Poaceae as well as floral micro-residues were found. Since most samples were from the domestic sector of the site, the floral remains are not considered the

result of offerings (Mendez-Quiros and Silva-Pinto, 2015). The results suggest interpretations related to the fertility of the valley and intensification of agriculture. In contrast to the overall low occurrence of pollen grains, one sample from the HCP revealed high frequency and diversity, probably reflecting open and shrubby vegetation. Onagraceae and Chenopodiaceae are indicators of atrophic vegetation. *Oenothera* sp. are now used as food, with leaves ingested as greens. *Chenopodium* sp. was used for its medicinal, including anthelmintic, properties (Chaves and Reinhard, 2006; Spotted-Bird, 2000), and *Chenopodium quinoa* was grown as part of the Andean diet. The increase in the variety of families in samples from the LIP to the HCP was based on a low number of individual samples, and substantive changes cannot be verified. The results disagree with Dorsey-Vinton et al. (2009) who proposed a considerable difference in dietary patterns of the LIP and the LP. The data from this work suggest that diet was only slightly influenced by the cultural transition of the periods studied. We did not conduct a detailed starch analysis, which would have provided a valuable source of dietary information and a complete dietary profile of Lluta 57. In addition to infrequent observations of pollen, no additional samples were available for comparison or confirmation (Chaves and Reinhard, 2006; Reinhard et al., 2007). The palynological data reported here are preliminary and descriptive, with several possible interpretations.

5. Conclusions

Several factors may be the source of the increase in parasite infections: intensification of agriculture and animal husbandry, population growth, decreased mobility, overcrowding, and the proximity of domestic animals to human habitations.

Changes in the settlements, with the advent of larger, more densely populated, villages, may have influenced the emergence and intensification of transmission of some parasites in the region. The study showed how the Inca expansion influenced host-parasite-environment relationships in the Lluta Valley.

Parasite infection seems to have been a serious problem for the inhabitants of the Lluta Valley after the Inca conquest, compared with other regions and cultures of Chile. With respect to the investigated periods, the diversity of parasites in Lluta Valley is the largest documented in South America.

Funding

This work was funded by Consejo Regional de la Cultura y las Artes (Arica, Chile). This work was supported by fellowships from the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, CNPq (AMI, grant number < gn2 > 307932/2014-1 < /gn2 >); Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior CAPES (MVS, AMI, grant number < gn3 > 847/15 < /gn3 >); Fundação de Amparo à Pesquisa do Rio de Janeiro, FAPERJ (AMI, grant number CNE < gn4 > 2/2016 < /gn4 >).

Competing interests

The authors declare that they have no competing interests.

Acknowledgements

A special thanks to the late Adauto Araújo, Fiocruz, Rio de Janeiro, Brazil, who began this collaboration, for his generosity, tutorship, and support, our love forever. We are also very grateful to The Lucidus Consultancy for English correction and suggestions. Thanks to MAA Consultores for their invaluable help in beginning this research and to Consejo de Monumentos Nacionales, which provided authorization to provide samples to Fiocruz. Finally, a special thanks to the community of Poconchile for their interest and participation in the project.

References

- Acha, P.N., Szyfres, B., 2003. Oonoses and Communicable Diseases Common to Man and Animals: Parasitoses, 3rd ed. Pan American Health Organization, Washington, DC.
- Araújo, A., Ferreira, L.F., 1995. Oxiúrdase e migrações pró-históricas. *História. Ciências, Saúde –Manguinhos* 11 (1), 99–109.
- Araújo, A., Confalonieri, U., Ferreira, L.F., 1984. Encontro de ovos de Trichostrongylidae e *Trichuris trichiura* em corpo mumificado do período colonial brasileiro. *Rev. Centr. Cienc. Biol. Saúde*, 1, 11–16.
- Araújo, A., Reinhard, K., Bastos, O.M., Costa, L.C., Pirmez, C., Iñiguez, A., et al., 1998. Paleoparasitology: perspectives with new techniques. *Rev. Inst. Med. Trop. São Paulo* 40, 371–376.
- Araújo, A., Jansen, A.M., Bouchet, F., Reinhard, K., Ferreira, L.F., 2003. Parasitism, the diversity of life, and paleoparasitology. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 98 (Suppl. I), 5–11.
- Aufderheide, A., Santoro, C.M., 1999. Chemical paleodietary reconstruction: human populations at late prehistoric sites in the Lluta valley of northern Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 72, 237–250.
- Barrett, R., Kuzawa, C.W., McDade, T., Armelagos, G.J., 1998. Emerging and Re-emerging infectious diseases: the third epidemiologic transition. *Annu. Rev. Anthropol.* 27, 247–271.
- Beer, R.J.S., 1976. The relationship between *Trichuris trichiura* (Linnaeus 1758) of man and *Trichuris suis* of the pig. *Res. Vet. Sci.* 20, 47–54.
- Beltrame, M., Fugassa, M.H., Sardella, N.H., 2010. First paleoparasitological results from late holocene in patagonian coprolites. *J. Parasitol.* 96 (3), 648–651.
- Cafune, M.M., Marín, R.E., Rigalt, F.A., Romero, S.R., Aguirre, D.H., 2009. Prevalence of *Eimeria macusaniensis* and *Eimeria ivitaensis* in south american camelids of northwest Argentina. *Vet. Parasitol.* 162, 338–341.
- Callen, E.O., Cameron, T.W.M., 1960. A prehistoric diet as revealed in coprolites. *Rev. New. Sci.* 8, 35–40.
- Chaves, S.A.M., Reinhard, K.J., 2006. Critical analysis of coprolite evidence of medicinal plant use piauí, Brazil. *palaeogeography, palaeoclimatology, Palaeoecology* 237, 110–118.
- Chaves, S.A.M., 1996. Étude pollinique de coprolithes humains recueillis dans le gisement préhistorique de Pedra Furada – Piauí, Brésil: apport paléothologique. Second Congrès Des Etudiants En 3ème Cycle Du Muséum National d'Histoire Naturelle. Résumés. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, pp. 92.
- Cockburn, T.A., 1971. Infectious diseases in ancient populations. *Curr. Anthropol.* 12 (1), 45–62.
- Confalonieri, U.E., Ribeiro Filho, B., Ferreira, L.F., Araújo, A., 1988. The experimental approach to paleoparasitology: desiccation of *Trichuris trichiura* eggs. In: Ferreira, L.F., Araújo, A., Confalonieri, U.E. (Eds.), *Paleoparasitologia No Brasil. PEC/ENSP, Rio de Janeiro*.
- Dorsey-Vinton, S., Perry, L., Reinhard, K.J., Santoro, C.M., Teixeira-Santos, I., 2009. Impact of empire expansion on household diet: the inka in northern Chile's atacama desert. *PLoS One* 4 (Issue11), e8069.
- Ferreira, L.F., Araújo, A., Confalonieri, U., Nuñez, L., 1989. Infecção por *Enterobius vermicularis* em populações agro-pastoris pré-colombianas de San Pedro de Atacama, Chile. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 84 (IV), 197–199.
- Ferreira, L.F., Reinhard, K., Araújo, A., 2011. Origem Dos Parasitos Humanos. In: Ferreira LF, Reinhard KJ, Araújo A. *Fundamentos Da Paleoparasitologia. Fundação Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro*, pp. 121–139.
- Foreyt, W.J., Foreyt, B., 2001. *Veterinary Parasitology Reference Manual*, 5th ed. Wiley-Blackwell Malden, pp. 235.
- Fry, G.F., Moore, J.G., 1969. *Enterobius vermicularis*: 10,000 year old human infection. *Science* 166, 1620.
- Fugassa, M.H., Beltrame, M.O., Sardella, N.H., Civalero, M.T., Aschero, C., 2010. Paleoparasitological results from coprolites dated at the Pleistocene–Holocene transition as source of paleoecological evidence in Patagonia. *J. Archaeol. Science* 37 (4), 880–884.
- Fugassa, M.H., 2007. Camélidos parásitos y ocupaciones humanas: registros paleoparasitológicos en Cerro Casa de Piedra 7 (Parque Nacional Perito Moreno, Santa Cruz Argentina). *Intersecciones en Antropología* 8, 265–269.
- Gonçalves, M.L.C., Araújo, A., Ferreira, L.F., 2003. Human intestinal parasites in the past: new findings and a review. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 98 (Suppl. I), 103–118.
- Hugot, J.P., Reinhard, K.J., Gardner, S.L., Morand, S., 1999. Human enterobiasis in evolution: origin, specificity e transmission. *Parasite* 6, 201–208.
- Iñiguez, A.M., Reinhard, K., Araújo, A., Ferreira, L.F., Vicente, A.C.P., 2003. *Enterobius vermicularis*: ancient DNA from north and south american human coprolites mem. *Inst. Oswaldo Cruz*. 98 (I), 67–69.
- Iñiguez, A.M., Reinhard, K., Gonçalves, M.L.C., Ferreira, L.F., Araújo, A., Paulo Vicente, A.C., 2006. SL1 RNA gene recovery from *enterobius vermicularis* ancient DNA in pre-Columbian human coprolites. *Int. J. Parasitol.* 36 (13), 1419–1425.
- Iñiguez, A.M., 2011. *Paleoparasitologia Molecular*. In: Ferreira LF, Reinhard KJ, Araújo A. *Fundamentos Da Paleoparasitologia. Fundação Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro*, pp. 27–41.
- Jaeger, L.H., Iñiguez, A.M., 2014. Molecular paleoparasitological hybridization approach as effective tool for diagnosing human intestinal parasites from scarce archaeological remains. *PLoS One* 9 (8), e105910.
- Jouy-Avantin, F., 2003. A standardized method for the description and study of coprolites. *J. Archaeol. Sci.* 30, 367–372.
- Jovani, R., Tella, J.L., 2016. Parasite prevalence and sample size: misconceptions and solutions. *Trends Parasitol.* 22 (5), 214–218.
- Koyama, K., 2013. Characteristics and incidence of large eggs in *Trichuris muris*. *Parasitol. Res.* 112, 1925–1928.
- Leguía, G., Casas, E., 1998. *Eimeria ivitaensis* n. sp. (Protozoa: eimeriidae) en alpacas (Lama pacos). *Rev. Peruana Parasitol.* 13, 59–61.
- Leguía, P.G., Casas, E., 1999. *Paleoparasitología*. In: Leguía, P.G., Casas, E. (Eds.), *Enfermedades Parasitarias Y Atlas Parasitológico De Camélidos Sudamericanos. Editorial de Mar, Lima Peru*, pp. 127–132.
- Lutz, A., 1919. O Schistosomum mansoni e a schistosomatose segundo observações feitas no Brasil. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. 11, 121–155.
- Martinson, E., Reinhard, K.J., Buikstra, J.E., Dittmar de la Cruz, K., 2003. Pathoecology of chiribaya parasitism. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 98 (Suppl. I), 195–205.
- Mendez-Quiros, P., Silva-Pinto, V. (Eds.), 2015. *Poblados Maiceros Y Arquitectura Funeraria En El Valle De Lluta (1200–1600 d.C.)*. Iquique-Leipzig.
- Reinhard, K.J., Ambler, J.R., McGuffee, E.M., 1985. Diet and parasitism at Dust Devil cave. *Am. Antiq.* 50 (4), 819–824.
- Reinhard, K.J., Hevly, R.H., Anderson, G.A., 1987. Helminth remains from prehistoric Indian coprolites on the Colorado Plateau. *J. Parasitol.* 73 (3), 630–639.
- Reinhard, K.J., Brooks, R.H., Brooks, S., Largent Jr., F.B., 1989. Diet and environment determined from analysis of prehistoric coprolites from an archaeological site near Zape Chico Durango Mexico. *J. Paleopathol. Monograph*. 1, 151–157.
- Reinhard, K.J., Araújo, A., Camillo-Coura, F., Ferreira, L.F., 1997. Paleoparasitology of oxyuriasis. *An. Acad. Nac. Med.* 157, 20–24.
- Reinhard, K.J., Byrant Jr., V.M., Vinton, S.D., 2007. Reinterpreting the Pollen data from dos Cabezas. *Int. J. Osteoarchaeol.* 38, 1–11.
- Reinhard, K.J., Ferreira, L.F., Bouchet, F., Sianto, L., Dutra Iniguez, A., et al., 2013. Food, parasites, and epidemiological transitions: a broad perspective. *Int. J. Paleopathol.* 3 (3), 150–157.
- Reinhard, K.J., 1990. *Archaeoparasitology in north america*. *Amer. J. Phys. Anthropol.* 82, 145–163.
- Reinhard, K.J., 1992. The impact of diet, and parasitism on anemia in the prehistoric West. In: Stuart-McAdam, P., Kent, S. (Eds.), *Diet, Demography and Disease: Changing Perspectives of Anemia*. Aldine de Gruyter, New York, pp. 219–258.
- Rey, L., 2008. *Parasitologia*, 4th ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- Roberts, L.S., Janovy Jr, J., 2008. *Foundations of Parasitology* Boston, 8th ed. McGraw-Hill Professional Publishing, pp. 736p.
- Santoro, C., Romero, A., Rosello, E.N., Standen, V.G., < ,BT > , Santos, M., Torres, A., 2000. *Catastro De Sitios Arqueológicos Del Valle De Lluta. Informe Final Projeto FONDECYT 597*. Manuscrito na Biblioteca do CONICYT, Santiago.
- Santoro, C., Dorsey-Vinton, S., Reinhard, K.J., 2003. Inka expansion and parasitism in the Lluta valley: preliminary data. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 98 (Suppl. I), 161–163.
- Santoro, C., 1995. *Late Prehistoric Regional Interaction and Social Change in a Coastal Valley of Northern Chile* PhD Thesis. Department of Anthropology, University of Pittsburgh.
- Sianto, L., Duarte, A.N., Chame, M., Magalhães, J., Vieira de Souza, M., Ferreira, L.F., et al., 2012. *Trichuris* sp. from 1,040±?? 50-year-old cervidae coprolites from the archaeological site furna do estrago, permambuco, Brazil. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 107 (2), 1–3.
- Silveira, L.T.P., Azevedo, A.V., Santiago, M.A.M., 1974. Infestação do homem por *Trichostrongylus* sp. *Rev. Soc. Bras. Med. Trop.* 8 (4), 199–201.
- J. Spotted-Bird, Ethnobotanical Information, Chihuahuan Desert Gardens, Centennial Museum, Edited by A. H. Harris an Informal, Non-refereed Electronic Publication of the Centennial Museum Number University of Texas at El Paso 2000.
- Sutton, M.Q., Orfila, R.S., Huerta, B., Martz, P., 2006. Analysis of possible paleofecal samples from Pellejo Chico Alto, Peru: results and lessons. *J. Archaeol. Sci.* 33, 1600–1604.
- Valenzuela, D., Santoro, C.M., Capriles, J.M., Quinteros, M.J., Peredo, R., Gayo, E.M., et al., 2015. Consumption of animals beyond diet in the Atacama Desert, northern Chile (13,000–410 BP): Comparing rock art motifs and archaeofaunal records. *J. Anthropol. Archaeol.* 40, 250–265.
- Yoshikawa, H., Yamada, M., Matsumoto, Y., Yoshida, Y., 1989. Variations in egg size of *Trichuris trichiura*. *Parasitol. Res.* 75, 649–654.

Running title: Parasites from *Kerodon rupestris*

OCCURRENCE OF ENDOPARASITES IN *Kerodon rupestris* (RODENTIA, CAVIIDAE) FROM NORTHEASTERN BRAZIL: NEW RECORDS AND REVIEW OF THE LITERATURE

Mônica Vieira de Souza^{1,2}, Sergio Augusto de Miranda Chaves², Jean-Pierre Hugot³, Alena Mayo Iñiguez^{1*}

¹ LABTRIP, Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz, Fiocruz, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

² Laboratório de Palinologia/Ecologia, Escola Nacional de Saúde Pública Sérgio Arouca, Fundação Oswaldo Cruz, Fiocruz, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

³ Museum National d'Histoire Naturelle UMR 7205 CNRS MNHN, Paris, France.

*Corresponding author: LABTRIP, Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz (IOC/Fiocruz), Av. Brasil 4365, 21040-900, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.
alenainiguez@gmail.com alena@ioc.fiocruz.br

Mônica Vieira de Souza: mvieira26@gmail.com

Sergio Augusto de Miranda Chaves: sdemirandachaves8@gmail.com

Jean-Pierre Hugot: hugot@mnhn.fr

Alena Mayo Iñiguez: alenainiguez@gmail.com

ABSTRACT

BACKGROUND: *Kerodon rupestris* is an endemic rodent of the Brazilian semiarid region. Parasitological studies have been conducted using feces, coprolites and adult helminthes collected from Northeast Brazil, which have contributed to the understanding of the parasite-host-environment relationships in the semiarid region.

METHOD: Fecal samples of *K. rupestris* collected from 10 localities of the Parque Nacional Serra da Capivara, Piauí State, were parasitologically analyzed. In addition, a compilation of the helminthofauna data for this rodent was conducted.

RESULTS: Six locals were positive for three taxa of gastrointestinal parasites. The results demonstrated high occurrence of *Trichuris* cf. *gracilis* and the identification of new parasite record, *Helminthoxys* sp. (Oxyuridae). A single cyst of an unidentified coccidian was also found. The review of the literature revealed that at least 22 enteroparasites were identified in this rodent, including Nematoda, Cestoda, Trematoda, Acanthocephala and Protozoa.

CONCLUSIONS: The chronological data are consistent in indicate *Trichuris* spp. and oxyurids as part of the parasitic fauna of this rodent. The review of literature provides a basis for a better understanding of the helminthofauna of the semiarid region. The first report of *Helminthoxys* sp. and coccidians in *K. rupestris* are presented.

Key words: Rodent, Caviidae, Northeast Brazil, *Trichuris* cf. *gracilis*, Oxyuridae

Sponsorships: CAPES (847/15), Faperj (CNE 2/2016), CNPq (307932/2014-1).

Kerodon rupestris Wied-Neuwied, 1820 (mocó, rocky cavy) is one of two species of the genus *Kerodon* (subfamily Caviinae), which comprise small mammals adapted to conditions of low altitude, and are distributed throughout South America (Lima et al. 2002; Mares et al. 1982). *Kerodon* spp. attain larger body size than other Caviinae and they have been found since the Pleistocene in the semiarid region and in a small extension of the humid region of northern Brazil, where they are confined to rocky outcrops and mountain walls (Lessa et al. 2005; Oliveira et al. 2011; Willig et al. 1991). These sites serve as refuges for high regional temperatures, and protect against

predators and human hunting (Lacher 1981). The species *Kerodon rupestris* is endemic to the Brazilian semiarid region and is currently distributed throughout the Northeast and some northern regions of Minas Gerais State (Alho 1982; Almeida et al. 2008; Moojen 1952). It is the most common species in the archaeological area of São Raimundo Nonato, Piauí State (Chame 2007). They are still present on Fernando de Noronha where were introduced in the middle of the 1960 by the military as prey for soldiers to hunt (Brasil 2017).

Parasitological and paleoparasitological studies have been conducted in Parque Nacional Serra da Capivara (PNSC), Piauí State, Northeast Brazil, since the 1980s. Palynological and paleoenvironmental studies indicate that this region had a more humid climate than today, with retraction of tropical forest areas and expansion of semiarid regions occurring in the late Pleistocene and early Holocene, approximately 10,000 years ago (Felice et al. 2014). Two studies in particular have stood out because they address these periods of important environmental changes in the Northeast Region of Brazil (Araújo et al. 1993; Ferreira et al. 1991). The authors described the presence of eggs of *Trichuris* sp. in coprolites dated up to 30,000 years BP (Before Present), and suggested the occurrence of an undescribed species of *Trichuris* infecting *K. rupestris* during this period, which disappeared or became rare in this host (Araújo et al. 1993; Ferreira et al. 1991). Later, eggs of this helminth were found, not only in wetter regions, but also in several semiarid locations (Almeida et al. 2008; Saldanha 2016; Sianto et al. 2006; Souza 2013).

In this study, we present new findings regarding the presence of Nematoda and Protozoa in feces of *K. rupestris* from archaeological sites of PNSC, in the archaeological region of São Raimundo Nonato. We also provide a review of the literature of enteroparasites of this rodent in the past and present. The literature on this

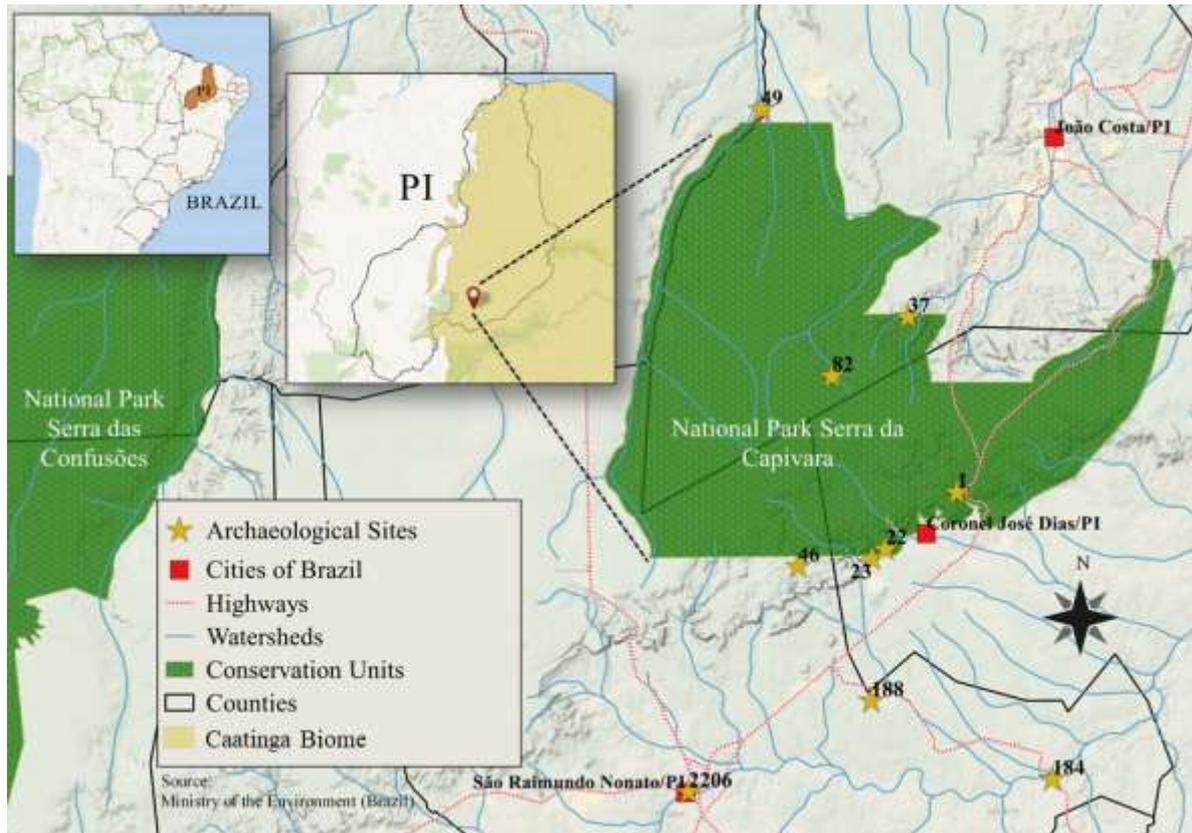
subject is widely dispersed among journals and theses, so this compilation of data will serve as a basis for future studies and a better understanding of the helminthofauna of the semiarid region of Brazil.

MATERIAL AND METHODS

Archaeological collection sites

Feces collection took place in 2009 at 10 randomly selected sites, of the surface, in rocky regions within archaeological sites, known to be inhabited by *Kerodon rupestris*. The localities (n=10) are in PNSC and its surroundings, in the Piauí State, Northeast Brazil (Figure 1). The sites were: Toca da Baixa do Cipó, Toca do Arapuá do Gongo, Toca do Paraguaio, Toca do Morcego, Toca do Boqueirão da Pedra Furada, Toca do Baixão do Perna I, Toca do Antônio, Toca do Sítio do Meio, Toca do Gongo I and Toca de Cima dos Pilão. All the sites are shelters under rock, except the Toca de Cima dos Pilão that is a limestone grotto. Studies are conducted in the park region by FUMDHAM researchers for more than 30 years, providing important data on the occupation of the region by humans and other animals from the Upper Pleistocene about 50,000 years BP (Martin 2008). This area is located within the Caatinga biome, a typically semiarid region with low averages of annual precipitation of around 689 mm, and with eight months of drought without any prolonged rainfall every year (Martin 2008).

Figure 1. – Geographical locations of the study in Parque Nacional Serra da Capivara, Piauí State, Brazil, where fecal samples of *K. rupestris* were collected. Toca da Baixa do Cipó (2206), Toca do Arapuá do Gongo (37), Toca do Paraguai (001), Toca do Morcego (049), Toca do Boqueirão da Pedra Furada (023), Toca do Baixão do Perna I (046), Toca do Antônio (184), Toca do Sítio do Meio (022), Toca do Gongo I (082) and Toca de Cima dos Pilão (188).



Laboratory analysis

The identification of feces of *K. rupestris* (Figure 2) was performed according to Chame (2003). The feces are easily identified because of their specific morphometry with the presence of an evident groove that runs through their concave face from one extremity to the other (Chame 1988, 2003; Ferreira et al. 1991).

Ten grams of feces (approximately 100 pellet of feces) from each site were rehydrated in a 0.5% aqueous solution of trisodium phosphate for a period of 72 hours (Callen & Cameron 1960). After rehydration, the spontaneous sedimentation technique was employed (Lutz 1919). Twenty slides were prepared for each sample with 20 μ L of sediment, with the addition of a 20 μ L drop of glycerol. Observations were made using a light microscope at magnifications of 100x and 400x, as recommended by Araújo et al. (1998). Eggs were measured and photographed with an ocular micrometer at 400x and Image Pro™® software.

Figure 2 – The typical morphology of *Kerodon rupestris* feces collected from Parque Nacional Serra da Capivara, Piauí, Brazil. Note the groove on the inner part of each pellet, which is characteristic of this rodent species.



Review of the literature

All available published data on enteroparasites of *K. rupestris* were compiled, including the new data analyzed in the present study. Electronic databases searched up to November 2017 were also used: PubMed, Scopus, Scielo, Google Scholar, Web of Science and BioOne. For electronic search the following words were used: “*Kerodon*”, “Caviidae”, “faeces”, “stool”, “feces”, “coprolites”, “helminthes”, “protozoa”, “paleoparasitology”, “archaeology”, “necropsy”, “Nematoda”, “Trematoda”, “Cestoda”, “parasitology”, “ancient parasites”, “semiarid”, “Northeast Brazil”. The published data included journal articles and doctoral theses referring to the analysis of feces, coprolites and necropsied free-living and captive animals. Logical operators “AND” and “OR” were used to combine descriptors and track publications, as well as symbols “\$” and “*” to cut off keywords in order to search all derivations. All of the studies published were included, not including abstracts and presentations at conferences. The data are summarized in Table I with the respective references.

RESULTS

Six (60%) of the 10 archaeological sites were positive parasitological results. (Table 1).

Three taxa of gastrointestinal parasites were identified (Figure 3).

Eggs of *Trichuris cf. gracilis* (Roederer 1761) were identified in five (50%) localities of São Raimundo Nonato area (Figure 3A and 3B). The eggs exhibited the characteristic barrel shape, brown coloration, shell with smooth and thin walls, and operculums at each end. The total size of eggs was 68.05-59.49 x 38.00-31.61 μm (n=29). *Trichuris* spp. are cosmopolitan and parasitize the cecum and colon of a large number of mammals, including humans and rodents (Anderson 2000; Bowman 2009). The species *T. gracilis* usually infects rodents of Caviidae found in South America. This species was identified this study by morphometric and morphological comparison with data from the

literature. The dynamic of *T. gracilis* infection is similar to those other trichurids, with non-embryonic eggs being released in the feces and a required period of development in the soil under suitable conditions of humidity and temperature (Anderson 2000; Bowman 2009; Vejzagic et al. 2016). With the exception of Toca do Gongo I, the sites where the parasite was found are located in the southern region of PNSC (Figure 1).

Eggs of *Helminthoxys* sp. (Nematoda: Oxyuridae) were identified in one sample (10%), from Toca da Baixa do Cipó site (Figure 3C). The five eggs exhibited thickening at the edges, a light brown color, outer shell with thin walls and without striations, an oblong shape and no formed larva in the interior. The size of eggs was 99.85-87.50 x 52.50-40.00 μm (n=5). Species of the genus *Helminthoxys* parasitize the intestinal tract of Neotropical caviomorph rodents. Eight species were described, but only *H. freitasi* has been recorded in Brazil (Hugot 1988; Hugot & Sutton 1989; Hugot & Gardner 2000). In this study, *Helminthoxys* sp. was found in concomitance with *Trichuris cf. gracilis* eggs (Table I).

A single cyst of an unidentified coccidian was found in a sample from the site of Toca do Paraguaio (Figure 3D). It possessed a thin cell wall, with contents without reproduction or vegetative multiplication and measures of 38.33 x 35.25 μm (n=1). The only protozoan found in *K. rupestris* to date is *Eimeria* sp., which was found in recent feces (Sianto et al. 2006). However, the cyst found here does not resemble this genus.

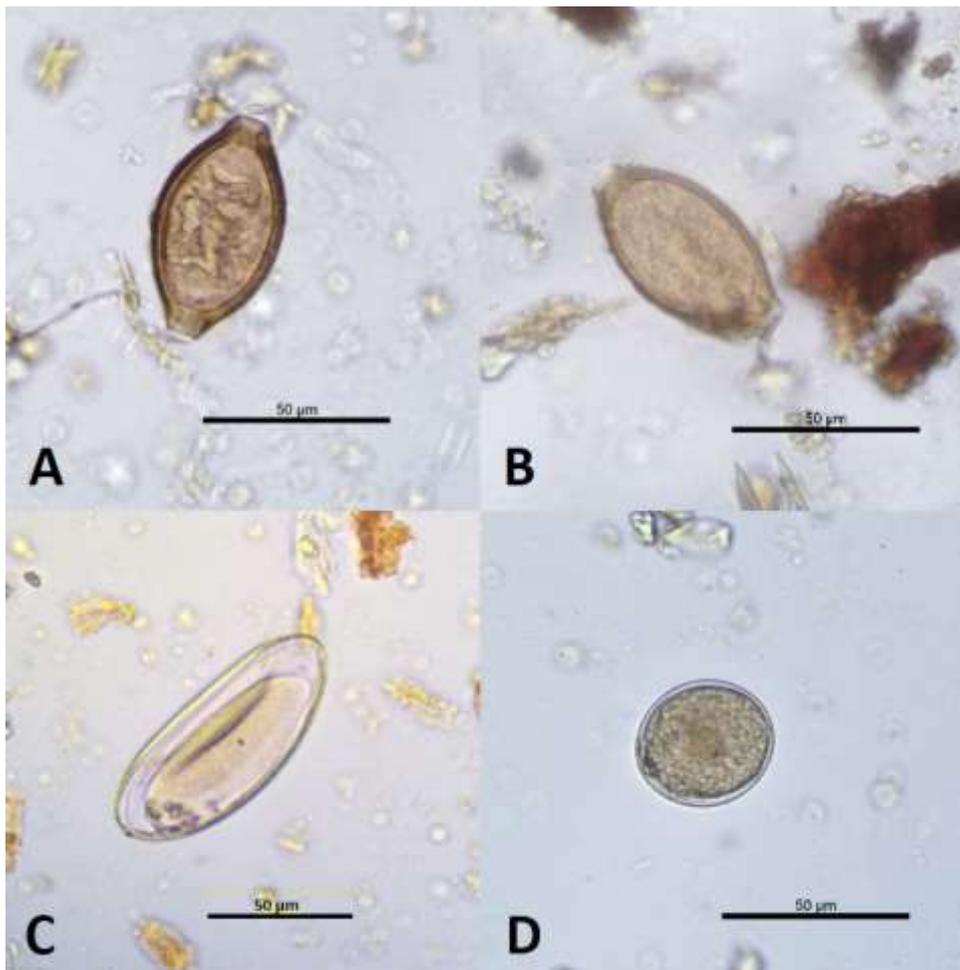
The Table II summarizes all the parasitological and paleoparasitological studies carried out for *K. rupestris*. All information about geographical locality, dating, kind of material studied, number of positive and total samples, prevalence of positive samples, numbers of eggs found, and measures of eggs are listed together. Considering the taxonomic classification and morphometric data of eggs and oocysts, a total of 22 enteroparasites were mentioned in the literature, including species and morphotypes

from Nematoda, Cestoda, Trematoda, Acanthocephala and Protozoa. Eight morphotypes were found in coprolites and 19 found in recent fecal samples (Table II). Of a total of 16 studies found in the literature, six (37.5%) were paleoparasitological analyses, while 10 (62.5%) used recent feces of *K. rupestris*. The first study registered was conducted by Vaz and Pereira (1934) who reported the presence of *Syphacia criceti* (Nematoda: Oxyuridae) in a necropsied animal dead in captivity in São Paulo (Vaz e Pereira 1974). *Trichuris* sp. is one of the oldest helminth recorded for the New World, at 30,000 years BP (Ferreira et al. 1991). It appeared again later at 9,000 years BP and is still currently reported (Araújo et al. 1989, 1993; Sianto 2009). Protozoa, cestodes, and trematodes did not appear in past periods in *K. rupestris*. *Trichuris* spp. (10 reports), *Strongyloides* spp. (6 reports) and Oxyuridae (5 reports) are the enteroparasites that accompanied the host with the highest prevalences of 68%, 17% and 9% respectively. *Strongyloides ferreirai* was described in *K. rupestris* and founded in 8,000 years old samples until the present. *Paraspidodera uncinata* appears in three studies with prevalences that reach 31% and is considered as part of parasite fauna of *K. rupestris*, (Almeida et al. 2008). *Lagochilascaris* sp. was identified for the first time after 30 years of studies in the region, (Saldanha 2016), with *K. rupestris* acting as an intermediate host for this ascarid.

The finding, of *Eimeria* sp. in this study is the only protozoan recorded in current material until now. It could be an occasional parasite, since this genus is found in a great diversity of hosts like Canidae, Felidae, Suidae, ruminant mammals, birds, being registered for few rodents in Brazil. *Thysanotaenia congolensis* is a cestode currently described for African rodents (Dronen et al. 1999), and was found in a single study in Rio Grande do Norte (Almeida et al. 2008). One hypothesis already proposed for this finding is common origin of Neotropical caviomorphas rodents (Almeida et al. 2008),

involving two independent colonizations in South America, with a migration from Africa (Lavocat 1969). Species such as *Vianella lenti* and oxyuriids from *Syphacia* and *Parapharyngodon* genera may be related to cohabitation with other rodents of the region such as *Galea spixii*, sympatric, already described with *V. lenti* (Durette-Desset 1968) and *Syphacia* spp. (Vicente et al., 1997), and/or other animals such as lacertids, which harbor the oxyuride *Pharapharyngodon* (e.g. Lima et al., 2017).

Figure 3 – Enteroparasites found in *Kerodon rupestris* feces from archaeological sites in the Serra da Capivara National Park, and surroundings. A and B- *Trichuris* cf. *gracilis*; C- *Helminthoxys* sp.; D- Coccidian cyst. 400x.



DISCUSSION

Intestinal helminthes accompany their hosts over time. They reflect the host's environmental conditions, behaviors and life habits of the host, which allow a better comprehension of parasitism relationships (Ferreira 2011; Hugot et al. 1999). In this work, it was observed that many studies are conducted with recent material of the *K. rupestris*, with a great number of morphotypes of intestinal parasites. *Trichuris* spp. are the most frequently reported in the literature and the most frequent in the present study, followed by Oxyuridae and Ascarididae.

Trichurids are present all vertebrate groups, but mainly birds and mammals, with eggs that mature in the soil (Anderson 2000; Schmidt e Roberts 2000). They possess a stenoxenic cycle, adapted to a single host or to hosts belonging to phylogenetically close zoological groups, with high host specificity. Their larvae hatch in the small intestine of the definitive host and migrate to the large intestine, where penetrate the mucosa and pass through four developmental stages until reaching adulthood (Anderson 2000). Eggs are quite resistant to environmental factors due to their thick shell, and can remain viable in the soil for up to six years (Fortes 1997). About 24 *Trichuris* spp. have been reported in the Americas, among 10 families of rodents (Robles 2011; Yamaguti 1963). Fourteen *Trichuris* spp. have been described for rodents from South America, with only five reported in Brazil: *Trichuris gracilis* for members of Caviidae and Dasyproctidae (Almeida 2008; Cameron e Reesal 1951); *T. muris* parasite of Caviidae (Almeida 2008); *T. myocastoris* parasite of Myocastoridae (Lent e Freitas 1936; Barus et al. 1975; Correa et al. 1992); and *T. travassosi* and *T. thrichomysi* n. sp. parasites of members of Cricetidae (Correa et al. 1992; Torres et al. 2011). *Trichuris* sp. eggs found in the present study are similar to those described for *T. gracilis* in *K. rupestris* (Saldanha 2016; Souza 2013; Almeida 2008). Our literature review confirmed the

persistence of this species in the Brazilian semiarid region for at least 30,000 years, until present day. The data suggest a possible adaptation of this parasite to the semiarid climate, since the genus is dependent on specific conditions of humidity and temperature to conclude its biological cycle in the soil. This parasite-host relationship obeys the rules of adaptation to the environment and the host, a condition for the survival of the species (Ferreira 1973).

Oxyurids mainly infect mammals, but also invertebrates, amphibians and birds (Hugot 1988; Robles 2008). They have a high host specificity and a monoxenic cycle (Anderson 2000; Hugot 1988; Hugot et al. 1999). The transmission and development are similar in invertebrate or vertebrate hosts (Anderson 2000). Representatives of Oxyuroidea are currently grouped into three families: Oxyuridae, Pharyngodonidae and Heteroxynematidae (Hugot 1988; Petter & Quentin 2009; Skrjabin et al. 1974). *Helminthoxys* spp. are parasites of Neotropical caviomorphs and inhabit the cecum and large intestine of their hosts (Hugot & Sutton 1989). The genus currently comprises eight species: *H. caudatus* (syn. *H. pujoli*), the type species parasite of *Microcavia australis* from Argentina; *H. effliatus* (syn. *H. velizi*) parasite of *Lagidium* sp. from Argentina, Bolivia and Peru; *H. freitasi* parasite of *Thrichomys apereoides* from Brazil; *H. tiflophila* parasite of *Capromys* sp. from Cuba; *H. urichi* parasite of *Dasyprocta* sp. from Trinidad and French Guiana; *H. gigantea* parasite of *Octodon* sp. from Chile; *H. quentini* parasite of *Capromys* sp. from Cuba; and *H. abrocomae* parasite of *Abrocoma* sp. from Bolivia. *Helminthoxys freitasi* is the only species described in Brazil, but the egg size was not mentioned in the taxonomic study of this species (Quentin 1969). The range of measurements found in the present study is close to that reported for *H. gigantea* (92 x 35 μm) (Sutton and Hugot 1993). But are also morphologically and morphometrically similar to the morphotype Oxyuridae 003 (91-102 x 38-42 μm)

recently reported in the southern region of PNSC (Saldanha 2016), which suggests it may be of the same species. *Helminthoxys* sp. was reported in rodent coprolites from Patagonia, Argentina (Beltrame et al. 2014, 2016). The egg size is similar to those presented by Beltrame et al. (2014), who reported measurements of 77.5-92.5 x 45.0-52.5 μm . Still, the morphology of eggs described by Beltrame et al. (2014) is similar to that found in the present study, but they are larger (100.0-112.5 x 42.5-55.0 μm). In this study, it was not possible to define the species found due to the absence of complementary information to compare the eggs.

Syphaciinae is apparently a recent group, which emerged and dispersed among the main groups of rodents, with preserved morphological characteristics that seem to accompany the differentiation of their hosts (Hugot 1988). *Helminthoxys* sp. may have infected the *K. rupestris* host overtime. However, because the biology of parasite, a greater number of findings is difficult, since oxyurid eggs are rarely eliminated by the host feces. In addition to *Helminthoxys* spp. reported in rodents from Argentina, other genera have been reported in paleoparasitological studies of *K. rupestris*: *Syphacia* sp. in Parque Nacional Serra das Confusões, which is the first report of the genus in rodents from the New World (Souza 2013); and *Parapharyngodon* sp. in PARNA Serra da Capivara, that represent an accidental parasitism event, related to the ingestion of lacertid feces (Sianto 2009).

According to our review, the oldest dating of oxyuriids recorded for *K. rupestris* was 5,300 years for the genus *Syphacia*. Oxyuridae have fragile and light eggs, and besides, eggs are deposited in the perianal region of the host, which may hamper the number of nematode findings in feces. Modern records included two studies in necropsied animals and one with stool analysis.

A great diversity of the morphotypes overtime, from 30,000 years to the present day, is showed based on the present literature review of *K. rupestris*. This diversity reflects several elements, including parasite biology and environmental and anthropic factors, which exert pressure on the distribution and prevalence of enteroparasites in the region. The diversity of parasite observed for this rodent species could also be caused by adaptive peaks of parasites relative to the processes of host differentiation caused by the geographical insulation imposed at different times (Lessa et al. 2005). Following the climatic changes that occurred approximately 10,000 years ago, there was a transition from a wetter period to the dry climate that we find today (Ab'Saber 1974). It is possible that cycles of parasite adaptation to the climate of the region took place, alternating times of high and low parasite transmission capacity. The suitable temperature for the development of *Trichuris* sp. eggs in soil varies between 25°C and 37.5°C, with lower temperatures retarding or preventing the process, and higher temperatures accelerating or harming egg development (Spindler 1929; Vejzagic et al. 2016). This could be a plausible explanation for findings either with few or significant amount (30 eggs) of *Trichuris* spp. eggs in alternated chronological periods. Some eggs found in the present study are deteriorated (Figure 3B). It is likely that high temperatures had an influence on the development and viability of these eggs, consequently affecting the sequence of the developmental cycle and infection (Confalonieri 1983; Vejzagic et al. 2016). In addition, taphonomic factors involved in the preservation of samples need to be considered. In periods of rain, *Trichuris* sp. becomes more active due to greater humidity, while in periods of less humidity, such as in the dry season, the reproduction of helminthes is low, with little egg elimination (Spindler 1929; Vejzagic et al. 2016). In times of drought, however, the parasite may remain in available humid places. Studies that found *Trichuris* sp. eggs in coprolites of

up to 30,000 years old, specifically Ferreira et al. (1991) and Araújo, Rangel and Ferreira (Araújo et al. 1993), discuss the ecology of this nematode and its permanence or not in the semiarid region of Brazil. The parasitological literature compiled here revealed that *Trichuris* spp. remained recurrently in *K. rupestris* populations until nowadays, contrary to a discontinuous occurrence in chronological periods, as previously suggested (Araújo et al. 1993; Ferreira et al. 1991). We found a high number of *Trichuris* sp. eggs only in the Toca do Antonião site, which is located in the southern region of PNSC. According to the most recent study of heminthofauna in *K. rupestris*, high intensity and abundance of *Trichuris* sp. eggs were also found in this region (Saldanha 2016). This archaeological site is located in a border of PNSC (Figure 1), near to villages, where small populations of *K. rupestris* have remained in the rocky cliffs of the gullies and shelters of rocks (Saldanha 2016).

The cyst found does not resemble, morphologically or morphometrically with *Eimeria* sp., the only intestinal protozoan described in *K. rupestris* to date. Other protozoa reported for caviids are *Giardia* sp, *Cryptosporidium* sp, and *Cystoisospora* sp. (Gressler et al. 2010), which have taxonomic structures that were not identified in the cyst found in the present study. However, the cyst is similar to coccidians. This would be the first identification of a coccidian in *Kerodon rupestris* in the semiarid region. The survey of the literature presented here, with more than 80 years of studies on this rodent, shows that analyses have been focusing mainly on helminth parasites and that there is little knowledge about the protozoan parasites of this rodent.

The review of parasite findings in *K. rupestris* revealed eggs of nematodes belonging to the genus *Paraspidodera* (Gardner 1991), which infect Caviidae, Dasyproctidae and Leporidae (Vicente et al. 1997). In Brazil, three species of *Cavia* (*C. fulgida*, *C. porcellus* and *C. aperea*) were cited as hosts for *Paraspidodera uncinata*

(Vicente et al., 1997). In Rio Grande do Sul State, *P. uncinata* was found in *C. aperea* (Krüger & Müller, 2006). Another interesting finding by Saldanha (2016) is *Lagochilascaris* cf. *minor* Leiper (1909) which has Public Health importance. The parasite has been identified in humans (Fortes 1997), dog and domestic cat (Campos et al., 1992). However, the author did not verify the true parasitism because the lack of complementary information about the biological cycle of this helminth. Rodents would act as intermediate hosts of *Lagochilascaris* spp., according to the studies conducted experimentally by Campos et al. (1992). Other authors argue that rodents can be considered definitive hosts of *Lagochilascaris minor* due to the presence of adult helminth in the host, even without the observation of egg laying (Freitas et al. 2008). The only taenid found in *K. rupestris* was *T. congolensis*, a parasite of *Thryonomys gregorianus* (Thryomyidae). The species was not found in Brazil but shared a common origin with Caviidae rodents (Almeida 2008). A *Strongyloides* species, *S. ferreirai* Rodrigues, Vicente & Gomes, 1985, has been described for this rodent which shows the potential of biodiversity information that can be extracted from *K. rupestris* feces analysis.

Trichuris spp. are zoonotic geohelminth species due to fecal-oral transmission with contaminated soil (Acha 2003; Wong and Bundy 1990). It seems likely that *Trichuris* spp. present in rodents from Patagonia could have infected humans that cohabited the region (Beltrame et al. 2016), thus *K. rupestris* that occur in areas near to settlements of the semiarid region could also be a source of zoonotic transmission.

Kerodon rupestris seems to be an excellent source of information on the parasitic fauna present in the semiarid region because it has coprophagic habits (Alho 1982; Almeida et al. 2008; Chame 2007; Moojen 1952), and thus acquires parasites from sympatric animals, such as, canids and felines. Herbivorous feeding may also have

assisted the transmission of parasites from animals that cohabit these ecosystems. Investigations of helminthofauna can help monitor parasite populations in the region, determine the possible emergence or extinction of species, and allow predicting the impacts that these processes may have on future parasite populations (Ogunseitan 2005).

In conclusion, *Trichuris* spp. are still the most reported helminthes of *K. rupestris* in parasitological studies, followed by oxyurids. Thus, they appear to be, in fact, the parasitic fauna of this rodent, with sporadic reports of other helminthes and protozoa, probably related to the presence of animals that cohabit the region, or to anthropization.

This is the first report of the genus *Helminthoxys* sp. and coccidians in *K. rupestris*, increasing the diversity of parasites found in this caviid rodent.

ACKNOWLEDGEMENTS

A special thanks to the late Aduino Araújo, Fiocruz, Rio de Janeiro, Brazil, who began this collaboration, for his generosity, tutorship, and support, our love forever. We are also very grateful to Niède Guidon and Jorlan da Silva Oliveira of PNSC, Piauí, Brazil, who provided *Kerodon rupestris* samples for this study.

AUTHOR'S CONTRIBUTIONS

MVS, SAMC, JPH and AMI wrote the manuscript. MVS performed the paleoparasitological analysis. SAMC provided the material for the study. JPH helped to identify the species of oxyuride. All authors read and approved the final version of the manuscript.

REFERENCES

- Ab'Saber NA 1974. Domínio morfoclimático semi-árido das caatingas brasileiras. *Geomorf* 43: 1-39.
- Acha PN 2003. - Zoonoses and communicable diseases common to man and animals: parasitoses. Washington, Pan American Health Organization – PAHO, 3.
- Alho CJR 1982. Brazilian rodents: their habitats and habits. In Mares MA & Genoways HH (eds.). *Mammalian Biology in South America*. Pittsburgh: Special Publication, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, p. 143-166.
- Almeida K 2004. Helminthos parasitos de mocós (*Kerodon rupestris* Niewid-Wied, 1820), de vida livre e de cativoiro, criados no semi-árido nordestino, PhD Thesis, Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, 55 pp.
- Almeida KS, Freitas FLC, Tebaldi JH, Nascimento AA 2008. Helminthos parasitos de Mocós (*Kerodon rupestris* Rodentia: Caviidae) de vida livre e de cativoiro, no semiárido nordestino brasileiro. *Arch Vet Sci* 13(2): 133-139.
- Anderson RC 2000. *Nematode Parasites of Vertebrates: their Development and Transmission*, CAB International, Wallingford, UK, 650 pp.
- Araújo A, Ferreira LF, Confalonieri U, Chame M, Ribeiro BM 1989. *Strongyloides ferreirai* Rodrigues, Vicente & Gomes, 1985 (Nematoda, Rhabdiasoidea) in rodent coprolites (8,000-2,000 years BP), from archaeological sites from Piauí, Brazil. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 84(4): 493-496.
- Araújo AJG, Guerin C, Dias CMM, Alves C, La Salvia ES, Olmos F, et al 1998. Parque Nacional Serra da Capivara, Piauí, FUMDHAM, p. 94.

- Araújo A, Rangel A, Ferreira LF 1993. Climatic change in northeastern Brazil - paleoparasitological data. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 88(4): 577-579.
- Barus VG, Madjumdar G, Mikailov TK 1975. Morphology and taxonomy of *Trichocephalus myocastoris* (Enigk, 1933). *Folia Parasitol* 22(3): 207-213.
- Beltrame MO, Fugassa MH, Udrizar Sauthier DE, Sardella NH 2014. Paleoparasitological study of rodent coprolites from “Los Altares” paleontological site, Patagonia, Argentina. *Quatern Internat* 352: 59-63.
- Beltrame MO, De Porrás ME, Barberena R, Llano CL, Sardella NH 2016. First study of fossil rodent middens as source of paleoparasitological evidences (northwestern Patagonia, Argentina). *Parasitol Internat* 65: 352-356.
- Bowman DD 2009. Parasitologia Veterinária de Georgis. 8 ed. Barueri, São Paulo, Manole, 422 pp.
- Brasil 2017. Instituto Hórus de Desenvolvimento e Conservação Ambiental. Ficha técnica de espécies exóticas invasoras. Disponível em: <<http://www.institutohorus.org.br>> Acesso em: 01 agosto 2017.
- Callen EO, Cameron TWM 1960. A prehistoric diet as revealed in coprolites. *Rev New Scient*, 8(190): 35-40.
- Cameron TWM, Reesal MR 1951. Studies on the endoparasitic fauna of Trinidad mammals: VII. Parasites of Hystricomorph Rodents. *Canad J Zool* 29(4): 276-289.
- Campos DMB, Freire Filha LG, Vieira MA, Paço JM, Maia MA 1992. Experimental life cycle of *Lagochilascaris minor* Leiper, 1909. *Rev Inst Med Trop São Paulo* 34(4): 277-287.

- Chame M 1988. *Estudo comparativo das fezes e coprólitos não humanos da região arqueológica de São Raimundo Nonato, sudeste do Piauí*, PhD Thesis, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 134 pp.
- Chame M 2003. Terrestrial Mammal Feces: A Morphometric Summary and Description. *Mem Inst Oswaldo Cruz*, 98(1): 71-94.
- Chame M 2007. *Reservatórios de água e implicações na distribuição de mamíferos cinegéticos no semiárido: contribuições à conservação do Parque Nacional Serra da Capivara, sudeste do Piauí, Brasil*. PhD Thesis, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, 325 pp.
- Confalonieri U 1983. O diagnóstico da Trichuriasse humana e animal. In Ferreira LF, Araújo A, Confalonieri U (eds.). *Paleoparasitologia do Brasil*. Rio de Janeiro, PEC/ENSP, p. 62-75.
- Correa DC, Lanfredi RM, Pinto RP, De Souza W 1992. Description of *Trichuris travassosi* n. sp. (Nematoda: Trichurinae) from a Brazilian Rodent, by light and scanning electron microscopy. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 87(1): 1–10.
- Dronen NO, Simcik SR, Scharninghausen JJ, Pittz RM 1999. *Thysanotaenia congolensis* n sp. (Centoda: Anplocephalidae) in the Lesser Savanna Cane Rat, *Thrynomys gregorianus* from Democratic Republico f Congo, Africa. *J Parasitol* 85(1): 90-92.
- Durette-Desset MC 1968. Nématodes Heligmosomes D'Amérique du Sud I. Description de deux nouvelles espèces: *Stilestrongylus freitasi*, parasita de *Zygodontomys lasillrus* et *Vianella lenti* parasite de *Galea spixi*. *Bull Mus Nat D'Hist Nat* 40(2): 403-412.
- Felice DG, Guidon N, Mendes VR 2014. A Evolução da Paisagem no Pleistoceno Superior ao Holoceno Na Região do Parque Nacional da Serra da Capivara. In

- Pessis AM, Martin G, Guidon N (eds.), *Os Biomas e as Sociedades Humanas na Pré-História da Região do Parque Nacional da Serra da Capivara, Brasil, II A*, p. 68-86.
- Ferreira LF 1973. O fenômeno parasitismo. *Rev Soc Bras Med Trop* 4(7): 261-277.
- Ferreira LF 2011. Introdução a Paleoparasitologia. In Ferreira LF, Reinhard KJ, Araújo A (eds.). *Fundamentos da Paleoparasitologia*. Rio de Janeiro, Fundação Oswaldo Cruz, p. 27-41.
- Ferreira LF, Araújo A, Confalonieri U, Chame M, Gomes DC 1991. *Trichuris* eggs in animal coprolites dated from 30,000 years ago. *J Parasitol* 77(3): 491-493.
- Fortes E 1997. Parasitologia Veterinária, 3. ed. São Paulo, Ícone, 686 pp.
- Freitas JG, Prudente MFS, Spadafora-Ferreira M, Junqueira-Kpnis P, Cândido de Paula E, Tambourgi DV et al. 2008. *Lagochilascaris minor*: Experimental infection of C57BL/6 and BALB/c isogenic mice reveals the presence of adult worms. *Experim Parasitol* 119(3): 325-331.
- Gonçalves MLC, Araújo A, Ferreira LF 2003. Human intestinal parasites in the past: new findings and a review. *Mem Inst Oswaldo Cruz*, 98(1): 103-118.
- Gressler LT, Da Silva AS, Da Silva MK, Tonin AA, Monteiro SG 2010. Gastrointestinal parasites of cavy (*Cavia aperea aerea*) in southern Brazil. *Res Vet Sci* 89: 206–208.
- Hugot JP 1988. Les nématodes Syphaciinae parasites de Rongeurs et de Lagomorphes. Taxonomie. Zoogéographie. Evolution. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série A, Zoologie, 141: 153 pp.
- Hugot JP, Sutton CA 1989. Etude morphologique de deux oxyures appartenant au genre *Helminthoxys*. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série, 9(4): 387–395.

- Hugot JP, Gardner SL 2000. *Helminthoxys abrocomae* n. sp. (Nematoda: Oxyurida) from *Abrocoma cinerea* in Bolivia. *System Parasitol* 47(3): 223–230.
- Hugot JP, Reinhard KJ, Gardner SL, Morand S 1999. Human enterobiasis in evolution: origin, specificity e transmission. *Parasite* 6:201-8.
- Lavocat R. 1969. La systématique des rongeurs hystricomorphes et la dérive des continents Comptes Rendus del'Académie des Sciences Paris, *Sci Terre Planètes* 269: 1496–1497.
- Lent H, Freitas JFT 1936. Sobre o *Trichuris* da nutria. Anais da Academia Brasileira de Ciências 8: 319-322.
- Lessa G, Gonçalves PR, Pessoa LM 2005. Variação geográfica em caracteres cranianos quantitativos de *Kerodon rupestris* (Wied, 1820) (Rodentia, Caviidae). *Arq Mus Nac* 63 (1) 75–88.
- Lima MC, Carvalho AF, Miglino MA, Bonatelli M, Ambrósio CA, Oliveira MF 2002. Aspectos macroscópicos da próstata de mocó (*Kerodon rupestris* Wied Neuwied, 1820). *Rev Bras Reprod Anim* 26(2): 85-88.
- Lima VF, Brito SV, Araujo Filho JA, Teles DA, Ribeiro AC, Teixeira AAM et al. 2017. Helminth parasites of Phyllodactylidae and Gekkonidae lizards in a Caatinga ecological station, northeastern Brazil. *Biota Neotrop* 17(4): 1-7.
- Lutz A 1919. O *Schistosomum mansoni* e a schistosomose segundo observações feitas no Brasil. *Mem Inst Oswaldo Cruz*, 11(1): 121-155.
- Mares MA, Streilein KE, La Rosa MP 1982. Nonsynchronous molting in three genera of tropical rodents from the Brazilian Caatinga (*Thrichomys*, *Galea* e *Kerodon*). *J Mammal* 63(3): 484-488.
- Martin G 2008. Pré-história do Nordeste do Brasil. 4ed., Recife, Editora Universitária UFPE, 434 pp.

- Moojen J 1952. Os roedores do Brasil. Rio de Janeiro, Ministério da Educação e Saúde. Instituto Nacional do Livro. Biblioteca Científica Brasileira, Série A – II, 214 pp.
- Oguneitan O 2005. Microbial Diversity: Form and Function in Prokaryotes. Oxford: Blackwell Publishing, 312 pp.
- Oliveira JA, Bonvicino CR 2011. Ordem Rodentia. In Reis NR, Peracchi AL, Pedro WA, Lima IP (eds.), Mamíferos do Brasil, 2ª ed., Londrina, p. 358-406.
- Oliveira GB, Albuquerque JFG, Rodrigues MN, Paiva ALC, Moura CBE, Miglino MA, et al. 2011. Origem e distribuição do nervo femoral do mocó, *Kerodon rupestris* (Cavidae). *Pesq Vet Bras* 31(1): 84-88.
- Perkins SE, Cattadori I, Hudson PJ 2005. The role of mammals in emerging zoonoses. *Mamm Study* 30: 67–71.
- Petter AJ, Quentin JC 2009. Oxyurida. In Anderson RC, Chabaud AG, Willmott S. (eds.), Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates, Archival Volume, CAB International, Wallingford, UK, 218–247.
- Quentin JC 1969. Etude de nématodes *Syphacia* parasites de Rongeurs Cricetidae sudaméricains et de leurs corrélations biogéographiques avec certaines espèces néartiques, Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle, 2 série, 4: 909-925.
- Robles MR 2008. *Nematodes Oxyuridae, Trichuridae y Capillariidae en roedores Akodontini (Cricetidae, Sigmodontinae) de la Cuenca del Plata (Argentina): su importancia en la interpretación de las relaciones parásito-hospedador-ambiente*, PhD Thesis, Universidad Nacional de la Plata, Mar Del Plata, 269 pp.

- Robles MR 2011. New species of *Trichuris* (Nematoda: Trichuridae) from *Akodon montensis* Thomas, 1913, of the paranaense forest in Argentina. *J Parasitol* 97(2): 319–327.
- Saldanha BM 2016. *Diversidade de helmintos intestinais em mocós Kerodon rupestris (Wied-Neuwied, 1820) no Parque Nacional Serra da Capivara, Piauí, Brasil: uma síntese em 30 anos de informação*, PhD Thesis, Universidade Federal Fluminense, 148 pp.
- Schmidt GD, Roberts LS 2000. *Foundations of Parasitology*. Sixth edition, 670 pp.
- Sianto L 2009. *Parasitismo em populações Pré-Colombianas: helmintos de animais em coprólitos de origem humana do Parque Nacional Serra da Capivara, PI, Brasil*, PhD Thesis, Fundação Oswaldo Cruz, Escola Nacional de Saúde Pública, 189 pp.
- Sianto L, Chame M, Ferreira LF, Araujo AJG 2006. Parasites and Climate changes. In: 10th Conference of International Council for Archeozoology, Instituto Nacional de Antropologia e Historia, Mexico, 1: 164-165.
- Skrjabin KI, Shikhobaloba NP, Lagadovskaya EA 1974. *Oxyurata of Animals and Man*, part. Two, Essential and Nematodology, ad, by Skrjabin KK. Vol. X. Translated from Russian, Israel Program for Scientific Translations.
- Souza MV 2013. *Parasitos encontrados em coprólitos do Parque Nacional Serra das Confusões, Piauí, Brasil*, PhD Thesis, Fundação Oswaldo Cruz, 101 pp.
- Spindler LA 1929. A Study of the Temperature and Moisture Requirements in the Development of the Eggs of the Dog Trichurid (*Trichuris vulpis*). *J Parasitol* 16: 41-46.

- Sutton CA, Hugot JP 1993. First record of *Helminthoxys gigantea* (Quentin, Courtin et Fontecilla, 1975) (Nematoda: Oxyurida) in Argentina. *Res Rev Parasitol* 53(3-4): 141-142.
- Torres E JL, Nascimento APF, Menezes AO, Garcia J, Santos AJ, Maldonado Jr. A et al. 2011. A new species of *Trichuris* from *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae) in Brazil: Morphological and histological studies. *Vet Parasitol* 176: 226-235.
- Vaz Z, Pereira C 1974. On a new Oxyurid worm parasite of *Mus rattus*. *Folia Clin Biol* 6: 16-18.
- Vejzagic N, Kringel H, Bruun JM, Roepstorff A, Thamsborg SM, Grossi AB, et al. 2016. Temperature dependent embryonic development of *Trichuris suis* eggs in a medicinal raw material. *Vet Parasitol* 215: 48–57.
- Vicente JJ, Rodrigues HO, Gomes DC, Pinto RM 1997. Nematóides do Brasil. Parte V: Nematóides de mamíferos. *Rev Bras Zool*, 14(1): 1–452.
- Willig MR, Lacher Jr TE 1991. Food Selection of a Tropical Mammalian Folivore in Relation to Leaf-Nutrient Content. *J Mammal* 72(2): 314-321.
- Wong MS, Bundy DAP 1990. Quantitative assessment of contamination of soil by the eggs of *Ascaris lumbricoides* and *Trichuris trichiura*. *Trans R Soc Trop Med Hyg* 84: 567–570.
- Yamaguti S 1963. *Systema Helminthum*. New York: Interscience Publishers.

Table I: Endoparasites found in feces of *Kerodon rupestris* from Parque Nacional Serra da Capivara, Piauí, from this study.

Localities	Parasites found	N eggs	Range of length (µm)	Range of width (µm)	Mean/SD (µm)
Toca da Baixa do Cipó	<i>Trichuris cf. gracilis</i>	1	65.60	34.12	
	<i>Helminthoxys</i> sp.	5	99.85-87.50	52.50-40.00	91.21 (±6.55) 42.88 (±6.62)
Toca do Arapuá do Gongo	negative	-			
Toca do Paraguai	coccidian cyst	1	38.33	35.25	
	<i>Trichuris cf. gracilis</i>	3	65.00-59.49	38.00-33.37	61.50 (±3.05) 35.46 (±2.35)
	Nematoda	1	53.40	37.95	
Toca do Morcego	negative	-			
Toca do Boqueirão da Pedra Furada	negative	-			
Toca do Baixão do Perna I	negative	-			
Toca do Antônio	<i>Trichuris cf. gracilis</i>	21	68.05-60.97	35.71-31.61	64.09 (±2.06) 33.51 (±1.33)
Toca do Sítio do Meio	<i>Trichuris cf. gracilis</i>	2	65.00	37.50	
Toca de Cima dos Pilão	negative	-			
Toca do Gongo I	<i>Trichuris cf. gracilis</i>	2	65.00-62.50	35.00-32.50	
	larvae	5			

Measurements are in µm. N eggs: numbers of parasite eggs. SD = Standard Deviation

Table II: Endoparasites of *Kerodon rupestris* reported over 80 years of parasitological and paleoparasitological studies.

Parasite	Dating	Locality ^a	N pos/ total	Prevalence (%)	N eggs	Egg measurements (μ m)	Materialx	References
Filo Apicomplexa								
Familia Eimeridae								
<i>Eimeria</i> sp. Scheneid 1875	current	PI, Brazil	NA	NA	NA	28 x 22	feces	Sianto et al. 2006
Filo Acanthocephala								
Acanthocephala	3,000	PI, Brazil	1/42	2%	1	86.5 x 46.6	coprolites	Sianto 2009
Filo Platyhelminthes								
Classe Cestoda								
Familia Anoplocephalidae								
<i>Thysanotaenia congolensi</i> Dronen, Simcik, Scharninghausen & Pitts, 1999	current	RN, Brazil	NA	22%	NA	48 x 48	necropsy	Almeida 2004; Almeida et al. 2008
Classe Trematoda								
Trematoda	current	PI, Brazil	2/231	1%	2	67-45 x 37-17	feces	Saldanha 2016
Filo Nematoda								
Nematoda	current	PI, Brazil	2/231	1%	6	47-67 x 30-45	feces	Saldanha 2016
	current	PI, Brazil	NA	NA	NA	55 x 18	feces	Sianto et al. 2006
	8,870 to 2,000	PI, Brazil	2/42	5%	1	58 x 40,9	coprolites	Sianto 2009
Classe Chromadorea								
Familia Trichonstrongylidae								
Trichonstrongylidae	current	PI, Brazil	29/231	13%	130	44-67 x 15-22	feces	Saldanha 2016
<i>Trichostrongylus colubriformis</i> (Giles 1892)	current	RN, Brazil	NA	56%	NA	NA	necropsy	Almeida 2004; Almeida et al. 2008
Familia Strongyloididae								
<i>Strongyloides</i> sp. Grassi, 1879	current	PI, Brazil	NA	NA	NA	NA	feces	Pinheiro et al. 1989
	current	PI, Brazil	1/231	0,4%	1	56.69 x 29.13	feces	Saldanha 2016
<i>Strongyloides ferreirai</i> Rodrigues, Vicente & Gomes, 1985	8,000 to 2,000	PI, Brazil	NA	NA	NA	NA	coprolites	Araújo et al. 1989
	7,230 to 2,090	PI, Brazil	NA	NA	NA/0 ^b	NA/larvae	coprolites	Sianto 2009
	30,000	PI, Brazil	NA	NA	0 ^b	larvae	coprolites	Ferreira et al. 1991

Familia Vianaiidae	current	PI, Brazil	NA	NA	NA	60 x 35	necropsy	Rodrigues et al. 1985
<i>Vianella lenti</i> Durette-Desset, 1968	current	RN, Brazil	NA	33%	NA	40-50 x 30	necropsy	Almeida 2004; Almeida et al. 2008
Classe Dorylaimea								
Familia Trichuridae								
<i>Trichuris</i> sp. Roederer, 1761	30,000	PI, Brazil	NA	NA	20	60-65 x 30-33	coprolites	Ferreira et al. 1991
	10,050 to 410	PI, Brazil	16/42	38%	21	48.5-66.6 x 27.2-37.4	coprolites	Sianto 2009
	9,000	PI, Brazil	1/93	1%	20	59-66 x 33	coprolites	Araújo et al. 1993
	8,000 to 2,000	PI, Brazil	NA	NA	NA	61.96 x 31.65	coprolites	Araújo et al. 1989
	NA	PE, Brazil	1/15	7%	3	66.60 x 33.30	coprolites	Duarte 1994
	current	PI, Brazil	NA	NA	NA	62-70 x 32-37	feces	Sianto et al. 2006
	current	PI, Brazil	18/231	8%	28	57-67 x e 30-35	feces	Saldanha 2016
<i>Trichuris gracilis</i> Rudolphi, 1819	3,430 ± 40	PI, Brazil	6/9	67%	17	58.42-64.50 x 30.16-38.46	coprolites	Vieira de Souza 2013
	current	PI, Brazil	10/231	4%	30	55-69 x 32-35	feces	Saldanha 2016
	current	RN, Brazil	NA	22%	NA	60-66 x 30-34	necropsy	Almeida 2004; Almeida et al. 2008
<i>Trichuris muris</i> Schrank, 1788	3,430 ± 40	PI, Brazil	6/9	67%	8	57.50-65.00 x 34.03-37.84	coprolites	Vieira de Souza 2013
	current	RN, Brazil	NA	22%	NA	63-69 x 36-40	necropsy	Almeida 2004; Almeida et al. 2008
	current	PI, Brazil	3/231	1%	20	58-75 x 33-40	feces	Saldanha 2016
Ordem Ascaridida								
Familia Oxyuridae								
Oxyuridae	NA	PI, Brazil	1/42	2%	2	76.5 x 36.6 e 93.2 x 39.9	coprolites	Sianto 2009
	current	PI, Brazil	2/231	0,80%	2	72-80 x 38-45	feces	Saldanha 2016
	current	PI, Brazil	10/231	4%	31	91-102 x 38-42	feces	Saldanha 2016
	current	PI, Brazil	3/231	3%	2	77-90 x 40-50	feces	Saldanha 2016
<i>Syphacia</i> sp. Seurat 1916	5,300	PI, Brazil	3/93	3%	1	101 x 35.7	coprolites	Vieira de Souza et al. 2012
<i>Syphacia criceti</i> Vaz & Pereira, 1934)	current	SP, Brazil	NA	NA	NA	90-98 x 34-36	necropsy	Vaz and Pereira (1934)
	current	PE, Brazil	NA	NA	NA	83-87 x 27-34	necropsy	Quentin (1971)

Familia Pharyngodonidae								
<i>Parapharyngodon</i> sp. Chatterji, 1933	8,870±60	PI, Brazil	7/42	17%	5	75.9-80.7 x 47.0-53.3	coprolites	Sianto 2009
Familia Ancylostomidae								
Ancylostomidae	current	PI, Brazil	4/231	2%	7	40-70 x 25-45	feces	Saldanha 2016
	current	PI, Brazil	2/231	0,8%	5	64.89 x 40.96	feces	Saldanha 2016
Familia Ascarididae								
Ascarididae	current	RN, Brazil	NA	NA	NA	NA	feces	Pinheiro et al. 1989
	current	PI, Brazil	NA	NA	NA	69 x 39	feces	Sianto et al. 2006
	2,000 to 3,000	PI, Brazil	1/42	2%	0	NA	coprolites	Sianto 2009
	current	PI, Brazil	1/231	1%	1	50.0 x 32.5	feces	Saldanha 2016
Familia Heterakidae								
<i>Lagochilascaris</i> sp. Leiper, 1919	current	PI, Brazil	3/231	1%	22	30 -52 x 31-48	feces	Saldanha 2016
<i>Paraspidodera uncinata</i> Rudolphi 1819	current	Bolivia	NA	NA	NA	NA	cecum	Gardner 1991
	current	MG, Brazil	NA	NA	NA	NA	necropsy	Lent and Freitas 1939
	current	PI, Brazil	1/231	0,4%	1	46.72 x 35.99	feces	Saldanha 2016
	current	RN, Brazil	NA	33%	NA	26-28 x 42-45	necropsy	Almeida 2004; Almeida et al. 2008

Measurements are in μm . Dating are in BP (Before Present). *a*: States/Country. *b*: larvae finding, no eggs were found. PI: Piauí; RN: Rio Grande do Norte; PE: Pernambuco; SP: São Paulo; MG: Minas Gerais. NA: Not available. N pos/total: number of positive samples/total of samples. N eggs: number of parasite eggs.

6 DISCUSSÃO GERAL

Este estudo mostrou a diversidade de parasitos que afetaram a população pré-Inca e Inca do vale do Lluta, sendo o primeiro estudo paleoparasitológico sobre o sítio Lluta 57. Esse sítio fornece uma cronologia da transição do período pré-Inca até o período de contato hispânico, o que possibilitou avaliar a primeira transição epidemiológica, com o advento da agricultura e domesticação de animais. A evolução dos assentamentos para aldeias maiores e densamente povoadas após a conquista Inca poderia ter influenciado o surgimento e/ou intensificado a transmissão de parasitos da região do vale de Lluta.

Enterobius vermicularis esteve associado ao contato direto pessoa a pessoa ou a contaminação aérea do ambiente. O encontro de ovos de *Trichuris* sp. e *Trichostrongylus* sp. relacionam-se a transmissão por contaminação fecal-oral das mãos, alimentos, utensílios e água. *Eimeria macusaniensis* está possivelmente associado à interação com camélidos. A intensificação da agricultura e domesticação de animais, o crescimento populacional, a diminuição da mobilidade, a superlotação e proximidade de animais domésticos a habitações humanas, são fatores que podem ter resultado no aumento das infecções parasitárias das populações do Lluta 57.

Observa-se a ausência de *A. pacificum* e *H. nana*, relatados em outros estudos com prevalências consideráveis. *A. pacificum* esteve associado ao consumo de produtos marinhos crus ou malcozidos, enquanto que *H. nana* esteve associado ao consumo de coleópteros presente nos grãos armazenados e estocados (SANTORO et al., 2003; REINHARD et al., 2016). O hábito de consumir peixes durante o período PT diminuiu consideravelmente, visto que a principal forma de subsistência se tornou a agricultura, com o cultivo de tubérculos de grandes altitudes como batata e oca (tubérculo doce rico em amido) (DORSEY-VINTON et al., 1997, 2009; SANTORO, 1995) priorizados pelo Império Inca, com o milho utilizado para comércio local (DORSEY-VINTON et al., 2009; HASTORF E JOHANNENSSSEN, 1993).

Na análise dos grãos de pólen, se obteve resultados negativos para a presença de milho (Poaceae), o que entra em desacordo com a dieta baseada nesse alimento normalmente assumida para a região, assim como com a abundância de fitólitos de Poaceae observada. Também foram encontrados microresíduos florais, que não foram considerados como ofertas pois as amostras pertenciam ao setor doméstico do sítio

Lluta 57. Os resultados sugerem interpretações relacionadas à fertilidade do vale e à intensificação da agricultura. Em contraste com a baixa ocorrência geral de grãos de pólen, uma amostra do período pré-hispânico revelou alta frequência e diversidade desses itens, provavelmente refletindo vegetação aberta e arbustiva.

Um aumento de parasitos foi observado ao longo dos períodos pré-históricos em Lluta 57. Este é um processo que provavelmente começou no período formativo durante a transição de caçadores-coletores para agricultores. Lluta 57 mostrou que novos parasitos surgiram com a influência do Império Inca, associado às mudanças relacionadas a densidade populacional com o surgimento de grandes povoados, sistemas de exploração de recursos e expansão de redes comerciais. É provável que a infecção por parasitos intestinais tenha sido um problema para os habitantes do vale de Lluta após a conquista Inca, em comparação com outras regiões e culturas do Chile, como observado por Santoro e colaboradores (2003). Considerando os períodos cronológicos, a diversidade de parasitos no vale de Lluta é a maior documentada na América do Sul, seguido de Los Gavilanes, sítio localizado no Peru.

Os fatores marcantes que influenciam na preservação dos ovos de *E. vermicularis* em coprólitos do Novo Mundo são distintos dos fatores encontrados no Velho Mundo. Nas Américas, as análises definem várias tendências, e sítios pré-agricultores possuem uma frequência relativamente baixa da presença de *E. vermicularis* quando comparados a sítios agricultores. Além disso, há relação entre a forma de construção de habitações e a prevalência de *E. vermicularis* nessas populações. A baixa prevalência em uma região pode não refletir o real quadro da infecção, pela ausência de estudos nessas localidades. Isso pode ser especialmente verdade para a baixa prevalência de *E. vermicularis* em estudos do Velho Mundo.

Mesmo em abrigos relativamente pequenos, de pequenos povoados em regiões áridas, a infecção por *E. vermicularis* foi revelada. Os sítios arqueológicos dos EUA possuem condições ambientais adequadas a conservação de coprólitos. Porém, a quantidade de ovos revelada é baixa, quando comparada ao número de amostras analisadas e positivas para *E. vermicularis*. Isso se deve em parte pelo ciclo biológico do parasito, que deposita os ovos na região perianal do hospedeiro. Entretanto, um ambiente com temperaturas elevadas e altamente ventilado pode não ser propício a

conservação dos ovos de *E. vermicularis*, que são frágeis e se danificam nessas condições (ROBERTS E JAVONY, 2008).

Contudo, outros fatores podem ter garantido a permanência e transmissão da infecção como a alimentação sazonal, tendo em vista que as reservas energéticas dos ovos de *E. vermicularis* são essencialmente constituídas de carboidratos (COURA, 2005) e são evidenciadas mudanças na dieta dos indivíduos ao longo das estações quentes e frias (SATTERLEE, 1993). Um consumo considerável de vegetais em determinadas épocas do ano provavelmente tenha potencializado a infecção por *E. vermicularis* já que, assim como outros membros do grupo Oxyuridae, esse helminto se prevalece da digestão anaeróbica bacteriana realizada por seus hospedeiros, que possuem uma câmara de decomposição de celulose em uma porção do intestino (ADAMSON, 1994; HUGOT et al., 2014). Humanos não possuem esse compartimento, no entanto, a ingestão de grande quantidade de celulose após o advento da agricultura permitiu o desenvolvimento maior de bactérias, utilizadas como alimento por *E. vermicularis*. Essa pode ser uma explicação para o aumento da ocorrência desse helminto nas populações após a conquista Inca, já que o consumo de tubérculos se intensificou e diversificou, como demonstrado nos estudos de Santoro et al. (2004) e Dorsey-Vinton et al. (2009). Oxiurídeos parecem ter se especializado em infectar hospedeiros que consomem grande quantidade de plantas terrestres. Pode ser verdade que *E. vermicularis* tenha infectado diversos hospedeiros, até mesmo já extintos, mas desapareceram desses por serem espécies aptas a hospedeiros colonizadores de novos habitats. Carnívoros foram provavelmente os primeiros vertebrados terrestres e teriam sido hospedeiros não muito eficazes para espécies de *E. vermicularis* (ADAMSON, 1994; ROBERTS E JANOVY, 2009). Essa especificidade a hospedeiros herbívoros, as mudanças na dieta do hospedeiro, a ecologia do parasito, e alterações nos padrões de habitação podem influenciar na relação de parasitismo em determinada população (FERREIRA et al., 1997).

Em sítios de caçadores-coletores da América do Norte, da região do Arizona, houve o consumo intenso de milho tanto em estação quente, de sementes de milhos inteiras, além de outros alimentos como cactos. Na estação fria, eram consumidos sementes de milho moídas e outros alimentos provenientes da estocagem e armazenamento (REINHARD, 2008). Esses sítios possuem as altas prevalências para

ovos de *E. vermicularis*, com 63% (Big Bone Cave), 29% (Turkey Pen Cave) e 25% (Antelope House). Esse quadro reflete os achados de ovos de *E. vermicularis* pela intensa ocupação desses sítios em estações frias, além dos achados de ovos de *Acanthocephala* e *Hymenolepis* spp, relacionado a estocagem dos alimentos para essas estações, atraindo insetos e roedores para o local de armazenagem (Reinhard 2008). A premissa de que caçadores-coletores possuíam melhor saúde e dieta do que populações de horticultores, com uma menor prevalência de parasitos, vem sendo discutida detalhadamente desde 1988 com a tese de Reinhard, e o estudo de coprólitos da América do Norte. Ainda segundo relatos anteriores a esse, a prevalência de doenças infecciosas entre caçadores-coletores era relativamente baixa (DUNN, 1972). A alternância para períodos de seca fez com que os indivíduos do Ancestral Pueblo procurassem outras fontes de água, o que causou a aglomeração da população próximo a esses recursos hídricos. As más condições de saneamento propiciaram a propagação de outros parasitos como *Giardia lamblia* e *Entamoeba histolytica*, veiculados pela água transmitidos através da ingestão (FRÍAS, 2013). Verificou-se em estudos anteriores que a população sofria com quadros de anemia e diarreia, o que coincide com os períodos de seca juntamente com a transmissão pela via oral (REINHARD, 2008).

Contudo, o aumento da variedade de famílias em amostras do período Inca e pré-hispânico de Lluta 57, demonstrado pela análise paleobotânica foi observado em um número baixo de amostras individuais, e mudanças substanciais não podem ser verificadas. Os resultados estão em desacordo com o sugerido por Dorsey-Vinton e colaboradores (2009), que propuseram uma diferença considerável nos padrões alimentares para as períodos pré-Inca e Inca. Os dados palinológicos desse estudo são preliminares e descritivos, com várias interpretações possíveis.

Ovos de Oxyuridae foram encontrados preservados no semiárido brasileiro, demonstrando que a região conserva vestígios desse helminto. Mesmo assim, poucos ovos são encontrados. No presente estudo foi possível recuperar cinco ovos de *Helminthoxys* sp. em uma amostra das dez analisadas (10%), indicando a baixa frequência para a região. Em estudos anteriores, detectou-se apenas um ovo de *Syphacia* sp. preservado, em coprólitos de *K. rupestris*, de três positivas em um conjunto de 93 amostras (3%) (SOUZA et al., 2012). *Parapharyngodon* sp. (Nematoda, Oxyuridae) foi registrado em 7 de 42 coprólitos (17%) do mesmo roedor do Piauí, também com baixo

número de ovos (n=5) (Sianto 2009). Em estudo recente, relatou-se ovos de três morfotipos de Oxyuridae em 15 amostras de um universo de 231 analisadas (7%), sem identificar as espécies encontradas (SALDANHA, 2016). Esses estudos, juntamente com o apresentado aqui, com a identificação do gênero de oxiurídeo encontrado, mostram que os achados de ovos podem ser raros ou ausentes, sejam eles em coprólitos ou fezes desse roedor. Mesmo para estudos onde foram encontrados ovos de *E. vermicularis*, a prevalência de amostras positivas é quase sempre baixa.

Helminthoxys sp. pode ser o oxiurídeo específico de *K. rupestris* no semiárido brasileiro, dado que este roedor é uma espécie endêmica, colonizadora, e oxiurídeos são aptos a hospedeiros que se especializam em novos habitats, sujeitos a sucessão ecológica (ADAMSON, 1994). A alta especificidade desses helmintos por hospedeiros é demonstrada em diversos estudos (e.g. BROOKS, 1982; BROOKS E GLEN, 1982; HUGOT, 1988, et al., 1999, et al. 2013). Em especial, esses estudos mostraram que a distribuição de Syphaciinae possui filogenia paralela à mesma família de hospedeiros roedores. *Helminthoxys* spp. (Syphaciinae) são parasitos de roedores caviomorfos neotropicais, e o gênero compreende oito espécies (HUGOT E GARDNER, 2000). *Helminthoxys freitasi* é a única espécie descrita no Brasil, porém as medidas dos ovos não foram mencionadas no estudo taxonômico desta espécie (QUENTIN, 1969). As medidas encontradas no presente estudo são próximas as relatadas para *H. gigantea* (92 x 35 µm) (SUTTON E HUGOT 1993). São morfologicamente e morfometricamente semelhantes ao morfotipo Oxyuridae 003 (91-102 x 38-42 µm) recentemente relatado na região do PNSC (SALDANHA, 2016), o que sugere que pode ser a mesma espécie. Como mencionado, neste estudo não foi possível definir a espécie encontrada devido à ausência de informações complementares para comparar os ovos.

Algumas hipóteses podem ser propostas para explicar a ausência ou raridade dos achados de oxiurídeos, como o efeito da biologia do parasito e dos fatores tafonômicos associados aos sítios arqueológicos. Pois, de fato, ainda permanece a dúvida sobre os motivos pelos quais não encontramos ovos de *E. vermicularis* em coprólitos das populações pré-históricas do semiárido, região onde há o maior número de coprólitos analisados de humanos no Brasil. Entretanto, *E. vermicularis* são recuperados em regiões que também são extremamente secas do Chile e do Peru (ARAÚJO et al., 1985; GONÇALVES et al., 2003; PATRUCO et al., 1983), com a

maior prevalência registrada até o momento para o sítio Tulán 54, do Chile, 69% (FERREIRA et al., 1989). Observa-se também o encontro de oxiurídeos também em coprólitos de outros animais da América do Sul como roedores (BELTRAME et al., 2012, 2015, 2016; SARDELLA E FUGASSA, 2011).

Processos tafonômicos intensos podem afetar a preservação dos ovos e suas características morfológicas, levando à identificação a escassez e achados. Cinco fatores foram descritos como tendo um alto impacto na preservação dos ovos de helmintos: fatores abióticos, contextuais, antropogênicos, organizacionais e ecológicos (MORROW et al., 2016). Esses fatores foram analisados e discutidos, na revisão mundial dos achados de *E. vermicularis* no passado.

7 CONCLUSÕES

- A revisão sistemática de estudos paleoparasitológicos do oxiurídeo *E. vermicularis* demonstra seu potencial em fornecer informações da cultura, ecologia, e epidemiologia da parasitose no passado.
- A população de Lluta 57 encontrava-se infectada por uma diversidade e frequência de parasitos que se intensifica cronologicamente, relacionado possivelmente aos processos culturais decorrentes da expansão Inca e o contato inicial hispânico.
- A infecção por *E. vermicularis* em Lluta 57 emerge depois da expansão Inca e em caráter de hiperinfecção, ratificando a oxiúriase como indicador de processos culturais drásticos, como proposto para outras populações do Vale e Novo Mundo.
- O registro de *Trichostrongylus* sp. pela primeira vez na região do Vale de Lluta, confirma um perfil de infecção humana pré-colombiano limitado ao Novo Mundo.
- A presença, pela primeira vez, de *Eimeria macusaniensis* na população do Vale de Lluta, corrobora a transmissão associada à íntima interação com camelídeos, como apontado em populações pré-colombianas das regiões vizinhas hoje do Chile e Peru, onde o parasito já foi recuperado.
- A infecção pelos helmintos *E. vermicularis* e *T. trichiura* na população de Lluta 57 mostra que esses são parasitos recorrentes nas populações do Vale de Lluta.
- A diversidade de parasitos no Vale de Lluta é a maior já documentadas na América do Sul.
- A revisão sistemática de estudos parasitológicos e paleoparasitológicos de *K. rupestris* demonstra seu potencial em fornecer informações sobre a fauna parasitária presente na região do semiárido brasileiro.
- A infecção por *Trichuris* cf. *gracilis* na população de *K. rupestris* mostra que esse é um parasito recorrente em mocós do semiárido.
- *Kerodon rupestris* foi registrado com um novo gênero de oxiurídeo, *Helminthoxys* sp., identificado pela primeira vez na região do semiárido brasileiro.
- Ovos da Família Oxyuridae são preservados em condições áridas do PARNA Serra da Capivara.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACOSTA, M.; CAZORLA, D.; GARVETT, M. Enterobiasis en escolares de una población rural del Estado Falcón, Venezuela y su relación con el nivel socio-económico. **Investigative Clinical**, v. 43, n. 3, p. 173-181, 2002.
- ADAMSON, M. Evolutionary patterns in life histories of Oxyurida. **International Journal of Parasitology**, v. 24, n. 8, p. 1167-1177, 1994.
- ADAMSON, M. L. Evolutionary factors influencing the nature of parasite specificity. **Parasitology**, v. 109, p. 85–95, 1994.
- ALHO, C. J. R. Brazilian rodents: their habitats and habits. In: Mares, M.A & Genoways, H.H. (Ed.) - *Mammalian Biology in South America*. Pittsburgh: Special Publication, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, p. 143-166, 1982.
- ALLENSWORTH, D. Pinworms? Not in my family. **Journal of Practical Nursing**, v. 26, p. 16-23, 1976.
- ALMEIDA, K. et al. Helminthos Parasitos de Mocós (*Kerodon rupestris* RODENTIA: CAVIIDAE) de vida livre e de cativeiro, no semi-árido nordestino brasileiro. **Archives of Veterinary Science**, v. 13, n. 2, p. 133–139, 2008.
- ALMEIDA, K. Helminthos parasitos de Mocós (*Kerodon Rupestris* Niewid-Wied, 1820), de Vida Livre e de Cativeiro, Criados criados no semi-árido Nordeste. 55 p Univesidade estadual Paulista, Faculdade de Ciências agrárias e veterinárias, 2004.
- ANDERSON, R. M.; MAY, R. M. *Infections diseases of humans: dynamics and control*. Oxford: Oxford University Press, 1992.
- ANDRADE-SILVA, B. E.; MALDONADO JUNIOR, A. *Helminthoxys freitasi* (Nematoda: Oxyuridae): from *Mesomys hispidus* (Rodentia: Echimyidae) in Amazonia, Brazil by light microscopy and scanning electron microscopy. Resumo XXV Congresso Brasileiro de Parasitologia, Búzios, Rio de Janeiro, 2017.
- ANTONUCCI, A. M. et al. Infestação de *Protozoophaga obesa* e *strongyloides* sp. em capivaras, *Hydrochaeris hydrochaeris*, de vida livre da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil. **The Biologist**, v. 10, n. 2, 2012.
- ARANDA, P. M. Q.; SUTIL, D. S. Informe Final Compensación Arqueológica sitio Lluta 57 (Km. 41 Sur). Región de Arica y Parinacota. MAA Consultores Ltda,

2013.

- ARANTES, I. G.; ARTIGAS, P. T.; NASCIMENTO, A. A. Helminths parasites of capivaras (*Hydrochaeris hydrochaeris* Linnaeus, 1766) in Brazil. In: Encontro de Pesquisas Veterinárias, Jaboticabal, SP. Resumos. Jaboticabal: Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, UNESP, p. 63, 1985.
- ARAÚJO, A. J., CONFALONIERI, U.E., FERREIRA, L.F. Oxyurid infestations in small animals from 9,000 B.P. in Brazil. **Paleopathology Newsletter**, v. 31, p. 13-14, 1980.
- ARAÚJO, A. J. G.; FERREIRA, L. F. Parasitismo. In: Ferreira LF, Reinhard KJ, Araújo A. **Fundamentos da Paleoparasitologia**. Rio de Janeiro: Fundação Oswaldo Cruz; p. 121-39, 2011.
- ARAÚJO, A. J. G.; FERREIRA, L. F.; CONFALONIERI, U. E. C. A contribution to the study of helminth findings in archaeological material in Brazil. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 41, p. 873-881, 1981.
- ARAÚJO, A. J. G.; FERREIRA, L. F.; CONFALONIERI, U. E. C. Paleoparasitologia do Brasil. 1. ed. Rio de Janeiro: PEC/ENSP, 158 pp., 1988.
- ARAÚJO, A.; FERREIRA, L. F. Oxiuríase e migrações pré-históricas. **História, Ciências, Saúde**. Rio de Janeiro, v. II, n. 1, p. 99-109, 1995.
- ARAÚJO, A. et al. Paleoparasitology: perspectives with new techniques. **Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo**, v. 40, p. 371-376, 1998.
- ARAÚJO, A. et al. Paleoparasitology: the origin of human parasites. **Arquivos de Neuro-Psiquiatria**, v. 71, n. 9B, pp. 722-726, 2013.
- ARAÚJO, A. et al. Parasites as probes for prehistoric migrations? **Trends of Parasitology**, v. 24, p. 112-115, 2008.
- ARAÚJO, A. et al. Parasitism, the diversity of life, and paleoparasitology. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**; v. 98, Suppl 1, p. 5-11, 2003.
- ARAÚJO, A. J. G. et al. Parque Nacional Serra da Capivara, Piauí: FUMDHAM, v. 94, 1998.
- ARAÚJO, A. J. G. et al. The finding of *Enterobius vermicularis* eggs in pre-columbian human coprolites. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 80, n. 2, p. 141-143, 1985.

- ARIYARATHENAM, A. V.; et al. *Enterobius vermicularis* infestation of the appendix and management at the time of laparoscopic appendicectomy: Case series and literature review. **International Journal of Surgery**, v. 8, p. 466-469, 2010.
- ARRIAZA, B. T. et al. Possible influence of the ENSO phenomenon on the pathoecology of diphyllbothriasis and anisakiasis in ancient Chinchorro populations. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, Rio de Janeiro, v. 105, n. 1, p. 66-72, 2010.
- ASHFORD, R. W.; CREWE, W. The Parasites of *Homo sapiens*: an annotated checklist of the Protozoa, Helminths and Arthropods for which we are Home. Second Edition, In, New York: Taylor and Frances, 2003.
- AUFDERHEIDE, A. C., SANTORO, C. M. Chemical paleodietary reconstruction: Human populations at late prehistoric sites in the Lluta Valley of northern Chile. **Revista Chilena de Historia Natural**, v. 72, p. 237-250, 1999.
- AVOLIO, L. et al. Perinal granuloma caused by *Enterobius vermicularis*: Report de a new observation e review de the literature. **Jornal de Pediatria**, v. 132, p. 1055-1056, 1998.
- BARRETT, R. et al. Emerging and Re-emerging Infections Diseases: The Third Epidemiologic Transition. **Annual Review of Anthropology**, v. 27, pp. 247-71, 1998.
- BASTOS, R. H. Dados climáticos atuais e arqueologia da área de São Raimundo Nonato – Piauí. Anais I, Simp. Pré-História do Nordeste, **Clio**, v. 4, pp. 69-72, 1987.
- BAZZANO, T. et al. Patterns of infection with the Nematodes *Syphacia obvelata* and *Aspicularis tetraptera* in Conventionally Maintained Laboratory Mice. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 97, n. 2, p. 847-853, 2002.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecology: from individuals to ecosystems**. 4h ed, Blackwell Pub, 738p, 2006.
- BELTRAME, M. O. et al. Paleoparasitological study of rodent coprolites from “Los Altares” paleontological site, Patagonia, Argentina. **Quaternary International**, v. 352, p. 59-63, 2014.
- BELTRAME, M. O. et al. A paleoparasitological analysis of rodent coprolites from the Cueva Huenul 1 archaeological site in Patagonia (Argentina). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v 107, n. 5, p. 604-608, 2012.

- BEZERRA, A. M. R. et al. Endemic climbing cavy *Kerodon acrobata* (Rodentia: Caviidae: Hydrochoerinae) from dry forest patches in the Cerrado domain: new data on distribution, natural history, and morphology. **Zootaxa**, v. 2724, p. 29-36, 2010.
- BLAXTER, M.; KOUTSOVOULOS, G. The evolution of parasitism in Nematoda. **Parasitology**, v. 142, Suppl 1, p. 26-39, 2015.
- BLAXTER, M. L., et al. A molecular evolutionary framework for the phylum Nematoda. **Nature**, p. 392:71-5, 1998.
- BOLETTE D. P. et al. *Enterobius (Enterobius) shriveri* n. sp. (Nematoda: Oxyuridae: Enterobiinae) from *Macaca fascicularis* Raffles, 1821 (Primates: Cercopithecidae: Cercopithecinae) and Three Other Cercopithecoid Primate Species: With Additional Information on *Enterobius (Enterobius) macaci* Yen, 1973. **Comparative Parasitology**, v. 83, n. 1, pp. 54–73, 2016.
- BONUTI, M. R. et al. Gastrintestinal helminths of capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) from the Paiaguás subregion, in the floodplain of “Mato Grosso do Sul”, Brazil. **Semina: Ciências Agrárias, Londrina**, v. 23, n. 1, p. 57-62, 2002.
- BROOKS, D. R.; GLEN, C. Pinworms and primates: a case study in coevolution. **Proceedings of the Helminthology Society of Washington**, v. 49, p. 76-85, 1982.
- BURKHART, C. G. Assessment of frequency, transmission, and genitourinary complications of enterobiasis (pinworms). **International Journal of Dermatology**, v. 44, p. 837–840, 2005.
- CALLEN, E. O.; CAMERON, T. W. M. A prehistoric diet as revealed in coprolites. **Revista New Scientist**, v. 8, p. 35-40, 1960.
- CAMERON, T.W. The species of *Enterobius* Leach, in Primates. **Journal of Helminthology**, v. 7, p. 161–182, 1929.
- CAPALDI, M. Appendiceal oxyuriasis: a case report and review of the literature. **Chirurgia Italiana**, v. 52, p. 87-89, 2000.
- CARRENO, R. A. The systematics and evolution of pinworms (Nematoda: Oxyurida: Thelastomatoidea) from invertebrates. **Journal of Parasitology**, v. 100, n. 5, p. 553-60, 2014.
- CARVALHO, T. B.; CARVALHO, L. R.; MASCARINI, L. M. Occurrence of enteroparasites in day care centers in Botucatu (São Paulo State, Brazil) with

- emphasis on *Cryptosporidium* sp., *Giardia duodenalis* and *Enterobius vermicularis*. **Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo**, v. 48, n. 5, p. 269-273, 2006.
- CASAS, C. et al. Intestinal Helminths of Capybara (*Hydrochaeris hydrochaeris*) from Bolivia MA. **Journal of Helminthology Society of Washington**, v. 62, n. 1, p. 87-88, 1995.
- CAZORLA, D. et al. *Enterobius vermicularis* infection in preschool and schoolchildren of six rural communities from a semiarid region of Venezuela: A clinical and epidemiological study. **Helminthology**, v. 43, n. 2, p. 81-5, 2006.
- CHAME, M. Estudo comparativo das fezes e coprólitos não humanos da região arqueológica de São Raimundo Nonato, Sudeste do Piauí [Dissertação]. Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro; 1988.
- CHAME, M. Reservatórios de água e implicações na distribuição de mamíferos cinegéticos no semi-árido: contribuições à conservação do Parque Nacional Serra da Capivara, sudeste do Piauí. Brasil. PhD Thesis. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, 2007, 325p.
- CHAME, M. Terrestrial Mammal Feces: a Morphometric Summary and Description. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, p. 71-94, 2003.
- CHANG, T. K. et al. Prevalence of *Enterobius vermicularis* infection among the preschool children in kindergartens of Taipei City. **Korean Journal of Parasitology**, v. 47, n. 2, p. 185-187, 2009.
- CHAVES, S. A. M. História das caatingas: a reconstituição paleoambiental da região arqueológica do Parque Nacional Serra da Capivara através da Palinologia. **Fundamentos**, v. 2, n. 2, p. 85-103, 2002.
- CHAVES, S. A. M.; REINHARD, K. J. Critical Analysis of Coprolite Evidence of Medicinal Plant Use, Piauí, Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**. v. 237, p. 110-118, 2006.
- CHAVES, S. Étude palynologique des coprolithes humains holocènes recueillis sur le sites de "Toca do Boqueirão da Pedra Furada, Sítio do Meio et Sítio Baixa do 134 Cipó". Apports paléoethnologiques, paléoclimatique et paléoenvironnemental pour la région Sud-Est du Piauí - Bresil. **Museu National d'Histoire Naturelle**. p. 243, 1997.

- CHERNYSHENKO, A. I. et al. Improvement of a complex of sanitary and health-promoting measures in enterobiasis for children of pediatric institutions and schools. **Medical Parazitology (Mork)**, n. 2, p. 43-45, 2003.
- CHO, S. Y.; CHANG, J. W.; JANG, H. J. Number of intrauterine eggs in female *Enterobius vermicularis* by body length. **Korean Journal of Parasitology**, v. 23, p. 253–259, 1985.
- COCKBURN, T. A. Infectious diseases in ancient populations. **Current Anthropology**, v. 12, p. 45-62, 1971.
- COCKBURN, T. A. The evolution and eradication of infectious diseases. Baltimore, Johns Hopkins Press, 1963.
- COCKBURN, T. A. Where did our diseases come from? The evolution of infectious disease. Health and disease in tribal societies. **Ciba Foundation Symposium**, v. 49, p. 103-113, 1977.
- COOK, G. C. *Enterobius vermicularis* infection. **Gut**, v. 35, p. 1159-1162, 1994.
- COSTA, C. A.; CATTO, J. B. Helminth parasites of capybaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*) on sub-region of Nhecolândia, Pantanal, Mato Grosso do Sul. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 54, n. 1, p. 39-48, 1994.
- COURA, J. R. (Ed.). Dinâmica das Doenças Infecciosas e Parasitárias. 2005.
- DAGEFÖRDEA, M.; VENNEMANNA, F. J.; RÜHLI, B. Evidence based palaeopathology: Meta-analysis of Pubmed®-listed scientific studies on pre-Columbian, South American mummies K. L. **Journal of Comparative Human Biology**, v. 65, p. 214–231, 2014.
- DE CARLI, G. A. Diagnostico Laboratorial das parasitoses humanas: métodos e técnicas. MEDSI Editora Médica e Científica Ltda., Rio de Janeiro, 315pp., 1994.
- DENHAM, D. A.; SUSWILLO, R. R. Diagnosis of intestinal helminth infections. In “Medical parasitology: a practical approach” (S. H., Gillespie, and P. M., Hawkey, Eds.), Oxford University Press, Oxford, p. 253-265, 1995.
- DIAMOND, J. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. **Nature**, v. 418, p. 700-707, 2002.
- DUFOUR B, et al. The horse pinworm (*Oxyuris equi*) in archaeology during the Holocene: Review of past records and new data. **Infection, Genetic and Evolution**, Apr 23, 2015.

- FAGONDE, C. A.; BATISTA, J. Helminthos parasitos de capivaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*) na sub-região da Nhecolândia, Pantanal Sul-Mato-Grossense. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 54, p. 39-48, 1994.
- FAULKNER, C. T; PATTON, S. Prehistoric parasitism in Tennessee. **Parasitology Today**, v. 6, n. 12, 1990.
- FAULKNER, C.T.; PATTON, S.; JOHNSON, S. S. Prehistoric parasitism in Tennessee: evidence from the analysis of desiccated fecal material collected from Big Bone Cave, van Buren Coutry, Tennessee. **Journal of Parasitology**, v. 75, pp. 461-463, 1989.
- FELICE, D. G.; GUIDON, N.; MENDES, V. R. A Evolução da Paisagem no Pleistoceno Superior ao Holoceno na Região do Parque Nacional da Serra da Capivara. In: Pessis, A. M.; Martin, G.; Guidon N. (eds.). Os biomas e as sociedades humanas na pré-história da região do Parque Nacional Serra da Capivara, Brasil, **FUMDHAM/Ipsis Gráfica e Editora**, p. 69-94.
- FERREIRA LF. O fenômeno parasitismo. **Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical**, v. 4, p. 261-277 1973.
- FERREIRA, L. F. et al. *Enterobius vermiculares* eggs in precolumbian human coprolites from Chile. **Paleopathology News**, v. 46, p. 4-5, 1984^a.
- FERREIRA, L. F. et al. Infecção por *Enterobius vermicularis* em populações agropastoris pré-colombianas de San Pedro do Atacama, Chile. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**. v. 84, p. 197-199, 1989.
- FERREIRA, L. F. et al. Paleoparasitology of oxyuriasis. **Anais da Academia Nacional de Medicina**, 1997; v. 157, p. 20-24, 1997.
- FERREIRA, L. F. et al. The finding of eggs of *Diphyllobothrium* in human coprolites (4,100-1,950 B.C.) from Northern Chile. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 79, p. 175-180, 1984^b.
- FERREIRA, L. F. et al. *Trichuris* eggs in animal coprolites dated from 30,000 years ago. **Journal of Parasitology**, v. 77, n. 3, p. 491-3, 1991.
- FERREIRA, L. F. Introdução a Paleoparasitologia. In: Ferreira, L. F., Reinhard, K. J., Araújo, A. **Fundamentos da Paleoparasitologia**. Rio de Janeiro: Fundação Oswaldo Cruz, p. 27-41, 2001.

- FERREIRA, L. F., ARAÚJO, A. Parasitismo, doença parasitária e paleoparasitologia. In: Coura JR (Ed.), **Dinâmica das Doenças Infecciosas e Parasitárias**. Segunda edição, Vol. 1, Ed. Gen Guanabara Koogan Rio de Janeiro, p. 23-33, 2013.
- FERREIRA, L. F., et al. Paleoparasitology of oxyuriasis. **Anais da Academia Nacional de Medicina**, v. 157, p. 20–24, 1997.
- FERREIRA, L. F.; REINHARD, K.; ARAÚJO, A. Origem dos Parasitos Humanos. In: Ferreira LF, Reinhard KJ, Araújo A. **Fundamentos da Paleoparasitologia**. Rio de Janeiro: Fundação Oswaldo Cruz, p. 121-39, 2011.
- FONSECA, R. E. et al. High prevalence of enteroparasites in children from Ribeirão Preto, São Paulo, Brazil. **Revista Brasileira de Enfermagem**, v. 70, n. 3, p. 566-571, 2017.
- FRÍAS L.; LELES, D.; ARAÚJO, A. Studies on protozoa in ancient remains - A Review. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, Rio de Janeiro, v. 108, n. 1, p. 1-12, Febr 2011.
- FRY, G. F. Analysis of prehistoric coprolites from Utah. In University of Utah Anthropological Papers, J.D. Jennings and L.S. Sweeney (Eds.). University of Utah Press: Salt Lake City, p. 45, 1977.
- FRY, G. F.; HALL, H. J. Parasitological examination of prehistoric human coprolites from Utah. **Proceeding Utah Academia of Sciences Art and Letteres**. 1969; 46:127-54.
- FRY, G. F.; MOORE, J. G. *Enterobius vermicularis*: 10,000 year old human infection. **Science**, v. 166, p. 1620, 1969.
- FUGASSA, M. H. Checklist of helminths found in Patagonian wild mammals. **Zootaxa**, v. 4012, n. 2, pp. 271–328, 2015.
- FUMDHAM (Fundação Museu do Homem Americano) 2015 Disponível em: <<http://www.fumdam.org.br/> Acesso em 02 de agosto, 2016.
- FUTUYAMA, D. J. Evolution. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 2005, 603p.
- GALE, E. A. A missing link in the hygiene hypothesis? **Diabetologia**, v. 45, p. 588-594. 2002.
- GARDNER, S. L.; CLARY, K. Helminth parasites of Anasazi period coprolites from Bighorn Sheep ruin [42SA1563], Canyonlands National Park, Utah. Manuscript, 1987.

- GERSZTEN, P.C.; GERSZTEN, E.; ALLISON, M.J. Diseases of the skull in pre-Columbian South American mummies. **Neurosurgery**, v. 42, p. 1145-1151, 1998.
- GILBERT, P. Skin problems and parasites in children: parasitic worms. *Profess Care Mother Child*, v. 8, p. 105–106, 1998.
- GONÇALVES, A. Q. et al. New records for helminths of hystricognath rodents from the middle and high Rio Negro microregion, State of Amazonas, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 23, n. 3, p. 716- 726, 2006.
- GONÇALVES, M. L. C; ARAÚJO, A.; FERREIRA, L. F. Human intestinal parasites in the past: new findings and a review. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, n. 1, p. 103-118, 2003.
- GRAHAM, C. F. A device for the diagnosis of *Enterobius* infection. **American Journal of Tropical Medicine**, v. 21, p. 159-161, 1941.
- GROSSMANN, N. V. Relações Parasito-Hospedeiro de Endo e Ectoparasitas em Pequenos Mamíferos em um Cerrado do Brasil Central. Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia do Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília Instituto de Ciências Biológicas, 2015.
- GUIDON, N. et al. Le plus ancien peuplement de l'Amérique: Le Paléolithique du Nordeste Brésilien. **Bulletín de la Société Préhistorique Française**, v. 91, n. 4, p. 246-250, 1994.
- GUIDON, N. et al. Notas sobre a Pré-história do Parque Nacional Serra da Capivara. **FUMDHAMentos**, v. 1, n. 2, p. 106-41, 2002.
- GUIDON, N. O Pleistoceno no Sudeste do Piauí. Anais I, Simpósio Pré-História do Nordeste. **Clio** 4, p. 17-18, 1987.
- HALL, H. J. Diet and disease at Clyde's Cavern, Utah, as determined via paleopathology. Salt Lake City, University of Utah, 1972.
- HALL, H. J. Rehydration and concentration of parasite ova in human coprolites from the Great Basin. University of Utah (mimeo.), 1969.
- HALL, M. C. Studies on oxyuriasis. I. Types of anal swabs and scrapers, with a description of an improved type of swab. **American Journal of Tropical Medicine**, v. 17, p. 445-53, 1937.
- HASEGAWA, H. Methos of collection and indentification of minute nematodes from the fezes of primates, with special apllication to coevolutionary study of

- pinworms. In Huffman MA, Chapman CA (eds.). **Primate Parasite Ecology. The dynamics and Study of Host-Parasite Relationships**, p.29-46, 2009.
- HASEGAWA, H., Y. et al. Is *Enterobius gregorii* Hugot, 1983 (Nematoda: Oxyuridae) a distinct species? **Journal of Parasitology**, v. 84, p. 131–134, 1998.
- HASEGAWA, I. I.; KINJO, T. Human pinworms collected from a chimpanzee, *Pan troglodytes*, in a zoo of Okinawa, Japan. **Journal of Helminthology Society. Wash**, v 63, p. 272–275, 1996.
- HASTORF, C. A; JOHANNESSEN, S. Pre-Hispanic Political Change and the Role of Maize in the Central Andes of Peru. **American Anthropologist**, v. 95, n. 1, p. 115-138, 1993.
- HASWELL-ELKINS, M. R. Epidemiology of *Enterobius vermicularis*. **Parasitology**, v. 95, p. 339-354, 1987.
- HERMANN, B. Parasitologisch-epidemiologische auswertungen mittelalterlicher kloaken. **Zoo Archaeology Mittelalters**, v. 13, p. 131-161, 1985.
- HERRERA, E. J. R. et al. New Species of *Syphacia* (Nematoda: Oxyuridae) From *Calomys laucha* (Rodentia: Cricetidae) in an Agroecosystem of Central Argentina. **Journal of Parasitology**, v. 97, n. 4, p. 676-681. 2011.
- HERRSTROM, P. et al. Allergic disease and the infestation of *Enterobius vermicularis* in Swedish children 4-10 years of age. **Journal of Investigational Allergology & Clinical Immunology**, v. 11, p. 157-160, 2001.
- HOFFSTETTER, R. Origine et dispersion des rongeurs hystriognathes. C. R. **Academie des Science**, Paris (D), v. 274, p. 2867-2870, 1972.
- HOLIDAY, D. M.; GUILLEN, S; RICHARDSON, D. J. Diphyllbothriasis of the Chiribaya culture (700-1476 AD) of southern Peru. **Comparative Parasitology**, v. 70, p. 167-171, 2003.
- HORNE, P. D. A review of the evidence of human endoparasitism in the pre-Columbian New World through the study of coprolites. **Journal of Archaeological Science**, v. 12, p. 299-310, 1985.
- HUANG, S. L.; TSAI, P. F.; YEH, Y. F. Negative association of *Enterobius* infestation with asthma and rhinitis in primary school children in Taipei. **Clinical and Experimental Allergy**, v. 32, p. 1029-1032, 2002.
- HUGOT, J. P. Étude morphologique d'*Helminthoxys urichi* (Oxyurata, Nematoda) parasite de *Dasyprocta aguti* (Caviomorpha, Rodentia). **Bulletin du Muséum**

- National D'Histoire Naturelle**, 4e ser., v. 8, n. 1, p. 133-138, 1986.
- HUGOT, J. P. Les nématodes Syphaciinae parasites de Rongeurs et de Lagomorphes. Taxonomie. Zoogéographie. Evolution. **Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle**, Série A, Zoologie, v. 141, 1–153, 1988.
- HUGOT, J. P. Primates and Their Pinworm Parasites: The Cameron Hypothesis Revisited. **Systematic Biology**, v. 48, n. 3, p. 523–546, 1999.
- HUGOT, J. P. Sur le genre *Wellcomia* (Oxyuridae, Nematoda), parasite de Rongeurs archaïques. **Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle**, 4e ser., 4, section A, nos 1_2, p. 25-48, 1982.
- HUGOT, J. P.; GARDNER, L.; MORAND, S. The Enterobiinae fam. nov. (Nematoda, Oxyurida), parasites of primates and rodents. **International Journal of Parasitology**, v. 26, p. 147–159, 1996.
- HUGOT, J. P.; SUTTON, C. A. Contribution à la connaissance de la faune parasitaire d'Argentine, XV. Etude morphologique de *Heteroxyinema (Cavioxyura) viscaciae* n. sp. (Nematoda, Heteroxynematidae) parasite de *Lagidium viscacia boxi* (Mammalia, Rodentia), **Systematic Parasitology**, v. 13, p. 111–120, 1989.
- HUGOT, J. P., et al. Human enterobiasis in evolution: origin, specificity and transmission. **Parasite**, v. 6, p. 201-208, 1999.
- HUGOT, J. P. et al. Discovery of a 240 million year old nematode parasite egg in a cynodont coprolite sheds light on the early origin of pinworms in vertebrates. **Parasites & Vectors**, v. 7, 486, 2014.
- IBARRA, J. Threadworms: a starting point for family hygiene. **British Journal of Community Nursing**, v. 6, p. 414-420, 2001.
- ICMBio – Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade [Internet]. Ministério do Meio Ambiente. 2017. Acesso: 17 de agosto 2017. Disponível em: <http://www.icmbio.gov.br/>
- IÑIGUEZ, A. M. et al. Analysis of ancient DNA from coprolites: a perspective with random amplified polymorphic DNA-polymerase chain reaction approach. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, n. I, p. 63-65, 2003.
- IÑIGUEZ, A. M. et al. *Enterobius vermicularis*: ancient DNA from North and South American human coprolites **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, n. I, p. 67-69, 2003.

- IÑIGUEZ, A. M. et al. *Enterobius vermicularis*: specific detection by amplification of an internal region of 5S ribosomal RNA intergenic spacer and trans-splicing leader RNA analysis. **Experimental Parasitology**, v. 102, p. 218-22, 2002.
- IÑIGUEZ, A. M. et al. SL1 RNA gene recovery from *Enterobius vermicularis* ancient DNA in Pre-Columbian Human Coprolites. **International Journal of Parasitology**, v. 36, n. 13, p. 1419-1425, 2006.
- Instituto Hórus de Desenvolvimento e Conservação Ambiental (Brasil). Ficha técnica de espécies exóticas invasoras. 2013. Disponível em: <<http://www.institutohorus.org.br>> Acesso em: 01 ago. 2017.
- JAEGER, L. H.; IÑIGUEZ, A. M. Molecular Paleoparasitological Hybridization Approach as Effective Tool for Diagnosing Human Intestinal Parasites from Scarce Archaeological Remains. **PLoS ONE**, v. 9, n. 8, 2014.
- JIMÉNEZ, A. F. et al. Zoonotic and human parasites of inhabitants of Cueva de los Muertos Chiquitos, Rio Zape Valey, Durango, Mexico. **Journal of Parasitology**, v. 98, p. 304-309, 2012.
- KANG, G. et al. Prevalence of intestinal parasites in rural Southern Indians. **Tropical Medicina & International Health**, v. 3, p. 70–75, 1998.
- KLIKS, M. M. Helminths as heirlooms and souvenirs: A review of New World paleoparasitology. **Parasitology Today**, v. 6, p. 93–100, 1990.
- LA SALVIA, E. S. A utilização da área cárstica de São Raimundo Nonato PI pelos grupos pré-históricos que ocuparam a Serra da Capivara [tese]. Universidade Federal de Pernambuco, 2006.
- LACHER JR, T. E. The comparative social behavior of *Kerodon rupestris* and *Galea spixii* and the evolution of behavior in the Caviidae. **Bulletin Carnegie Museum Natural History**, Pittsburgh, v. 17, p. 1-71, 1981.
- LACHER, T. E., Jr. Rates of growth in *Kerodon rupestris* and as assessment of its potencial as a domesticated food source. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 3, n. 9, p. 67–76, 1979.
- LACROIX, M.; SORENSEN, B. Occurrence of *Enterobius vermicularis* in children hospitalized at a central hospital. **Ugeskrift for Laeger**, v. 162, p. 1236–1238, 2000.

- LAVOCAT, R. 1969. La systématique des Rongeurs Hystricomorphes et la dérive des continents. C. r. hebd. **Séances de l'Académie des Sciences**, Paris, sér. D, p. 1496-1497, 1969.
- LEGUÍA, P. G.; CASAS, E. Paleoparasitología. In PG Leguía, e Casas(eds), *Enfermedades Parasitarias y Atlas Parasitológico de Camélidos Sudamericanos*, Editorial de Mar, Lima, Peru, 127-132, 1999.
- LESSA, G.; GONÇALVES, P. R.; PESSOA, L. M. Variação geográfica em caracteres cranianos quantitativos de *Kerodon rupestris* (Wied, 1820) (Rodentia, Caviidae). **Arquivos do Museu Nacional**, v. 63, n. 1, p. 75–88, 2005.
- LEVINE, N. D. Nematode parasites of domestic animals and of man. 2nd ed. Minneapolis: Burgess Publishing Co. 600 pp, 1980
- LIMA, M. C. et al. Aspectos macroscópicos da próstata de mocó (*Kerodon rupestris* Wied Neuwied, 1820). **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, Belo Horizonte, v. 26, n.2, p. 85-88, abr.-jun. 2002.
- LIMA, V. S. et al. Chagas disease by *Trypanosoma cruzi* lineage I in a hunter-gatherer ancient population in Brazil. **Emerging Infectious Diseases**, v. 14, p. 1001-1002, 2008.
- LIU, L. X. et al. Eosinophilic colite associated with larvae of pinworm *Enterobius vermicularis*. **Lancet**, v. 346, p. 410-412, 1995.
- LOHIYA, G. S. et al. Epidemiology and control of enterobiasis in a developmental center. **West Journal Medicine** May, v. 172, n. 5, p. 305–308, 2000.
- LUTZ, A. O *Schistosomum mansoni* e a schistosomatose segundo observações feitas no Brasil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 11, p. 121-55, 1919.
- MARES, M. A.; STREILEIN, K. E.; LA ROSA, M. P. Nonsynchronous molting in three genera of tropical rodents from the Brazilian Caatinga (*Thrichomys*, *Galea* e *Kerodon*). **Journal of Mammalogy**, Provo, v.63, n.3, p. 484-488, 1982.
- MARTIN, G. **Pré-história do Nordeste do Brasil**. 4ed. Recife: Editora Universitária UFPE, 2008.
- MARTINSON, E. Assessing the Etiology of Cribriform Orbitalia and Porotic Hyperostosis: A Case Study of the Chiribaya of the Osmore Drainage, Peru, PhD Thesis, University of New Mexico, Albuquerque, 2012.
- MARTINSON, E., K. J. et al. Pathoecology of Chiribaya parasitism. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, p. 195–205, 2003.

- MATTIA, A. R. Perinatal mass e recurrent cellulites due to *Enterobius vermicularis*. **The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene**, v. 47, p. 811-815, 1992.
- MELO PPD. A transição do Pleistoceno ao Holoceno no Parque Nacional Serra da Capivara - Piauí - Brasil: uma contribuição ao estudo sobre a antiguidade da presença humana no sudeste do Piauí. 2007, Universidade Federal de Pernambuco: Recife. p. 376.
- MENDES, B. V. Biodiversidade e desenvolvimento sustentável do Semiárido. Fortaleza: **SEMACE**, 108 p., 1997.
- MENDEZ-QUIROS, P.; SILVA-PINTO, V. (eds). Poblados maiceros y arquitectura funeraria en el valle de Lluta (1200-1600 d.C), Iquique-Leipzig, 2015.
- MIÑO, M. H. et al. Diversity of the helminth community of the Pampean grassland mouse (*Akodon azarae*) on poultry farms in central Argentina. **Journal of Helminthology**, v. 86, p. 46– 53, 2012.
- MONTENEGRO, A. et al. Parasites, paleoclimate and the peopling of the Americas: Using the hookworm to time the Clovis migration. **Current Anthropology**, v. 47, p. 193-200, 2006.
- MOOJEN, J. Os roedores do Brasil, Ministério da Educação e Saúde/Instituto Nacional do Livro/**Biblioteca Científica Brasileira**, Rio de Janeiro, 214 pp., 1952.
- NAKANO, T. et al. Mitochondrial cytochrome c oxidase subunit 1 gene and nuclear rDNA regions of *Enterobius vermicularis* parasitic in captive chimpanzees with special reference to its relationship with pinworms in humans. **Parasitology Research**, v. 11, p. 51–57, 2006.
- NASCIMENTO, A. A. et al. Helminths parasitos de *Hydrochaeris hydrochaeris hydrochaeris* (Linnaeus, 1766) no estado do Mato Grosso do Sul, Brasil. In: Seminário Brasileiro de Parasitologia Veterinária, São Paulo. **Anais da Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, v. 1, n. 0, p. 3, 1991.
- NAVONE, G. T. et al. Arthropods and helminths assemblage in sigmodontine rodents from wetlands of the Río de la Plata, Argentina. **Mastozoología Neotropical**, v. 16, p. 121–133, 2009.
- NEZAMABADI, A. et al. Paleoparasitological analysis of samples from the Chehrabad salt mine (Northwestern Iran) M. **International Journal of Paleopathology**, v. 3, p. 229–233, 2013.

- NOGUEIRA FILHO, S. L. G.; NOGUEIRA CUNHA, S. S. Criação Comercial de Animais Silvestres: Produção e Comercialização da Carne e de Subprodutos na Região Sudeste do Brasil. **Revista Econômica do Nordeste**. Revista Econômica do Nordeste, v. 31, n. 2, p. 188–195, 2000.
- NORONHA, D. et al. *Echinopardalis* sp. (acanthocephala, oligacanthorhynchidae) eggs in felid coprolites dated from 9,000 years before present, found in the Brazilian northeast. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 89, n. 1, p. 119-120, 1994.
- NOZAIS, J. P. The origin and dispersion of human parasitic diseases in the Old World (Africa, Europe and Madagascar). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, suppl. 1, p. 13-19, 2003.
- NUÑEZ, F. A.; HERNÁNDEZ, M.; FINLAY, C. M. A longitudinal study of enterobiasis in three days case centers of Havana City. **Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo**, v. 38, n. 2, p. 129-132, 1996.
- OGUNSEITAN, O. Microbial Diversity: Form and Function in Prokaryotes. Oxford: Blackwell Publishing, 2005.
- OLIVEIRA, G. B. et al. Origem e distribuição do nervo femoral do mocó, *Kerodon rupestris* (Cavidae). **Pesquisa Veterinária Brasileira**, v. 31, supl. 1, p. 84-88, 2011.
- OLIVEIRA, J. A. Diversidade de mamíferos e o estabelecimento de áreas prioritárias para a conservação do bioma Caatinga. Museu Nacional do Rio de Janeiro, p. 263-282, 2003.
- OLIVEIRA, J. A.; BONVICINO, C. R. Mamíferos do Brasil. In: **Mamíferos do Brasil**. Londrina: v. 31, p. 231–276. 2006.
- PAKNAZHAD N. et al. Paleoparasitological evidence of pinworm (*Enterobius vermicularis*) infection in a female adolescent residing in ancient Tehran (Iran) 7000 years ago. **Parasites & Vectors**, p. 9:33, 2016.
- PARENTI, F. Le gisement préhistorique du pléistocène supérieur de Pedra Furada (Piauí, Brésil), in docum. Lab. Géol. Lyon, n. 125, p. 303-313, 1993.
- PATRUCCO, R.; TELLO, R.; BONAVIA, D. Parasitological studies of coprolites of pre-Hispanic Peruvian populations. **Current Anthropology**, v. 24, p. 145-63, 1983.
- PESSIS, A. M. et al. Plano de Manejo Parque Nacional Serra da Capivara. Brasília: Ministério do Meio Ambiente e dos Recursos Hídricos e Fundação Museu do Homem Americano, 1996.

- PESSIS, A. M. Imagens da Pré-História: Parque Nacional Serra da Capivara. **FUMDHAM**, v. 307, 2003.
- PETTER, A. J.; QUENTIN, J. C. Oxyurida, in: R.C. Anderson, A.G. Chabaud, S. Willmott (Eds.), Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates, Archival Volume, **CAB International**, Wallingford, UK, p. 218–247, 2009.
- PINTO, P. M. et al. Helminth fauna of the Golden hamster *Mesocricetus auratus* in Brazil. **Contemporary Topics in Laboratory Animal Sciences**, v. 40, p. 21-26, 2001.
- PINTO, R. M. et al. Worm burdens in outbred and inbred laboratory rats with morphometric data on *Syphacia muris* (Yamaguti, 1935) Yamaguti, 1941 (Nematoda, Oxyuridae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 96, n. 1, p.133–136, 2001.
- PINTO, R. M. First natural helminth infection in the Mongolian gerbil *Meriones unguiculatus* (Rodentia, Muridae), parasitized with *Dentostomella translucida* (Nematoda, Heteroxyematidae) in the neotropical reigon. **Brazilian Journal of Biology**, v. 63, p. 173-175, 2003.
- PINTO, R. M. Worm burdens in outbred and inbred laboratory rats with morphometric data on *Syphacia muris* (Yamaguti, 1935) Yamaguti, 1941 (Nematoda, Oxyuroidea). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 96, p. 133-136, 2001.
- PINTO, R. M.; GOMES, D.C. Contribuição ao conhecimento da fauna helmintológica da região Amazônica, Nematódeos. **Atas da Sociedade Biológica do Rio de Janeiro**, v. 21, p. 65-74, 1980.
- POULIN, R. Evolution of Parasite Life History Traits: Myths and Reality. **Parasitology Today**, v. 11, n. 9, p. 342-5, 1995.
- POULIN, R. Evolutionary Ecology of Parasites. Princeton, Woodstock: Princeton University Press, 2007.
- POULIN, R; MORAND, S. The diversity of parasites. **Quarterly Review of Biology**, v. 75, p. 277-293, 2000.
- QUENTIN J. C. Les Oxyurinae de Rongeurs. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, 3e serie, n 167, 1973.
- QUENTIN, J. C. Description de *Syphacia (Syphacia) alata* n. sp. oxyure parasite du rongeur Cricetidae *Zygodontomys lasiurus* (Lund 1839). **Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle**, v. 2, n. 4, p. 807–813, 1968.

- QUENTIN, J. C. Etude de nématodes *Syphacia* parasites de Rongeurs Cricetidae sudaméricains et de leurs corrélations biogéographiques avec certaines espèces néartiques, **Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle**, 2 série, v. 4, p. 909-925, 1969.
- QUENTIN, J. C. Morphologie comparée des structures céphaliques et génitales des Oxyures du genre *Syphacia*. **Annales de Parasitologies Humaine et Comparée**, v. 46, p. 15–60, 1971.
- REINHARD, K. J.; BRYANT, V. M. Pathoecology and the Future of Coprolite Studies in Bioarchaeology, in: Reanalysis and Reinterpretation in Southwestern Bioarchaeology (A. W. M. Stodder, ed.), Arizona State University Press, Tempe, in press, 2007.
- REINHARD, K. J. Archaeoparasitology in North America. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 82, n. 2, p. 145-63, 1990.
- REINHARD, K. J. Pathoecology of two Ancestral Pueblo Villages. In Case Studies in Environmental Archaeology, 2nd ed. Edited by E. J. Reitz, C. M. Scarry, S. J. Sudder. **Springer**, New York, in press, 2008.
- REINHARD, K. J. The cultural ecology of prehistoric parasitism on the Colorado Plateau as evidenced by coprology. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 77, pp. 355-366, 1988.
- REINHARD, K. J. The impact of diet, and parasitism on anemia in the prehistoric west. In Stuart-McAdam, P., Kent, S. (eds.) Diet, Demography and Disease: Changing Perspectives of Anemia. New York, USA. Aldine de Gruyter, p 219-258, 1992.
- REINHARD, K. J.; ARAPUJO, A.; MORROW, J. J. Temporal and Spatial Distribution of *Enterobius vermicularis* (Nematoda: Oxyuridae) in the Prehistoric Americas. **Korean Journal of Parasitology**, v. 54, n. 5, p. 591-603, 2016.
- REINHARD, K. J.; BUIKSTRA, J. Louse Infestation of the Chiribaya Culture, Southern Peru: Variation in Prevalence by Age and Sex. **Memorias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, p. 173-179, 2003.
- REINHARD, K.J. et al. Food, parasites, and epidemiological transitions: A broad perspective. **International Journal of Paleopathology**, v. 3, n. 3, p. 150-157, 2013.
- REINHARD, K.J., BYRANT, Jr. V.M., VINTON, S.D., 2007. Reinterpreting the Pollen data from dos Cabezas. **International Journal of Osteoarchaeology**. 38, 1–11.

- REINHARD, K.J., URBAN, O. Diagnosing ancient diphilobothriasis from Chinchorro mummies. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, suppl. 1, p. 191-193, 2003.
- REWAIDA, A. G. *Syphacia obvelata* (Nematode, Oxyuridae) infecting laboratory mice *Mus musculus* (Rodentia, Muridae): phylogeny and host-parasite relationship. **Parasitology Research**, 2015.
- REY, L. Parasitologia. 4 ed., Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2008
- RIBEIRO, S. M. B.; AMATO, S. B. Estratégia de infecção de *Protozoophaga obesa* (Diesing, 1851) Travassos, 1923 (Oxyuroidea, Oxyuridae). **Arquivo do Instituto de Biologia**, v. 70, n. 2, p. 131-133, 2003.
- ROBERTS, L. S.; JANOVY, J. J. **Foundations of parasitology**. New York: McGraw-Hill Professional Publishing; 2009.
- ROBLES, M. D. R.; NAVONE, G. T. Redescription of *Syphacia venteli* Travassos 3179 1937 (Nematoda: Oxyuridae) from *Nectomys squamipes* in Argentina and Brazil and description 3180 of a new species of *Syphacia* from *Melanomys caliginosus* in Colombia. **Parasitology Research**, v. 106, n. 5, p. 1117–1126, 2010.
- ROBLES, M. R.; NAVONE, G. T. A new species of *Syphacia* (Nematoda: Oxyuridae) from *Akodon azarae* (Rodentia: Cricetidae) in Argentina. **Journal of Parasitology**, v. 93, p. 383–39, 2007.
- RUFFER, M. A. Remarks on the histology and pathological anatomy of Egyptian mummies. **Cairo Scient Journal.**, v. 4, n. 40, p. 1-5, 1910.
- RUSSELL, L. J. The pinworm, *Enterobius vermicularis*. *Prim Care*, v. 18, p. 13-25, 1991.
- SAGUA, H. et al. New cases of *Diphyllobothrium pacificum* (Nybelin, 1931) Margolis, 1956 human infection in North of Chile, probably related with *El Niño* phenomenon, 1975-2000. **Boletim Chileno de Parasitologia**, v. 56, p. 22-25, 2001.
- SALDANHA, B. M. Diversidade de helmintos intestinais em mocós *Kerodon rupestris* (Wied-Neuwied, 1820) do Parque Nacional Serra da Capivara, Piauí: Uma Síntese em 30 Anos de Informação. Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Microbiologia e Parasitologia Aplicadas da Universidade Federal Fluminense, 2016.

- SALLES, L. O. et al. Fauna de mamíferos do quaternário de Serra da Mesa. Publ 1124 **Avulsas do Museu Nacional**. v. 78, n. 1-15, 1999.
- SAMUELS R. Parasitological study of long dried fecal samples. *Amer Antiq.* 1965; 31: 175–179.
- SANTORO, C. et al. Catastro de sitios arqueológicos del Valle de Lluta. Informe Final Projeto FONDECYT 1970597. Manuscrito na Biblioteca do CONICYT, Santiago, 2000.
- SANTORO, C. Late prehistoric regional interaction and social change in a coastal valley of Northern Chile, PhD Thesis, Department of Anthropology, University of Pittsburgh, 1995.
- SANTORO, C., DORSEY-VINTON, S., REINHARD, K. J. Inka expansion and parasitism in the Lluta valley: Preliminary data. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, suppl. I, p. 161-163, 2003.
- SANTOS, V. M. et al. Granulomatous nodule with *Enterobius vermicularis* in epiploon simulating metastasis of ovarian cancer. **Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical**, v. 35, p. 191-193, 2002.
- SARDELLA, N. H; FUGASSA, M. H. Paleoparasitological Finding of Eggs of Nematodes in Rodent Coprolites Dated at the Early Holocene From the Archaeological Site Cerro Casa de Piedra 7, Santa Cruz, Argentina. **Journal of Parasitology**, v. 97, n. 6, p. 1184–1187, 2011.
- SATTERLEE, D. The Impact of a 14th Century El Niño Flood on an Indigenous Population Near Ilo, Peru, PhD Thesis, University of Florida, Gainesville. 1993.
- SAWYER, D.R. et al. A study of torus palatinus and torus mandibularis in pre-Columbian Peruvians. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 50, p. 525–526, 1979.
- SHIN, D. H. et al. *Enterobius vermicularis* eggs discovered in coprolites from a medieval Korean mummy. **Korean Journal of Parasitology**, v. 49, p. 323-326, 2011.
- SIANTO, L., TEIXEIRA-SANTOS, I., CHAME, M., CHAVES, S. M., SOUZA, S. M., FERREIRA, L. F., et al. Eating lizards: a millenary habit evidenced by Paleoparasitology. **BMC Research Notes**. v. 5, p. 586, 2012.

- SIANTO, L. et al. Helminths in feline coprolites up to 9000 years in the Brazilian Northeast. **Parasitology International**, v. 63, p. 851–857, 2014.
- SIANTO, L. et al. Animal Helminths in Human Archaeological Remains: A Review of Zoonoses in the Past. **Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo**, v. 51, n. 3, p. 119-130, 2009.
- SIMÕES, R. et al. Variation in the helminth community structure of *Thrichomys pachyurus* (Rodentia, Echymiidae) in two sub-regions of the Brazilian Pantanal: the effects of land use and seasonality. **Journal of Helminthology**, v. 84, p. 266-275, 2010.
- SIMÕES, R. O. et al. Survey of helminths in small mammals along the aqueduct of the São Francisco river in the Caatinga Biome. **Oecologia Australis**, v. 21, n. 1, p. 88-92, 2017.
- SIMÕES, R.; SOUZA, J. G. R.; MALDONADO, Jr. A. Variation in the helminth community structure of three sympatric sigmondontine rodents from the coastal Atlantic Forest of Rio de Janeiro, Brazil. **Journal of Helminthology**, v. 85, p. 171-178, 2011.
- SINKOC, A. L.; BRUM, J. G. W.; MULLER G. Gastrointestinal Helminths of Capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*, Linnaeus, 1766) in Cattle Breeding Farm in the Area of the Ecological Reserve of Taim, Rio Grande. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 52, n. 2, p. 327-333, 2009.
- SIRIVICHAYAKU, L. C. et al. Prevalence of enterobiasis and its incidence after blanket chemotherapy in a male orphanage. **Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health**, v. 31, n. 1, p. 144-146, 2000.
- SKRJABIN, K. I.; SHIKHOBALOVA, N. P.; LAGADOVSKAYA, E. A. Oxyurata of Animals and Man, part. Two, Essential and Nematodology, ed. by K. K. Skrjabin. Vol. X. Translated from Russian, Israel Program for Scientific Translations, 1974.
- SORCI, G.; MORAND, S.; HUGOT, J. P. Host-parasite coevolution: comparative evidence for covariation of life history traits in primates and oxyurid parasites. **Proceedings of the Royal Society London**, v. 264, p. 285-259, 1997.
- SOUZA, M. V. et al. *Syphacia* sp. (Nematoda: Oxyuridae) in coprolites of *Kerodon rupestris* Wied, 1820 (Rodentia: Caviidae) from 5,300 years BP in northeastern Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 107, n. 4, p. 539-542, 2012.

- SOUZA, M. V. Parasitos em coprólitos do Parque Nacional da Serra das Confusões, Piauí, Brasil. [Dissertação]. Escola Nacional de Saúde Pública Sérgio Arouca, Fundação Oswaldo Cruz, pp. 104, 2013.
- SOUZA, V. F.; LUCCA, G.; ANIBAL, F. F. Mapeamento Epidemiológico das Parasitoses Intestinais em seis bairros do Município de Araraquara/SP. **Revista Uniara**, n. 19, 2006.
- STOOL, N. R. This wormy world. *Journal of Parasitology*, v. 85, p. 392-396, 1999.
- SUN, T. et al. *Enterobius* Egg Granuloma of the Vulva and Peritoneum: Review of the Literature. **The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene**, v. 45, Issue 2, 1991.
- SUN, T., et al. *Enterobius* egg granuloma of the vulva and peritoneum: Review of the literature. **American Journal of Tropical Medicine and Hygiene**. v. 45, p. 249–253, 1991.
- SUNG, J. F. et al. Pinworm control and risk factors of pinworm infection among primary-school children in Taiwan. **American Journal of Tropical Medicine and Hygiene**, v. 65, p. 558-562, 2001.
- SURMONT, I.; LIU, L. X. Enterites, Eosinophilia, and *Enterobius vermicularis*. **Lancet**, v. 346, p. 1167, 1995.
- SUTTER, R. Dental Variation and biocultural affinities among prehistoric populations from the coastal valley of Moquegua, Peru and Azapa, Chile. Tesis doctoral. University of Missouri–Columbia, Missouri, 1996.
- SUTTON, C. A. Catalogo preliminar de los helmintos parasitos de roedores neotropicales. Comision de Investigaciones Cientificas, Provincia de Buenos Aires, La Plata, Monografia, v. 12, 124 pp, 1991.
- SUTTON, C. A. Contribución al conocimiento de la fauna parasitológica Argentina V. Un nuevo nematode (Oxyuroidea) en el roedor *Oryzomys (Oligoryzomys)* sp. **Neotrópica**, v. 71, p. 41–46, 1978.
- SUTTON, C. A.; HUGOT, J. P. First record of *Helminthoxys gigantea* (Quentin, Courtin et Fontecilla, 1975) (Nematoda: Oxyurida) in Argentina. **Research and Reviews in Parasitology**, v. 53, n. 3-4, p. 141-142, 1993.
- SUTTON, C. A.; HUGOT, J. P. Contribution a la connaissance de la faune parasitaire d'Argentine. XVIII. Etude morphologique de *Wellcomia dolichotis* n. sp.

- (Oxyuridae, Nematoda), parasite de *Dolichotis patagonum*. **Systematic Parasitology**, v. 10, p. 85–93, 1987.
- SZIDAT, L. Über die Erhaltungsfähigkeit von Helmintheneiern in Vor- und Frühgeschichtlichen Moorleichen Z Parasitenkd, v. 13, p. 265-74, 1944.
- TANDAN, T. et al. Pelvic inflammatory disease associated with *Enterobius vermicularis*. **Archives of Disease in Childhood**, v. 86, p. 439-440, 2002.
- TAROUCO, M. R. R. et al. *Passalurus ambiguus* (Rudolphi, 1819) nematoda, oxyuridae em coelhos (*Oryctolagus cuniculus*) no Rio Grande do Sul. **Arquivo Brasileiro De Medicina Veterinaria e Zootecnia**, v. 35, n. 6, p. 921-923, 1983.
- TEIXEIRA DE FREITAS, J. F.; LINS DE ALMEIDA, J. Segunda contribuição ao conhecimento da fauna helminthológica da Argentina: *Heteroxynema wernecki* n. sp. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, 21(2): 185-193, 1936.
- TEIXEIRA-SANTOS, I. Resíduos alimentares, infecções parasitárias e evidência do uso de plantas medicinais em grupos pré-históricos das Américas [Dissertação]. Escola Nacional de Saúde Pública Sérgio Arouca, 2010.
- TRAVASSOS, L. Contribuição ao conhecimento da Phylogynia dos Oxyuridae (Nematoda). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 32, p. 607–613, 1937..
- TRUPPEL J. H. Avaliação do parasitismo em capivaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*) e sua atuação como hospedeiro intermediário de *Neospora caninum* e *Toxoplasma gondii*. Dissertação, Universidade Federal do Paraná, 2009.
- VALLS, M. P. Similaridades e diferenças indicativas de identidade e evolução cultural no estilo Serra Branca de pinturas rupestres do Parque. Universidade Federal de Pernambuco: Recife. p. 278, 2007.
- VAZ, Z.; PEREIRA, C. On a new Oxyurid worm parasite of *Mus rattus*. **Folia Clinical Biology**, v. 6: p. 16-18, 1934.
- VICENTE, M. F. Distribución de la Entereoparasitosis en el Altiplano Peruano: Estudio en 6 comunidades rurales del departamento de Puno, Perú. **Revista Gastroenterologia del Perú**, v. 22, n. 4, 2002.
- VILLARREAL, O.; VILLARREAL, J. J.; DOMINGO, J. A. Progressive eosinophilia e elevated IgE in enterobiasis. **Allergy**, v. 54, p. 643-650, 1999.
- VINTON, S. D. Dietary analysis of coprolites from the Lluta Valley in Arica, Chile. M.A. thesis. Lincoln, University of Nebraska-Lincoln, Lincoln. 212 p, 1997.

- WEAVER, H. J.; MONKS, A.; GARDNER, S. L. Phylogeny and biogeography of species of *Syphacia* Seurat, 1916 (Nematoda: Oxyurida: Oxyuridae) from the Australian Bioregion. **Australian Journal of Zoology**, v. 64, n. 2, p. 81-90, 2016.
- WEI, O. Internal organs of a 2100 year-old female corpse. **Lancet**, v. 2, n. 1, p. 198, 1973.
- WILLIAMS, A. et al. The impact of ENSO in the Atacama Desert and Australian arid zone: exploratory time-series analysis of archaeological records. **Chungara, Revista de Antropología Chilena**, v. 40, p. 245-259, 2008.
- WILLIG, M. R.; LACHER Jr, T. E. Food Selection of a Tropical Mammalian Folivore in Relation to Leaf-Nutrient Content Author(s): Source: **Journal of Mammalogy**, v. 72, n. 2, pp. 314-321, 1991.
- WYSS, A. R. et al. South America's earliest rodent and recognition of a new interval of mamalian evolution. **Nature**, v. 365, p. 433-437, 1993.
- YAMAGUTI, S. *Systema helminthum*. New York: Interscience Publishers, 1963.
- YAMASHITA, J.; KONNO, S. On *Enterobius vermicularis* microbulbus subsp. nov. from a chimpanzee. **Japanese Journal of Veterinary Research**, v. 5, p. 83-85, 1957.
- ZELMER, D. A. An evolutionary definition of parasitism. **International Journal of Parasitology**, v. 28, p. 532-533, 1998.
- ZIMMERMAN, M. R.; MORILLA, R. E. Enterobiasis in pre-Columbian America. **Paleopathology News**, 42:48, 1983.

ANEXO A: ARTIGO PUBLICADO EM CO-AUTORIA

“REVIEW OF THE RODENT PALEOPARASITOLOGICAL KNOWLEDGE FROM SOUTH AMERICA”



Contents lists available at [ScienceDirect](#)

Quaternary International



Review of the rodent paleoparasitological knowledge from South America

María Ornela Beltrame ^{a, *}, Mônica Vieira de Souza ^b, Adauto Araújo ^b,
Norma Haydeé Sardella ^a

^a Laboratorio de Paleoparasitología y Arqueología Contextual, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Buenos Aires, Argentina

^b Laboratório de Paleoparasitologia, Escola Nacional de Saúde Pública Sérgio Arouca-Fiocruz, Rua Leopoldo Bulhões 1480, 21041-210, Rio de Janeiro, RJ, Brazil

article info

Article history:

Available online xxx

Keywords:

Rodents
Paleoparasitology South
America

abstract

Rodents (Mammalia, Rodentia) are a key mammalian group with a worldwide distribution. The relevance of rodents as hosts in parasitic life-cycles, also in those of zoonotic impact, has been fully recognized. Parasites have been found in ancient remains throughout the world. Paleoparasitology is the study of ancient parasites recovered from archaeological and paleontological sites and materials. This paper re- views the major research activities carried out in rodent paleoparasitology from South America, aiming to integrate data and generate prospects in this field of research. The presence of rodent parasites in ancient times can provide useful and valuable information, as rodent paleoparasitological data can be used from diverse point of views. Anthropologists, biologists, archaeologists, and paleontologists can use this data to reconstruct ancient events based on the parasite life cycles and on the biological re- quirements to maintain the transmission from host to host. Rodent paleoparasitology may provide a picture of the biodiversity of parasites in ancient times. Although rodent remains are generally present in ancient times, their recovery from archaeological and paleontological contexts is still exceptional.

© 2014 Elsevier Ltd and INQUA. All rights reserved.

1. Introduction transmit viral, bacterial and protozoan parasites to humans and animals (Soliman et al., 2001). In addition, they can harbour many

Rodents (Mammalia, Rodentia) are a key mammalian group with a different protozoan and helminthic endoparasites (Morand et al., 2006). worldwide distribution, over 42% of all mammal species (Carleton and Parasites have been found in ancient remains throughout the world Musser, 2005). Their success is due to their small size, the short (Reinhard, 1990; Bouchet et al., 2003; Gonçalves Carvalho et al., 2003; pregnancy and the ability to gnaw and to eat a wide va- riety of foods Araújo et al., 2011). Paleoparasitology is the study of ancient parasites (Wilson and Reeder, 2005). Rodents are important in many ecosystems recovered from archaeological and paleontolog- ical sites and materials because they reproduce rapidly, and can function as food source for (Ferreira et al., 1979; Gonçalves Carvalho et al., 2003). It aims to predators, as dispersors of seeds and as vectors of diseases. Some provide additional information on para- sites themselves (origin, history, evolution), on human and animal populations (paleopathology, geographical indicators (i.e. Legendre et al., 2005; Hernández sanitary conditions, lifestyles), and also on relationships among hosts, Fernández, 2006; Smith, 2012).

The relevance of rodents as hosts in parasitic life-cycles, also in those of Le Bailly and Bouchet, 2010, 2013). zoonotic impact, has been fully recognized (Miyazaki, 1991; Perkins et At the end of the 1980s, paleoparasitology added rodents as important al., 2005; Morand et al., 2006). Their role as res- ervoirs of zoonoses material to be studied. The first research started on coprolites of the has long been known. Rodents are hosts to a number of ectoparasites Brazilian endemic rodent *Kerodon rupestris* (Rodentia, Caviidae). Eggs and larvae of *Strongyloides ferreirai* and eggs of *Trichuris* sp. such as lice, mites, and ticks, and can (roundworms, nematodes) were found in samples collected from archaeological layers dated from 8000 to 2000 BP from Brazil (Araújo et al., 1989). This paper reviews the

* Corresponding author.

E-mail addresses: beltrame@criba.edu.ar, ornelabeltrame@hotmail.com (M.O. Beltrame).

<http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2014.09.006>

1040-6182/© 2014 Elsevier Ltd and INQUA. All rights reserved.

major research activities carried out in rodent paleoparasitology from South America, aiming to integrate data and generate prospects in this field of research.

2. Sources and techniques used in ancient rodent parasitic studies

In some paleontological and archaeological sites from South America, coprolites are the most common source of paleoparasitological data. In southern Patagonia and Northeastern Brazil, coprolites are generally found by archaeologists and paleontologists dispersed in layers from rock-shelters and caves.

The study of coprolites presents some difficulties. When coprolites are collected from mummified bodies, their origin is clear. Commonly, coprolites are found free in sediment layers of archaeological and paleontological sites. The identification of the biological origin of the coprolites is mainly based on the knowledge of the feces of the local fauna and on morphometric characteristics associated with macro and microscopic examination (Chame, 2003). In the 2000s, the study of raptor pellets and sediments opened up the possibility of new ancient rodent parasite sources of evidence (Fugassa, 2006a; Fugassa et al., 2007). Raptor pellets collected from archaeological sites are considered as good rodent material for parasitic studies (Beltrame et al., 2011).

Mummified bodies are rarely found in Brazilian and Argentinian archaeological sites. However, human and other animal mummies were recovered from archaeological sites from Perú. This allowed ectoparasite studies in rodent paleoparasitological data. The examination of mummies of the Guinea pig *Cavia porcellus* (Rodentia:

Caviidae) from Perú enabled the recognition of mites, fleas, and lice from ancient samples (Dittmar, 2000).

Rodent organic remains are examined by parasitological regular techniques after rehydration using a trissodium phosphate aqueous solution 0.5% (Na_3PO_4) for 72 h (Callen and Cameron, 1960). Next, spontaneous sedimentation is recommended (Lutz, 1919; Araújo et al., 1998).

Technical improvements in Polymerase Chain Reaction (PCR) analysis added the possibility of studies with ancient DNA. Mitton (2012) achieved molecular detection of *Trichuris* spp. from samples of rodent coprolites from an archaeological site from Argentina from one egg. This technique has been also used with different tissues, offering a great spectrum of research for infectious diseases from archaeological samples. Bastos et al. (1996) used PCR to study the kinetoplast DNA (kDNA) of Chagas disease, *Trypanosoma cruzi*, from experimentally desiccated mouse tissue (heart, skeletal, muscle, spleen, and pancreas). The preliminary data suggest the application of this technique to detect *T. cruzi* in archaeological rodent material. On the other hand, the protozoan causative of toxoplasmosis (*Toxoplasma*) has not yet been detected in ancient remains, although successful recovery of its DNA has been accomplished from desiccated mouse tissues (Terra et al., 2004). The application of PCR to rodent paleoparasitological toxoplasmosis and Chagas disease research is a promising option.

3. Studies of ancient rodent parasites from South America

Records of ecto and endoparasites recovered from rodents from archaeological and paleontological sites of South America have been published chronologically (Table 1).

Table 1
Summary of South America rodent paleoparasitological findings.

Locality	Date (yr B.P.)	Sample	Host	Parasites	Measurements (mm)	References
Piauí, Brazil	8000±2000	Coprolites	<i>Kerodon rupestris</i>	<i>Strongyloides ferreirai</i> <i>Trichuris</i> sp.	61.96 × 31.65 (N ¼ 10)	Araújo et al. (1989) Ferreira et al. (1991)
Pedra Furada, Brazil	30,000±8450	Coprolites	<i>K. rupestris</i>	<i>Trichuris</i>	60±65 × 30±33	Araújo et al.
Sitio do Meio, Piauí, Brazil	9000 yr	Coprolites	<i>K. rupestris</i>	<i>Trichuris</i> sp.	59±66 × 33 (N ¼ 20)	(1993)
El Yaral, Moquegua Valley, Perú	Chiribaya Culture	Mummies	<i>Cavia porcellus</i> (guinea pigs)	<i>Trimenopon hispidum</i> , <i>Gliricola porcelli</i> , <i>Ornithonyssus</i> spp., <i>Pulex simulans</i>		Dittmar (2000)
Orejas de Burro 1, Santa Cruz, Argentina	3720±3978 coprolites	Rodent	Unidentified Barberena (2006)	<i>Eimeria macusaniensis</i>		Fugassa and
Alero Mazquiarán, Chubut, Argentina	s. XIX and sediments	Coprolites	Unidentified <i>Trichuris</i> sp.	Anoplocephalid <i>Capillaria</i> sp.	55±60 × 57.5±61.25 (N ¼ 4) 66.25 × 52.5 53 × 35 65 × 35	Fugassa (2006b)
Cerro Casa de Piedra, Santa Cruz, Argentina	6540 ± 110	Raptor pellet	Unidentified	<i>Capillaria</i> sp.	37.5±42.5 × 63.75±68.75	Fugassa et al. (2007)
Cerro Casa de Piedra 7, Santa Cruz, Argentina	7920 ± 130	Coprolites	<i>Ctenomys</i> sp.	<i>Trichuris</i> sp.	60±67.5 × 30±37.5	Sardella and Fugassa (2009a)
Alero Mazquiarán, Chubut, Argentina	212 ± 35	Coprolites	Unidentified	<i>Monoecocestus</i> sp., <i>Pterygodermatites</i> sp., <i>Trichosomoides</i> sp.	60±62.5 × 37.5±40 50±62.5 × 50±62.5 (N ¼ 30) 65±75 × 45±52.5 (N ¼ 13) 62.5 × 62.5 (N ¼ 5)	Sardella and Fugassa (2009b)
Alero Destacamento Guardaparque, Santa Cruz, Argentina	6700 ± 70±3440 ± 70	Coprolites		<i>Trichuris</i> sp., <i>Calodium</i> sp., <i>Eucoleus</i> sp., <i>Echinocoleus</i> sp., <i>Monoecocestus</i> sp.	57.5±70 × 30±35 57.5±70 × 33.75±47.5 50±55 × 22.5±35 (N ¼ 85) 65 × 31.5 (N ¼ 1) 48.75±70 × 47.5±70	Sardella et al. (2010)
Cerro Casa de Piedra, Santa Cruz, Argentina	2740 ± 100±3.990 ± 80	Raptor pellets	<i>Abrathrix</i> sp. and <i>Eumomys chinchilloides</i>	<i>Calodium</i> sp., <i>Trichuris</i> sp., taeniid	39.8 ± 2.2 × 67.2 ± 3.8 (N ¼ 60) 60 × 35 (N ¼ 1) 37.5 × 33.5 (N ¼ 1)	Beltrame et al. (2011)
CCP 7	10,620 ± 40±9390 ± 40	Coprolites Caviomorpha Coprolites	Species of <i>Lagidium viscacia</i>	<i>Heteroxytnema</i> sp., <i>Trichuris</i> sp.	87.5±107.5 × 45±62.5 (N ¼ 30) 67.5±77.5 × 40±45 (N ¼ 96)	Sardella and Fugassa (2011)

Table 1 (continued)

Locality	Date (yr B.P.)	Sample	Host	Parasites	Measurements (mm)	References
Cueva Huenul 1, Neuquén, Argentina	13,844 ± 75e1416 ± 37			<i>Heteroxytnema viscaciae</i> <i>Viscachataenia quadrata</i> (N¼ 90) <i>Monoecocestus</i> sp.	133.39 ± 4.10 × 62.75 ± 4.48 (N¼ 13) 82.69 ± 5.44 × 91.73 ± 8.74 (N¼ 13) 59.15 ± 1.3 × 56.7 ± 1.5 (N¼ 4)	Beltrame et al. (2012)
Toca dos Coqueiros, National Park of Serra da Capivara, Brazil	5300 ± 50	Coprolites	<i>K. rupestris</i>	<i>Syphacia</i> sp.	101 × 35.7 (N¼ 1)	Vieira de Souza et al. (2012)
Cueva Huenul 1 and Perfil los Altares, Argentina	13,844 ± 75 to present	Coprolites anoplocephalid	<i>L. viscacia</i>	Unidentified	60e87 × 60e87 (N¼ 31) (2013)	Beltrame et al.
Los Altares Profile, Chubut, Argentina	2210 ± 70 yr B.P. to present	Coprolites	<i>L. viscacia</i> and <i>Heteroxytnema viscaciae</i> <i>Microcavia australis</i> Anoplocephalid 1 Anoplocephalid 2 Anoplocephalid 3	<i>Helminthoxys</i> sp.	120e135 × 57.5e67.5 (N¼ 7) 77.5e92.5 × 45.0e52.5 (N¼ 17) 67.5e87 × 62.5e87 (N¼ 25) 80e92.5 × 70e87.5 (N¼ 15) 67.5 × 57.5 (N¼ 1)	Beltrame et al. (2014)

With respect to the endoparasites, the first paper referring to ancient parasites, a rockshelter associated with the European contact, probably rodent parasites dates from 1989, when Araújo et al. published the 19th century. Eggs of anoplocephalids platyhelminthes (flatworms), and discovery of eggs and larvae of *S. ferreirai* (Nematoda: Strongylidae), the nematodes *Trichuris* sp., unidentified ascaridid and *Capillaria* sp. and eggs of *Trichuris* sp. (Nematoda: Trichuridae) in coprolites of *K. rupestris* (Nematoda: Capillariidae) were found (Fugassa, 2006b). The author collected from archaeological sites from Piauí State, northeast discusses the probable contamination of sediments with rodent Brazil (Araújo et al., 1989). *K. rupestris* is an endemic rodent living in parasites.

rocky areas of Brazil. Coprolites were dated from 8000 to 2000 BP and Fugassa et al. (2007) reported the first study on regurgitated pellet were identified by comparison with recent feces of *K. rupestris*. The belonging to a bird of prey from the archaeological site "Cerro Casa de authors suggested that the species that were found could be a new or a Piedra" (CCP), Perito Moreno National Park, Santa Cruz known species of *Trichuris*, not yet described in this host. This paper Province, Argentina. CCP is a hill of volcanic origin, with a set of caves stated that the parasitic fauna of South American wild animals is not and rockshelters. Sample was dated at 6540 ± 110 BP. Microscopic completely studied, and new species of parasites can be found by examination revealed the presence of eggs of *Capillaria* sp. attributed to examination of ancient material. The second contribution was made a rodent ingested by the bird. Rodent hairs and a when Ferreira et al. (1991) recovered eggs of *Trichuris* from coprolites mite, *Demodex* sp., were also found. The author stated that pellets may of *K. rupestris* collected from Pedra Furada, Piauí State, northeast provide a parasitological record of prey.

Brazil, from archaeological layers dated from 30,000 to 8450 BP. Rodent coprolites from CCP with an antiquity considered as 7920 ± 130 Moreover, more than 1000 fresh pellets from *K. rupestris* collected in BP were also examined (Sardella and Fugassa, 2009a). In this case, all their specific sites of defecation on the rocks were examined and were samples were parasitized by nematodes: eggs of *Trichuris* sp. negative for *Trichuris*. This report suggests the existence of an (Trichuridae), *Paraspidodera uncinata* (Aspidoderidae) unknown species of *Trichuris* parasitizing *K. rupestris* in the period and *Eucoleus* sp. (Capillariidae). Based on the macroscopical aspect of from at least 30,000 to 8000 BP. The authors discuss the climatic the feces and on the paleoparasitological results, coprolites were changes that could be present in the region and the antiquity of the assigned to the South American endemic octodontid rodent *Ctenomys*, host-parasite relationships. "tuco-tuco". The first finding of *Paraspidodera* in Patagonian samples is discussed. This finding represents new evidence that strengthens the

Araújo et al. (1993) also found eggs of *Trichuris* spp. in coprolites of *K. rupestris* dated at 9000 yrs B.P. collected in archaeological sites of Sao co-phylogenies between nematodes of this genus and *Ctenomys*, and Raimundo Nonato, Piauí State, northeast Brazil. However, present discusses the value of parasites as tags in paleoparasitology.

day local rodents seem not to be infected by this parasite, suggesting its Samples from the archaeological site "Alero Mazquiarán", Chubut disappearance due to climatic changes. Province, Argentina, were also examined for parasites (Sardella and

The first study on rodents in Argentina was Fugassa and Barberena Fugassa, 2009b). This site is a rockshelter assigned to the interface of

(2006) with the examination of sediments from the archaeological site the Araucanian and Tehuelche cultures, dated at

"Orejas de Burro 1", Santa Cruz province. The site consists of a multiple 212 ± 35 BP. Rodent coprolites were positive for eggs of the flatworms *Monoecocestus* sp. (Cestoda: Anoplocephalidae), *Pterogodermatites* sp. (Nematoda: Rictulariidae), and *Trichosomoides* sp. (Nematoda: Trichosomoididae). In this study, the authors discuss the macroscopic examination revealed the presence of rodent coprolites. parasitic life cycles, the zoonotic importance of parasites, and the These coprolites were negative for parasite eggs, but the protozoan behavior of the aboriginal people.

Eimeria macusaniensis (Apicomplexa: Eimeriidae) oocysts were found. Sardella et al. (2010) examined rodent coprolites from the The authors discuss the presence of parasites as a source of information archaeological site "Alero Destacamento Guardaparque" (ADG), Perito about the ecology of the human groups that occupied the cave, and Moreno National Park, close to CCP. Coprolites were dated at 6700 ± ancient zoonoses. *E. macusaniensis* is a camelid parasite, probably 70e3440 ± 70 BP. A total of 582 parasite eggs were found in 47 found in the rodent coprolite due to contamination. coprolites. Parasites species were the roundworms *Trichuris* sp.,

Sediments proceeding from the pelvic cavity of human and associated *Calodium* sp., *Eucoleus* sp., *Echinocoleus* sp. and an unidentified rodent coprolites from the archaeological site "Alero Mazquiarán", capillariid (Nematoda: Capillariidae), and eggs of *Monoecocestus* sp. In Chubut Province, Argentina, were examined for this study, the specific affiliations of parasites, their zoonotic

importance, the rodent identity, on the basis of previous zooarchaeological knowledge, and the environmental conditions during the Holocene in the area are discussed.

Sardella and Fugassa (2011) also examined rodent coprolites from another layers of CCP dated at $10,620 \pm 40$ – 9390 ± 40 BP. Eggs of the oxyurid nematode *Heteroxyndema* sp. (*Cavioxyura* sp.) (Nematoda: Heteroxyndematidae) and *Trichuris* sp. were observed. The rodent was identified as an unknown species of *Caviomorpha* (Hystricognathi) that lived during the Pleistocene transition in Patagonia. *Heteroxyndema* sp. is cited for the first time from ancient material. The authors discuss the finding of *Trichuris* and its relationships with environmental conditions.

The second contribution on raptor pellets was made by Beltrame et al. (2011). Samples come from CCP and were dated at 2740 ± 100 and 3990 ± 80 BP. It was possible to identify the rodent contents (bones and teeth) in the pellets. Rodents were identified as the cricetids *Abrothrix* sp. and *Euneomys chinchilloides*. Eggs of two nematodes *Trichuris* sp. and *Calodium* sp., and one taeniid cestode were found. This study increases the evidence that raptor pellets can be used as source of paleoparasitological information in archaeological sites. The authors also discuss the role of rodents as causative of possible zoonoses in ancient times.

The archaeological site “Cueva Huenul 1” (CH1), Neuquén Province, Argentina, was also studied for ancient rodent parasites. This is an archaeological cave that provides stratified sequences of archaeological and paleontological remains assigned from the Late Pleistocene/Early Holocene Transition to the Late Holocene period. Beltrame et al. (2012) examined rodent coprolites dated from $13,844 \pm 75$ to 1416 ± 37 BP. Feces were positive for the flatworms *Viscachataenia quadrata* and *Monoecocestus* sp. (Cestoda: Anoplocephalidae), and for the roundworm *Heteroxyndema* (*Cavioxyura*) *viscaciae* (Nematoda: Oxyuridae). The coprolites examined were attributed to *Lagidium viscacia* (Rodentia, Caviomorpha, Chinchillidae), called “vizcacha serrana or chinchillón”. The life cycles of these parasites was also discussed.

Paleoparasitological studies on coprolites of *K. rupestris* were also conducted by Vieira de Souza et al. (2012) in Brazil. Coprolites were collected from excavations at the archaeological site “Toca dos Coqueiros”, from Serra da Capivara National Park. Coprolites were dated at 5300 ± 50 BP, and *Syphacia* eggs (Nematoda: Oxyuridae) were identified. The authors discuss this finding in ancient samples. Eggs with morphological features attributed to an anoplocephalid cestode, *Andrya* or *Monoecocestus*, were found in samples collected from the archaeological site CH1 and from the paleontological site “Los Altares Profile” (LAP), Chubut Province, Argentina. It corresponds to an accumulation of sedimentary fill remnant of an ancient cave eliminated by road works, dated to Late Holocene. Coprolites were identified as belonged to *L. viscacia* and were compared with current feces of this rodent, where similar anoplocephalid eggs were found. These are the first findings of this anoplocephalid from faecal material from patagonic rodents (Beltrame et al., 2013). The authors discuss their life cycles and the importance of this kind of study.

Finally, other rodent coprolites from LAP were studied for parasites (Beltrame et al., in this issue). Samples were positive for eggs of *Heteroxyndema* (*Cavioxyura*) *viscaciae*, for an unidentified oxyurid (attributed to *Helminthoxys*) (Nematoda: Oxyuridae), and for anoplocephalids with features of 3 morphotypes. Coprolites were dated at 2210 ± 70 BP to present. Some of the rodent hosts were tentatively identified as *Microcavia australis* (Caviomorpha: Caviidae), the southern mountain cavy of South America, and others were attributed to *L. viscacia*, based on their morphology and the parasites found.

Respect to the ectoparasites recovered from ancient samples, the only reference is those of Dittmar (2000). Guinea pig (*C.*

porcellus) mummies were excavated at the archeological site “El Yará”, Moquegua Valley, Southern Peru. It belongs to a complex of settlements dated to the coastal Chiribaya Culture. Thirty-two of the 112 studied guinea pigs were positive for arthropod parasitic remains: the lice *Trimenopon hispidum* and *Gliricola porcelli* (Mallophaga), mites of *Ornithonyssus* spp., and the flea *Pulex simulans* (Siphonaptera). Parasitic infestations of domestic livestock have always been a problem, not only involving the domesticated animals if not the human population to which they are associated. The author also discusses the health aspects of the presence of ectoparasites on humans and animals.

4. Information provided by ancient rodent parasites

The presence of rodent parasites in ancient times can provide useful and valuable information, as rodent paleoparasitological data can be used from diverse points of view. Anthropologists, biologists, archaeologists, and paleontologists can use this data to reconstruct ancient events based on the parasite life cycles and on the biological requirements to maintain the transmission from host to host.

Rodent paleoparasitology may provide a picture of the biodiversity of parasites in ancient times. This review shows a wide diversity of rodent parasites collected from ancient sites studied in South America (Table 1). These findings are possible because caves and rockshelters are excellent sites of preservation of samples and parasitic remains.

With respect to nematodes, *Trichuris* spp. includes intestinal parasites of the caecum and colon of mammals, mainly humans, primates, pigs, ovines, goats, cervids, rodents, lagomorphs, African antelopes, marsupials, felids, and canids. They hatch in the small intestine of the definitive host and larvae migrate to the large intestine, where they reach the adult stage (Anderson, 2000). They act as geohelminths because infection involves ingestions of contaminated soils, and they also require climatic conditions in the soil to maintain infections inside the host. Consequently, climate aspects can be inferred when these parasites are found in archeological sites (Araújo et al., 1993). There are reports of the findings of *Trichuris* spp. from *K. rupestris* from Brazil from at least 30,000 BP (Araújo et al., 1989, 1993; Ferreira et al., 1991). Nevertheless, coprolites of *K. rupestris* with more recent dating, from at least 400 years ago, were also positive for *Trichuris* sp. (Sianto, 2009; Vieira de Souza, 2013) as were samples collected in more humid regions of the Brazilian semi-arid (Sianto et al., 2006). There are also reports of *Trichuris* from archaeological sites of Argentina from at least 8000 BP (Fugassa, 2006b; Sardella and Fugassa, 2009a, 2011; Sardella et al., 2010; Beltrame et al., 2011) and they continue today (Suriano and Navone, 1994; Rossin and Malizia, 2005; among others). Climate changes 10,000 years ago in the region could be the cause of the disappearance of *Trichuris* from Brazil. However, this helminth is found in the region today.

Cestodes are a ubiquitous group of intestinal and tissue parasites of all vertebrates, and are currently found in small mammals (Morand et al., 2006). The Anoplocephaline cestodes (Cyclophyllidae: Anoplocephalidae) represent a diverse group of parasites infecting both terrestrial mammals (placentals and marsupials) and birds from all major zoogeographic regions; however they are not commonly found from Central and South America (except for species of *Monoecocestus*). The most important radiation of anoplocephalines has been displayed in rodents and lagomorphs (Beveridge, 1994; Wickström et al., 2005). Intermediate hosts are oribatid mites ingested by their herbivorous definitive hosts (Beveridge, 1994). Parasites transmitted by arthropod vectors are restricted to the distribution area where the parasite and the arthropod are in close contact with the host. This implies that

parasite distribution is limited by favorable environmental conditions for the vector life cycle. Therefore, the presence of anoplocephalids in ancient samples can also provide information on the paleoenvironmental conditions in the period under study and on the local fauna.

Paleoparasitology should be combined with zooarchaeology in order to extend the information concerning rodent parasites. Another case that may be mentioned in this regard is *Spirurina*, which include a group of nematodes that use intermediate hosts such as arthropods, insects, and crustaceans. Eggs of the genus *Pterigodermatites* were found in ancient samples from Mazquiarán, and this finding represents the first worldwide (Sardella and Fugassa, 2009a).

Anoplocephalid cestodes were found in some archaeological sites from Patagonia, Argentina. Eggs of *V. quadrata*, *Monoecocestus* spp. and two unidentified anoplocephalids were found from samples examined (Fugassa, 2006b; Sardella and Fugassa, 2009b; Sardella et al., 2010; Beltrame et al., 2012, 2013, 2014). Anoplocephalid species are very difficult to identify from their eggs. Uterine morphology has played a key role in systematic and phylogenetic arrangements within this group. Eggs are not often taken into account at present to determine taxonomic differences among genera. Nevertheless, the importance of the study of anoplocephalid eggs is evident in paleoparasitological studies. Eggs are the most commonly parasitic remains found in coprolites, and generally are unique. It is necessary to improve the published descriptions and illustrations of eggs in most of the future taxonomic studies. This point is fundamental for future identifications, not only of anoplocephalids, but also of all representative rodent parasites.

Species of oxyurid nematodes are monoxenic parasites that live in the digestive tract of various vertebrates and arthropods (Anderson, 2000). Oxyuroidea from vertebrates can be grouped into 3 families: Pharyngodonidae, Oxyuridae, and Heteroxyenematidae (Petter and Quentin, 2009). Heteroxyenematidae includes nematodes that evolved in sciuriform, caviomorph, and miomorph mammals. *Heteroxyenema* spp. was found in coprolites dated at $10,620 \pm 40$ and 9390 ± 40 BP belonging to an unknown species of Caviomorpha (Hystricognathi) from CCP (Sardella and Fugassa, 2011). *Heteroxyenema viscaciae* (Heteroxyenematidae) is a parasite found in the caecum and large intestine from *L. viscacia* from Chubut Province, Argentina: it was first described by Hugot and Sutton (1989). *H. viscaciae* was also found in ancient coprolites assigned to *L. viscacia* from CH1 (Beltrame et al., 2012) and from the paleontological site LAP (Beltrame et al., in this issue). In these studies, the presence of these eggs allowed the identification of the biological origin of the coprolites due to the specificity of this species. This is another interesting contribution of the study of the rodent parasite eggs. In some archaeological and paleontological studies, it is impossible to do the coprolite identification solely using their morphology. However, the knowledge of the local fauna and the paleoparasitological study can contribute to the rodent host identification.

Members of the genus *Syphacia* (Oxyuridae: Syphaciinae) are cosmopolitan and are frequently found in the caecum of rodents and lagomorphs (Hugot, 1988). This genus includes more than 60 species, of the around 20 species known from North and South America (Hugot, 1988; Vicente et al., 1997; Robles and Navone, 2007a, b; Robles et al., 2008). Species of *Syphacia* generally exhibit a co-evolutionary relationship with their hosts, with each species showing specificity with the host genus (Hugot, 1988; Robles, 2010). Eggs of *Syphacia* were found in *K. rupestris* coprolites from Brazil, dated at 5300 BP (Vieira de Souza et al., 2012). Future studies on rodent coprolites can contribute to the

knowledge of the evolutionary patterns of *Syphacia* with their hosts. Rodents of the family Aspidoderidae parasitize hystricognath rodents of the genus *Ctenomys* in which they are usually present in high densities. *Paraspidodera uncinata* occupies a wide geographic range (Sardella and Fugassa, 2009a). Based on the macroscopical aspect of the feces and on the paleoparasitological results, coprolites were assigned to the South American endemic octodontid rodent of the genus *Ctenomys*. The finding of *P. uncinata* in Patagonian ancient samples extends its geographic range. This record also constitutes the first time this parasite species has been found in old material and represents new evidence that strengthens the co-phylogenies between *Paraspidodera* and *Ctenomys*, as proposed by Gardner (1991).

The finding of rodent parasites in ancient material can show the antiquity of the host-parasite relationships and in some, of the parasite losses through time. The parasitic fauna of South American wild animals is not completely studied. From the study of ancient material, new species of parasites can be found in archaeological and paleontological sites.

Another species cited for the first time from old and also for new material in Argentina is *Trichosomoides crassicauda*. It is a parasite of the rodent urinary system. Sardella and Fugassa (2009a) found this parasite in rodent coprolites from Alero Mazquiarán. Rodents represent one of the most important sources of zoonoses for mammals, and their increasing density forced their dispersion to occur and brought them into closer contact with humans (Perkins et al., 2005). Anoplocephalids are parasites of zoonotic importance for animals and humans (Denegri et al., 1998). It is known that *Pterigodermatites* is parathenic in carnivores, with evidence of disease in humans (Anderson, 2000). Some species of the Capillaridae are also zoonotic. Capillarids were present at several sites (Fugassa, 2006b; Fugassa et al., 2007; Sardella and Fugassa, 2009a; Sardella et al., 2010; Beltrame et al., 2011). Dittmar (2000) found ectoparasites in mummies of guinea pigs. Ectoparasites are parasites of zoonotic importance and also are vectors of zoonotic pathogens.

The presence of zoonotic parasites can show that humans and other animals living in archaeological sites studied were exposed to parasitic zoonoses. Remains of rodents have been noted in human coprolites throughout history, and provide direct evidence of animal consumption (Reinhard et al., 2007). Rodent parasitic studies added to the archaeological studies can contribute to the knowledge of illness in the ancient times. This review suggests that the sites under study, caves and shelters, could act as suitable environments for transmission of various types of parasites. Additional studies on zoonotic infections from the past will expand the knowledge on biological aspects of the health-disease processes and the co-evolution among parasites, animals, and human hosts.

Rodent bones are commonly found in archaeological and paleontological sites. Associated materials such as sediments and coprolites are an important source for paleoparasitological research. Results summarized in this review encourage archaeologists and paleontologists to recover coprolites and other possible sources of rodent parasite remains, because of the relevant information available. Raptor pellets can be used as a source of paleoparasitological information (Beltrame et al., 2011). Pellets provide evidence of less digestible remains of their prey, such as scales, feathers, teeth, hair, and bones, most likely of rodent origin (Marti, 1987). Remains allowed recognition of the host in most cases.

Mummies are representatives of ancient populations and lives throughout the world (Bouchet et al., 2003). Parasite eggs and larvae found in mummy intestinal contents can be more easily identified than those found in coprolites or sediments. With mummies, the host is immediately known. As any other organic remain, mummified bodies may be found in any archaeological region. Rodent mummified bodies can be an important source for paleoparasitological data and should be studied in future research. Advances in the knowledge of the parasitism in rodents require continuing with the implementation of new techniques, mainly the molecular techniques, in order to extend the study of the parasitism itself, as well as to identify the biological origin of samples, that without doubt will broaden the interpretation of the results concerned with ancient materials.

5. Conclusions

As evidenced by the rodent paleoparasitological findings summarized above, an interesting paleoparasitological picture has been traced from South America archaeological and paleontological studied sites. Paleoparasitological research has increased over time and has made important contributions in several aspects. Although rodent remains are generally present in ancient times, their recovery from archaeological and paleontological contexts is still exceptional. As more materials and more sensitive techniques become available, as detection of parasite DNA and immunological antigen detection improves, more parasitic indicatives of ancient infections will be detected.

Acknowledgments

We appreciate the comments of reviewer Karl Reinhard, which were included in the final revision of the manuscript.

References

- Anderson, R.C., 2000. Nematode Parasites of Vertebrates: Their Development and Transmission. CAB International, Wallingford, UK, 650 pp.
- Araújo, A., Ferreira, L.F., Confalonieri, U., Chame, M., Ribeiro, B., 1989. *Strongyloides ferrei* Rodrigues, Vicente and Gomez, 1985 (Nematoda, Rhabdiasoidea) in rodent coprolites (8,000–2,000 years BP), from archaeological sites from Piauí, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 84 (4), 493–496.
- Araújo, A., Rangel, A., Ferreira, L.F., 1993. Climatic change in northeastern Brazil: Paleoparasitological data. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 88 (4), 577–579.
- Araújo, A., Reinhard, K., Bastos, O.M., Costa, L.C., Pirmez, C., Iniguez, A., Vicente, A.C., Morel, C.M., Ferreira, L.F., 1998. Paleoparasitology: perspectives with new techniques. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de Sao Paulo* 40 (6). Retrieved June 24, 2014, from: <http://www.scielo.br/scielo.php>.
- Araújo, A., Reinhard, K., Leles, D., Sianto, L., Iniguez, A., Fugassa, M., Arriaza, B., Orellana, N., Ferreira, L.F., 2011. Paleoepidemiology of intestinal parasites and lice in pre-columbian South America. *Chungará* 43, 303–313.
- Bastos, O.M., Araújo, A., Ferreira, L.F., Santoro, A., Wincker, P., Morel, C.M., 1996. Experimental paleoparasitology: Identification of *Trypanosoma cruzi* DNA in desiccated mouse tissue. *Paleopathology Newsletter* 5 (94), 5–8.
- Beltrame, M.O., Fugassa, M.H., Sardella, N.H., Civalero, M.T., Aschero, C., 2011. Raptor pellets as zooarchaeological material for paleoparasitological studies in Patagonia. *Journal of Archaeological Sciences* 38, 1511–1515.
- Beltrame, M.O., Sardella, N.H., Fugassa, M.H., Barberena, R., 2012. Paleoparasitological analysis of rodent coprolites from the archaeological site Cueva Huenul 1, Patagonia (Argentina). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 107 (5), 604–608.
- Beltrame, M.O., Fugassa, M.H., Barberena, R., Udrizar Sauthier, D.E., Sardella, N.H., 2013. New record of anoplocephalid eggs (Cestoda: Anoplocephalidae) collected from rodent coprolites from archaeological and paleontological sites of Patagonia, Argentina. *Parasitology International* 62, 431–434.
- Beltrame, M.O., Fugassa, M.H., Udrizar Sauthier, D.E., Sardella, N.H., 2014. Paleoparasitological study of rodent coprolites from "Los Altares" paleontological site, Patagonia, Argentina (in this issue). *Quaternary International*.
- Beveridge, I., 1994. Family Anoplocephalidae Cholodkovsky, 1902. In: Khalil, L.F., Jones, A., Bray, R.A. (Eds.), Key to the Cestode Parasites of Vertebrates. CAB International, Wallingford, pp. 315–316.
- Bouchet, F., Guidon, N., Dittmar, K., Harter, S., Ferreira, L.F., Chaves, S.M., Reinhard, K., Araújo, A., 2003. Parasite remains in archaeological sites. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98 (1), 47–52.
- Callen, E.O., Cameron, T.W.M., 1960. A prehistoric diet revealed in coprolites. *New Scientist* 8, 35–40.
- Carleton, M.D., Musser, G.G., 2005. Order Rodentia. In: Wilson, D.E., Reeder, D.M. (Eds.), *Mammal Species of the World* a Taxonomic and Geographic Reference. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA, pp. 745–1600.
- Chame, M., 2003. Terrestrial mammal feces: a morphometric summary and description. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98 (1), 71–94.
- Denegri, G., Wilbert, B., Pérez-Serrano, J., Rodríguez-Cabeiro, F., 1998. Anoplocephalid cestodes of veterinary and medical significance: a review. *Folia Parasitologica* 45, 1–8.
- Dittmar, K., 2000. Evaluation of ectoparasites on the guinea pig mummies of el Yaral and Moquegua Valley, in Southern Perú. *Chungará (Arica)* 32 (1), 123–125.
- Ferreira, L.F., Araújo, A., Confalonieri, U., 1979. Subsídios para a paleoparasitologia do Brasil. I- Parasitos encontrados em coprolitos no município de Unaí, Minas Gerais. In: *Resúmenes Congreso Brasileiro de Parasitologia*, Campinas, SP, p. 56. Ferreira, L.F., Araújo, A., Confalonieri, U., Chame, M., Gomes, D.C., 1991. *Trichuris* eggs in animal coprolites dated from 30,000 years ago. *Journal of Parasitology* 77 (3), 491–493.
- Fugassa, M.H., 2006a. Enteroparasitosis en poblaciones Cazadoras-Recolectoras de Patagonia Austral (PhD thesis). Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina, 276 pp.
- Fugassa, M.H., 2006b. Examen paleoparasitológico de sedimentos de un sitio arqueológico, Rio Mayo, Chubut, Argentina. *Parasitología Latinoamericana* 61, 172–175.
- Fugassa, M.H., Barberena, R., 2006. Cuevas y zoonosis antiguas: paleoparasitología del sitio Orejas de Burro 1 (Santa Cruz, Argentina). *Magallania* 34 (2), 57–62.
- Fugassa, M.H., Sardella, N.H., Denegri, G.M., 2007. Paleoparasitological analysis of a raptor pellet from southern Patagonia. *Journal of Parasitology* 93 (2), 421–422.
- Gardner, S.L., 1991. Phyletic coevolution between subtropical rodents of the genus *Ctenomys* (Rodentia: Hystricognathi) and nematodes of the genus *Paraspidodera* (Heterakoidea: Aspidoderidae) in the Neotropics: temporal and evolutionary implications. *Zoological Journal of the Linnean Society* 102, 169–201.
- Gonçalves Carvalho, M.L., Araújo, A., Ferreira, L.F., 2003. Human intestinal parasites in the past: new findings and a review. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98 (1), 103–118.
- Hernández Fernández, M., 2006. Rodent paleofaunas as indicators of climatic change in Europe during the last 125,000 years. *Quaternary Research* 65, 308–323.
- Hugot, J.P., 1988. Les nématodes Syphacinae, parasites de rongeurs et de lagomorphes. *Taxonomie. Zoogéographie. Evolution*. In: *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle Ser A Zool*, vol. 141, pp. 1–153.
- Hugot, J.P., Sutton, C.A., 1989. Contribution à la connaissance de la faune parasitaire d'Argentine, XV. Etude morphologique de *Heteroxyndema (Cavioxnyura) visacciae* n. sp. (Nematoda: Heteroxyndematidae) parasite de *Lagidium visaccia boxi* (Mammalia: Rodentia). *Systematic Parasitology* 13, 111–120.
- Le Bailly, M., Bouchet, F., 2010. Ancient dirocoeliosis: occurrence, distribution and migration. *Acta Tropica* 115, 175–180.
- Le Bailly, M., Bouchet, F., 2013. *Diphyllobothrium* in the past: review and new records. *International Journal of Paleopathology* 3, 182–187.
- Legendre, S., Montuire, S., Maridet, O., Escarguel, G., 2005. Rodents and climate: a new model for estimating past temperatures. *Earth and Planetary Science Letters* 235, 408–420.
- Lutz, A., 1919. *Schistosoma mansoni* e a schistosomatose segundo observações feitas no Brasil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 1, 121–155.
- Marti, C.D., 1987. Raptor food habits studies. In: Pendleton, B.A., Millsap, B.A., Cline, K.W., Bird, D.M. (Eds.), *Raptor Management Techniques Manual*, Scientific Technique Series N° 10. National Wildlife Federation, Washington, D.C., pp. 67–80.
- Mitton, G.A., 2012. Identificación molecular de *Trichuris* spp. en heces de mamíferos actuales y antiguos de Argentina. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 72 pp.
- Miyazaki, I., 1991. An Illustrated Book of Helminthic Zoonoses. International Medical Foundation of Japan City, Japan, 494 pp.
- Morand, S., Krasnov, B., Poulin, R., Degen, A., 2006. Micromammals and macroparasites: who is who and how they interact? In: Morand, S., Krasnov, B.R., Poulin, R. (Eds.), *Micromammals and Macroparasites*. From Evolutionary Ecology to Management. Springer-Verlag, Tokyo, Japan, pp. 3–9.
- Perkins, S.E., Cattadori, I., Hudson, P.J., 2005. The role of mammals in emerging zoonoses. *Mammal Studies* 30, S67–S71.
- Petter, A.J., Quentin, J.-C., 2009. Oxyurida. In: Anderson, R.C., Chabaud, A.G., Willmott, S. (Eds.), *Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates*, Archival Volume. CAB International, Wallingford, UK, pp. 218–247.
- Reinhard, K.J., 1990. Archaeoparasitology in North America. *American Journal of Physical Anthropology* 82, 145–162.
- Reinhard, K.J., 1992. Parasitology as an interpretative tool in archaeology. *American Antiquity* 57 (2), 231–245.
- Reinhard, K.J., Szuter, C., Ambler, J.R., 2007. Hunter-gatherer use of small animal food resources. *International Journal of Osteoarchaeology* 17, 416–428.
- Robles, M.R., 2010. La importancia de los nematodos Syphacini (Syphacinae-Oxyuridae) como marcadores específicos de sus hospedadores. *Mastozoología Neotropical* 17 (2), 305–315.
- Robles, M.R., Navone, G.T., 2007a. A new species of *Syphacia* (Nematoda: Oxyuridae) from *Akodon azarave* (Rodentia: Cricetidae) in Argentina. *Journal of Parasitology* 93, 383–391.

- Robles, M.R., Navone, G.T., 2007b. A new species of *Syphacia* (Nematoda: Oxyuridae) from *Oligoryzomys nigripes* (Rodentia: Cricetidae) in Argentina. *Parasitology Research* 101, 1069–1075.
- Robles, M.R., Navone, G.T., Villafane, I.E., 2008. New morphological details and first records of *Heterakis spumosa* and *Syphacia muris* from Argentina. *Comparative Parasitology* 75, 145–149.
- Rossin, A., Malizia, A., 2005. Redescription of *Trichuris pampeana* Suriano and Navone, 1994 (Nematoda: Trichuridae) from the South American subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Parasitology* 91, 127–130.
- Sardella, N.H., Fugassa, M.H., 2009a. Parasites in rodent coprolites from the historical archaeological site Alero Mazquiarián, Chubut Province, Argentina. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 104, 37–42.
- Sardella, N.H., Fugassa, M.H., 2009b. Paleoparasitological analysis of rodent coprolites in holocene samples from Patagonia, Argentina. *Journal of Parasitology* 95, 646–651.
- Sardella, N.H., Fugassa, M.H., Rindel, D.D., Goni, R.A., 2010. Paleoparasitological results for rodent coprolites from Santa Cruz Province. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 105 (1), 33–40.
- Sardella, N.H., Fugassa, M.H., 2011. Paleoparasitological finding of eggs of nematodes in rodent coprolites dated at the Early Holocene from the archaeological site Cerro Casa de Piedra 7, Santa Cruz, Argentina. *Journal of Parasitology* 97, 1184–1187.
- Sianto, L., 2009. Parasitismo em populações Pré-Colombianas: helmintos de animais em coprólitos de origem humana do Parque Nacional Serra da Capivara, PI, Brasil (Ph.D. thesis). Escola Nacional de Saúde Pública Sérgio Arouca.
- Sianto, L., Chame, M., Ferreira, L.F., Araújo, A., 2006. Parasites and climate changes. In: 10th Conference of International Council for Archeozoology, vol. 1. Instituto Nacional de Antropologia e Historia, Mexico, pp. 164–165.
- Smith, W.P., 2012. Sentinels of ecological processes: the case of the northern flying squirrel. *BioScience* 62, 950–961.
- Soliman, S., Main, A.J., Marzouk, A.S., Montasser, A.A., 2001. Seasonal studies on commensal rats and their ectoparasites in a rural area of Egypt: the relationship of ectoparasites to the species, locality, and relative abundance of the host. *Journal of Parasitology* 87, 545–553.
- Suriano, D.M., Navone, G.T., 1994. Three new species of the genus *Trichuris* Roederer, 1761 (Nematoda: Trichuridae) from Cricetidae and Octodontidae rodents in Argentina. *Research and Reviews in Parasitology* 54, 39–46.
- Terra, M.A.B.L., Bello, A.R., Bastos, O.M., Amendoeira, M.R.R., Coelho, J.M.C., Ferreira, L.F., Araújo, A., 2004. Detection of *Toxoplasma gondii* DNA by polymerase chain reaction in experimentally desiccated tissues. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 99 (2), 185–188.
- Vicente, J.J., Rodrigues, H.O., Gomes, D.C., Pinto, R.M., 1997. Nematóides do Brasil. Parte V: Nematóides de mamíferos. *Revista Brasileira de Zoologia* 14 (1), 1–452.
- Vieira de Souza, M., Sianto, L., Chame, M., Ferreira, L.F., Araújo, A., 2012. *Syphacia* sp. (Nematoda: Oxyuridae) in coprolites of *Kerodon rupestris* Wied, 1820 (Rodentia: Caviidae) from 5,300 years B.P. in northeastern Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 107 (4), 539–542.
- Vieira de Souza, M., 2013. Parasitos em coprólitos do Parque Nacional Serra das Confusões, Piauí, Brasil. Dissertação (Mestrado). Escola Nacional de Saúde Pública Sérgio Arouca, Rio de Janeiro, p. 104.
- Wickström, L.M., Haukisalmi, V., Varis, S., Henttonen, J., Henttonen, H., 2005. Molecular phylogeny and systematics of anoplocephalinae cestodes in rodents and lagomorphs. *Systematic Parasitology* 62, 83–99.
- Wilson, D.E., Reeder, D.M., 2005. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*, vols. 1 and 2. John Hopkins University Press, Baltimore.