UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

INSTITUTO DE PSICOLOGIA

GISELE ZAGO

Fatores que afetam as enteroparasitoses em macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do ecótono Cerrado/Caatinga

São Paulo

2018

GISELE ZAGO

Fatores que afetam as enteroparasitoses em macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do ecótono Cerrado/Caatinga

Versão original

Tese apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências.

Área de concentração: Psicologia Experimental

Orientadora: Patrícia Izar

São Paulo
2018

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Catalogação na publicação
Biblioteca Dante Moreira Leite
Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo
Dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Zago, Gisele
Fatores que afetam as enteroparasitoses em macacos-prego (Sapajus libidinosus) do ecótono Cerrado/Caatinga / Gisele Zago; orientador Patrícia Izar. -- São Paulo, 2018.
123 f.
Tese (Doutorado - Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental) -- Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2018.

1. transmissão de doenças. 2. proximidade geográfica. 3. primatas. 4. socialidade. 5. sazonalidade. I. Izar, Patrícia, orient. II. Título.

Nome: Gisele Zago

Título: Fatores que afetam as enteroparasitoses em macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do ecótono Cerrado/Caatinga

Tese apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências.

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof(a). Dr(a).:_____
Instituição:_____
Parecer:_____
Assinatura:_____

Prof(a). Dr(a).:_____
Instituição:_____
Parecer:_____
Assinatura:_____

Prof(a). Dr(a).:_____
Instituição:_____
Parecer:_____
Assinatura:_____

Prof(a). Dr(a).:_____
Instituição:_____
Parecer:_____
Assinatura:_____

Prof(a). Dr(a).:_____
Instituição:_____
Parecer:_____
Assinatura:_____

São Paulo, _____ de _____ de 2018

AGRADECIMENTOS

À Patrícia Izar, minha orientadora e amiga, pelo incentivo, pela confiança, pelo encorajamento de começar um doutorado com dois filhos (gêmeos) e um trabalho como técnica de laboratório, por acreditar na minha capacidade, e, por muitas outras coisas que sou incapaz de enumerar, sem tudo isso eu não chegaria até aqui.

Aos meus filhos, João Pedro e Murilo, por me fazerem sentir o amor mais forte, incondicional e verdadeiro que alguém pode sentir, sem eles eu não existo.

À minha família, meus pais, meu marido, meu irmão e minha cunhada e novamente aos meus filhos, por todo amor, pela dedicação, pelo apoio e por todas as coisas que me fizeram ser quem sou. É impossível agradecer com palavras.

À minha família estendida, todos os tios, primos, avós, amigos e agregados, de perto e de longe, pelo carinho e pelo apoio nas muitas alegrias (felizmente), e também em algumas tristezas. Obrigada por poder contar sempre com vocês.

Aos professores e amigos Nicolas e Ronara, por toda ajuda, pelo apoio e pela convivência prazerosa. Não teria conseguido sem isso.

À professora e amiga Briseida pelo apoio, pela confiança, pelas palavras de coragem e por compartilhar comigo suas ideias sobre filhos.

Às professoras Vera e Emma pelo apoio durante todos esses anos, por iniciarem meu caminho pela Etologia e pelo acolhimento na minha chegada à Psicologia que me fizeram continuar aqui até hoje.

À Professora Luciene Maura Mascarini por abrir as portas do Laboratório de Parasitologia do Instituto de Biociências da UNESP de Botucatu para as análises, me acolher, e por toda ajuda com o trabalho.

Aos colegas do Laboratório de Parasitologia do IB, UNESP, Botucatu, Valdir, Alessandra e Roberto pela ajuda com as análises parasitológicas, por me acolherem e por fazerem eu me sentir "em casa".

Às amigas do Instituto de Psicologia, Sandra e Nanci, pelo apoio, pelas conversas, pela amizade e convivência prazerosa durante todos esses anos.

Aos colegas do Departamento de Psicologia Experimental, em especial a Sonia e Ana Laura e ao saudoso Jacob Domingues que me ensinaram os caminhos do

trabalho técnico da Universidade e me acolheram com carinho quando cheguei na Psicologia.

A todos os amigos do laboratório, de hoje e de ontem, Olívia, Andréia, Marcos Tokuda, Renata Santalla, Mariana Fogaça, Michele, Priscila Suscke, Lucas Peternelli, Irene, Marcelo, Bia Carnielli, Renata de Felipe, Marie-Caroline, Vivi, Vitor e tantos outros, aprendi um pouco com cada um nas diferentes fases da minha vida uspiana.

Ao Professor Fernando Leite Ribeiro por abrir meus caminhos acadêmicos com a orientação do mestrado.

A toda a família "M", Maria e Mauro e seus filhos Marcos, Marino Júnior, Marcio, Marina, Samara e Marta pela permissão para a coleta dos dados e apoio na Fazenda Boa Vista. Agradeço, especialmente, ao Marcos pelo empenho e dedicação durante a coleta dos dados.

Aos moradores da região da Fazenda Boa Vista que se dispuseram a participar da pesquisa e por confiarem no trabalho.

Aos macacos da Fazenda Boa Vista por se deixarem observar e por cederem as amostras de fezes.

Às agências de fomento FAPESP e CNPq que disponibilizaram os recursos para execução deste trabalho através dos auxílios Projeto Temático (14/13237-1) e Edital Universal (442945/2014-0), coordenados pela Profa. Patrícia Izar.

Termino, agradecendo a duas pessoas que partiram durante o percurso deste trabalho, meu avô Armando e minha avó Alzira, por todo amor, por me ensinarem àquilo que a vida ensinou a eles, a lutar e nunca desistir, e a fazer pelo outro mais do que fazemos para nós mesmos. O tempo jamais apagará o significado da presença deles em minha vida. Sei que eles estão muito orgulhosos.

RESUMO

Zago, G. Fatores que afetam as enteroparasitoses em macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do ecótono Cerrado/Caatinga. (2018). 123 pp. Tese (Doutorado). Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Considera-se que viver em grupo aumenta a probabilidade de transmissão de parasitos entre co-específicos, dada a maior proximidade e/ou frequência de interação entre os indivíduos. A transmissão de doenças entre diferentes espécies de hospedeiros, entre indivíduos de uma mesma espécie ou de um mesmo grupo social pode levar populações de animais selvagens ao declínio. Dada a relevância do tema, neste trabalho, buscamos contribuir para o entendimento dos fatores que afetam a ocorrência de parasitoses em primatas selvagens. Investigamos a ocorrência de parasitos intestinais em uma população selvagem de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*), analisando os efeitos de três fatores distintos: proximidade geográfica entre primatas humanos e não humanos; características intrínsecas dos hospedeiros e climáticas do ambiente e, por fim, relações sociais diferenciadas. Encontramos que a sobreposição de área de vida não é suficiente para explicar a co-ocorrência de parasitos intestinais entre as diferentes espécies de hospedeiros na Fazenda Boa Vista (Piauí, Brasil). Ao considerarmos os efeitos dos hospedeiros e do ambiente sobre as parasitoses intestinais de acordo com o modo de transmissão dos parasitos, confirmamos que parasitos com diferentes ciclos de vida e modos de transmissão são afetados diferentemente por características dos hospedeiros e do ambiente: parasitos transmitidos diretamente foram afetados somente por características dos hospedeiros; parasitos transmitidos via hospedeiros intermediários foram afetados somente por características climáticas do ambiente, enquanto parasitos transmitidos via ambiente foram afetados por ambos (hospedeiros e ambiente). Por fim, ao investigarmos os efeitos das interações sociais sobre as parasitoses com base nos modos de transmissão dos parasitos, encontramos que a transmissão de parasitos, mesmo os com modo de transmissão direta, não depende exclusivamente da frequência de associação espacial entre os indivíduos. Os resultados deste trabalho contrariaram as principais premissas do efeito da socialidade sobre a transmissão de parasitos. Assim, é preciso considerar que a chance de aquisição e transmissão de parasitos em espécies sociais é complexa e está sujeita à interação de diversos fatores: individuais, ambientais e dos próprios parasitos, os quais, portanto, devem ser incorporados aos estudos de transmissão de doenças em populações de animais selvagens.

Palavras-chave: transmissão de doenças, proximidade geográfica, primatas, socialidade, sazonalidade

ABSTRACT

Zago, G. Factors affecting the intestinal parasites in capuchin monkeys (Sapajus libidinosus) of the Cerrado/Caatinga ecotone. (2018). 123 pp. PhD Thesis. Institute of Psychology, University of São Paulo, São Paulo.

Living in a group theoretically increases the probability of transmission of parasites between co-specifics, given the greater proximity and / or frequency of interaction between individuals. Transmission of diseases among different host species, among individuals of the same species or of the same social group, may lead to a decline in wild animal populations. Given the relevance of this research area, we seek to contribute in this thesis to the understanding of the factors that affect the occurrence of intestinal parasites in wild primates. We investigated the occurrence of intestinal parasites in a wild population of capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*), analyzing the effects of three distinct factors: geographical proximity between human and non-human primates; intrinsic host and environment climatic characteristics of the environment and, finally, differentiated social relationships. We found that the living area overlap is not sufficient to explain the co-occurrence of intestinal parasites between the different host species at Fazenda Boa Vista (Piaui State, Brazil). When we considered the effects of host and environmental characteristics on intestinal parasites according to the mode of transmission of the parasites, we confirmed that parasites with different life cycles and modes of transmission are differently affected differently: directly transmitted parasites were affected only by host characteristics; parasites transmitted via intermediate hosts were affected only by climatic characteristics of the environment, and parasites transmitted through the environment were affected by both host and environmental characteristics. Finally, when investigating the effects of social interactions on the occurrence of parasites according to parasite transmission modes, we found that the transmission of parasites, even those with direct transmission, do not depend exclusively on the frequency of spatial association between individuals. The results of this work contradict the main premises about the effect of sociality on the transmission of parasites. Thus, it is necessary to consider that the likelihood of acquisition and transmission of parasites in social species is complex and is subject to the interaction of several factors: individual, environmental and of the parasites themselves, which, therefore, must be considered in studies of disease transmission in wild animal populations.

Key words: disease transmission, geographic proximity, primates, sociality, seasonality

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO 1
1.1. INTRODUÇÃO 1
1.1.1. Socialidade Primata e Parasitos 2
1.1.2. Principais parasitos intestinais encontrados em primatas 3
1.2. ÁREA DE ESTUDO 7
1.3. MACACOS-PREGO: SAPAJUS LIBIDINOSUS 8
CAPÍTULO 2: Levantamento parasitológico dos habitantes da Fazenda Boa Vista: distintos modos de transmissão afetam a co-ocorrência de parasitos em humanos e animais em ambientes antropizados 12
2.1. INTRODUÇÃO 12
2.2. MATERIAIS E MÉTODOS 16
2.2.3. Coleta de fezes 17
2.2.4. Análise de fezes 19
2.2.5. Análises dos dados 20
2.3. RESULTADOS 21
2.3.1. Levantamento parasitológico dos macacos-prego 21
2.3.2. Levantamento parasitológico dos humanos da região da FBV 24
2.3.3. Levantamento parasitológico dos animais de criação da região da FBV 27
2.3.4. Co-ocorrência de parasitos entre macacos-prego, humanos e animais de criação da região da FBV 29
2.4. DISCUSSÃO 31
CAPÍTULO 3: Parasitos com distintos modos de transmissão são diferentemente afetados por hospedeiros sociais 36
3.1. INTRODUÇÃO 36
3.2. METODOLOGIA 43
3.2.1. Área de estudo 43
3.2.2. Sujeitos 43
3.2.3. Coleta de fezes 44
3.2.4. Análise de fezes 44
3.2.5. Coleta de dados de clima 44
3.2.6. Análises dos dados 44

3.3. RESULTADOS 47
3.3.1 Análises parasitológicas 47
3.3.2. Análises climáticas 47
3.3.3 Efeitos dos hospedeiros e do ambiente sobre parasitos transmitidos via ambiente contaminado 48
3.3.4. Efeitos dos hospedeiros e do ambiente sobre parasitos transmitidos via direta – entre hospedeiros 51
3.3.5. Efeitos dos hospedeiros e do ambiente sobre parasitos transmitidos via hospedeiros intermediários 51
3.4. DISCUSSÃO 52
3.4.1. Ocorrência de parasitos monoxenos transmitidos diretamente 53
3.4.2. Ocorrência de parasitos monoxenos transmitidos via ambiente 54
3.4.3. Ocorrência de parasitos heteroxenos 55
3.5. CONCLUSÕES 57
CAPÍTULO 4: Associação espacial e matrilínea não afetam transmissão de parasitos numa rede social altamente densa 59
4.1. INTRODUÇÃO 59
4.2. METODOLOGIA 62
4.2.1. Área de estudo 62
4.2.2. Sujeitos 62
4.2.3. Levantamento parasitológico 62
4.2.4. Análises de redes sociais 63
4.2.4.1. Associação espacial 63
4.2.4.2. Co-ocorrência de parasitos 64
4.2.4.3. Correlações de matrizes 64
4.2.4.4. Propriedades das redes 65
4.3. RESULTADOS 66
4.3.1. Análises parasitológicas 66
4.3.2. Análises de Redes Sociais 67
4.3.2.1. Associação espacial 67
4.3.2.2. Co-ocorrência de parasitos 68
4.4. DISCUSSÃO 70

5. DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÃO 74
6. REFERÊNCIAS 77
ANEXOS 102
Anexo 1: Termo de Consentimento Livre e Esclarecido (TCLE) 103
Anexo 2: Características morfológicas dos parasitos encontrados nas fezes da população de *S. libidinosus* 105
Anexo 3: Características morfológicas dos parasitos encontrados nas fezes da população da população humana. 107
Anexo 4: Aprovações do Comitê de Ética em Pesquisa com Animais 108
Anexo 5: Aprovação do Comitê de Ética em Pesquisa com Humanos 109

Lista de Figuras

Figura 1.1.2.1: Parasitos intestinais encontrados na população de macacos-prego estudada (a. Ordem Rhabditida; b. Ordem Strongylida; c. Ordem Spirurida; d. Família Filaroididae; e. *Entamoeba coli*; f. *Giardia* sp). Imagens: Gisele Zago 5

Figura 1.1.2.2: Distribuição do número de artigos publicados com informações sobre ocorrência/prevalência de parasitos intestinais em populações selvagens de primatas do novo mundo (infraordem Platyrrhini). Total de artigos levantados: 104. Base de dados: Web of Science, última pesquisa em 02/2018. 7

Figura 1.2.1: Vista da FBV. Mapa de localização da área de estudo no município de Gilbués (PI). fonte: wikipedia.org . Fotografia de: Marino Junior 8

Figura 1.3.1: Fêmea adulta de *S. libidinosus* com filhote. Fotografia de Marcos Fonseca de Oliveira. 10

Figura 1.3.2: Indivíduo de *S. libidinosus* no solo ao lado dos animais de criação. Fotografia de Marcos Fonseca de Oliveira 11

Figura 2.3.1.1. Distribuição da diversidade máxima de parasitos entre os indivíduos analisados (n=41). Dado que foram coletadas quantidades diferentes de amostras entre os indivíduos, foi calculada a diversidade máxima por indivíduo, ou seja, entre todas as amostras coletadas de um indivíduo, considerou-se aquela com maior diversidade de tipos de parasitos. Dançarina e Caju não apresentaram amostras positivas. 23

Figura 2.3.1.2. Proporção de amostras infectadas por tipo de parasito para cada indivíduo, separados por grupo. 24

Figura 2.3.2.1. Distribuição da diversidade máxima de parasitos entre os participantes analisados (n=39). Dado que foram coletadas quantidades diferentes de amostras entre os indivíduos, foi calculada a diversidade máxima por indivíduo, ou seja, entre todas as amostras coletadas de um indivíduo, considerou-se aquela com maior diversidade de tipos de parasitos. 17participantes não apresentaram amostras positivas. 26

Figura 2.3.2.2. Distribuição da prevalência dos tipos de parasito em relação ao total de amostras analisadas a cada coleta, com intervalo de dois meses entre elas. 27

Figura 2.3.4.1. Distribuição da ocorrência de todos os tipos parasitos intestinais reconhecidos pela ordem e/ou gênero e espécie das populações da região da FBV. 29

Figura 2.3.4.2. Análise de correspondência entre parasitos intestinais (E_coli, Ancylostoma, E_hystolitica, Balantidium, Strongylida, E_nana, Cocci, Giardia, Strongyloides) encontrados nas famílias de humanos (Humanos R, Humanos D, Humanos M e Humanos C) , grupos de macacos (Macacos Z, Macacos CH e Macacos T) e animais de criação (Suínos R, Suínos D, Ovinos C, Caprinos R, Bovinos C, Caprinos C, Ovinos D, Equinos D, Suínos M, Suínos C, Bovinos R) habitantes da FBV. 30

Figura 3.3.2.1: Medidas descritivas das variáveis climáticas. Nota-se que as variáveis Temperatura Mínima Média Mensal e Pluviosidade Total Mensal apresentaram pontos

discrepantes. No caso da temperatura mínima, tratou-se do mês de agosto de 2016, com média de 18,2ºC. Já para a pluviosidade, o ponto refere-se ao mês de janeiro de 2016, que apresentou um dia com elevado com índice de pluviosidade, aumentando o total mensal para 1476 mm. 48

Figura 3.3.3.1: Efeitos aleatórios do modelo ajustado para a chance de ocorrência dos parasitos de acordo com seus modos de transmissão; parasitos transmitidos via ambiente contaminado (a e b), via direta – entre hospedeiros (c) e via hospedeiros intermediários (d). Os grupos CH e T apresentaram maior chance de ocorrência de parasitos transmitidos via ambiente contaminado e direta – entre hospedeiros e somente o grupo CH maior chance de ocorrência de parasito transmitido via hospedeiro intermediário. 50

Figura 4.3.1.1: Diagrama da ocorrência de parasitos intestinais dos macacos-prego da FBV. As cores representam a ocorrência de um tipo de parasito em pelo menos uma amostra analisada de um respectivo indivíduo. Os indivíduos estão distribuídos por sua matrilínea. Os algarismos "4", "5", "6" e "7" correspondem às fêmeas matriarcas de cada matrilínea; dois algarismos indivíduos da segunda geração, três algarismos indivíduos da terceira geração. 66

Figura 4.3.2.1.1: Rede de associação espacial. Os indivíduos estão separados em 7 clusters de indivíduos mais proximamente conectados que correspondem à maioria de indivíduos de uma matrilínea ("4", "5", "6" e "7"). Os algarismos "4", "5", "6" e "7" correspondem às fêmeas matriarcas de cada matrilínea; dois algarismos segunda geração, três algarismos terceira geração. As cores dos nós correspondem à idade do indivíduo; cinzo claro: infante; cinzo escuro: juvenil; preto: adulto. Os símbolos dos nós correspondem ao sexo do indivíduo; ●: Fêmea; ▲: Macho. 68

Figura 4.3.2.2.1: Rede de co-ocorrência de parasitos. Os indivíduos estão separados em apenas 4 clusters de indivíduos mais proximamente conectados pertencentes a mais de uma matrilínea. Os algarismos "4", "5", "6" e "7" correspondem às fêmeas matriarcas de cada matrilínea; dois algarismos segunda geração, três algarismos terceira geração. As cores dos nós correspondem à idade do indivíduo; cinzo claro: infante; cinzo escuro: juvenil; preto: adulto. Os símbolos dos nós correspondem ao sexo do indivíduo; ●: Fêmea; ▲: Macho. 69

Lista de Tabelas

Tabela 2.2.2.1. Tamanho dos grupos e distribuição por sexo e categoria de idade dos indivíduos. 16

Tabela 2.3.1.1. Distribuição da prevalência dos tipos de parasitos no total de amostras analisadas (n=531), número de indivíduos infectados e caracterização dos parasitos pelo ciclo de vida e modos de transmissão. 22

Tabela 2.3.2.1. Distribuição da prevalência dos tipos de parasitos no total de amostras analisadas da população humana (n=134), número de indivíduos infectados e caracterização dos parasitos pelo ciclo de vida e modos de transmissão. 25

Tabela 2.3.3.1. Distribuição da prevalência dos tipos de parasitos no total de amostras analisadas para cada tipo de grupo de animais de criação e caracterização dos parasitos pelo ciclo de vida e modos de transmissão. 28

Tabela 3.1.1. Fatores causais hipotéticos, previsões e resultados encontrados para a chance de ocorrência de parasitos intestinais em *Sapajus libidinosus* 42

Tabela 3.2.6.1. Tabela de conversão das variáveis padronizadas 46

Tabela 3.2.6.2. Equivalência na variação das variáveis padronizadas 46

Tabela 3.3.3.1. Estimativas dos coeficientes do modelo ajustado para *Strongyloides* 49

Tabela 3.3.3.2. Estimativas dos coeficientes do modelo ajustado para Strongylida 49

Tabela 3.3.4.1. Estimativas dos coeficientes do modelo ajustado para Filaroididae 51

Tabela 3.3.5.1. Estimativas dos coeficientes do modelo ajustado para Spirurida 52

Tabela 4.3.2.1.1. Métricas das redes de associação espacial e de co-ocorrência de parasitos entre as matrilíneas do grupo estudado 67

APRESENTAÇÃO

1.1. INTRODUÇÃO

A transmissão de doenças entre diferentes espécies de hospedeiros, e entre indivíduos de uma mesma espécie ou de um mesmo grupo social pode levar populações selvagens de primatas ao declínio (p. ex. ebola em gorilas e chimpanzés: Leendertz et al., 2016, tuberculose e outras doenças respiratórias em gorilas e chimpanzés: Köndgen et al., 2008; Wolf et al., 2014; Ryan & Walsh, 2011; febre amarela em bugios: Bicca-Marques & Freitas, 2010; Fernandes et al., 2017). Dada a relevância do tema, neste trabalho, buscamos contribuir para o entendimento dos fatores que afetam a ocorrência de parasitoses em primatas selvagens. Investigamos a ocorrência de parasitos intestinais em uma população selvagem de primata, analisando os efeitos de três fatores distintos: proximidade geográfica entre primatas humanos e não humanos; características intrínsecas dos hospedeiros e climáticas do ambiente e, por fim, relações sociais diferenciadas.

Considera-se que viver em grupo aumenta a probabilidade de transmissão de parasitos entre co-específicos (Kappeler et al., 2015), dada a maior proximidade e/ou frequência de interação entre os indivíduos (Altizer et al., 2003). Primatas, em sua maioria, vivem em grupos, com ampla diversidade de sistemas sociais, com variações intra e interespecíficas em tamanho de grupo, razão sexual, coesão, sistemas de acasalamento e interações e relações sociais (Kappeler et al., 2002). A diversidade de sistemas sociais dos primatas pode ter implicações diretas na ocorrência e prevalência das infecções por parasitos, tornando-os bons modelos para o estudo das parasitoses (Nunn, 2012).

Neste capítulo, apresento uma breve revisão bibliográfica sobre sistemas sociais de primatas e suas implicações para as parasitoses intestinais, bem como sobre os principais parasitos intestinais encontrados em populações de primatas selvagens.

1.1.1. Socialidade Primata e Parasitos

Ao longo da história da primatologia, estudos investigaram o efeito de variáveis ambientais e comportamentais, como distribuição e disponibilidade de recursos alimentares, competição por alimento, risco de predação e de infanticídio, sobre os sistemas sociais de primatas (Janson, 2000) em modelos socio-ecológicos (Wrangham, 1980; van Schaik, 1989; Sterck et al., 1997). Freeland (1976) foi um dos pioneiros a considerar que doenças poderiam exercer uma pressão seletiva sobre o comportamento social de primatas, partindo do pressuposto de que doenças podem impactar diretamente a sobrevivência dos hospedeiros. Freeland (1976 e 1980) propôs que certas características como, tamanho e manutenção da composição individual do grupo, preferência pelo acasalamento entre indivíduos do mesmo grupo e manutenção de uma área de vida, ajudam a evitar a aquisição de novas doenças (Freeland, 1980) e, por isso, teriam sido selecionadas a partir da pressão de seleção dos parasitos. Na mesma linha de Freeland (1980), outros estudos sugerem que escolha de locais para defecação, alternância entre locais de dormida e a formação de sub-grupos (Gilbert, 1997; Hausfater & Meade, 1982; Griffin & Nunn, 2012) também teriam sido selecionados como resposta adaptativa a infeção por parasitos, relacionada à evitação da contaminação. O uso de plantas com ação contra parasitos intestinais em chimpanzés (Huffman et al., 1997) ou com propriedades contra ectoparasitos em caiaras (*Cebus capucinus*) (Baker, 1996) e em macacos-prego (*Sapajus* sp.) (Lynch Alafaro et al., 2012; Verderane et al., 2007) corroboram a hipótese de que alguns comportamentos em primatas podem ter sido selecionados para a evitação ou controle de doenças.

A partir destes primeiros estudos (Freeland, 1976 e 1980), pesquisadores começaram a buscar fatores que predizem o risco de infecção por parasitos (Nunn, 2012), considerando características dos hospedeiros (indivíduo ou grupo/população), dos parasitos e do ambiente (Chapman et al., 2005; Parr et al., 2013b; Benavides et al., 2012; Gillespie et al., 2005). De maneira geral, supõe-se uma relação positiva entre tamanho de grupo e parasitoses (Altizer et al., 2003); entre densidade populacional e infecção por parasitos (Valdespino et al., 2010; Chapman

et al., 2005); além de efeitos de idade (Wilson et al., 2001; MacIntosh et al., 2010), sexo (Klein, 2000; Benavides et al., 2012; Gillespie et al., 2005; e.g. chimpanzés, *Pan troglodytes Schweinfurthii*: Gillespie et al., 2010; e.g. macacos japoneses: MacIntosh et al., 2010), e relações sociais diferenciadas (Rimbach et al., 2015; MacIntosh et al., 2012). Em relação ao ambiente, estudos têm considerado que ambientes úmidos ou locais com alta pluviosidade favorecem a infecção por parasitos (Hausfater & Meade, 1982). Resultados contraditórios dos efeitos demográficos ou ambientais sobre o risco de aquisição de doenças (p. ex. sexo: viés para machos em macacos japoneses: MacIntosh et al., 2010 e viés para fêmeas em babuínos: Benavides et al., 2012; ou ambiente: clima seco em *Cebus capucinus*: Parr et al., 2013b e clima úmido em *Aloutta* sp.: Trejo-Macias & Estrada, 2012) revelam a necessidade da continuidade de estudos que investiguem as parasitoses em populações de primatas selvagens (Gillespie et al., 2008).

1.1.2. Principais parasitos intestinais encontrados em primatas

Primatas são hospedeiros de diversos tipos de parasitos (artrópodes, bactérias, fungos, vírus, helmintos e protozoários) (Pedersen et al., 2005), mas tratamos nesta revisão apenas das ocorrências de helmintos e protozoários em populações selvagens. Entre os helmintos, focamos em dois dos três grandes filos que compõem este grupo: Nemathelminthes (corpo alongado e cilíndrico) e Platyhelminthes (corpo achatado dorsoventralmente em forma de fita) (para revisão ver Rey, 2011). Nemathelminthes é composto de parasitos monoxenos (i.e. completam seu ciclo de vida em um único hospedeiro) e heteroxenos (i.e. parte do seu ciclo de vida é desenvolvida em um hospedeiro intermediário antes de atingir o hospedeiro definitivo) com ampla diversidade de ordens, famílias e espécies (ver Anderson, 2000 para revisão). São geralmente transmitidos via ambiente (e.g. Ordem Rhabditida; e.g. Ordem Strongylida) (figura 1.1.2.1 a e b), via hospedeiros intermediários (e.g. Ordem Spirurida) (figura 1.1.2.1c) e via direta entre hospedeiros (e.g. Ordem Oxyurida)

(Anderson, 2000). Nas espécies de helmintos com ciclo monoxeno e transmissão via ambiente, os ovos são liberados nas fezes (em algumas espécies, larvas de primeiro estágio também podem ser liberadas) e, no ambiente, completam seu desenvolvimento passando de larva de primeiro estágio (rabditóide) para larva de terceiro estágio (filarióide), capaz de infectar um novo hospedeiro através da penetração da pele (p. ex. superfamília Ancylostomatoidea) ou através da ingestão de larvas infectantes (p. ex. superfamília Strongyloidea) (para revisão ver Anderson, 2000). Estes parasitos são amplamente distribuídos entre primatas Catarrhini e Platyrrhini (e.g. *Strongyloides fulleborni*: chimpanzés: Gillespie et al., 2010; macacos japoneses: MacIntosh et al., 2010 e macacos colobus: Gillespie et al., 2005; *Strongyloides cebus*: *Brachyteles arachnoides*: Stuart et al., 1993; e.g. ordem Strongylida: Ancylostomatoidea: chimpanzés: Gillespie et al., 2010; bugios, macacos-aranha e caiararas: Rondón et al., 2017; Cristóbal-Azkarate et al., 2010). Nas espécies com ciclo monoxeno e transmissão direta, os ovos e/ou larvas podem ser transferidos entre hospedeiros através do contato direto ou através de infecção oral após a liberação nas fezes (e.g. Ordem Oxyurida: Anderson, 2000; e.g. Filaroididae: Parr et al., 2013, figura 1.1.2.1d). Alguns estudos indicam alta especificidade entre os gêneros *Enterobius* e *Trypanoxyuris* da ordem Oxyurida e primatas Catarrhini e Platyrrhini, respectivamente (Solórzano-García & León, 2017; Brooks & Glen, 1982). Nas espécies de helmintos com ciclo heteroxeno (e.g. Ordem Spirurida), os ovos são liberados com larva de primeiro estágio completamente desenvolvidas que se desenvolverão em larvas infectantes somente se atingirem um hospedeiro intermediário invertebrado (Anderson, 2000). São reportados em Platyrrhini (e.g. *Cebus capucinus*: Parr et al., 2013a) e Catarrhini (e.g. *Pan troglodytes schweinfurthii*: Kalousová et al., 2014).

O filo Platyhelminthes é composto geralmente por parasitos heteroxenos, com ciclo de vida complexo com vários estágios larvários e ao menos um hospedeiro intermediário, possuem corpo achatado e órgãos de fixação em forma de ventosa (para revisão ver Rey, 2011). As duas principais classes que infectam primatas Catarrhini e Platyrrhini são Digenea (e.g. *Alouatta pigra*: Eckert et al., 2006; e.g. *Pan paniscus*: Dupain et al., 2009) e Cestoda (e.g. *Pan troglodytes schweinfurthii*: Kooriyama

et al., 2012; e.g. *Colobus guereza*: Gillespie & Chapman, 2008; e.g. *Cebus capucinus*: Parr et al., 2013; e.g. *Cacajao calvus ucayalii*: Conga et al., 2014).

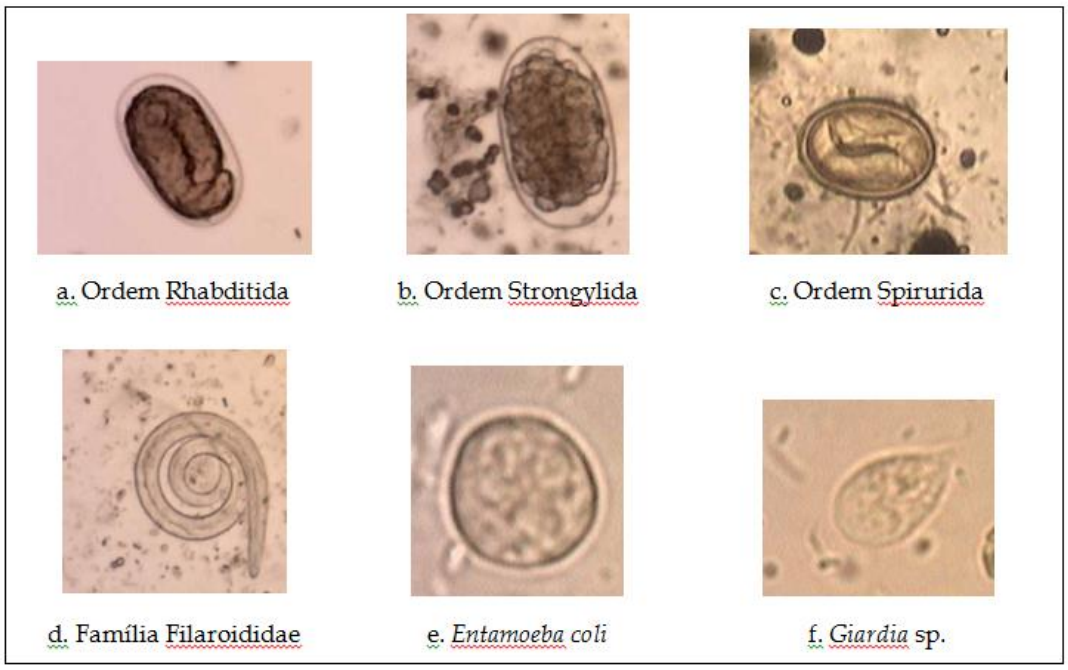


Figura 1.1.2.1: Parasitos intestinais encontrados na população de macacos-prego estudada (a. Ordem Rhabditida; b. Ordem Strongylida; c. Ordem Spirurida; d. Família Filaroididae; e. *Entamoeba coli*; f. *Giardia* sp). Imagens: Gisele Zago

Protozoários apresentam ciclo monoxeno e, durante o ciclo, os parasitos geralmente apresentam duas formas: cistos (esféricos com um ou vários núcleos) e trofozoítos (com ou sem flagelos), ambos liberados nas fezes dos indivíduos contaminados (para revisão ver Rey, 2011 e Petri & Singh, 2006). A principal forma de aquisição é através da ingestão de cistos disponíveis no ambiente, especialmente na água e nos alimentos contaminados com material fecal, sendo os cistos capazes de sobreviver por longos períodos em meios aquáticos (para revisão ver Rey, 2011 e Petri & Singh, 2006). Os protozoários *Entamoeba coli* (figura 1.1.2.1e), *Entamoeba histolytica*, *Giardia* sp. (figura 1.1.2.1f) e *Balantidium coli* são amplamente reportados em primatas Catarrhini (e.g. colobus, *Procolobus badius tephrosceles*; vervets: *Cercopithecus aethiops pygerythrus*; babuínos: *Papio cynocephalus* e chimpanzés: *Pan troglodytes schweinfurthii*: Kooriyama et al., 2012) e Platyrrhini (e.g. *Alouatta pigra*:

Eckert et al., 2006; *Brachyteles hypoxanthus*: Angonesi et al., 2009; *Alouatta palliata aequatorialis*: Helenbrook et al., 2015; e.g. *Cebus capucinus*: Parr et al., 2013a). Sua ocorrência em populações selvagens de primatas tem sido associada à proximidade com humanos (Lilly et al., 2002).

Os estudos sobre parasitoses intestinais em populações selvagens de Catarrhini e Platyrrhini baseiam-se especialmente em levantamentos parasitológicos (p. ex. Gillespie & Chapman, 2008; Stuart et al., 1990). Nestes levantamentos, além do registro de presença ou ausência de uma determinada espécie de parasito (denominada ocorrência), são empregados parâmetros que definem ou que ajudam a mensurar as infecções (Stuart & Strier, 1995). São eles: prevalência (na população): número de hospedeiros infectados por determinada espécie de parasito dividido pelo número total de indivíduos analisados; diversidade: número de espécies de parasitos diferentes encontradas na população ou em cada amostra analisada, a depender do tipo de abordagem ou de questão de investigação de cada estudo; e intensidade: estimativa do número de indivíduos de uma determinada espécie de parasito presente em cada hospedeiro (Stuart & Strier, 1995; Altizer et al., 2003). Essas medidas permitem a investigação comparativa das infecções por parasitos entre indivíduos, grupos e até entre espécies de hospedeiros (Nunn & Altizer, 2005).

Os levantamentos parasitológicos, entretanto, são desigualmente distribuídos entre as espécies e/ou populações. Por exemplo, em primatas Platyrrhini, a maior concentração de estudos sobre parasitoses baseia-se em levantamentos parasitológicos do gênero *Alouatta* (figura 1.1.2.2) (p.ex. Stuart et al., 1990; Stoner, 1996; Vitazkova & Wade, 2006; Valdespino et al., 2010; Kowalewski et al., 2011), enquanto que para outros gêneros, os levantamentos são raros (p. ex. *Cacajao*: Conga et al., 2014; *Saimiri*: Phillips et al., 2004). Para o gênero *Sapajus*, estudado neste trabalho, foram encontrados apenas levantamentos publicados em teses/dissertações (e.g. *S. nigritus*: Delgado, 2013 e *S. xanthosternos*: Colosio, 2009); um levantamento piloto em uma população de *S. nigritus* do Parque Estadual Carlos Botelho/SP resultante do trabalho de iniciação científica, orientado pela Profa. Patrícia Izar (Penna, 2012) e um artigo que aborda populações de várias espécies neotropicais habitantes de uma Reserva Nacional no Peru, incluindo *S. apella* (Phillips et al., 2004).

Entre primatas Catarrhini, os estudos parecem estar mais bem distribuídos entre os gêneros (e.g. *Pan*: Dupain et al., 2009; Gillespie et al., 2010; *Colobus*: Gillespie & Chapman, 2008; Gillespie et al., 2005; *Macaca*: MacIntosh et al., 2010; Lilly et al., 2002; *Papio*: Hausfater & Watson, 1976; Weyher, 2009).

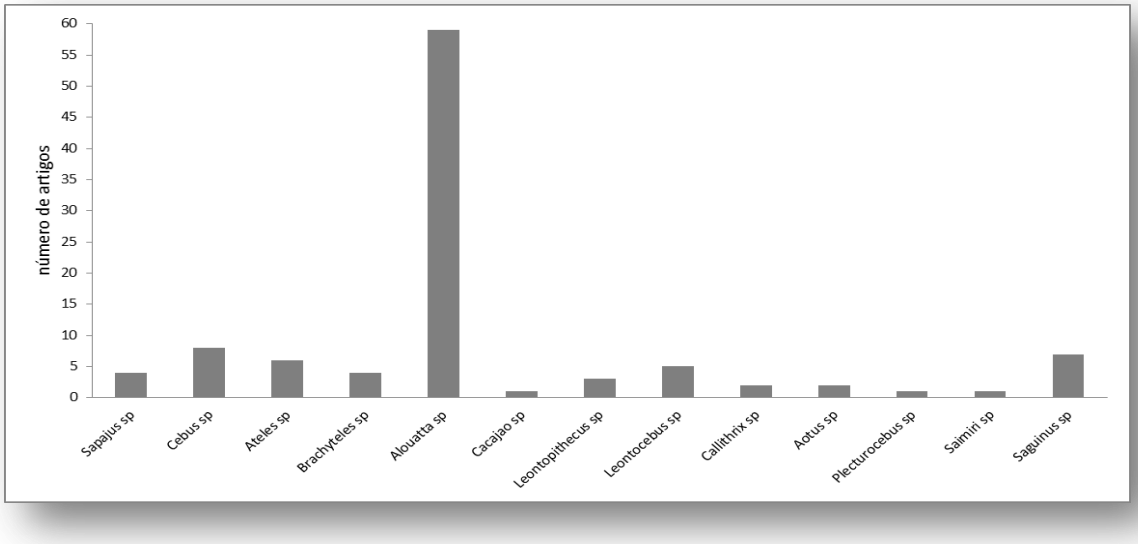


Figura 1.1.2.2: Distribuição do número de artigos publicados com informações sobre ocorrência/prevalência de parasitos intestinais em populações selvagens de primatas do novo mundo (infraordem Platyrrhini). Total de artigos levantados: 104. Base de dados: Web of Science, última pesquisa em 02/2018.

A inexistência de um levantamento parasitológico da população estudada (*S. libidinosus*), acrescido de poucos levantamentos parasitológicos do gênero *Sapajus*, tornam a investigação sobre a ocorrência de parasitos intestinais nesta população de primatas silvestre ainda mais relevante. Apresento a seguir uma caracterização da área de estudo e da população estudada.

1.2. ÁREA DE ESTUDO

Este estudo foi desenvolvido na Fazenda Boa Vista (FBV), uma área de ecótono Cerrado/Caatinga (9°39′ S, 45º25′ W) ao sul do estado do Piauí, Brasil (figura 1.2.1). A região é uma floresta aberta, composta por chapadas, brejos, grotas e morros

de arenito. A vegetação é composta por áreas de arbustos, xerófitas e palmeiras (Visalberghi et al., 2007). O clima é marcado pela sazonalidade de chuvas, apresentando duas estações bem definidas, a estação seca (de maio a setembro) e a estação chuvosa (de outubro a abril) (Verderane, 2013). Durante o período do estudo (de outubro de 2014 a outubro de 2016) a pluviosidade média durante a estação seca foi 3,6mm e 98,8mm durante a estação chuvosa e a temperatura média durante a estação seca foi 27,9°C e 29,1°C durante a estação chuvosa.

Figura 1.2.1: Vista da Fazenda Boa Vista e mapa de localização do município de Gilbués (PI). fonte: wikipedia.org . Fotografia de: Marino Júnior Fonseca de Oliveira.

1.3. MACACOS-PREGO: *SAPAJUS LIBIDINOSUS*

Macacos-prego, como conhecidos popularmente, são primatas neotropicais amplamente distribuídos pelas Américas Central e Sul que, juntamente com caiararas, compunham o gênero *Cebus* (Fragaszy et al., 2004). A classificação taxonômica destes primatas foi revista nos últimos anos baseada em estudos

morfológicos e genéticos (Lynch Alfaro et al., 2012a; Lynch-Alfaro et al., 2012b), sendo atualmente divididos em dois gêneros: *Sapajus* (macacos-prego), com corpos mais robustos e com tufos de pelos na cabeça, e *Cebus* (caiararas), mais esguios e sem tufos (Lynch-Alfaro et al., 2012b). O gênero *Sapajus* passou a compreender 8 espécies (*S. apella, S. macrocephalus*, *S. libidinosus*, *S. cay*, *S. xanthosternos*, *S. robustus*, *S. nigritus*, e *S. flavius*), distribuídas no Brasil e em outros países da América do Sul (Lynch Alfaro et al., 2012a).

S. libidinosus (figura 1.3.1) ocorre no nordeste e no centro-oeste do Brasil (Fragaszy et al., 2004). A população estudada ocupa uma área de cerca de 355 hectares (Verderane, 2010) em uma fazenda de propriedade particular, a FBV. Alimenta-se principalmente de frutos, invertebrados e sementes, sendo frutos e invertebrados os recursos mais consumidos na estação chuvosa e sementes na estação seca (Verderane et al., 2013; Peternelli dos Santos, 2015). Forma grupos multi-machos, multi-fêmeas, fêmeas são filopátricas e nepotistas (Verderane et al., 2013). Os grupos da FBV são coesos, com formação de hierarquia de dominância linear (Verderane et al., 2013). Apresentam alta terrestrialidade, relacionada ao uso de ferramentas, peculiaridade desta população (Visalberghi et al., 2005). Os macacos são de porte médio e há dimorfismo sexual: fêmeas são menores (2,1 kg em média) que os machos (3,5 kg em média) (Fragaszy et al., 2015). A população estudada é composta por três grupos, com tamanhos diferentes. O maior grupo é composto por 26 indivíduos e o menor por 6 indivíduos. O acompanhamento de longo prazo destes animais nos permitiu reconhecer individualmente cada membro da população, bem como, as datas de nascimentos de todos os indivíduos desde 2006, suas relações maternas de parentesco (Verderane et al., 2013), os intervalos entre partos (Izar et al., 2011) e o desenvolvimento corpóreo através de medidas sistemáticas de massa corpórea (Fragaszy et al., 2015).

Particularidades desta população de macacos-prego, como alta taxa de tempo despedido no solo (Verderane, 2010), proximidade com humanos e animais de criação (Spagnoletti et al., 2017; Izar, comunicação pessoal) (figura 1.3.2), fatores associados à facilitação da ocorrência de parasitoses (Lilly et al., 2002; Godoy et al., 2004), bem como, o acompanhamento sistemático dos animais e das condições

climáticas do ambiente desta região, desde 2006, constituem uma situação ideal para testar efeitos da sobreposição da área de vida com outras espécies, dos indivíduos, do clima e das relações sociais sobre as parasitoses.

Figura 1.3.1: Macho adulto de *S. libidinosus* com filhote. Fotografia de Marino Júnior Fonseca de Oliveira.

Figura 1.3.2: Indivíduo de *S. libidinosus* no solo ao lado dos animais de criação. Fotografia de Marcos Fonseca de Oliveira

No segundo capítulo, apresentado a seguir, realizamos um levantamento parasitológico da população primata com o objetivo de caracterizar as parasitoses da região, bem como as de outras espécies (humanos e animais de criação) para investigar a especificidade parasito-hospedeiro nas espécies que vivem em simpatria. No terceiro capítulo, investigamos os efeitos de características dos hospedeiros e do ambiente sobre a chance de ocorrência dos parasitos intestinais na população primata, e por fim, no quarto capítulo investigamos os efeitos das relações sociais diferenciadas sobre a transmissão de parasitos intestinos entre indivíduos de um mesmo grupo social.

CAPÍTULO 2: Levantamento parasitológico dos habitantes da Fazenda Boa Vista: distintos modos de transmissão afetam a co-ocorrência de parasitos em humanos e animais em ambientes antropizados

2.1. INTRODUÇÃO

O risco de aquisição de um parasito por um hospedeiro depende da rota de transmissão e do ciclo de vida do parasito (Altizer et al., 2003). Microparasitos (vírus, bactérias) são especialmente caracterizados pela transmissão direta, pois possuem baixas taxas de sobrevivência fora do hospedeiro e macroparasitos (helmintos, artrópodes, protozoários) pela transmissão indireta, pois possuem parte de seu ciclo de vida fora do hospedeiro definitivo (Pedersen et al., 2005). Além disso, outras características das espécies de parasitos são determinantes da ocorrência, transmissão e gravidade da infecção: a patogenicidade do parasito é capaz de reduzir a sobrevivência ou reprodução dos hospedeiros (Altizer et al., 2003); a persistência pode afetar a dificuldade de reconhecimento do parasito pelo sistema imune do hospedeiro (e.g. *Trypanosoma brucei*: Taylor & Rudenko, 2006) e a especificidade determina a capacidade do parasito de explorar diferentes espécies hospedeiras (Poulin et al., 2011). Espécies generalistas são capazes de infectar múltiplas espécies de hospedeiro, enquanto espécies especialistas infectam um número restrito de espécies de hospedeiro (Altizer et al., 2003). Em primatas não humanos, por exemplo, parasitos do gênero *Trypanoxyuris* sp. parecem infectar somente hospedeiros Platyrrhini da família Atelidae (Stuart et al., 1998; Souza et al., 2010; Pinto et al., 2013), enquanto, que *Strongyloides fuellerboni* são relatados em diversas famílias de Catarrhini (e.g. Hominidae: chimpanzés: Gillespie et al., 2010; gorilas: Rothman et al., 2008; Cercopithecidae: macacos colobus: Gillespie & Chapman, 2008 e Hylobatidae: gibões: Gillespie et al., 2013).

A maioria dos patógenos capazes de infectar hospedeiros primatas é considerada multi-hospedeiros (Pedersen et al., 2005). A capacidade de infectar múltiplos hospedeiros de espécies diferentes depende dos modos de transmissão dos

parasitos (Pedersen et al., 2005), bem como de características ecológicas (p. ex. sobreposição de áreas de vida, Davies & Pedersen, 2008) e biológicas (p. ex. sistema imunológico, Woolhouse et al., 2005) dos hospedeiros. Investigações sobre fatores filogenéticos e geográficos como preditores da similaridade de parasitos entre diferentes espécies de hospedeiros (Davies & Pedersen, 2008; Cooper et al., 2012; Pedersen & Davies, 2010) mostram efeitos diferentes em cada etapa da infecção: proximidade geográfica pode afetar a oportunidade de encontro com o parasito, enquanto que proximidade filogenética pode afetar a aquisição e a manutenção do parasito no novo hospedeiro (Pedersen & Davies, 2010). Além disso, os efeitos podem variar de acordo com o tipo de parasito; por exemplo, a partilha de alguns tipos (p. ex. vírus) é menos afetada pela proximidade filogenética do que outros (p. ex. helmintos ou protozoários), sendo os vírus considerados filogeneticamente generalistas (Cooper et al., 2012). Por outro lado, quase metade (48%) das espécies de helmintos reportadas em primatas é específica de uma única espécie de hospedeiro, ou seja, mais afetados pela proximidade filogenética (Pedersen et al., 2005). Apesar dos helmintos serem considerados os parasitos com maior especificidade de hospedeiros entre os primatas, os distintos modos de transmissão podem dificultar a caracterização da especificidade destes parasitos (Pedersen et al., 2005): helmintos transmitidos via ambiente, via vetores e via hospedeiros intermediários são partilhados entre diversas espécies da ordem primata, e, até entre diferentes ordens e somente aqueles transmitidos exclusivamente por contato direto são hospedeiros específicos (Pedersen et al., 2005).

Infecções por parasitos intestinais, tanto em primatas não humanos, quanto em humanos, geralmente são assintomáticas (Gillespie et al., 2008; Setchell et al., 2007; Cimino et al., 2015), entretanto, são encontradas evidências diretas e indiretas do impacto das parasitoses na saúde dos hospedeiros (Nguyen et al., 2015; Huffman et al., 1997; Stephenson et al., 2000). Em primatas, apenas dois estudos mostram, de fato, que a infecção por um parasito intestinal, *Taenia serialis*, caracterizada pela formação de um cisto protuberante na região peitoral, tem impactos negativos diretos na reprodução e sobrevivência de macacos geladas (*Theropithecus gelada*) (Nguyen et al., 2015 e Schneider-Crease et al., 2017). Outros trabalhos mostram

evidências indiretas de impactos das infecções sobre a saúde de hospedeiros primatas, baseadas especialmente em mudanças no orçamento de atividades, com a diminuição de comportamentos mais custosos como, por exemplo, catação e cópula (*Pan troglodytes*: Huffman et al., 1997; *Procolobus rufomitratus tephrosceles:* Ghai et al., 2015). Por outro lado, em humanos, doenças causadas por parasitos intestinais podem ter um grande impacto na saúde pública, já que casos graves levam a desnutrição e baixo desenvolvimento físico e mental (Stephenson et al., 2000). No Brasil, quase oito milhões de pessoas precisaram de tratamento para infecções intestinais em 2016 (Organização Mundial de Saúde, 2018). Embora afetem milhões de pessoas em todo o mundo, parasitoses intestinais são conhecidas como doenças negligenciadas, por serem endêmicas em populações de baixa renda e assim receberem baixos investimentos em pesquisas e em medicamentos para seu controle (Cimino et al., 2015; Ministério da Saúde, Brasil, 2010; www.who.int/en). De fato, estudos mostram uma relação positiva entre baixas condições socioeconômicas e prevalência de parasitos intestinais (Nobre et al., 2013; Fonseca et al., 2010; El-Sherbini e Abosdera, 2013; Souza et al., 2007).

O objetivo deste trabalho foi caracterizar a ocorrência, prevalência e diversidade de parasitos intestinais em uma população de macacos-prego (*S. libidinosus*) que habita uma área de ecótono Cerrado-Caatinga no sul do estado do Piauí, a Fazenda Boa Vista (FBV), bem como investigar a co-ocorrência destes parasitos nas espécies que habitam a mesma área (humanos, animais de criação e macacos).

Na FBV, os macacos-prego formam grupos coesos com frequentes interações sociais entre os indivíduos (Izar et al., 2011); são onívoros: se alimentam de frutos, sementes e invertebrados (Peternelli dos Santos, 2015; Verderane, 2010); percorrem diariamente diferentes substratos (arbóreos e planos) e fisionomias (chapada, grotas, encostas e brejo); ocupam áreas de vida com diferentes tamanhos (Verderane et al, 2013) e com diferentes níveis de alteração antrópica (Izar et al., 2011). Assim, de acordo com as hipóteses gerais de que espécies que vivem em grupo têm maior probabilidade de risco de transmissão de parasitos devido às interações frequentes entre os indivíduos (Altizer et al., 2003; Kappeler et al., 2015) e de que

comportamentos como onivoria e amplitude da área de vida (Benavides et al., 2012; Nunn et al., 2003, Vitone et al., 2004) ampliam as possibilidades de encontro com parasitos e por isso afetam as chances de aquisição, esperamos encontrar ampla prevalência e diversidade de parasitos com três distintos modos de transmissão (direta, via ambiente e via hospedeiros intermediários) nos macacos da FBV.

Na FBV, as áreas de vida dos macacos, dos humanos e dos animais de criação se sobrepõem. Os macacos são comumente avistados nas propriedades humanas e muitas vezes consomem recursos alimentares de origem antrópica como manga, milho e caju (Spagnoletti et al., 2017). Bovinos, suínos e caprinos também se alimentam com frequência desses recursos e são observados seguindo os macacos para comer os frutos que eles derrubam (Izar, comunicação pessoal). Em relação à população humana residente na região, encontramos habitação em área rural, falta de saneamento básico, baixos índices de renda e escolaridade (Spagnoletti et al., 2017; Spagnoletti & Izar, dados não publicados), condições que se correlacionam positivamente com os índices de infecções por parasitos intestinais (Barreto et al., 2010; Nobre et al., 2013; Fonseca et al., 2010; El-Sherbini e Abosdera, 2013; Souza et al., 2007). Dessa forma, na FBV diferentes espécies de hospedeiros partilham geograficamente a mesma região, fornecendo boas condições para a investigação da co-ocorrência de parasitos intestinais entre os macacos-prego, a população humana e os animais de criação que habitam a mesma área de vida. Considerando que os distintos modos de transmissão afeta a especificidade dos parasitos em relação a diferentes espécies de hospedeiros (Pedersen et al., 2005), esperamos que parasitos transmitidos via ambiente contaminado sejam encontrados nas três espécies distintas de hospedeiros. Por outro lado, considerando que parasitos transmitidos via direta e via hospedeiros intermediários são mais específicos, seja porque sua transmissão dependa do contato direto entre os hospedeiros (Cooper et al., 2012); seja porque sua transmissão dependa da co-existência entre hospedeiros definitivos e intermediários (Davies e Pedersen, 2008), esperamos encontrar tipos exclusivos de parasitos transmitidos via direta e via hospedeiros intermediários em cada categoria de hospedeiros.

2.2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.2.1. Área de estudo

Este estudo foi realizado na Fazenda Boa Vista, Gilbués, Piauí, cuja descrição encontra-se na apresentação desta tese (página 7)

2.2.2. Sujeitos

2.2.2.1. Macacos-prego

Os sujeitos desta pesquisa foram 41 macacos-prego (*S. libidinosus*) pertencentes a três grupos: Chicão (CH), Zangado (ZA) e T, multi-machos, multi-fêmeas, habitantes da FBV. O grupo CH era composto por 26 indivíduos, o grupo Z por 9 e o grupo T por 6 indivíduos (tabela 2.2.2.1). Alguns indivíduos (n=14) mudaram de categoria de idade durante o período do estudo, e, portanto, foram contabilizados mais de uma vez na tabela. Durante o estudo dois indivíduos passaram de infante dependente para infante independente e de infante independente para jovem, 7 indivíduos passaram de infante independente para jovem e 5 indivíduos passaram de jovem para adulto.

Tabela 2.2.2.1. Tamanho dos grupos e distribuição por sexo e categoria de idade dos indivíduos.

Grupo	Total	Sexo		Idade			
		Fêmeas	Machos	Adultos	Juvenis	Infantes independentes	Infantes dependentes
T	6	3	3	6	1	0	0
CH	26	15	11	18	11	7	3
ZA	9	4	5	7	2	2	0

Consideramos infantes dependentes indivíduos de 0 a 6 meses de idade e infantes independentes indivíduos de 6 a 18 meses de idade, juvenis de 18 a cerca de 60 meses e adultos a partir de 60 meses (Izawa, 1980; Verderane, 2010). Esses animais estavam bem habituados à presença humana e eram reconhecidos individualmente (Fragaszy et al., 2015).

2.2.2.2. Humanos e Animais de criação

Participaram desta pesquisa 39 moradores da FBV, sendo 21 mulheres e 18 homens, com idades entre 3 e 69 anos. A população humana está distribuída na região da FBV em pequenas propriedades familiares rurais, com cerca de 225 hectares (Spagnoletti et al., 2017), e não conta com serviço de saneamento básico (Izar, comunicação pessoal). As famílias têm baixos índices de renda e de escolaridade (Spagnoletti et al., 2017; Spagnoletti & Izar, dados não publicados). Coletamos dados de quatro famílias que moravam em localidades distintas, mas próximas entre si. A família M era composta de 4 participantes; a família C de 14 participantes; a família R de 7 participantes e família D de 3 participantes. As famílias praticam agricultura de subsistência com criação de pequenos rebanhos bovinos, suínos, ovinos e caprinos (Spagnoletti et al., 2017). Os animais de criação são mantidos ao redor das casas e em pequenos estábulos (Izar, comunicação pessoal) e foram categorizados de acordo com a localidade das propriedades familiares. Os animais de criação foram categorizados com a letra correspondente à família proprietária, por exemplo, animais "M" pertenciam à família "M".

2.2.3. Coleta de fezes

2.2.3.1. Macacos-prego

Foram coletadas mensalmente, de outubro de 2014 a outubro de 2016, entre uma e três amostras de fezes por indivíduo, imediatamente após a defecação. As amostras foram coletadas em tubos tipo falcon, contendo formalina 10% para a conservação das fezes, sendo preservadas a 4°C até o momento da análise em laboratório. Os tubos foram identificados com o nome do indivíduo, horário, data e local da coleta. A coleta foi realizada pelos assistentes de campo Marcos Fonseca de Oliveira e Arizomar da Silva Oliveira, oportunisticamente durante as filmagens de interações sociais dos filhotes, parte do projeto temático coordenado pela Profa. Patrícia Izar e financiado pela FAPESP. Os animais foram acompanhados pelos assistentes por 20 dias por mês, sendo 10 dias de cada assistente. Os assistentes foram treinados pela Profa. Patrícia Izar para a realização da coleta de fezes.

2.2.3.2. Humanos e animais de criação

Foram coletadas, a cada dois meses, ao longo de 24 meses, amostras de fezes dos humanos moradores da região da Fazenda Boa Vista, para verificar a ocorrência de parasitos intestinais. Os moradores da região foram convidados pelas pesquisadoras a participar da pesquisa. Nesse convite, as pesquisadoras fizeram um esclarecimento sobre os objetivos e metodologia da pesquisa aos participantes. Todos os participantes, moradores da Fazenda Boa Vista, consultados que desejaram participar foram incluídos na pesquisa. Os participantes assinaram um Termo de Consentimento Livre e Esclarecido – TCLE (Anexo 1) e puderam a qualquer momento desistir de participar da pesquisa. Os pais ou responsáveis autorizaram a participação de crianças assinando o TCLE. Neste caso, a coleta de fezes da criança foi realizada pelos pais ou responsáveis de acordo com as instruções dos pesquisadores, e como consta no próprio Termo de Consentimento. Foram coletadas amostras de todos os moradores da Fazenda Boa Vista que aceitaram participar do projeto. Não houve critérios de exclusão de participantes. Para aqueles que aceitaram, os tubos para coleta de fezes foram entregues a cada dois meses para cada participante. A coleta de fezes dos humanos foi iniciada em julho de 2015.

Os participantes recebiam um tubo de plástico tipo falcon contendo formalina 10% para a conservação das fezes e um palito de madeira (tipo de sorvete) para coletar as fezes, com a instrução de colocar pequena porção no tubo tomando cuidado para não derramar o líquido conservante e uma etiqueta para ser preenchida e colada no tubo com nome, data de coleta e campo para informação sobre o uso recente de medicamentos contra verminoses.

As amostras dos animais de criação também foram coletadas a cada dois meses, ao longo dos mesmos 24 meses, para verificar a ocorrência de parasitos intestinais. Neste caso, as amostras foram coletadas oportunisticamente durante a visita dos pesquisadores às casas dos moradores. Essas amostras foram coletadas em tubos plásticos, tipo falcon, contendo formalina 10% para a conservação das fezes. O material fecal foi coletado com o auxílio de um palito de madeira ficando completamente coberto pelo líquido conservante. Os tubos foram registrados com a espécie de animal (bovinos, suínos, ovinos e caprinos) sem reconhecimento individual, com horário, data e local da coleta.

2.2.4. Análise de fezes

Foram usadas duas técnicas diferentes para cada amostra para aumentar a sensibilidade do diagnóstico (Sudré et al., 2006). Usamos a combinação das técnicas de Hoffman, Pons e Janer (sedimentação espontânea) e Willis (flutuação em solução saturada de cloreto de sódio) para detectar a ocorrência de ovos e larvas de helmintos e cistos de protozoários nas fezes dos animais (macacos e animais de criação) e as técnicas de Hoffman, Pons e Janer (sedimentação espontânea) e Faust et cols. (centrífugo-flutuação) modificada, para as análises de fezes dos humanos. Foram lidas, no mínimo duas e no máximo quatro lâminas por amostra, de acordo com a quantidade de material fecal disponível. A identificação dos parasitos foi feita com base na morfologia dos ovos/larvas encontradas nas amostras de fezes (Vicente et al., 1997; Parr et al., 2003a; Brandão et al., 2009).

Para cada amostra foi registrada a ocorrência para cada tipo de parasito e a diversidade (número de tipos de parasitos). No caso de macacos-prego e humanos foi calculada também a diversidade máxima por indivíduo, ou seja, entre todas as amostras coletadas de um indivíduo, considerou-se aquela com maior diversidade de tipos de parasitos. Foi calculada a proporção de amostras infectadas para cada tipo de parasito por indivíduo (macacos-prego e humanos), ou seja, número de amostras infectadas para cada tipo de parasito dividido pelo total de amostras coletadas de cada indivíduo, dado que foram coletadas quantidades diferentes de amostras por indivíduo. Foi calculada a prevalência de parasitos na população (número de indivíduos infectadas dividido pelo número de indivíduos analisados).

Para os animais de criação fizemos apenas o registro de ocorrência, prevalência e diversidade dos parasitos, agrupado por tipo de animais, i.e., para cada população de bovinos, suínos, caprinos e ovinos, dado que os indivíduos não foram reconhecidos individualmente.

As amostras de fezes foram analisadas no Laboratório Epidemiologia Parasitária do IB da UNESP Botucatu com a colaboração da Profa. Dra. Luciene Maura Mascarini.

Este projeto foi aprovado pelo Comitê de Ética em Pesquisa com Animais (Protocolo no: 014/2014 e CEUA N 5685020315), Comitê de Ética em Pesquisa com Humanos (CAAE: 45791615.7.0000.5561 – processo: 051379/2015) do Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo e autorizado pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade ICMBio (SisBio #28689-6).

2.2.5. Análises dos dados

Os dados foram analisados pelo Centro de Estatística Aplicada – Instituto de Matemática e Estatística da Universidade de São Paulo. As análises descritivas para verificar a prevalência e diversidade dos parasitos das três populações foram realizadas com o auxílio dos Softwares R versão 3.3.3 (R Core Team, 2017) e SPSS v.18 (IBM Corp., 2009). Fizemos também uma análise de correspondência para

verificar a associação entre os tipos de hospedeiros, a localidade da residência/grupo e a ocorrência de parasitos. Para esta análise, calculamos as prevalências (número de indivíduos infectados dividido pelo número de indivíduos da população agrupada pela localidade ou grupo) dos parasitos que ocorreram em pelo menos duas das três populações de hospedeiros de acordo com a localidade da residência dos humanos e dos animais de criação e também de acordo com o grupo dos macacos-prego. Por esta análise, a distância gráfica de distribuição das variáveis "parasitos" e "hospedeiros" indica o grau de associação entre elas (Infantosi et al., 2014).

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Levantamento parasitológico dos macacos-prego

Foram analisadas 531 amostras fecais de 41 indivíduos de macacos-prego, pertencentes a três grupos (CH, Z e T). Foram coletadas quantidades diferentes de amostras entre grupos e indivíduos (n=394 - CH, n=87 - Z e n=50 - T; em média foram: n=15,2 amostras por indivíduo do grupo CH; n=9,7 do grupo Z e n=8,3 do grupo T). Em relação à idade, foram coletadas n=379 amostras de macacos adultos, n=115 de juvenis, n=33 de infantes independentes e n=4 de infantes dependentes.

Foram encontrados 16 tipos de parasitos, entre eles: espécies de nematoides (*Strongyloides* sp, ordem Spirurida, ordem Strongylida, família Filaroididae, família Ascarididae), uma espécie de cestódeo (não-identificada) e quatro espécies de protozoários (*Giardia* sp., *Balantidium coli*, *Entamoeba coli* e um coccídeo não-identificado) (Anexo 2).

Dentre as amostras analisadas (n=531), os parasitos tipo B (*Strongyloides* sp), C (ordem Strongylida), A (ordem Spirurida) e D (família Filaroididae) foram os mais prevalentes, com 47%, 44%, 27% e 24%, respectivamente (tabela 2.3.1.1). Entre os parasitos mais prevalentes na amostragem, encontramos 71% dos indivíduos infectados pelo parasito tipo A (ordem Spirurida) (29 infectados/41 analisados); 88%

dos indivíduos infectados pelo parasito tipo B (*Strongyloides* sp) (36 infectados/41 analisados); 83% dos indivíduos infectados pelo parasito tipo C (ordem Strongylida) (34 infectados/41 analisados) e 61% dos indivíduos infectados pelo parasito tipo D (família Filaroididae) (25 infectados/41 analisados). A prevalência geral dos parasitos na população foi de 95% (39 infectados/41 amostrados), independentemente do tipo de parasito encontrado.

Tabela 2.3.1.1. Distribuição da prevalência dos tipos de parasitos no total de amostras analisadas (n=531), número de indivíduos infectados e caracterização dos parasitos pelo ciclo de vida e modos de transmissão.

Parasito	Prevalência na amostragem	Indivíduos infectados	Ciclo de vida	Modo de transmissão
Spirurida	141/531 (27%)	29	heteroxeno	hospedeiro intermediário
Spirurida 2	20/531 (4%)	11		
Spirurida 3	1/531 (0,2%)	1		
cestódeo NI	25/531 (5%)	9		
Subulura	1/531 (0,2%)	1		
Filaroididae	125/531 (24%)	25	monoxeno	entre indivíduos
Strongyloides	252/531 (47%)	36	monoxeno	ambiente contaminado
Strongylida	232/531 (44%)	34		
Ascarididae	6/531 (1%)	6		
Ascarídeo 2	11/531 (2%)	10		
Ascarídeo 3	6/531 (1%)	5		
Ascarídeo 4	1/531 (0,2%)	1		
Giardia	7/531 (1%)	7		
Balantidium	1/531 (0,2%)	1		
Entamoeba coli	3/531 (0,6%)	3		
Coccídeo	3/531 (0,6%)	2		

A diversidade média no total de amostras analisadas (n=531) foi 1,57 (± 1,13), variando de zero (amostras negativas) a seis tipos de parasitos diferentes. Entre os indivíduos analisados apenas dois não apresentaram amostras positivas. A diversidade de parasitos entre os indivíduos variou de um a seis (Figura 2.3.1.1).

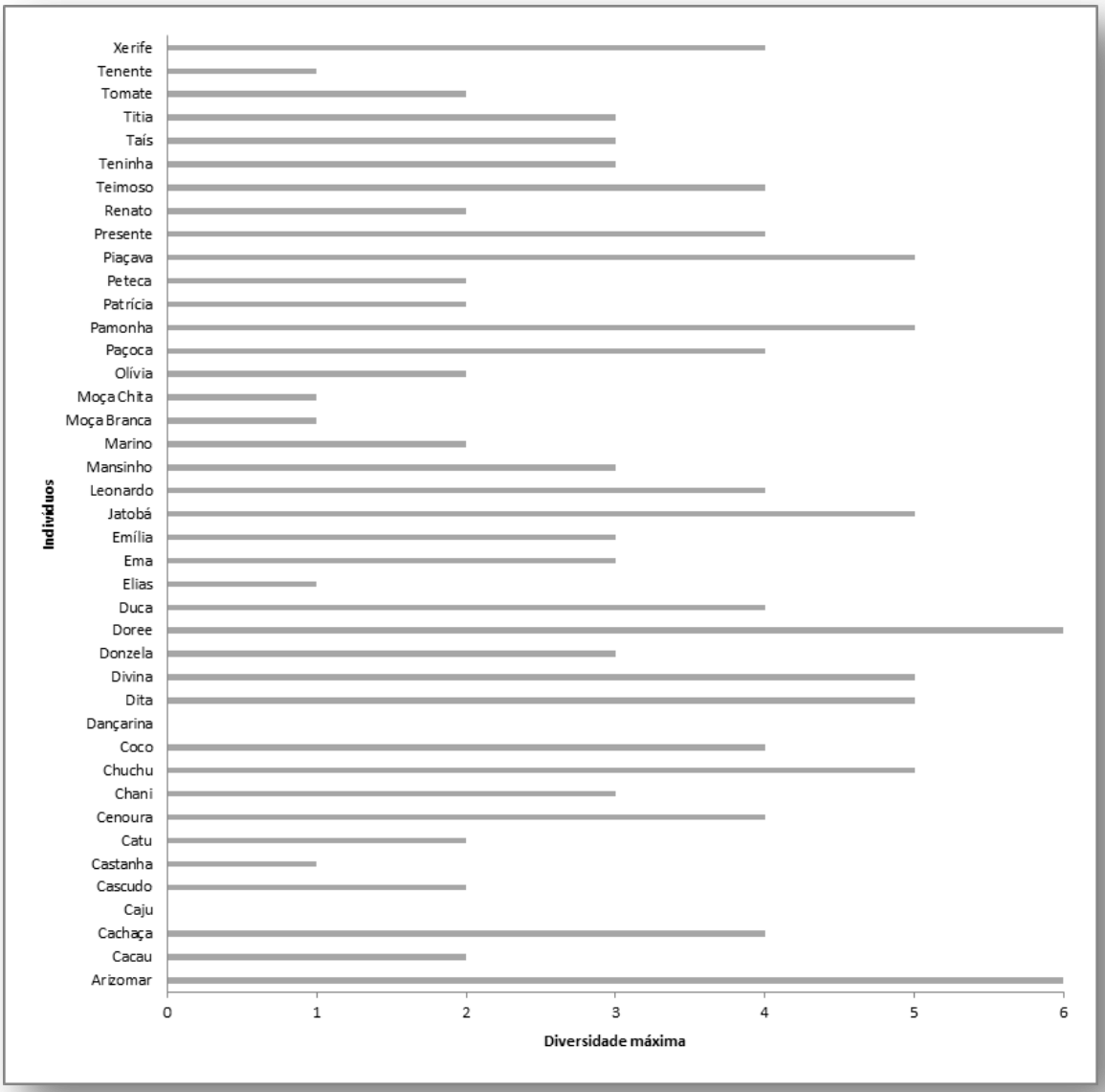


Figura 2.3.1.1. Distribuição da diversidade máxima de parasitos entre os indivíduos analisados (n=41). Dado que foram coletadas quantidades diferentes de amostras entre os indivíduos, foi calculada a diversidade máxima por indivíduo, ou seja, entre todas as amostras coletadas de um indivíduo, considerou-se aquela com maior diversidade de tipos de parasitos. Dançarina e Caju não apresentaram amostras positivas.

Os parasitos A- ordem Spirurida, B- Strongyloides sp, C- ordem Strongylida e D- família Filaroididae foram os mais amplamente distribuídos entre os indivíduos dos três grupos. Encontramos, entretanto, algumas particularidades entre os grupos, especialmente nas infecções por protozoários. *Giardia* aparece somente nos grupos CH e T; *Balantidium* só ocorre no grupo T; *Entamoeba* ocorre nos grupos T e ZA e coccídeo (não-identificado) só ocorre no grupo ZA (figura 2.3.1.2).

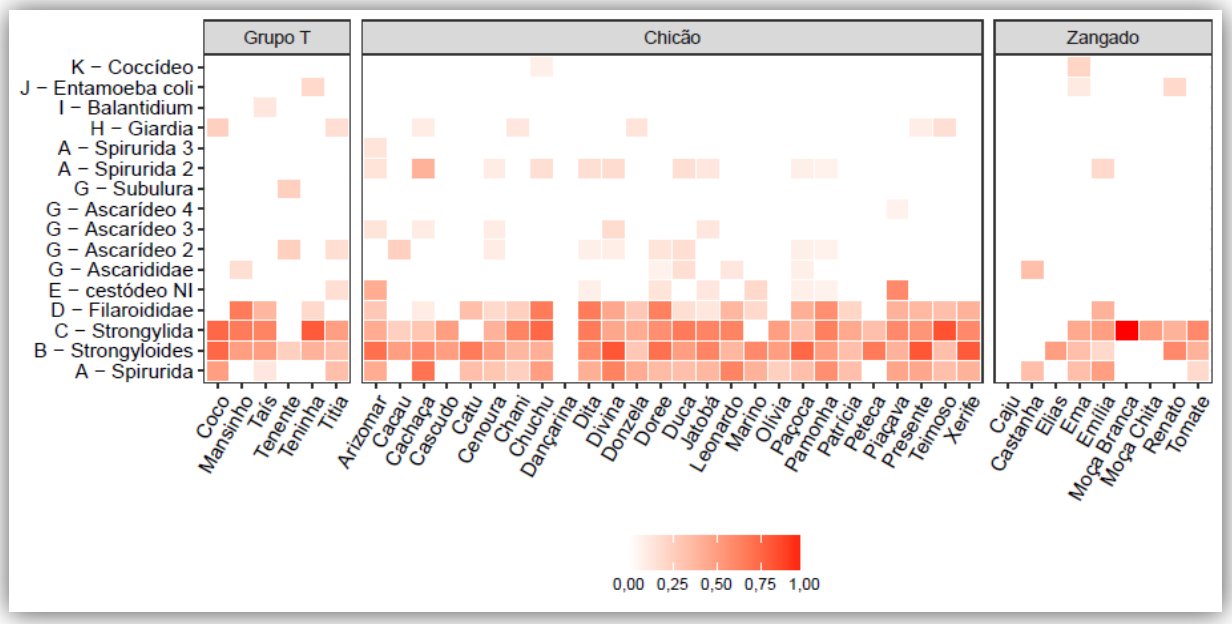


Figura 2.3.1.2. Proporção de amostras infectadas por tipo de parasito para cada indivíduo, separados por grupo.

2.3.2. Levantamento parasitológico dos humanos da região da FBV

Foram analisadas 134 amostras fecais de 39 participantes moradores da FBV. O número de amostras coletadas por indivíduo variou entre um e sete. Foram encontrados quatro tipos de parasitos, todos monoxenos transmitidos via ambiente contaminado: um nematoide (ordem Strongylida: Família Ancylostomatidae) e três protozoários (*Endolimax nana*, *Entamoeba coli Entamoeba hystolytica*) (Anexo 3).

Dentre as amostras analisadas (n=134), os parasitos *Entamoeba coli* e da Família Ancylostomatidae foram os mais prevalentes, com 19,4% e 9,7%, respectivamente (tabela 2.3.2.1).

A prevalência geral dos parasitos na população humana foi de 56% (22 infectados/39 amostrados), ou seja, dentre os 39 indivíduos analisados 22 estavam infectados por ao menos um tipo de parasito em pelo menos uma amostra analisada, independentemente do tipo de parasito encontrado.

A diversidade máxima de parasitos entre todas as amostras analisadas para cada participante da população humana foi 2 (figura 2.3.2.1).

Tabela 2.3.2.1. Distribuição da prevalência dos tipos de parasitos no total de amostras analisadas da população humana (n=134), número de indivíduos infectados e caracterização dos parasitos pelo ciclo de vida e modos de transmissão.

Parasito	Prevalência na amostragem	Indivíduos infectados	Ciclo de vida	Modo de transmissão
Strongylida: Ancylostomatidae	13/134 (9,7%)	12	monoxeno	ambiente contaminado
Endolimax nana	1/134 (0,75%)	1		
Entamoeba coli	26/134 (19,4%)	15		
Entamoeba hystolytica	2/134 (1,5%)	2		

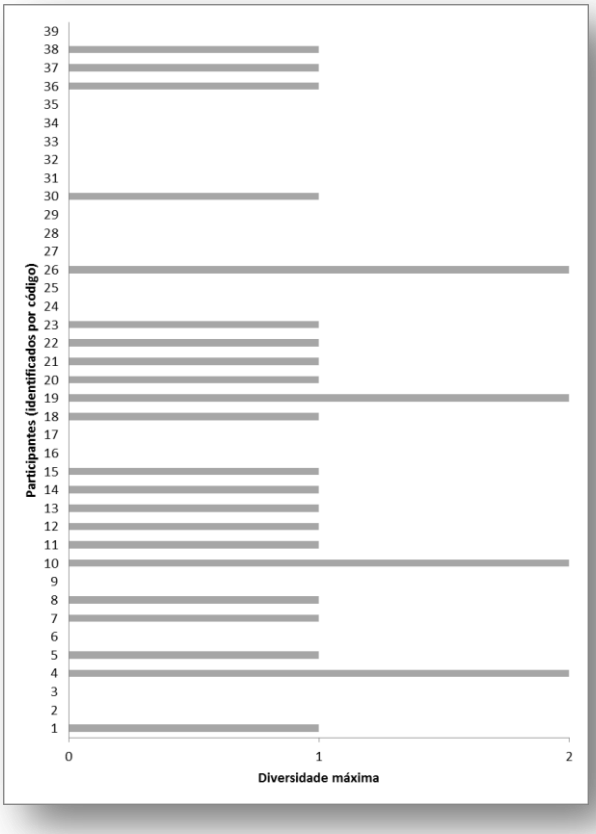


Figura 2.3.2.1. Distribuição da diversidade máxima de parasitos entre os participantes analisados na população humana (n=39). Dado que foram coletadas quantidades diferentes de amostras entre os indivíduos, foi calculada a diversidade máxima por indivíduo, ou seja, entre todas as amostras coletadas de um indivíduo, considerou-se aquela com maior diversidade de tipos de parasitos. 17participantes não apresentaram amostras positivas.

A quantidade de participantes amostrados a cada coleta variou no período estudado. Ainda assim, o parasito *Entamoeba coli* foi o mais prevalente na maior parte das coletas (figura 2.3.2.2.).

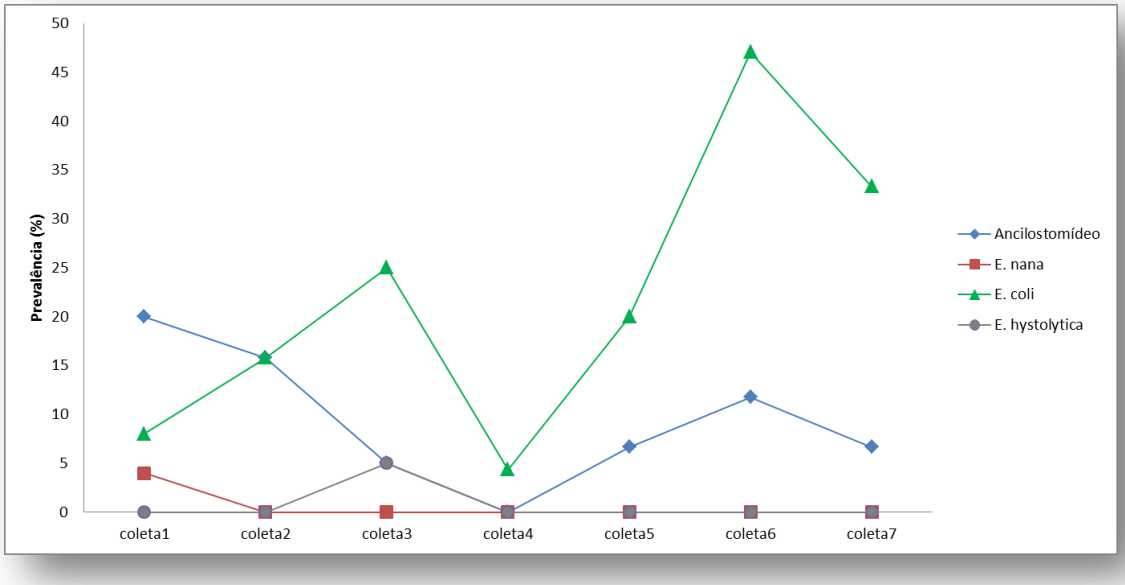


Figura 2.3.2.2. Distribuição da prevalência dos tipos de parasito na população humana em relação ao total de amostras analisadas a cada coleta, com intervalo de dois meses entre elas.

2.3.3. Levantamento parasitológico dos animais de criação da região da FBV

Foram analisadas 79 amostras fecais dos animais de criação da região, sendo 28 amostras de bovinos, 20 de caprinos, 17 de suínos, duas de equinos e 12 de ovinos. Entre os bovinos foram encontrados: dois nematoides (ordem Strongylida; *Strongyloides* sp.); um cestódeo (*Moniezia* sp.) e três protozoários (*Entamoeba coli*, Coccídeo não identificado e *Endolimax nana*). Nos caprinos foram encontrados: dois nematoides (ordem Strongylida; *Strongyloides* sp.) e dois protozoários (Coccídeo não identificado e *Endolimax nana*). Entre os suínos foram encontrados quatro nematoides (ordem Strongylida; *Strongyloides* sp., *Trichuris* sp., *Ascaris suum*); e quatro protozoários (*Entamoeba coli*, Coccídeo não identificado, *Balantidium* sp. e *Endolimax nana*). Nos equinos foram encontrados: um nematoide (ordem Strongylida) e um protozoário (Coccídeo não identificado). Por fim, entre os ovinos foram encontrados: um nematoide (ordem Strongylida) e dois protozoários (Coccídeo não identificado e *Giardia* sp.) (tabela 2.3.3.1).

Tabela 2.3.3.1. Distribuição da prevalência dos tipos de parasitos no total de amostras analisadas para cada tipo de grupo de animais de criação e caracterização dos parasitos pelo ciclo de vida e modos de transmissão.

	Parasito	Prevalência na amostragem	Ciclo de vida	Modo de transmissão
Bovinos	Strongylida	11/28 (39,3)	monoxeno	ambiente contaminado
	Strongyloides	1/28 (3,6%)		
	Entamoeba coli	2/28 (7,1%)		
	Coccídeo	6/28 (21,4%)		
	Endolimax nana	1/28 (3,6%)		
	Moniezia	1/28 (3,6%)	heteroxeno	hospedeiro intermediário
Caprinos	Strongylida	15/20 (75%)	monoxeno	ambiente contaminado
	Strongyloides	1/20 (5%)		
	Coccídeo	6/20 (30%)		
	Endolimax nana	1/20 (5%)		
Suínos	Strongylida	11/17 (64,7%)	monoxeno	ambiente contaminado
	Strongyloides	2/17 (11,8%)		
	Trichuris	1/17 (5,9%)		
	Ascaris	1/17 (5,9%)		
	Balantidium	2/17 (11,8%)		
	Coccídeo	7/17 (41,2%)		
	Endolimax nana	1/17 (5,9%)		
	Entamoeba coli	1/17 (5,9%)		
Equinos	Strongylida	1/2 (50%)	monoxeno	ambiente contaminado
	Coccídeo	1/2 (50%)		
Ovinos	Strongylida	6/12 (50%)	monoxeno	ambiente contaminado
	Coccídeo	1/12 (8,3%)		
	Giardia	1/12 (8,3%)		

2.3.4. Co-ocorrência de parasitos entre macacos-prego, humanos e animais de criação da região da FBV

Macacos-prego, humanos e animais de criação partilharam a ocorrência de parasitos pertencentes à ordem Strongylida. Parasito do gênero *Strongyloides* sp. ocorreu em macacos, bovinos e caprinos e suínos. Coccídeos foram amplamente distribuídos entre os animais, mas não ocorreram na população humana. A ocorrência de *Giardia* sp. foi registrada somente entre macacos e ovinos e *Balantidium coli* em macacos e suínos. *Entamoeba coli*, também foi amplamente distribuída entre as populações ocorrendo em humanos, macacos-prego, bovinos e suínos. *Endolimax nana* ocorreu em humanos, bovinos, caprinos e suínos. Alguns parasitos ocorreram exclusivamente nos macacos-prego (e.g. Ordem Spirurida; Subulura; Filaroididae), bem como outros só ocorreram em bovinos (e.g. *Moniezia* sp.) e suínos (e.g. *Trichuris* sp.) (figura 2.3.4.1).

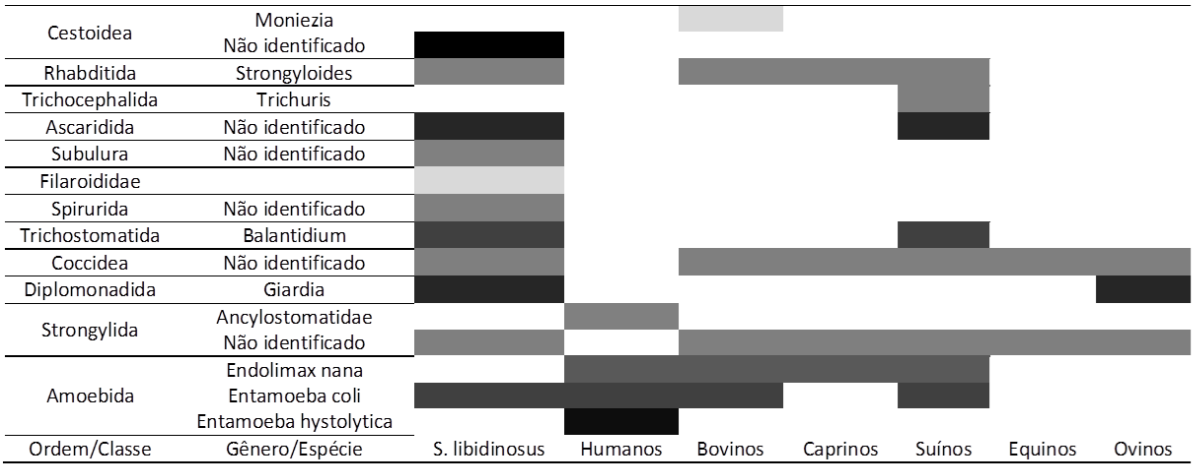


Figura 2.3.4.1. Distribuição da ocorrência de todos os tipos parasitos intestinais reconhecidos pela ordem e/ou gênero e espécie das populações da região da FBV.

A análise de correspondência indicou que humanos, animais de criação e macacos formam grupos separados de acordo com as prevalências de parasitos. Humanos independentemente da localidade da residência foram mais associados entre si e com as prevalências dos parasitos Ancylostomatidae, *Entamoeba hystolytica*

e *Entamoeba coli*. Animais de criação independentemente da localidade da residência foram mais associados entre si e com as prevalências dos parasitos da ordem Strongylida e *Endolimax nana*. Macacos-prego dos grupos CH e T foram mais associados entre si e com a prevalências do parasito *Strongyloides* sp. Macacos do grupo ZA foram mais associados a prevalência do parasito *Balantidium coli* (figura 2.3.4.2).

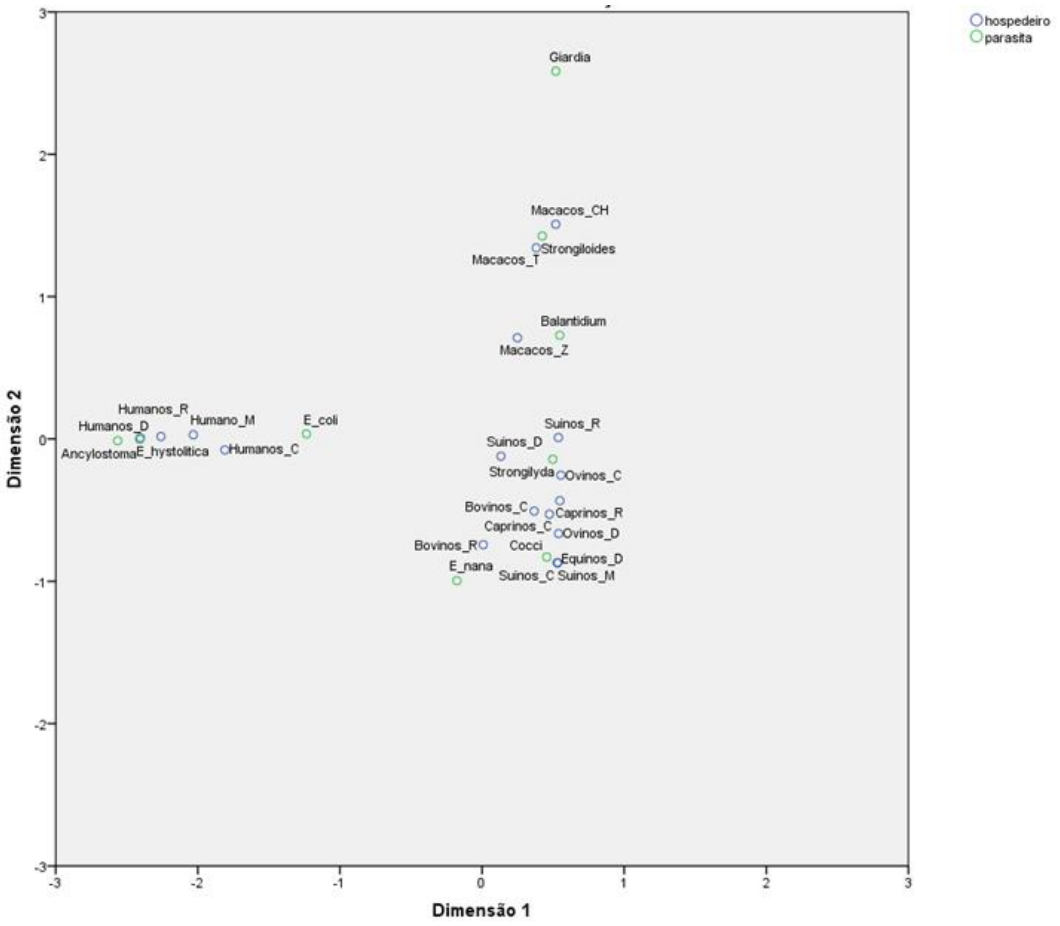


Figura 2.3.4.2. Análise de correspondência entre parasitos intestinais (*E_coli*, Ancylostoma, *E_hystolitica*, *Balantidium*, Strongylida, *E_nana*, Cocci, *Giardia*, Strongyloides) encontrados nas famílias de humanos (Humanos R, Humanos D, Humanos M e Humanos C), grupos de macacos (Macacos Z, Macacos CH e Macacos T) e animais de criação (Suínos R, Suínos D, Ovinos C, Caprinos R, Bovinos C, Caprinos C, Ovinos D, Equinos D, Suínos M, Suínos C, Bovinos R) habitantes da FBV.

2.4. DISCUSSÃO

Neste trabalho fizemos um levantamento parasitológico de três espécies distintas que habitam a mesma área (macacos-prego, humanos e animais de criação). Esperávamos encontrar ampla prevalência e diversidade de parasitos com distintos modos de transmissão na população de macacos-prego. Além disso, esperávamos que os distintos modos de transmissão afetassem diferentemente a ocorrência dos parasitos nas diferentes espécies de hospedeiros.

Nossa primeira hipótese foi parcialmente corroborada. Macacos-prego da FBV apresentaram diversidade de tipos de parasitos maior de que outras espécies de primatas neotropicais (e.g. *Cebus capucinus*: Parr et al., 2013a; *Alouatta palliata aequatorialis*: Helenbrook et al., 2015; *Leontopithecus rosalia*: Monteiro et al., 2003). A prevalência geral dos parasitos na população também foi maior em relação a outras espécies neotropicais (*A. palliata*: González-Hernández, 2011; *Cacajao calvus ucayalii*: Conga et al., 2014; *S. nigritus*: Delgado, 2013), com exceção de um estudo em que a população da FBV apresentou prevalência menor (e.g. *A. palliata aequatorialis*: Helenbrook et al., 2015). Por outro lado, encontramos a mesma diversidade e praticamente mesma prevalência em outra espécie de *Sapajus* (95% na população estudada e 94% em *S. xanthosternos*: Colosio, 2009). Apesar de alguns tipos de parasitos da população de *S. xanthosternos* serem diferentes dos encontrados em *S. libidinosus*, foram identificados parasitos também com três modos distintos de transmissão (direto: p. ex. Oxyuridae; ambiente: p. ex. Strongylidae e hospedeiros intermediários: p. ex. Spiruridae) (Colosio, 2009). As duas espécies apresentam algumas características ecológicas e comportamentais distintas. A população de *S. xanthosternos* estudada por Colosio (2009) ocupa uma área de Mata Atlântica com clima quente e úmido, com umidade e temperatura média de 91% e 26ºC, respectivamente (Suscke, 2014). Os grupos de *S. xanthosternos* são pouco coesos e percorrem grandes distâncias diariamente (cerca de 3 km) (Suscke, 2014). A população aqui estudada de *S. libidinosus* ocupa uma área de clima semi-árido, de transição entre cerrado e caatinga, com marcada sazonalidade do período de chuvas (Verderane et al., 2013), formam grupos coesos e percorrem distâncias diárias um

pouco menores (cerca de 2km) (Verderane, 2010). As populações são compostas por dois (*S. xanthosternos*) ou três (*S. libidinosus*) grupos com diferentes tamanhos (Suscke, 2014). Por outro lado, apesar das duas áreas apresentarem fisionomias vegetais diferentes, as duas são constituídas por um mosaico entre áreas preservadas e antropizadas (Izar et al., 2011 e Suscke, 2014) e os macacos se alimentam principalmente de frutos e invertebrados (Suscke, 2014; Verderane, 2010; Peternelli dos Santos, 2015). Esses resultados sugerem que algumas características ecológicas e comportamentais podem ser mais relevantes que outras na explicação das similaridades na diversidade de tipos e na prevalência geral de parasitos intestinais entre diferentes espécies de hospedeiros próximas filogeneticamente. Neste caso, a similaridade na antropização do ambiente e a dieta onívora das duas espécies de *Sapajus* podem explicar as similaridades na diversidade e prevalência encontradas. A antropização do ambiente natural, seja pela proximidade ou sobreposição de áreas de vida com humanos, seja pela fragmentação de florestas, tem sido sugerida como facilitadora da aquisição de parasitos intestinais por populações selvagens de primatas tanto Platyrrhini quanto Catarrhini (e.g. gorilas e chimpanzés: Lilly et al., 2002; e.g. muriquis: Angonesi et al., 2009; e.g. bugios: Eckert et al., 2006; Trejo-Macías & Estrada, 2012; e.g. colobus e macacos-de-cauda-vermelha: Gillespie et al., 2005). Por outro lado, os parasitos encontrados nas duas populações de *Sapajus* também são encontrados em outras espécies de primatas em ambientes com menor antropização (e.g. chimpanzé, *Pan troglodytes* e babuíno, *Papio* spp.: Ebbert et al., 2015; bugio, *Alouatta seniculus*, macaco-aranha, *Ateles bezlebuth chamek*, macacos-prego, *Sapajus apella*, sagui, *Saguinus fuscicollis*: Phillips et al., 2004). Neste sentido, talvez a antropização do ambiente afete fatores intrínsecos aos hospedeiros, por exemplo, supressão do sistema imunológico através do efeito de fatores sociais estressantes devido à competição por recursos (revisão de Sapolsky, 2005) ou a disponibilidade de hospedeiros intermediários, que podem afetar positivamente a chance de aquisição e manutenção de parasitos silvestres (Muehlenbein & Watts, 2010; Stuart & Strier, 1995), mais do que promover a aquisição de novos tipos parasitos em decorrência da proximidade com humanos. Precisamos ainda de mais estudos para investigar a importância relativa dos fatores ecológicos e filogenéticos que afetam a

aquisição e a transmissão de parasitos intestinais entre hospedeiros de diferentes espécies.

A segunda hipótese, de que os distintos modos de transmissão afetam a especificidade dos parasitos em relação a diferentes espécies de hospedeiros (Pedersen et al., 2005), foi corroborada. No levantamento parasitológico das populações de macacos-prego, animais de criação e humanos da FBV vimos que parasitos transmitidos via direta e via hospedeiros intermediários ocorrem exclusivamente nos macacos-prego. O parasito transmitido via direta encontrado na população de *S. libidinosus* foi classificado como *Filariopsis* sp., de acordo com as características morfológicas das larvas (Parr et al., 2013a) e, embora seu modo de transmissão não seja plenamente conhecido, sabe-se que larvas são imediatamente infectantes quando liberadas pelo hospedeiro (Parr et al., 2013a). Dessa forma, a ocorrência exclusiva destes parasitos nos macacos-prego pode ser explicada pela ingestão de larvas adquiridas após a catação de um indivíduo contaminado (e.g. *Macaca fuscata yakui*: MacIntosh et al., 2012; *Cebus capucinus*: Parr et al., 2013a). Características da dieta dos hospedeiros estão associadas à transmissão de parasitos via hospedeiros intermediários (Anderson, 2000). Nesse sentido, a ocorrência exclusiva de parasitos da ordem Spirurida entre os macacos-prego pode ser explicada pelo consumo de invertebrados (Parr et al., 2013a), considerados hospedeiros intermediários destes parasitos. Na FBV, invertebrados estão entre os itens alimentares mais consumidos pelos macacos-prego (Verderane, 2010; Peternelli dos Santos, 2015). Como esperado, os parasitos transmitidos via ambiente foram os que apresentaram menor especificidade de hospedeiros, sendo mais prevalentes e os mais amplamente distribuídos nas três espécies que ocupam a mesma área. Este resultado corrobora a hipótese de sucesso da transmissão de parasitos com modo de transmissão vai ambiente (Bethony et al., 2006; Ghai et al., 2014). A alta capacidade de sobreviver por longos períodos no ambiente aumenta a probabilidade de infectar hospedeiros de diferentes espécies (Seltzer et al., 2006). Parasitos transmitidos via ambiente são adquiridos através da ingestão de larvas e/ou ovos presentes no alimento contaminado ou através da penetração da pele pelas larvas infectantes (para revisão ver Anderson, 2000). Nos macacos-prego, a aquisição destes parasitos pode

ser explicada pelo consumo de alimentos obtidos no solo, especialmente sementes e raízes (Peternelli dos Santos, 2015) e pela grande proporção de tempo dispendido em atividades no solo (Verderane, 2010). Nos animais de criação, a pastagem tem sido considerada a principal fonte de aquisição de parasitos transmitidos via ambiente contaminado, durante a pastagem os animais ingerem ovos ou larvas de parasitos disponíveis no ambiente (Stromberg, 1997). Larvas de ancilostomídeos são adquiridas através da penetração pela do hospedeiro, sendo esta a principal fonte de aquisição destes parasitos em populações rurais (ver Rey, 2011). Dessa forma, nos humanos a aquisição de ancilostomídeos pode ser explicada pelo contato com o solo com os pés descalços (Izar, comunicação pessoal). O consumo de fontes de água distribuídas pela região sujeitas à contaminação por materiais fecais de todas as populações que habitam a mesma área pode explicar a aquisição de protozoários pelas três populações (para revisão ver Rey, 2011 e Petri & Singh, 2006). Especialmente entre os humanos, a ocorrência e alta prevalência de *Entamoeba coli* refletem as baixas condições sanitárias da população (ver Rey, 2011 e Petri & Singh, 2006). Apesar de *E. coli* ser considerada um parasito não patogênico, sua ocorrência está positivamente relacionada a condições precárias de higiene, uma vez que a aquisição deste parasito depende da rota fecal-oral, ou seja, através do contato com alimentos, agua e até mesmo das mãos contaminadas com material fecal (ver Rey, 2011 e Petri & Singh, 2006).

A separação entre as populações e seus respectivos tipos de parasitos mais frequentes nas análises de correspondência indica baixa transmissão de parasitos entre macacos-prego, humanos e animais de criação. Apenas parasitos monoxenos transmitidos via ambiente foram encontrados em ao menos duas espécies de hospedeiros (e.g. helmintos: ordem Rhabditida; Strongylida; protozoários: classe Coccidea; Amoebida). Este resultado reforça a ideia de que parasitos transmitidos via ambiente possuem menor especificidade de hospedeiros (Pedersen et al., 2005) em relação aos demais modos de transmissão. Assim, a sobreposição de área de vida não explica completamente a probabilidade de co-ocorrência de parasitos entre as diferentes espécies de hospedeiros que habitam a mesma área contrariando os estudos de Cooper et al. (2012) que mostraram que proximidade geográfica aumenta

a similaridade de parasitos, independentemente do tipo, entre diferentes espécies de hospedeiros. Parasitos transmitidos via direta e via hospedeiros intermediários ocorreram exclusivamente em uma única espécie de hospedeiro sugerindo que características restritas aos hospedeiros (p. ex. contato direto ou dieta), relacionadas aos modos de transmissão dos parasitos, são determinantes da especificidade de algumas espécies de parasitos.

Em resumo, a baixa transmissão de parasitos intestinais entre diferentes espécies de hospedeiros que habitam uma mesma área reforçam o argumento de que é preciso cautela ao considerar que primatas não humanos e humanos têm maior probabilidade de partilha de parasitos, sem considerar as especificidades dos parasitos e das espécies ou populações hospedeiras (Bicca-Marques & Calegaro-Marques, 2014). Os resultados sugerem que os distintos modos de transmissão dos parasitos podem atuar como fatores limitantes da especificidade entre hospedeiros e parasitos e contribuir para a exclusividade na ocorrência de certos parasitos entre diferentes espécies de hospedeiros simpátricos, mesmo em áreas antropizadas.

CAPÍTULO 3: Parasitos com distintos modos de transmissão são diferentemente afetados por hospedeiros sociais

3.1. INTRODUÇÃO

Considera-se que viver em grupos estáveis ou em agregações temporárias aumenta a probabilidade de risco de transmissão de parasitos em diversos taxa de hospedeiros (Kappeler et al., 2015). A transmissão de doenças entre espécies, entre grupos sociais ou entre indivíduos de um mesmo grupo podem levar populações selvagens ao declínio (primatas: Chapman et al., 2005; ungulados: Blanchong, 2007). Ainda assim, poucos estudos integram a biologia dos patógenos e dos hospedeiros, por exemplo, alguns estudos de transmissão de doenças focam em aspectos da organização e estrutura social dos hospedeiros, mas não consideram os distintos modos de transmissão dos parasitos (Nunn et al., 2015), outros focam em apenas um modo de transmissão dos parasitos (MacIntosh et al., 2012; Nunn et al., 2011).

Na ordem Primata, os estudos sobre infecções por parasitos têm aumentado nas últimas décadas (Nunn, 2012). A primeira corrente de estudos, baseada na hipótese de que padrões de comportamentais dos hospedeiros primatas seriam respostas adaptativas para evitar contaminação (Freeland, 1976, Freeland, 1980; Gilbert, 1997; Hausfater & Meade, 1982), deu lugar à investigação de variáveis ambientais e demográficas dos hospedeiros como preditoras das parasitoses em diferentes espécies, populações e indivíduos (Stuart & Strier, 1995; Chapman et al., 2005; Parr et al., 2013b; Benavides et al., 2012; Gillespie et al., 2005). Essa segunda corrente de investigação baseia-se em múltiplas hipóteses e um crescente volume de dados de populações selvagens tem revelado resultados contraditórios sobre a maior parte. Em relação aos efeitos demográficos, é esperada uma relação positiva entre tamanho de grupo e parasitoses (Patterson e Ruckstuhl, 2013), seja com base na hipótese de que em grupos maiores, a maior proximidade, frequência e duração de contato entre os co-específicos ampliam a possibilidade de infecção (Altizer et al.

2003), seja porque grupos maiores percorrem maiores distâncias em busca de alimento e usam mais intensamente sua área de vida ampliando a possibilidade de aquisição de novos parasitos (Rifkin et al., 2012; Nunn & Dokey, 2006). Sobre a idade dos hospedeiros, três hipóteses têm sido consideradas para explicar os diferentes padrões de infecção: a primeira seria uma falta de resposta imune eficiente dos hospedeiros que explicaria um aumento linear da carga parasitária em relação ao aumento da idade; a segunda seria uma semelhança entre as taxas de aquisição e mortalidade dos parasitos que explicaria um aumento nas primeiras idades com posterior estabilização da carga com o aumento da idade e, a terceira seria uma resposta imune eficiente dos hospedeiros na eliminação ou controle dos parasitos que explicaria um aumento da inicial da carga seguido de uma diminuição com a idade do hospedeiro (Wilson et al., 2001; MacIntosh et al., 2010). Em primatas, há evidência favorável às três hipóteses (tipo I: e.g. caiararas, *Cebus capucinus*: Parr et al., 2013b; tipo II: macacos japoneses, *Macaca fuscata yakui*: MacIntosh et al., 2010; tipo III: e.g. babuínos, *Papio ursinus*: Benavides et al., 2012). Entretanto, também há evidência de falta de correlação entre idade e infecção por parasitos (e.g. macacos colobus: Gillespie et al., 2005). Em relação ao sexo, prevê-se que machos teriam taxas maiores de infecções com base nas hipóteses do efeito imunossupressor da testosterona (Klein, 2000) ou do aumento de exposição a partir do maior consumo de alimentos (Benavides et al., 2012). A previsão do viés para machos tem sido corroborada por vários estudos (e.g. chimpanzés, *Pan troglodytes Schweinfurthii*: Gillespie et al., 2010; e.g. macacos japoneses: MacIntosh et al., 2010), mas também há evidência de viés para fêmeas (e.g babuínos, *Papio ursinus*: Benavides et al., 2012), bem como falta de efeito de sexo sobre parasitoses (e.g. babuínos, *Papio cynocephalus anubis*, Müller-Graf et al., 1996). Em relação ao ranking hierárquico dos indivíduos, as previsões baseiam-se na hipótese de que indivíduos expostos a fatores sociais estressantes apresentam maiores taxas de parasitismo dados os efeitos imunossupressores de hormônios glicocorticoides, especialmente cortisol, liberados a partir da exposição a eventos estressores (Muehlenbein & Watts, 2010). Dependendo do sistema social da espécie, há variação na relação entre posição hierárquica e efeitos fisiológicos do estresse (Mendonça-Furtado et al., 2014). Dominantes podem, por exemplo, sofrer os efeitos

de estresse em situações de disputas ou manutenção dos postos de dominância ou em disputas por cópulas. Subordinados, por sua vez, enfrentam maiores dificuldades de obtenção de alimento, agressão redirigida e falta de apoio social (revisão de Sapolsky, 2005). Há evidência para correlação positiva entre dominância e parasitoses (e.g. chimpanzés, *Pan troglodytes schweinfurthii:* Muehlenbein e Watts, 2010; e.g. *Papio cynocephalus*: Hausfater e Watson, 1976), bem como falta de efeito de ranking nas parasitoses (e.g. babuínos, *Papio ursinus*: Benavides et al., 2012; e.g. gibões, *Hylobates lar*: Gillespie et al., 2013). Sobre os efeitos do ambiente, estudos têm considerado a hipótese de que ambientes úmidos ou a estação chuvosa favorecem a prevalência principalmente por parasitos que têm parte de seu ciclo desenvolvido no solo (Hausfater & Meade, 1982). De fato, tem sido encontrada uma correlação positiva entre períodos de estação chuvosa ou locais com alta pluviosidade ou umidade e parasitoses intestinais (e.g. *Aloutta* sp.: Trejo-Macias & Estrada, 2012; e.g. *Alouatta pigra*: Eckert et al., 2006; *Lophocebus albigena*: Arlet et al., 2015). Por outro lado, foram encontrados também efeitos significativos de estação seca (e.g *Cebus capucinus*: Parr et al., 2013a), bem como, ausência de correlação entre sazonalidade e parasitoses (e.g. *Alouatta palliata* e *Ateles geoffroyi*: Maldonado-López et al., 2014; e.g. *Piliocolobus tephrosceles*, *Colobus guereza* e *C. angolensis*: Gillespie et al., 2005). Sobre a temperatura, considera-se que a faixa ideal para o desenvolvimento de larvas de nematoides seja em torno de 18ºC a 26ºC (para revisão veja Taylor et al., 2010). Altas temperaturas podem afetar negativamente a eclosão dos ovos e a sobrevivência das larvas (Knapp-Lawitzke et al., 2016; Wetzel & Weigl, 1994). Por outro lado, tem se relatado também a sobrevivência de larvas em baixas temperaturas (entre 4º e 16º) (Strongylida: *Ostertagia circumcincta*, Pandey et al., 1993).

Tais resultados contraditórios revelam a importância de se considerar também as complexidades das características dos parasitos, como ciclo de vida e modos de transmissão, no entendimento das relações parasito-hospedeiro (Gillespie et al., 2008). Parasitos intestinais são adquiridos principalmente por três formas: via fecal-oral através do contato com o ambiente contaminado (solo ou água); via contato físico entre indivíduos ou via ingestão de hospedeiros intermediários infectados (Taylor et. al., 2010; Ferreira et al., 2003; Anderson, 2000). Além disso, de acordo com

seu ciclo de vida, os parasitos podem ser considerados monoxenos, i.e., completam seu ciclo de vida em um único hospedeiro (e.g. Ordem Rhabditida; Ordem Strongylida) ou heteroxenos, i.e., possuem parte do seu ciclo de vida desenvolvida em um hospedeiro intermediário antes de atingir o hospedeiro definitivo (e.g. Ordem Spirurida) (Anderson, 2000). Os estudos sobre parasitoses em primatas selvagens, geralmente, consideram o modo de transmissão apenas para explicar *a posteriori* resultados de ocorrência e prevalência de parasitos intestinais (Huffman et al., 1997; Eckert et al., 2006; Valdespino et al., 2010; Parr et al., 2013b). Raros estudos investigam conjuntamente efeitos demográficos e ambientais sobre os parasitos com distintos modos de transmissão, dado que os diferentes modos de transmissão podem não sofrer igualmente os efeitos do ambiente e do hospedeiro. Até o momento, do nosso conhecimento, apenas dois estudos adotam tal abordagem (MacIntosh et al., 2010; Parr et al., 2013a). MacIntosh et al. (2010) mostraram que características do hospedeiro (sexo, idade e sazonalidade reprodutiva) afetam a infecção somente por nematóides com transmissão direta, mas não indireta (via hospedeiros intermediários), em macacos japoneses (*Macaca fuscata yakui*). Os autores, no entanto, não analisaram efeitos ambientais como sazonalidade climática. Parr et al. (2013a) analisaram os efeitos dos hospedeiros e da sazonalidade climática em *Cebus capucinus* sobre a infecção por dois parasitos apenas: um transmitido via contato direto (*Filariops* sp.) e um transmitido via ambiente contaminado (*Strongyloides* sp.) e encontraram, de fato, um efeito de hospedeiros sobre as infecções por *Filariops* sp. (aumento da prevalência de acordo com o aumento da idade dos indivíduos) e um efeito da sazonalidade sobre as infecções por *Strongyloides* sp. (aumento na estação seca).

O objetivo do presente trabalho foi testar conjuntamente, em modelos de regressão, os efeitos dos hospedeiros (sexo, idade e status social) e das variáveis climáticas (efeito do ambiente) sobre as infecções por parasitos com três modos de transmissão distintos (via hospedeiro intermediário; via solo contaminado e via contato entre hospedeiros), usando como modelo uma população selvagem de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) com características que a tornam adequada para o teste de hipóteses. O acompanhamento sistemático dos animais e das condições

climáticas do ambiente por mais de dez anos constitui uma situação ideal para testar efeitos das características individuais (sexo, idade e status hierárquico) e do ambiente (estação, temperatura e pluviosidade) sobre as parasitoses. Todos os indivíduos da população são reconhecidos individualmente, bem como todas as datas de nascimentos desde 2006, dados que nos permitem analisar o efeito longitudinal da idade, em meses, sobre as parasitoses. Considerando que a probabilidade de encontro com novos tipos de parasitos aumenta com a idade, i.e., o aumento da idade aumenta a probabilidade de exposição do indivíduo a diferentes fontes de infecção (Benavides et al., 2012), esperamos efeitos positivos de idade sobre a chance de ocorrência dos tipos parasitos, independentemente do modo de transmissão (Tabela 3.1.1: H1).

Contrariando hipóteses mais gerais de que indivíduos machos ingerem maior diversidade de alimentos (e.g. marsupiais: *Gracilinanus microtarsus*: Martins et al., 2005) e, por isso, seriam mais propensos à infecção por parasitos (Benavides et al., 2012), machos de *S. libidinosus*, embora com maior massa corpórea (fêmeas pesam 2,1 kg em média e machos pesam 3,5 kg em média: Fragaszy et al., 2015), ingerem menor quantidade de alimento de que fêmeas (Peternelli dos Santos, 2015). Assim, esperamos menor chance de ocorrência dos parasitos transmitidos via hospedeiros intermediários em machos, ou seja, aqueles adquiridos via ingestão de hospedeiros intermediários invertebrados infectados (Tabela 3.1.1: H2). Na população da Fazenda Boa Vista (FBV) não há diferenças entre machos e fêmeas no padrão de uso do substrato (Verderane, 2010), desta forma, não são esperados efeitos de sexo sobre a chance de ocorrência de parasitos transmitidos via ambiente (Tabela 3.1.1: H2). A população da FBV é coesa, fêmeas são filopátricas, formando matrílineas, com relações estreitas entre mães e filhas (Verderane et al., 2013; Izar et al., 2011). Considerando que a transmissão de parasitos transmitidos via direta entre indivíduos é facilitada em populações de hospedeiros com maiores taxas de proximidade e contato entre os indivíduos (Altizer et al., 2003), esperamos maior chance de ocorrência dos parasitos transmitidos via direta em fêmeas do que em machos (Tabela 3.1.1: H2).

Os grupos de *S. libidinosus* estudados formam hierarquia de dominância linear (Verderane, et al., 2013). Machos dominantes apresentam níveis mais elevados de cortisol e testosterona que machos subordinados (Mendonça-Furtado et al., 2014), hormônios que podem ser relacionados a maiores taxas de infecção por parasitos dados os efeitos imunossupressores destes hormônios glicorticoides (Klein, 2000; Muehlenbein & Watts, 2010). Esperamos, portanto, maiores chances de ocorrência de parasitos, independentemente do modo de transmissão, em machos de alto ranking na hierarquia (Tabela 3.1.1: H3).

A população estudada é composta por três grupos, que variam em número de indivíduos e tamanho das áreas de vida, mas que não diferem na frequência de interação social entre os indivíduos (Verderane, 2010). Com base nas hipóteses de que tamanho do grupo afeta a frequência e duração de contato entre os indivíduos (Altizer et al., 2003) e que tamanho da área de vida e distância diária percorrida ampliam a probabilidade de encontro com parasitos (Vitone et al., 2004), não esperamos efeito de grupo na chance de ocorrência de parasitos transmitidos diretamente (Tabela 3.1.1: H4) e esperamos maiores chances de ocorrência somente de parasitos transmitidos via ambiente e via hospedeiros intermediários no maior grupo. (Tabela 3.1.1: H4).

A FBV apresenta um clima marcado pela sazonalidade de chuvas, com duas estações bem definidas, a estação seca (de maio a setembro) e a estação chuvosa (de outubro a abril) (Verderane, et al., 2013). Considerando que condições climáticas, especialmente alta umidade, aumentam a chance de sobrevivência de diversas espécies de parasitos, particularmente daquelas transmitidas via ambiente contaminado e via hospedeiros intermediários (Hausfater & Meade, 1982), e, consequentemente a probabilidade de encontro com os hospedeiros (Benavides et al., 2012), esperamos um aumento da chance de ocorrência dos parasitos transmitidos via ambiente contaminado e via hospedeiros intermediários na estação chuvosa (Tabela 3.1.1: H5). *S. libidinosus* alimentam-se principalmente de frutos, invertebrados e sementes, sendo frutos e invertebrados os recursos mais consumidos na estação chuvosa (Verderane et al., 2013; Peternelli dos Santos, 2015). Considerando que parasitos transmitidos via hospedeiros intermediários são adquiridos troficamente

através da ingestão de hospedeiros invertebrados (Parr et al., 2013a), esperamos aumento da chance de ocorrência de parasitos transmitidos via hospedeiros intermediários na estação chuvosa, período de maior consumo de invertebrados pelos macacos (Tabela 3.1.1: H5). Altas temperaturas, por sua vez, podem comprometer a sobrevivência dos parasitos transmitidos via ambiente por meio da dessecação dos ovos e larvas (Knapp-Lawitzke et al., 2016), desta forma esperamos que altas temperaturas afetem negativamente a chance de ocorrência destes parasitos (Tabela 3.1.1: H6). Períodos de alta temperatura correspondem também a maior oferta de invertebrados na FBV (Verderane, 2010), desta forma, esperamos aumento da chance de ocorrência de parasitos transmitidos via hospedeiros intermediários em períodos de altas temperaturas (Tabela 3.1.1: H6). Parasitos transmitidos diretamente entre hospedeiros, por sua vez, estariam menos sujeitos a efeitos ambientais dado que sua transmissão ocorre via contato direto entre hospedeiros. Desta forma, não são esperados efeitos de variáveis climáticas sobre esses parasitos (Tabela 1: H5 e H6).

Tabela 3.1.1. Fatores causais hipotéticos, previsões e resultados encontrados para a chance de ocorrência de parasitos intestinais em *Sapajus libidinosus*

Fatores	Hipóteses	Previsões e Resultados					
	Parasitos: Ciclo de vida/ Modo de transmissão	Monoxeno/Direta		Monoxeno/Ambiente		Heteroxeno	
		previsão	resultado	previsão	resultado	previsão	resultado
Indivíduo	Idade (H1)	+	Sim	+	Sim	+	Não
	Sexo: macho (H2)	-	Sim	Sem efeito	Sim	-	Não
	Ranking hierárquico (H3)	+	Não	+	Não	+	Não
Grupo	Tamanho de grupo (H4)	Sem efeito	Não	+	Não	+	Sim
Ambiente	Estação chuvosa (H5)	Sem efeito	Sim	+	Sim	+	Sim
	Temperatura (H6)	Sem efeito	Sim	-	Sim	+	Sim

*sim = resultados confirmam a previsão; não = resultados não confirmam a previsão; (+) efeito positivo; (-) efeito negativo.

3.2. METODOLOGIA

3.2.1. Área de estudo

Este estudo foi realizado na Fazenda Boa Vista, Gilbués, Piauí, cuja descrição encontra-se na apresentação desta tese (página 7)

3.2.2. Sujeitos

Os sujeitos desta pesquisa foram 41 macacos-prego (*S. libidinosus*) pertencentes a três grupos: Chicão (CH), Zangado (ZA) e T, multi-machos, multi-fêmeas, habitantes da FBV. O grupo CH era composto por 26 indivíduos, o grupo Z por 9 e o grupo T por 6 indivíduos (tabela 2.2.2.1, página 24). Consideramos infantes dependentes indivíduos de 0 a 6 meses de idade e infantes dependentes indivíduos de 6 a 18 meses de idade, juvenis de 18 a cerca de 60 meses e adultos a partir de 60 meses (Izawa, 1980; Verderane, 2010). Não foram amostrados infantes no grupo T, nem infantes dependentes no grupo Zangado. Em relação ao status hierárquico, para cada grupo, dividimos os indivíduos em quatro categorias (de 1 a 4) de acordo com sua posição no ranking de hierarquia do grupo. As relações de dominância foram analisadas pelo método da Árvore de Dominância (Izar et al., 2006). As análises das relações de dominância são baseadas na construção de uma matriz de interações agonísticas entre dois indivíduos (comportamentos agressivos como ameaçar, bater, morder) e a partir dessa matriz é gerada uma árvore de dominância, sendo que o indivíduo com o maior número de vitórias em conflitos agonísticos é considerado dominante (ver Izar et al., 2006 e Izar, 2016 para detalhes). Os indivíduos dominantes foram categorizados como 1 (um), os indivíduos adultos subordinados como 2 e o juvenis subordinados como 3. Os indivíduos categorizados como status 4 correspondem a infantes que, por não se envolverem em conflitos agonísticos, não estão inseridos na hierarquia. Os macacos estão bem habituados à presença humana e são reconhecidos individualmente, bem como suas relações maternas de parentesco (Fragaszy et al., 2015).

3.2.3. Coleta de fezes

Foram coletadas mensalmente, de outubro de 2014 a outubro de 2016, entre uma e três amostras de fezes por indivíduo, imediatamente após a defecação. A descrição completa da metodologia da coleta de fezes encontra-se no capítulo 2 desta tese (página 17)

3.2.4. Análise de fezes

Foram usadas duas técnicas diferentes para cada amostra para aumentar a sensibilidade do diagnóstico (Sudré et al., 2006). Usamos a combinação das técnicas de Hoffman, Pons e Janer (sedimentação espontânea) e Willis (flutuação em solução saturada de cloreto de sódio) para detectar a ocorrência de ovos e larvas de helmintos e cistos de protozoários nas fezes dos macacos-prego. A descrição completa da metodologia da análise das fezes encontra-se no capítulo 2 desta tese (página 19)

3.2.5. Coleta de dados de clima

Foram coletados diariamente dados de temperatura, umidade relativa do ar (máximas e mínimas) e de precipitação durante o período de coleta de fezes (24 meses). Dados de temperatura e umidade relativa foram coletados com o auxílio de um termômetro eletrônico e dados de precipitação foram coletados com o auxílio de um pluviômetro instalados na base de pesquisa na FBV.

3.2.6. Análises dos dados

Os dados foram analisados pelo Centro de Estatística Aplicada – Instituto de Matemática e Estatística da Universidade de São Paulo. As análises descritivas e o teste de hipótese foram realizados com o auxílio do Software R versão 3.3.3. Na análise descritiva, foram identificados os fatores que afetam a chance de ocorrência

dos enteroparasitos. Foi calculada também a **prevalência** de cada tipo de parasito na população (número de indivíduos infectados dividido pelo número de indivíduos analisados) e na amostragem (número de amostras positivas para cada tipo de parasito dividido pelo número total de amostras analisadas).

Para as variáveis climáticas, foram considerados os valores médios por mês das temperaturas máxima e mínima, das umidades máxima e mínima e o valor total mensal da pluviosidade. Para comparar as variáveis climáticas em relação às estações seca e chuvosa, foi realizado o teste de Mann-Whitney, a um nível de significância de 5%, sendo que *Temperatura Máxima Média Mensal* foi a única variável que não diferiu entre as estações. Portanto, para representar as variáveis climáticas, foram consideradas as variáveis *Estação* (seca e chuvosa), *Temperatura Máxima Média Mensal* e *Temperatura Máxima Média Mensal Lag 1* (considerando a existência de uma defasagem temporal no efeito do clima sobre as parasitoses incluímos as variáveis climáticas de um intervalo de tempo anterior à coleta das amostras fecais. Larvas de Strongylida, por exemplo, podem sobreviver no ambiente por um período de 7 a 45 dias a depender da temperatura do ambiente (Ramos et al., 2013). Esse intervalo de tempo foi chamado de "*lag*". Essa variável representa um possível efeito da temperatura máxima média mensal do mês anterior ao da data de coleta da amostra) para o ajuste dos modelos, as influências das outras variáveis foram consideradas ao incluir a variável *Estação*.

As variáveis explicativas quantitativas (*Idade, Temperatura Máxima Média Mensal* e *Temperatura Máxima Média Mensal Lag 1*) foram padronizadas uma vez que são medidas em escalas diferentes. A tabela 3.2.6.1. apresenta as fórmulas para conversão da variável original para a variável padronizada, e da variável padronizada para a variável original. Estas fórmulas foram obtidas subtraindo-se o valor da média, dividindo-se pelo desvio padrão e subtraindo-se o valor mínimo obtido, para que o valor mínimo de cada variável original equivalesse a zero na variável padronizada. Como a interpretação dos coeficientes estimados dos modelos de regressão é feita a partir da variação na variável padronizada, a tabela 3.2.6.2. apresenta a equivalência para as variáveis originais.

Tabela 3.2.6.1. Tabela de conversão das variáveis padronizadas

	Variável original X → Variável padronizada Z	**Variável padronizada Z → Variável original X**
Idade	$Z = (X - 84,77)/67,16$	$X = 67,16Z + 84,77$
Temp. Máx. Média Mensal	$Z = (X - 33,30)/1,74$	$X = 1,74Z + 33,30$
Temp. Máx. Média Mensal Lag 1	$Z = (X - 33,83)/2,25$	$X = 2,25Z + 33,83$

Tabela 3.2.6.2. Equivalência na variação das variáveis padronizadas

	Variação de x unidades na variável original → Variação na variável padronizada Z	**Variação de z unidades na variável padronizada → Variação na variável original X**
Idade	$x/67,16$	$67,16z$ (meses)
Temp. Máx. Média Mensal	$x/1,74$	$1,74z$ (^{o}C)
Temp. Máx. Média Mensal Lag 1	$x/2,25$	$2,25z$ (^{o}C)

Foram ajustados modelos de regressão para estimar a ocorrência dos tipos de parasitos. Para analisarmos o efeito do ambiente foram consideradas as variáveis climáticas da região (estação, temperatura máxima média mensal e temperatura máxima média mensal lag 1) e para o efeito dos hospedeiros foram consideradas as variáveis sexo, idade, grupo e status hierárquico dos indivíduos. Em relação ao status hierárquico dos indivíduos, os modelos foram ajustados sem os indivíduos de status 4 (considerados sem status). Foram considerados como aleatórios os efeitos de grupo e de indivíduo dentro do grupo para ajuste dos modelos. Desta maneira, esses efeitos correspondem a acréscimos ou decréscimos na média populacional da diversidade e na chance de ocorrência dos parasitos. Para seleção de variáveis significantes, foi realizado o teste de Wald para cada efeito fixo, considerando um nível de significância de 5%.

Para análise dos efeitos fixos e aleatórios sobre os tipos de parasitos, foram ajustados modelos apenas para os parasitos A - Spirurida, B - Strongyloides, C - Strongylida e D - Filaroididae, que foram mais frequentes na amostra (ver capítulo 2, página 29). De acordo, King e Zeng (2001), as estimativas obtidas na regressão

logística na modelagem de eventos raros podem ser enviesadas, por isso, os demais tipos, pouco observados, foram retirados das análises dos modelos. Nesse caso, supomos que: a ocorrência do parasito no indivíduo *i*, pertencente ao grupo *g* siga uma distribuição de Bernoulli com probabilidade π_{gi}, tal que: $log[\pi_{gi}/(1 - \pi_{gi})] = X\beta + \gamma_g + \gamma_{gi}$, em que X é a matriz de variáveis explicativas associadas aos efeitos fixos, β é o vetor de efeitos fixos a serem estimados, γ_g é o efeito aleatório do grupo *g* e γ_{gi} é o efeito aleatório do indivíduo *i*, pertencente ao grupo *g*, supondo que todos os efeitos aleatórios possuam distribuição normal. O quociente entre as probabilidades de ocorrência e de não ocorrência ($\pi_{gi}/(1 - \pi_{gi})$) foi chamado de chance de ocorrência.

3.3. RESULTADOS

3.3.1 Análises parasitológicas

Analisamos 531 amostras fecais de 41 indivíduos, pertencentes aos três grupos de macacos-prego (CH, ZA e T). Encontramos 16 tipos de parasitos, entre eles: 5 tipos de nematoides (*Strongyloides* sp, ordem Spirurida, ordem Strongylida, família Filaroididae, família Ascarididae), 1 espécie de cestódeo (não-identificada) e 4 espécies de protozoários (*Giardia* sp., *Balantidium coli*, *Entamoeba coli* e 1 coccídeo não-identificado). Dentre as amostras analisadas (n=531), os parasitos tipo B (*Strongyloides* sp), C (ordem Strongylida), A (ordem Spirurida) e D (família Filaroididae) foram os mais prevalentes (tabela 2.3.1.1.). Os resultados completos das análises parasitológicas foram apresentados no capítulo 2 desta tese (página 29).

3.3.2. Análises climáticas

A temperatura máxima média mensal variou entre 38,6ºC e 31,5ºC (média: 35,4 e desvio padrão: 2,1). A temperatura mínima média mensal variou entre 23,4ºC e 18,2ºC (média: 21,4ºC e desvio padrão: 1,4). A umidade máxima média mensal variou entre 90% e 52% (média: 76,8% e desvio padrão: 11,6). A umidade mínima média

mensal variou entre 59,8% e 20,4% (média: 32,7% e desvio padrão: 11,9). Por fim, a pluviosidade total mensal variou entre 1476 mm e 0mm (média: 100,4mm e desvio padrão 325,8).

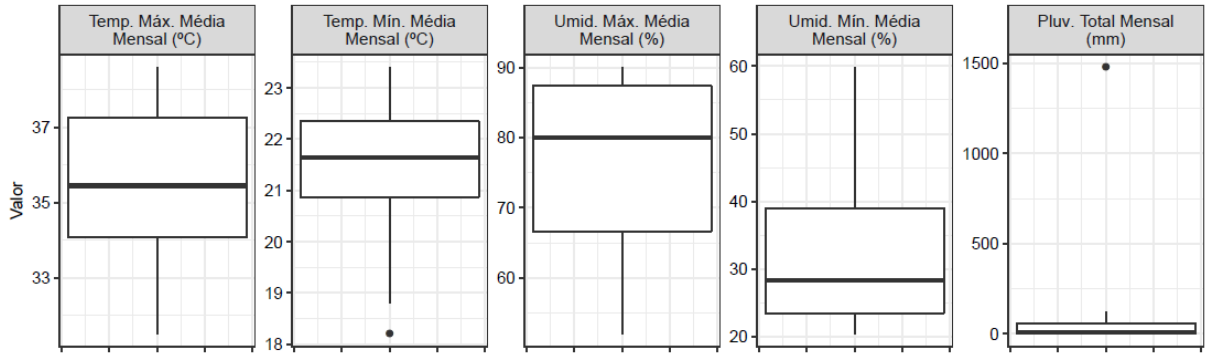


Figura 3.3.2.1: Medidas descritivas das variáveis climáticas coletadas na FBV. Nota-se que as variáveis Temperatura Mínima Média Mensal e Pluviosidade Total Mensal apresentaram pontos discrepantes. No caso da temperatura mínima, tratou-se do mês de agosto de 2016, com média de 18,2ºC. Já para a pluviosidade, o ponto refere-se ao mês de janeiro de 2016, que apresentou um dia com elevado com índice de pluviosidade, aumentando o total mensal para 1476 mm.

3.3.3 Efeitos dos hospedeiros e do ambiente sobre parasitos transmitidos via ambiente contaminado

Foram encontrados efeitos significativos de idade, status social, temperatura e estação chuvosa sobre a chance de ocorrência de parasitos transmitidos via ambiente contaminado (ordem Strongylida e gênero *Strongyloides*) (Wald, $p<0,05$). O aumento da temperatura máxima média mensal (aproximadamente 2,3ºC) no mês anterior às datas de coleta diminui em aproximadamente 17% a chance de ocorrência do parasito do gênero *Strongyloides* (coef=-0,190; $p<0,05$). A chance de ocorrência do parasito *Strongyloides* em indivíduos de status 4 é cerca de 63% menor que a chance de ocorrência em macacos de status 1, 2 ou 3 (tabela 3.3.3.1). As demais variáveis afetaram a chance de ocorrência do parasito da ordem Strongylida. O aumento de uma unidade na idade padronizada (equivalente a aproximadamente 67 meses) multiplica por 2,763 a chance de ocorrência do parasito (coef=1,016; $p<0,001$), i.e., a cada aproximadamente cinco anos e meio a chance de ocorrência de Strongylida é

quase triplicada. Em indivíduos subordinados (status 2 ou 3), a chance de ocorrência do parasito ordem Strongylida é 2,2 vezes maior que a chance de ocorrência em indivíduos dominantes (status 1) (coef= 0,795; p<0,05). A chance de ocorrência de Strongylida na estação chuvosa é aproximadamente 3 vezes maior (2,812) que a chance de ocorrência na estação seca (coef=1,034; p<0,001) (tabela 3.3.3.2). Sobre os efeitos de grupo houve um acréscimo na chance de ocorrência dos parasitos transmitidos via ambiente contaminado nos grupos CH e T, o maior e o menor respectivamente, e um decréscimo na chance de ocorrência no grupo ZA, de tamanho intermediário (figura 3.3.3.1a e b).

Tabela 3.3.3.1. Estimativas dos coeficientes do modelo ajustado para *Strongyloides*

Variável	Nível de referência	Coef.	Erro padrão	Valor-p	*Exp*(coef)
Intercepto		-0,158	0,533	0,767	0,854
Temp. Máx. Média Mensal Lag 1 (padronizada)		-0,190	0,097	0,049	0,827
Status 4	Status 1, 2 ou 3	-0,993	0,363	0,006	0,371

Tabela 3.3.3.2. Estimativas dos coeficientes do modelo ajustado para Strongylida

Variável	Nível de referência	Coef.	Erro padrão	Valor-p	*Exp*(coef)
Intercepto		-2,653	0,531	<0,001	0,070
Idade (padronizada)		1,016	0,169	<0,001	2,763
Estação chuvosa	Estação seca	1,034	0,216	<0,001	2,812
Status 2 ou 3	Status 1	0,795	0,402	0,048	2,215

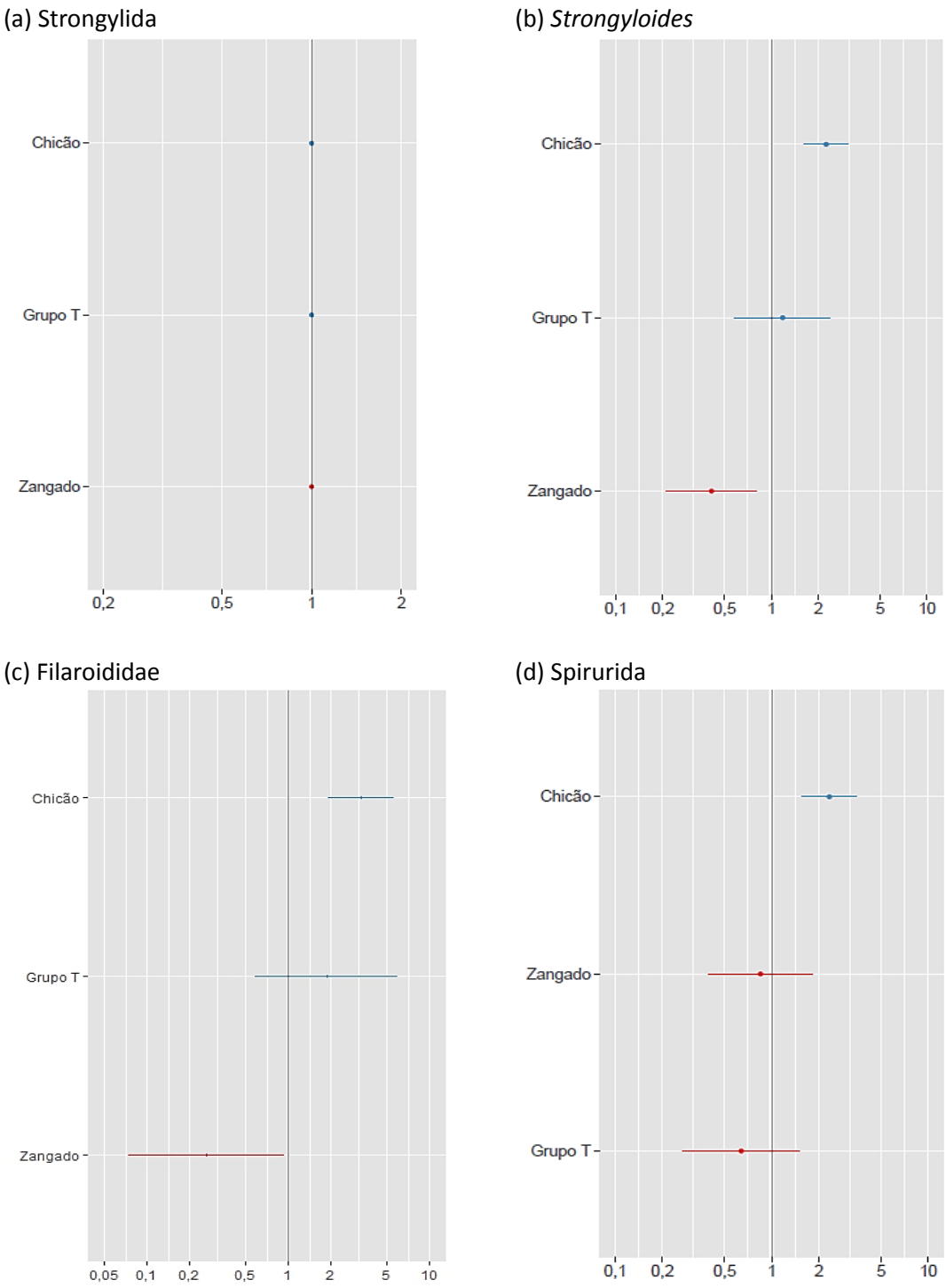


Figura 3.3.3.1: Efeitos aleatórios do modelo ajustado para a chance de ocorrência dos parasitos de acordo com seus modos de transmissão; parasitos transmitidos via ambiente contaminado (a e b), via direta – entre hospedeiros (c) e via hospedeiros intermediários (d). Os grupos CH e T apresentaram maior chance de ocorrência de parasitos transmitidos via ambiente contaminado e direta – entre hospedeiros e somente o grupo CH maior chance de ocorrência de parasito transmitido via hospedeiro intermediário.

3.3.4. Efeitos dos hospedeiros e do ambiente sobre parasitos transmitidos via direta – entre hospedeiros

Foram encontrados somente efeitos dos hospedeiros (idade e sexo) sobre a chance de ocorrência de parasitos transmitidos diretamente entre hospedeiros (ordem Filaroididae) (Wald, $p<0,05$). O aumento de uma unidade na idade padronizada multiplica por 3,137 a chance de ocorrência do parasito (coef=1,143; $p<0,001$). Em relação ao sexo, a chance de ocorrência de Filaroididae em machos é cerca de 66% menor que a chance de ocorrência em fêmeas (coef=-1,087; $p<0,05$) (tabela 3.3.4.1). Sobre os efeitos de grupo, houve um acréscimo na chance de ocorrência dos parasitos transmitidos diretamente nos grupos CH e T, e um decréscimo na chance de ocorrência no grupo ZA, sendo CH o grupo de maior tamanho, ZA intermediário e T o menor grupo (figura 3.3.3.1c).

Tabela 3.3.4.1. Estimativas dos coeficientes do modelo ajustado para Filaroididae

Variável	Nível de referência	Coef.	Erro padrão	Valor-p	*Exp*(coef)
Intercepto		-3,497	0,983	<0,001	0,030
Idade (padronizada)		1,143	0,266	<0,001	3,137
Sexo macho	Sexo fêmea	-1,087	0,511	0,034	0,337

3.3.5. Efeitos dos hospedeiros e do ambiente sobre parasitos transmitidos via hospedeiros intermediários

Foram encontrados efeitos do ambiente (temperatura e estação) e do indivíduo (status 4) sobre a chance de ocorrência de parasitos transmitidos via hospedeiros intermediários (ordem Spirurida) (Wald, $p<0,05$). O aumento da temperatura máxima média mensal (aproximadamente 1,7°C) multiplica 1,55 a chance de ocorrência do parasito Spirurida (coef=0,440; $p<0,001$). A chance de ocorrência do parasito Spirurida na estação chuvosa é praticamente 2 vezes (1,82) maior que a chance de ocorrência na estação seca (coef=0,602; $p=0,009$). A chance de ocorrência do parasito Spirurida em indivíduos de status 4 é cerca de 95% menor que a chance de ocorrência em macacos de status 1, 2 ou 3(tabela 3.3.5.1). Sobre os efeitos

de grupo houve um acréscimo na chance de ocorrência do parasito Spirurida no grupo CH (maior grupo), e um decréscimo nos grupos T e ZA (figura 3.3.3.1d).

Tabela 3.3.5.1. Estimativas dos coeficientes do modelo ajustado para Spirurida

Variável	Nível de referência	Coef.	Erro padrão	Valor-p	*Exp*(coef)
Intercepto		-2,980	0,582	<0,001	0,051
Temp. Máx. Média Mensal (padronizada)		0,440	0,116	<0,001	1,552
Estação chuvosa	Estação seca	0,602	0,230	0,009	1,826
Status 4	Status 1, 2 ou 3	-2,944	0,784	<0,001	0,053

3.4. DISCUSSÃO

Neste trabalho usamos modelos de regressão para investigar simultaneamente os efeitos dos hospedeiros e do ambiente sobre as parasitoses intestinais de macacos-prego (*S. libidinosus*) considerando o modo de transmissão dos parasitos. Testamos os efeitos de hospedeiros e de ambiente sobre a chance de ocorrência dos parasitos de acordo com seus modos de transmissão. Por esta hipótese, esperávamos que características individuais dos hospedeiros afetassem todos os tipos de parasitos, independente do modo de transmissão e que características do ambiente afetassem parasitos transmitidos via ambiente e via hospedeiro intermediário. Confirmamos que a chance de ocorrência de parasitos com diferentes ciclos de vida e modos de transmissão nos macacos-prego estudados é afetada por distintos fatores (Tabela 3.1.1). Entretanto, nossos resultados vão além do esperado, encontramos que características individuais não afetam igualmente todos os tipos de parasitos, por exemplo, sexo afetou somente a chance de ocorrência de parasitos transmitidos via direta, idade não afetou a chance de ocorrência de parasitos transmitidos via hospedeiros intermediários e hierarquia afetou somente a chance de ocorrência para parasitos transmitidos via ambiente.

3.4.1. Ocorrência de parasitos monoxenos transmitidos diretamente

Parasitos monoxenos transmitidos diretamente foram afetados somente por características dos hospedeiros (idade e sexo), corroborando a hipótese geral. A análise da idade em meses mostrou que a chance de ocorrência do parasito Filaroididae aumenta a cada aproximadamente cinco anos e meio. Esse resultado corrobora modelos epidemiológicos de que o aumento linear das parasitoses em relação ao aumento da idade pode indicar uma resposta imune ineficiente dos hospedeiros (Wilson et al., 2001; MacIntosh et al., 2010). Esse resultado pode ser sugestivo de um efeito de hormônios sexuais sobre a resposta imune dos hospedeiros afetando positivamente a chance de ocorrência destes parasitos (MacIntosh et al., 2010). Fêmeas e machos na estação reprodutiva apresentam maiores intensidades de infecção por parasitos intestinais (Cattadori et al., 2005; MacIntosh et al., 2010). Na população da FBV, por volta dos cinco anos de idade fêmeas atingem a idade reprodutiva e machos podem ser considerados como "jovem adulto" (Fragaszy, et al., 2015). Em macacos-prego, jovens adultos machos tem um tamanho intermediário entre as categorias de idade juvenil e adulta e tendem a ficar na periferia do grupo (Izawa, 1980). Em espécies em que ocorre a migração de machos de seu grupo natal, como em *S. libidinosus*, ela ocorre a partir da idade sub-adulta e tem sido explicada especialmente pela competição intra-grupo por fêmeas (e.g. *Cebus capucinus*: Jack e Fedigan, 2004). Assim, podemos considerar que o efeito positivo de idade na chance de ocorrência de parasitos transmitidos via direta em *S. libidinosus* deve estar relacionado a transição para a idade adulta em fêmeas e machos. É possível ainda que esse efeito positivo de idade sobre a chance de ocorrência de parasitos transmitidos via direta tenha sido ocasionado por um efeito maior das fêmeas, já que a chance de ocorrência destes parasitos foi menor em machos, corroborando a hipótese do viés sexual para esses parasitos. Este resultado pode ser explicado pela filopatria de fêmeas, ou seja, na FBV fêmeas permanecem no grupo onde nasceram formando matrílineas, com relações estreitas entre mães e filhos (Verderane et al., 2013), assim, é possível supor que esse comportamento facilite a transmissão de parasitos transmitidos diretamente (Zago et al. submetido, capítulo 4 desta tese). A

probabilidade de infecção por parasito transmitido diretamente maior entre fêmeas de uma mesma matrilínea em veados de cauda branca, *Odocoileus virginianus*, corroborram essa hipótese (Grear et al., 2010).

Não esperávamos efeito de tamanho de grupo nos parasitos transmitidos diretamente, dado que na FBV, não são encontradas diferenças entre os grupos na frequência de interações sociais (Verderane, 2010). Interações sociais são associadas à facilitação da transmissão de parasitos transmitidos diretamente (Altizer et al., 2003). Encontramos, entretanto, um efeito positivo de grupo (CH e T) sobre a chance de ocorrência de Filaroididae que não está relacionado ao número de indivíduos, mas sim, a uma característica da formação de um dos grupos (grupo T). O grupo T é derivado do grupo CH, a partir de uma partição ocorrida em fevereiro de 2015. Assim, é provável que as similaridades na ocorrência dos parasitos entre os grupos CH e T se devam à aquisição destes parasitos no período anterior à partição do grupo e não ao tamanho ou frequência de interações sociais.

3.4.2. Ocorrência de parasitos monoxenos transmitidos via ambiente

Parasitos monoxenos transmitidos via ambiente foram afetados por características dos hospedeiros (idade e status social) e ambiente, corroborando a hipótese geral de que hospedeiros afetam a ocorrência de todos os parasitos independente do modo de transmissão. A análise do efeito de idade em meses mostrou que a chance de ocorrência de parasitos da ordem Strongylida aumenta a cada aproximadamente cinco anos e meio, idade que consideramos a transição para a vida adulta nessa população. Na FBV, adultos usam mais o substrato terrestre para locomoção (Biondi, 2010). O contato com o solo, fonte de aquisição de parasitos transmitidos via ambiente, que também aparece gradativamente durante o desenvolvimento dos indivíduos pode ter afetado o aumento da chance de infecção por parasitos transmitidos via ambiente de acordo com o aumento da idade do indivíduo. O efeito de status 4 sobre a chance de ocorrência de *Strongyloides* provavelmente não reflete efeito de ranking hierárquico. Indivíduos categorizados

como status 4 correspondem a infantes que apresentam baixa ocorrência, ou ausência, destes parasitos. O aumento da chance de ocorrência de Strongylida em macacos subordinados (status 2 ou 3) refuta a hipótese do efeito positivo do alto ranking. Indivíduos dominantes da população da FBV apresentam níveis elevados de cortisol e testosterona (Mendonça-Furtado et al., 2014), entretanto, este fato não foi correlacionado a parasitoses, sugerindo falta de efeito imunossupressor destes hormônios nos indivíduos dominantes desta população. A análise de ranking hierárquico nesta população refletiu principalmente as categorias de idade dos indivíduos, sendo status 2 e 3, representados por sub-adultos e jovens. A ingestão de alimentos obtidos no solo, sementes e raízes (Peternelli dos Santos, 2015), mais facilmente contaminados por este tipo de parasito, pode explicar o aumento na chance de ocorrência de Strongylida nesses indivíduos.

A hipótese sobre efeitos do ambiente somente sobre parasitos transmitidos via ambiente contaminado (Ordem Rhabditida: *Strongyloides*; Ordem Strongylida) foi corroborada. De fato, altas temperaturas afetam negativamente a sobrevivência de larvas de parasitos transmitidos via ambiente (Knapp-Lawitzke et al., 2016; Wetzel & Weigl, 1994) e ambientes úmidos favorecem a sobrevivência de parasitos que têm parte de seu ciclo desenvolvido no solo (Hausfater & Meade, 1982).

Encontramos novamente um efeito positivo de grupo (CH e T) sobre a chance de ocorrência de parasitos transmitidos via ambiente o que pode ser explicado pela característica de formação do grupo T. O fato do grupo CH passar mais tempo em substratos planos (solo) que o grupo ZA (que passa mais tempo em substratos arbóreos) (Verderane, 2010) pode também explicar a maior chance de ocorrência de parasitos transmitidos via ambiente contaminado no grupo CH e menor chance de ocorrência no grupo ZA.

3.4.3. Ocorrência de parasitos heteroxenos

Parasitos heteroxenos transmitidos via hospedeiros intermediários foram afetados por características do ambiente (estação e temperatura) e dos indivíduos (status 4). Do mesmo modo que para *Strongyloides*, não consideramos o efeito de

status 4 sobre a chance de ocorrência de Spirurida como um verdadeiro efeito de ranking hierárquico. A menor chance de ocorrência de Spirurida em indivíduos de status 4 em relação aos indivíduos de status 1, 2 e 3, pode também refletir a ausência ou baixa ocorrência de destes parasitos em indivíduos infantes. A aquisição de parasitos da ordem Spirurida se dá pela ingestão de invertebrados infectados considerados hospedeiros intermediários destes parasitos (Parr et al., 2013a). Na população da FBV, há uma diferença no consumo de invertebrados de acordo com sexo e faixa etária dos indivíduos (fêmeas jovens e adultas consomem mais invertebrados do que machos e infantes: Peternelli dos Santos, 2015), desta forma, esperávamos também um aumento na chance de ocorrência de parasitos transmitidos via hospedeiros intermediários com o aumento da idade dos indivíduos, que não foi encontrado. Pelo mesmo fato, ou seja, que fêmeas jovens e adultas consomem mais invertebrados do que machos e infantes (Peternelli dos Santos, 2015), esperávamos que a chance de ocorrência dos parasitos transmitidos via hospedeiros intermediários fosse menor em machos. A menor chance de ocorrência de Spirurida em indivíduos de status 4, pode estar relacionada ao menor consumo de invertebrados por infantes (Peternelli dos Santos, 2015). Estação chuvosa e temperaturas mais elevadas afetaram positivamente a chance de ocorrência de transmitidos via hospedeiros intermediários, a maior disponibilidade de invertebrados nessas condições climáticas (Verderane, 2010) pode estar relacionada ao aumento da chance de ocorrência destes parasitos neste período, independentemente de características individuais.

O tamanho de grupo afetou somente a chance de ocorrência de parasitos heteroxenos, i.e. apenas o maior grupo apresentou maiores chances de ocorrência de parasitos transmitidos via hospedeiros intermediários. Esse resultado corrobora a hipótese geral de que grupos maiores ocupam áreas de vida maiores e por isso ampliam a possibilidade de encontro com os parasitos (Vitone et al., 2004). O grupo CH, de fato, ocupa maior área de uso em relação aos demais grupos (Verderane, 2010) o que pode estar relacionado à maior probabilidade de encontro e consumo de invertebrados infectados, aumentando a chance de ocorrência de parasitos transmitidos troficamente.

3.5. CONCLUSÕES

Considera-se que o modo de transmissão dos parasitos afeta a probabilidade de encontro com novos hospedeiros, por exemplo, parasitos transmitidos via ambiente são mais facilmente adquiridos por novos hospedeiros por estarem distribuídos no ambiente do que parasitos transmitidos via contato direto (Pedersen et al., 2005). De fato, encontramos que parasitos monoxenos transmitidos via ambiente e hospedeiros intermediários apresentam maior diversidade de tipos e prevalência entre os parasitos intestinais encontrados na população da FBV, o que sugere maior probabilidade de encontro, ou seja, de exposição e de manutenção da infecção dos indivíduos por esses parasitos (Benavides et al., 2012). Encontramos apenas um tipo de parasito transmitido diretamente (ordem Filaroididae). Além disso, dentre os quatro tipos mais prevalentes, este parasito teve a menor prevalência entre os indivíduos da população. Isso sugere que, ao contrário das hipóteses mais gerais sobre socialidade e transmissão de parasitos, neste grupo social, parasitos transmitidos via direta entre os hospedeiros têm menor chance de transmissão.

No mesmo sentido, em relação ao efeito de tamanho de grupo sobre as parasitoses, nossos resultados contrariam as premissas gerais de que tamanho de grupo facilita a aquisição e transmissão de parasitos (Altizer et al. 2003; Rifkin et al., 2012; Nunn & Dokey, 2006). Ao considerar os diferentes modos de transmissão dos parasitos, encontramos maiores chances de ocorrência de parasitos transmitidos diretamente e via ambiente no maior e menor grupo. Esses resultados sugerem que frequência de interações sociais e tamanho de área de uso, dois fatores geralmente associados a facilitação da transmissão e aquisição de parasitos em grandes grupos sociais (Altizer et al., 2003; Vitone et al., 2004), não são suficientes para explicar maiores chances de ocorrência de parasitos intestinais em grupos menores. Especificidades da população podem ajudar a explicar resultados aparentemente controversos, por exemplo, as similaridades na ocorrência dos parasitos entre os grupos CH e T (respectivamente, maior e menor grupo) provavelmente se devam à

característica da formação de um dos grupos (grupo T), que é derivado do grupo CH, a partir de uma partição ocorrida em fevereiro de 2015.

Em resumo, apesar da extensa literatura a respeito dos efeitos da socialidade sobre o risco de transmissão de doenças (Kappeler et al., 2015; Grear et al., 2010; Griffin & Nunn, 2012; Otterstatter & Thomson, 2007) em que modelos de transmissão de doenças usando SNA (social network analysis) têm mostrado que o risco de infecção dos indivíduos dentro de um grupo social é afetado pelas interações entre os indivíduos (Rimbach et al., 2015; Otterstatter & Thomson, 2007). Nossos resultados contrariaram essa hipótese. Na FBV, não foram encontradas diferenças na frequência de interações sociais entre os diferentes grupos. Isso sugere que, nesta população, interações sociais parecem não afetar a transmissão de parasitos transmitidos diretamente entre hospedeiros. Analisar os parasitos de acordo com seus modos de transmissão não é suficiente para esclarecer resultados controversos sobre os efeitos demográficos sobre as parasitoses, por exemplo, como vimos, ao contrário do esperado, tamanho de grupo e frequência de interação entre os indivíduos não afetaram a chance de ocorrência de parasitos transmitidos diretamente. Isso sugere um efeito de interação entre características dos parasitos e dos hospedeiros, bem como especificidades das populações, e que, portanto, devem ser incorporados aos estudos de transmissão de doenças em populações selvagens.

CAPÍTULO 4: Associação espacial e matrilínea não afetam transmissão de parasitos numa rede social altamente densa

4.1. INTRODUÇÃO

A socialidade é o resultado de um balanço entre os custos e benefícios da vida em grupo, em que os benefícios superam os custos (Patterson & Ruckstuhl, 2013). Viver em grupo facilita a obtenção de alimento (por exemplo, a caça cooperativa em carnívoros permite a obtenção de presas maiores, Lührs et al., 2012); propicia o cuidado cooperativo de filhotes (e.g. leões, *Panthera leo*: Packer et al., 1990; e.g. saguis, *Callithrix jacchus*: Yamamoto & Box, 1997); diminui o risco de predação (e.g. guanacos, *Lama guanicoe*: Taraborelli et al., 2012). Em contrapartida, a competição por recursos alimentares e reprodutivos (e.g. chimpanzés: Wittig & Boesch, 2003; Boesch et al., 2006; e.g. cercopitecoides: Borries et al., 2008) e a facilitação da transmissão de parasitos (e.g. macacos-aranha, *Ateles hybridus*: Rimbach, et al., 2015; morcegos, *Eptesicus fuscus*: Webber et al., 2016; e.g. abelhas, *Bombus impatiens*: Otterstatter and Thomson, 2007) são considerados custos da vida social.

Os custos e benefícios de viver em grupo, entretanto, não são igualmente distribuídos ao longo do tempo (Izar, 2004) ou mesmo entre os membros de um grupo social (Teichroeb, et al., 2015). Em muitas espécies sociais, alguns indivíduos podem passar a vida toda no grupo em que nasceram, i.e., filopatria, e outros migram entre grupos (Clutton-Brock & Lukas, 2012), o que implica em interações sociais diferenciadas entre os indivíduos ao longo do tempo (Hinde, 1976; Godfrey et al., 2009). Em mamíferos, pares de indivíduos preferencialmente associados interagem mais, têm maior contato e proximidade espacial (e.g. ungulados: Schauber et al., 2015; primatas: Silk et al., 2006; Duffy et al., 2007; Perry et al., 2008; e.g. golfinhos: Möller et al., 2006). A filopatria de fêmeas é comum em mamíferos (e.g. ursos: Vitale et al., 2018; e.g. golfinhos: Möller & Beheregaray, 2004; e.g. primatas: Verderane et al., 2013; Silk et al., 2006) e pode estar relacionada ao estabelecimento de relações preferenciais entre fêmeas, especialmente entre mães e filhas (Silk, et al., 2004). As matrilíneas são caracterizadas por associações preferenciais de catação,

coalizão e proximidade espacial entre mães, suas filhas e sobrinhas (e.g. primatas: *Cebus capucinus*: Perry et al., 2008; e.g. *Sapajus libidinosus*: Verderane et al., 2013; *Papio cynocephalus*: Silk et al., 2006; *Sapajus apella*: Izawa, 1980; ungulados: Blanchong et al., 2007; hienas, *Crocuta crocuta*: Turner et al., 2018; bottlenose dolphins, *Tursiops aduncus*: Frère et al., 2010). Alguns estudos mostram que relações sociais preferenciais propiciam aumento do fitness para os indivíduos mais associados (e.g. babuínos: Silk et al., 2003; Silk et al., 2009; e.g. chimpanzés: Duffy et al., 2007). Por outro lado, relações sociais preferenciais podem ter implicações negativas na saúde dos indivíduos, pois facilitam a transmissão de patógenos (e.g. ungulados: Schauber et al., 2015; Grear et al., 2010).

Considerando que a transmissão de doenças pode ser afetada pela frequência e duração de contato entre os indivíduos, e que, em um grupo social indivíduos não interagem com a mesma frequência e duração ao longo do tempo (Hinde, 1976; Altizer et al., 2003; Sueur et al., 2011), estudos epidemiológicos começaram a usar modelos de Social Network Analysis para investigar padrões de transmissão de parasitos (e.g. abelhas, *Bombus impatiens*: Otterstatter and Thomson, 2007; e.g. macaco japonês, *Macaca fuscata yakui*: Duboscq et al., 2016 e Romano et al., 2016). Esses modelos analisam a estrutura social de um grupo caracterizando as interações entre os indivíduos, quantitativamente e qualitativamente, identificando padrões e diferenças interindividuais (Treat, 2013; Kurvers, 2014) e suas implicações na disseminação de parasitos (Rushmore et al., 2017). Os modelos têm sido empregados de duas maneiras: analisando o papel do indivíduo como disseminador de doenças, com base em métricas individuais, por exemplo, centralidade, mostrando que indivíduos mais centrais, i.e., mais conectados a outros indivíduos, são mais infectados (e.g. macaco japonês, *Macaca fuscata yakui*: MacIntosh et al., 2012), e analisando o efeito de características do grupo i.e., da rede social sobre a transmissão de parasitos, mostrando que o espalhamento de infecções transmitidas via contato direto entre indivíduos é mais rápido em redes sociais mais densas (e.g. abelhas, *Bombus impatiens*: Otterstatter and Thomson, 2007), ou mais dificultado em redes com alta modularidade (e.g. primatas: Griffin & Nunn, 2012; Romano et al., 2016;). Neste trabalho, investigamos se existe semelhança nas propriedades da rede de associação

espacial e da rede de ocorrência simultânea de parasitos em um primata que tipicamente forma grupos coesos, o macacos-prego (*Sapajus libidinosus*). Ao contrário de testar as posições individuais de cada membro do grupo na rede e seus efeitos sobre a transmissão de parasitos, testamos a associação entre duas redes sociais: a rede de associação espacial íntima (medida como distância até um metro) e a rede de co-ocorrência de parasitoses. Tratamos a ocorrência de parasitos como uma rede de associação, em que indivíduos associados apresentam os mesmos tipos de parasitos ao mesmo tempo. Esperamos que as propriedades da rede de partilha de patógenos que se referem, por exemplo, à distância gráfica entre os indivíduos (*average path length*) ou à proporção de associação entre os indivíduos (*graph density*) sejam similares às propriedades da rede de associação espacial. Também esperamos encontrar uma correlação entre associação espacial e co-ocorrência de parasitoses, e, efeito de matrilínea sobre associação espacial e co-ocorrência de parasitoses. Como nem todos os contatos resultam na transmissão de parasitos, não esperamos que as redes sejam idênticas e sim que a rede de co-ocorrência seja um subconjunto da rede de proximidade espacial (Craft, 2015).

Na população estudada de *S. libidinosus* as fêmeas são filopátricas e estabelecem relações sociais do tipo residente nepotista tolerante (Verderane et al., 2013), típica de primatas matrilineares (Sterck et al., 1997). Esperamos que indivíduos de uma mesma matrilínea estejam mais próximos na rede de associação espacial (Perry et al., 2008) e, como consequência, estejam mais associados entre si também na rede de co-ocorrência parasitos intestinais (Grear et al. 2010). Os parasitos intestinais encontrados na população de *S. libidinosus,* (nematoides, cestódeos e protozoários), podem ser transmitidos via ambiente contaminado ou via direta entre indivíduos ou via hospedeiros intermediários (capítulo 2, página 30). Assim, analisamos a relação entre associação espacial e co-ocorrência de parasitoses de acordo com o modo de transmissão do parasito. No entanto, esperamos que proximidade espacial facilite a transmissão de parasitos intestinais independente do modo de transmissão: por um lado, a transmissão de parasitos transmitidos via ambiente e via hospedeiros intermediários pode ser facilitada pela intensidade uso de uma mesma área através do uso compartilhado de recursos ou de uma mesma

faixa de território (Nunn & Dokey, 2006); por outro, a aquisição de parasitos transmitidos diretamente é favorecida pela proximidade espacial entre indivíduos de um mesmo grupo (Blanchong et al., 2007).

4.2. METODOLOGIA

4.2.1. Área de estudo

Este estudo foi realizado na Fazenda Boa Vista, Gilbués, Piauí, cuja descrição encontra-se na apresentação desta tese (página 7).

4.2.2. Sujeitos

Os sujeitos desta pesquisa são 26 macacos-prego (*S. libidinosus*) de um grupo (CH) multi-machos, multi-fêmeas composto por 18 fêmeas (7 adultas, 7 juvenis, 4 infantes) e 08 machos (3 adultos, 2 juvenis, 3 infantes), habitantes da FBV. Incluímos neste estudo somente indivíduos machos nascidos no grupo com matrilínea conhecida. Esses animais estão bem habituados à presença humana e são reconhecidos individualmente desde 2006 quando se deu início a pesquisa sistemática sobre comportamento e ecologia desta população. Os macacos-prego da FBV formam um grupo coeso, com coalizões entre fêmeas e entre fêmeas e o macho dominante, as fêmeas são filopátricas com formação de matrilíneas e hierarquia de dominância estável (Izar et al., 2011; Verderane et al., 2013).

4.2.3. Levantamento parasitológico

Foram coletadas mensalmente, de outubro de 2014 a outubro de 2016, de uma a três amostras de fezes por indivíduo, imediatamente após a defecação (para

detalhes ver capítulo 2, páginas 17 a 19). Os indivíduos foram codificados de acordo com sua matrilínea. Os algarismos "4", "5", "6" e "7" correspondem às fêmeas matriarcas. Os indivíduos "41", "42", "43", "44", "45", "51", "52" "53", "61", "62", "63", "64", "65" "66", "71", "72", "73" pertencem à segunda geração e os indivíduos "411", "421" "711" e "712" pertencem à terceira geração. O indivíduo 54 (fêmea infante) não teve amostra de fezes coletada no período.

Foram encontradas espécies de nematoides (*Strongyloides* sp, ordem Spirurida, ordem Strongylida, família Filaroididae, família Ascarididae), 1 espécie de cestódeo (não-identificada) e 3 espécies de protozoários (*Giardia* sp., *Balantidium coli* e 1 coccídeo não-identificado). Os parasitos encontrados na população diferem quanto aos seus modos de transmissão e ciclo de vida. Os parasitos *Strongyloides* sp, ordem Strongylida, família Ascarididae e os protozoários (*Giardia* sp., *Balantidium coli* e 1 coccídeo não-identificado) são monoxenos, i.e., completam seu ciclo de vida em um único hospedeiro e são transmitidos via ambiente contaminado; o parasito da família Filaroididae também é monoxeno, entretanto, são liberados prontos para infectar um novo hospedeiro, portanto, transmitidos diretamente entre hospedeiros; os parasitos da ordem Spirurida e da classe Cestoidea são heteroxenos, i.e., parte de seu ciclo de vida é desenvolvida em um hospedeiro intermediário antes de atingir o hospedeiro definitivo (capítulo 2, página 22).

4.2.4. Análises de redes sociais

4.2.4.1. Associação espacial

Os dados de associação espacial foram obtidos de um banco de dados em formato de vídeo dos macacos-prego da FBV, criado para o desenvolvimento de um projeto sobre desenvolvimento social em macacos-prego (Verderane et al., em revisão). Neste projeto, cada infante do grupo é filmado semanalmente durante um dia inteiro por semana, utilizando o método animal focal, durante os primeiros 36

meses de vida (Altmann, 1974). Analisamos vídeos de sete infantes focais de outubro de 2014 e julho de 2015, totalizando 4528 minutos de vídeos transcritos.

A associação espacial entre indivíduos foi registrada usando o "instaneous sampling method" (Altmann, 1974). A cada quinze segundos foram anotados todos os indivíduos presentes a uma distância de até um metro do indivíduo focal no mesmo plano de filmagem. A associação espacial foi registrada independentemente do comportamento do indivíduo (forrageamento, descanso, brincadeira, etc.). Foi registrado o valor "1" para cada indivíduo presente e "0" para cada indivíduo do grupo ausente no mesmo plano de filmagem que o individuo focal. A partir desses dados, foi criada uma matriz de associação usando simple association index (Cairns et al., 1987) no software SOCPROG (Whitehead, 2017).

4.2.4.2. Co-ocorrência de parasitos

Foi criada também uma matriz de co-ocorrência de parasitos utilizando o SOCPROG (Whitehead, 2017). Nesse caso, para cada tipo de parasito, atribuímos o valor "1" para a presença do parasito e "0" para ausência do parasito por amostra de cada indivíduo. A partir destes dados, foram registrados, por dia de amostragem, os parasitos presentes e os indivíduos infectados para cada tipo de parasito. Para a análise da rede de co-ocorrência de parasitos assumimos que as probabilidades de infecção por parasitos intestinais são iguais entre os indivíduos, desde que um esteja infectado e outro seja susceptível, como preveem os modelos de transmissão de doenças a partir de redes de contato (Meyers et al., 2006).

4.2.4.3. Correlações de matrizes

Para verificar se os indivíduos de uma mesma matrilínea ficavam mais próximos entre si do que indivíduos de matrilíneas diferentes fizemos uma análise de correlação de matrizes entre a associação espacial entre os indivíduos e a pertença a uma matrilínea (teste de mantel: 2000 permutações e analytical approximation).

Consideramos a existência de maior associação entre indivíduos de uma mesma matrilínea do que entre indivíduos de matrilíneas diferentes quando o valor da correlação (t) foi positivo e p <0,05 (SOCPROG, Whitehead, 2017).

Fizemos também uma análise de correlação entre a co-ocorrência de parasitos e a pertença a uma matrilínea (teste de mantel: 2000 permutações e analytical approximation) para verificar se os indivíduos de uma mesma matrilínea compartilham mais os mesmos parasitos entre si do que indivíduos de matrilíneas diferentes, usando todos os tipos de parasitos encontrados e também para cada um dos tipos mais frequentes separadamente. Consideramos a existência de maior associação entre indivíduos de uma mesma matrilínea que compartilham os mesmos tipos de parasitos do que entre indivíduos de matrilíneas diferentes quando o valor da correlação (t) foi positivo e p <0,05 (SOCPROG, Whitehead, 2017).

Por fim, fizemos um teste de correlação entre a rede de associação espacial e a rede de co-ocorrência de parasitos (Hemelrijk Kr-test com 2000 permutações; SOCPROG, Whitehead, 2017).

4.2.4.4. Propriedades das redes

Para as duas redes de associação analisamos as seguintes métricas: a) diâmetro (*network diameter*) que corresponde ao número máximo de arestas necessárias para chegar de um indivíduo a outro; b) densidade (*graph density*) que é medida pelo número de indivíduos conectados entre si em relação ao número total de conexões possíveis; c) número médio e ponderado de conexões diretas no grupo (*average degree e average weighted degree*); d) a distância gráfica média entre os indivíduos (*average path lenght*) esses índices (b, c e d) indicam a coesão do grupo; e) a tendência dos indivíduos em formar clusters (*average clustering coeficiente*). Verificamos a pertença dos indivíduos aos clusters usando a medida de "community division by modularity" (Newman, 2004). O índice de modularidade (*Modularity*) indica confiabilidade da partição dos indivíduos em clusters. Quando a modularidade é maior que 0,3, a repartição dos indivíduos em clusters é considerada confiável

(Newman, 2004). Essas métricas foram obtidas através dos programas SOCPROG (Whitehead, 2017) e Gephi (Bastian et al., 2009).

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Análises parasitológicas

Todos os indivíduos do grupo estavam parasitados por ao menos uma espécie de parasito em pelo menos uma amostra coletada. Entretanto, a distribuição de cada tipo de parasito não foi uniforme entre as famílias. Em geral, os parasitos A- ordem Spirurida (20 infectados/25 analisados), B- *Strongyloides* sp (23 infectados/25 analisados), C- ordem Strongylida (22 infectados/25 analisados), e D- família Filaroididae (16 infectados/25 analisados) foram os mais comuns entre os indivíduos de todas as famílias. Protozoários não ocorreram na família "4. O parasito H- Giardia ocorreu apenas nas famílias "6" e "7". Os parasitos D- família Filaroididae; E- cestódeo (não-identificado), G- família Ascarididae e K- coccídeo (não-identificado) não ocorreram na família "5" (Figura 4.3.1.1).

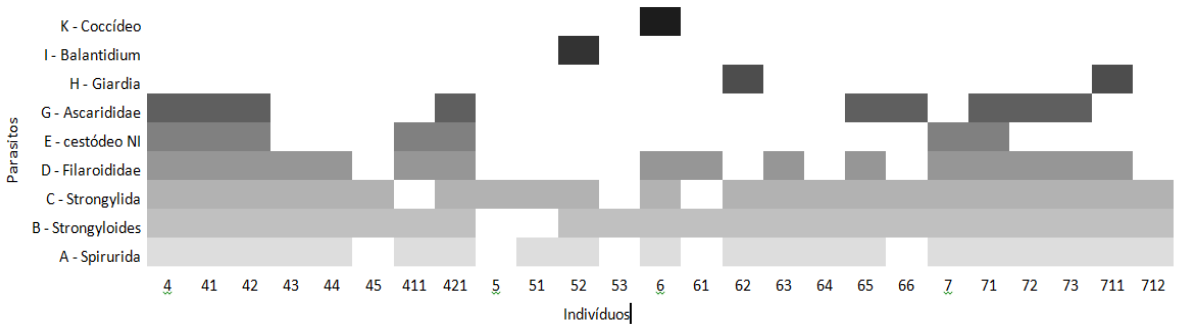


Figura 4.3.1.1: Diagrama da ocorrência de parasitos intestinais dos macacos-prego da FBV. As cores representam a ocorrência de um tipo de parasito em pelo menos uma amostra analisada de um respectivo indivíduo. Os indivíduos estão distribuídos por sua matrilínea. Os algarismos "4", "5", "6" e "7" correspondem às fêmeas matriarcas de cada matrilínea; dois algarismos indivíduos da segunda geração, três algarismos indivíduos da terceira geração.

4.3.2. Análises de Redes Sociais

4.3.2.1. Associação espacial

A rede de associação espacial entre os indivíduos nascidos no grupo estudado foi caracterizada por alta conexão entre todos os membros (tabela 4.3.2.1.1): numa rede de 26 indivíduos, o *degree* médio foi 19, a densidade foi alta, o *average path lenght* foi praticamente 1 e o diâmetro 2. A modularidade foi baixa, ainda assim, o grupo tem uma tendência a formar clusters (*average clustering coefficiente* = 0,819, tabela 4.3.2.1.1). Observa-se a formação de sete clusters de indivíduos mais proximamente conectados que correspondem à maioria de indivíduos de uma matrilínea ("4", "5", "6" e "7") (Figura 4.3.2.1.1). De fato, houve efeito de matrilínea sobre associação espacial: indivíduos da mesma matrilínea associaram-se mais entre si do que indivíduos de matrilíneas distintas (Matrix correlation = 0.4089; Mantel test, analytical approximation: t = 7.317; p = 0.0000 (2-sided test); Mantel test 2000 permutations: p = 0.0000 (2-sided test). Ainda assim, não houve uma correspondência perfeita entre matrilínea e cluster. Há famílias divididas em mais de um cluster (como a 4 e a 6), e somente as famílias 5 e 6, as mais periféricas, formaram um cluster matrilinear exclusivo (Figura 4.3.2.1.1).

Tabela 4.3.2.1.1. Métricas das redes de associação espacial e de co-ocorrência de parasitos entre as matrilíneas do grupo estudado

Métricas de rede	Associação espacial	Co-ocorrência de parasitos
Average Degree	19,4	14,8
Average Weighted Degree	3,5	3,2
Network Diameter	2,0	3,0
Graph Density	0,8	0,6
Modularity	0,5	0,2
Number of communities	7,0	4,0
Average Clustering Coefficient	0,8	0,7
Average Path Length	1,3	1,5

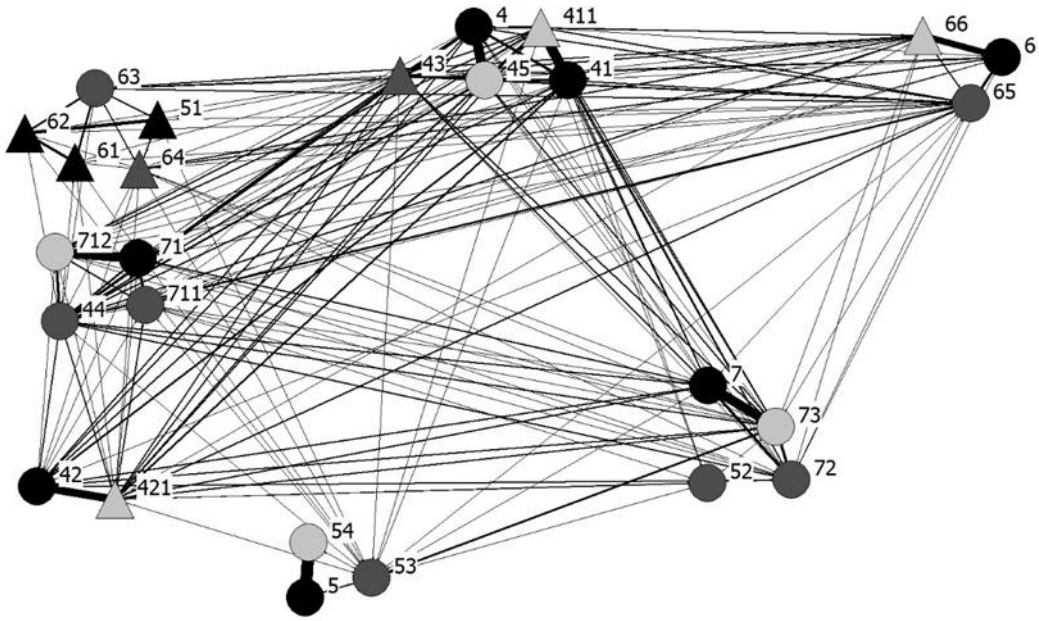


Figura 4.3.2.1.1: Rede de associação espacial dos macacos do grupo CH. Os indivíduos estão separados em 7 clusters de indivíduos mais proximamente conectados que correspondem à maioria de indivíduos de uma matrilínea ("4", "5", "6" e "7"). Os algarismos "4", "5", "6" e "7" correspondem às fêmeas matriarcas de cada matrilínea; dois algarismos segunda geração, três algarismos terceira geração. As cores dos nós correspondem à idade do indivíduo; cinzo claro: infante; cinzo escuro: juvenil; preto: adulto. Os símbolos dos nós correspondem ao sexo do indivíduo; ●: Fêmea; ▲: Macho.

4.3.2.2. Co-ocorrência de parasitos

A rede de co-ocorrência de parasitos entre os indivíduos teve propriedades muito similares à rede de associação espacial, embora com valores um pouco menores (tabela 4.3.2.1.1): o *degree* médio foi 15, a densidade também foi alta mas menor, o *average path lenght* foi praticamente 1 e o diâmetro 3. A modularidade foi mais baixa, o grupo também tem uma tendência a formar clusters (*average clustering coefficiente* = 0,717), mas observa-se a formação de apenas quatro clusters de indivíduos mais proximamente conectados (figura 4.3.2.2.1), pertencentes a mais de uma matrilínea. Ainda assim, houve um pequeno efeito de matrilínea sobre co-ocorrência de parasitos: indivíduos da mesma matrilínea partilharam mais parasitos que indivíduos de matrilíneas distintas (Matrix correlation = 0.11; Mantel test,

analytical approximation: t = 1.976; p = 0.0482 (2-sided test); Mantel test (2000 permutations) p= 0.068 (2-sided test).

Considerando cada tipo de parasito separadamente, encontramos correlação entre a co-ocorrência de parasitos (separados por tipo) e a pertença a uma matrilínea apenas para o parasito heteroxeno - ordem Spirurida (Matrix correlation = 0.16 ; Mantel test, analytical approximation: t = 2.416; p = 0.0157 (2-sided test); Mantel test (2000 permutations) p = 0.0290 (2-sided test).

Apesar das similaridades nas propriedades das duas redes, não houve correlação entre a matriz de associação espacial e a matriz de co-ocorrência de parasitos (Hemelrijk Kr-test = 0,12; p= 0,085; 2000 permutations). Também não encontramos correlação entre a matriz de associação espacial e a matriz de co-ocorrência de parasitos separados por modo de transmissão.

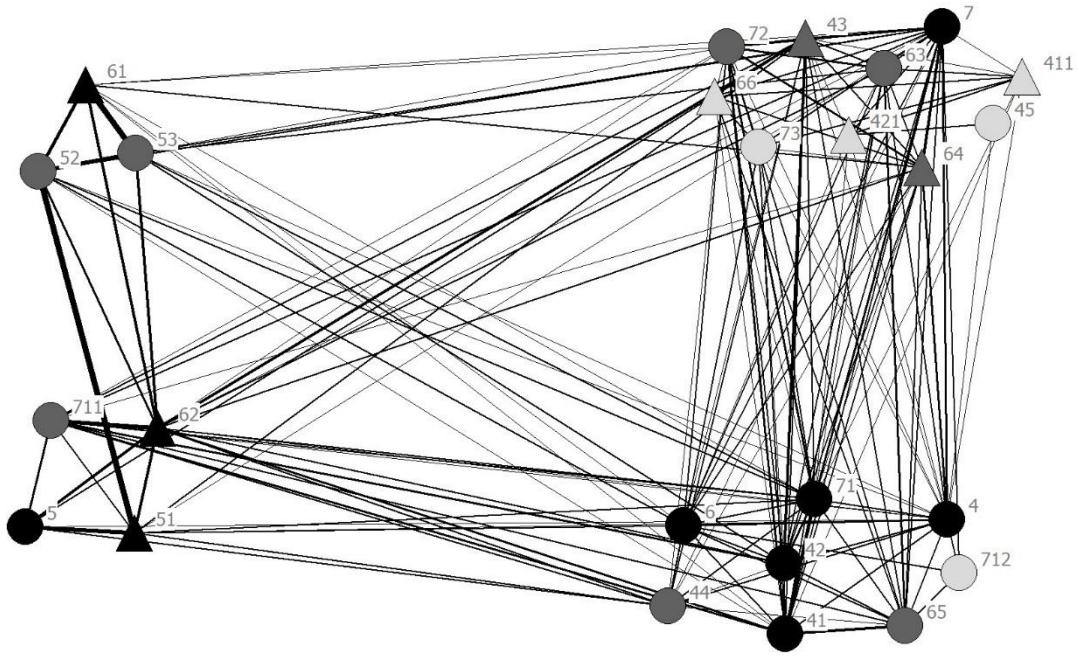


Figura 4.3.2.2.1: Rede de co-ocorrência de parasitos nos macacos do grupo CH. Os indivíduos estão separados em apenas 4 clusters de indivíduos mais proximamente conectados pertencentes a mais de uma matrilínea. Os algarismos "4", "5", "6" e "7" correspondem às fêmeas matriarcas de cada matrilínea; dois algarismos segunda geração, três algarismos terceira geração. As cores dos nós correspondem à idade do indivíduo; cinzo claro: infante; cinzo escuro: juvenil; preto: adulto. Os símbolos dos nós correspondem ao sexo do indivíduo; ●: Fêmea; ▲: Macho.

4.4. DISCUSSÃO

Neste trabalho testamos as seguintes hipóteses: 1) indivíduos de uma mesma matrilínea estão mais associados espacialmente; 2) associação espacial afeta a co-ocorrência de parasitos intestinais, portanto, indivíduos pertencentes a uma mesma matrilínea partilham mais parasitos por estarem mais associados espacialmente; e 3) redes de associação espacial e de co-ocorrência de parasitos têm propriedades similares, sendo a rede de parasitose um sub-conjunto da rede de associação espacial. Nossos resultados corroboraram inequivocamente apenas a primeira hipótese e parcialmente a segunda e a terceira.

A rede de associação espacial do grupo estudado foi caracterizada por alta densidade, com quase todos os membros do grupo conectados diretamente entre si, o que é consistente com um grupo social coeso, característica comum em populações de *Sapajus* (Fragaszy et al., 2004, mas ver Lynch and Rímoli, 2000 e Izar, 2004). Ainda assim, membros de uma mesma família, inclusive machos nascidos no grupo, formaram clusters na rede de associação espacial que correspondem quase que perfeitamente às matrilíneas. Em mamíferos com filopatria de fêmeas, há espécies em que as associações de proximidade espacial são afetadas por parentesco e refletem as matrilineas (e.g. *Papio cynocephalus*: Silk et al., 2006; e.g. ungulados: Grear et al., 2010; *Cebus capucinus*: Perry et al., 2008) e outras em que não há esse efeito do parentesco (e.g. elefantes: Gobush et al., 2009; e.g. focas cinzentas: Pomeroy et al., 2001). Em *S. nigritus*, parentesco não afeta associação espacial (Tokuda et al, 2017). Nossos resultados contribuem para a compreensão da diversidade social de macacos-prego. Além disso, confirmam que *S. libidinosus* são bons modelos para o estudo dos efeitos das relações sociais sobre a transmissão de parasitos em espécies sociais, ainda que formem grupos muito coesos (Griffin & Nunn, 2012).

A segunda hipótese, sobre o efeito de matrilínea na transmissão de parasitos não foi confirmada. Embora tenhamos encontrado uma fraca correlação entre a pertença a uma matrilínea e co-ocorrência de parasitos, a análise por modos de transmissão dos parasitos mostrou que esse resultado se deveu apenas à co-ocorrência de parasitos transmitidos via hospedeiros intermediários (ordem

Spirurida). A aquisição de Spirurida ocorre através da ingestão de hospedeiros intermediários invertebrados infectados (Parr et al., 2013a). Uma explicação possível para o efeito de matrilínea é o comportamento de *scrounging,* i.e., comer partes de um mesmo item alimentar que está sendo consumido por outro indivíduo (Coelho et al., 2015), e que está relacionado à alta tolerância entre os indivíduos desta população, especialmente em relação aos imaturos (Verderane et al., 2013). É possível que indivíduos imaturos consumam restos de invertebrados que sua mãe ou irmãos mais velhos estão comendo, levando à aquisição concomitante dos mesmos parasitos.

Não encontramos efeitos de matrilínea sobre os parasitos com os dois outros modos de transmissão. De especial interesse, é não termos encontrado essa correlação para parasitos com transmissão direta, contrariando as hipóteses gerais de que parasitos transmitidos diretamente são afetados pela proximidade e contato entre os indivíduos (Altizer et al., 2003; Blanchong et al., 2007). No presente estudo, na rede de associação espacial tratamos de associações íntimas de proximidade com foco nos infantes. Infantes são um elemento de atração em grupos de macacos-prego (Izar e Sato, 1997), e as mães são seletivas quanto ao contato de outros indivíduos do grupo (Izar, 2004), favorecendo a proximidade de membros da matrilínea (Perry et al., 2008). É portanto, surpreendente que não tenha havido efeito de matrilínea sobre parasitos transmitidos diretamente de um indivíduo para o outro via contato com a larva do parasito (MacIntosh et al., 2012). Este resultado contrasta com nosso achado anterior de um efeito de sexo (maior em fêmeas) sobre a ocorrência do parasito transmitido via direta, que sugeria um efeito da filopatria de fêmeas e de matrilínea (Zago et al. submetido, capítulo 3 desta tese). Além disso, este resultado também contrasta com os estudos de social network que encontram efeitos de características sociais sobre a transmissão de parasitos, especialmente os transmitidos diretamente (e.g. *Macaca fuscata yakui*: MacIntosh et al., 2012 e *Ateles hybridus*: Rimbach et al., 2015). Entretanto, nestes são analisadas as propriedades dos nós (p. ex. centralidade) i.e., características dos indivíduos. Na população de nosso estudo, da mesma forma, também mostramos que características individuais como sexo e idade dos indivíduos afetam a chance de ocorrência de parasitos (Zago et al. submetido, capítulo 3 desta tese). Indivíduos com menos de oito meses de idade não apresentaram infecções por

parasitos intestinais (Zago et al. submetido, capítulo 3 desta tese), apesar de estarem associados espacialmente a outros indivíduos do grupo. Machos têm menos chances de adquirir parasitos que fêmeas (Zago et al. submetido, capítulo 3 desta tese). Assim, características individuais podem limitar a transmissão de parasitos entre indivíduos do grupo apesar de sua íntima associação espacial. São precisos mais estudos para investigar esta hipótese e entender por que nesta população relações espaciais íntimas não refletem a transmissão de parasitos transmitidos diretamente, diferente de outros estudos com primatas (e.g. *Macaca fuscata yakui*: MacIntosh et al., 2012; *Cebus capucinus*: Parr et al., 2013b)

Por fim, os resultados corroboraram parcialmente a terceira hipótese. A rede de ocorrência de parasitos é um subconjunto da rede de associação espacial, sendo caracterizada por uma densidade menor, menor grau médio do vértice e menor diâmetro. Essas medidas indicam que é uma rede com menos conexões diretas entre os indivíduos, apesar de ter mesmo número de indivíduos, caracterizando-a como um subconjunto da rede de associação espacial (Craft, 2015). Ao mesmo tempo, apesar de ser caracterizada como um subconjunto da rede de associação espacial, a rede de co-ocorrência de parasitos apresenta propriedades distintas, com modularidade muito baixa e relações pouco diferenciadas. A modularidade muita baixa revela que não há verdadeiramente a formação de clusters (Griffin & Nunn, 2012), o que mostra que a maior parte dos indivíduos do grupo está infectada pelos mesmos tipos de parasitos ao mesmo tempo. A modularidade da rede de associação espacial indica a partição dos indivíduos de um grupo em clusters de associações preferenciais e tem sido considerada um fator limitante da transmissão de parasitos em animais sociais (e.g. primatas: Romano et al., 2016 e Griffin & Nunn, 2012; e.g. vertebrados e invertebrados: Nunn et al., 2015), ou seja, em grupos mais modulares a transmissão de parasitos pode ficar restrita aos clusters de indivíduos mais associados. No entanto, esse resultado não foi encontrado no presente estudo. A baixa modularidade da rede de ocorrência de parasitos no grupo estudado de *S. libidinosus* resulta da falta de exclusividade na partilha de parasitos entre os indivíduos mais associados espacialmente, e revela uma ampla distribuição na

ocorrência dos parasitos entre os membros do grupo, não afetada pela maior ou menor frequência de associação espacial íntima.

Em resumo, apesar de alguns estudos mostrarem que a transmissão de parasitos, independentemente do modo de transmissão, é afetada pela proximidade espacial e por interações sociais entre os indivíduos de um mesmo grupo (Grear et al., 2010; Blanchong et al., 2007; MacIntosh et al., 2012; Rimbach et al., 2015), sendo considerada um custo da socialidade (Kappeler et al., 2015; Rimbach et al., 2015; Otterstatter & Thomson, 2007), nossos resultados sugerem que, especialmente em grupos densos em que os indivíduos estão altamente conectados, relações sociais diferenciadas podem não limitar a ocorrência de parasitos aos indivíduos mais associados. Apesar de termos encontrado um pequeno efeito de matrilínea sobre a co-ocorrência de parasitos transmitidos via hospedeiros intermediários e exclusividade de alguns tipos de parasitos em algumas matrilíneas, nesta população a transmissão de parasitos parece não depender exclusivamente da frequência de associação espacial entre os indivíduos, e, portanto, nesse caso não devemos esperar efeito das relações sociais diferenciadas sobre a transmissão de parasitos.

5. DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÃO

Neste trabalho, investigamos a ocorrência de parasitos intestinais em uma população de macacos-prego avaliando os efeitos da proximidade geográfica com humanos, de características dos hospedeiros e do clima, e das relações sociais diferenciadas entre os membros dos grupos sociais de macacos.

No primeiro capítulo, realizamos um levantamento parasitológico das populações de primatas humanos e não-humanos e dos animais de criação, com o objetivo de caracterizar as parasitoses da região, bem como o efeito da sobreposição das áreas de vida destas populações (humanos e animais de criação) na co-ocorrência de parasitos intestinais. Encontramos que na FBV ocorre exclusividade de parasitos transmitidos via hospedeiros intermediários e via direta na população de macacos-prego. Já os parasitos transmitidos via ambiente foram os mais prevalentes e os mais amplamente distribuídos nas três populações de hospedeiros que ocupam a mesma área. De especial interesse, vimos neste capítulo que a sobreposição de área de vida não é suficiente para explicar a co-ocorrência de parasitos intestinais entre as diferentes espécies de hospedeiros, contrariando os estudos que mostraram que proximidade geográfica aumenta a similaridade de parasitos, independentemente do tipo, entre hospedeiros (Cooper et al., 2012). Os resultados sugerem que os distintos modos de transmissão dos parasitos podem atuar como fatores limitantes da especificidade entre hospedeiros e parasitos e contribuir para a exclusividade na ocorrência de certos parasitos entre diferentes espécies de hospedeiros simpátricos, mesmo em áreas antropizadas.

No segundo capítulo, ao considerarmos os efeitos dos hospedeiros e do ambiente sobre as parasitoses intestinais de acordo o modo de transmissão dos parasitos, confirmamos que parasitos com diferentes ciclos de vida e modos de transmissão são afetados diferentemente por características dos hospedeiros e do ambiente: parasitos monoxenos transmitidos diretamente foram afetados somente por características dos hospedeiros; parasitos monoxenos transmitidos via ambiente e parasitos heteroxenos transmitidos via hospedeiros intermediários foram afetados por ambos (hospedeiros e ambiente). Estes resultados confirmam a hipótese de que

distintos modos de transmissão dos parasitos afetam a probabilidade de encontro com hospedeiros (Pedersen et al., 2005). Entretanto, ao considerar os diferentes modos de transmissão, vimos que tamanho de grupo não afeta a chance de ocorrência de parasitos intestinais, encontramos maiores chances de ocorrência de parasitos transmitidos diretamente e via ambiente no maior e menor grupo. Desta forma, fatores como frequência de interações sociais e tamanho de área de vida, considerados facilitadores da transmissão e aquisição de parasitos em grandes grupos sociais (Altizer et al., 2003; Vitone et al., 2004), não são suficientes para explicar maiores chances de ocorrência de parasitos intestinais em grupos menores nesta população.

No terceiro capítulo, investigamos os efeitos das interações sociais sobre as parasitoses com base nos modos de transmissão dos parasitos. Mostramos que, apesar do grupo estudado ser de fato um grupo social coeso, existem associações de proximidade espacial diferenciadas entre os indivíduos, afetadas por parentesco que refletem quase que perfeitamente as matrilíneas. Contrariando estudos que mostraram que a transmissão de parasitos, independentemente do modo de transmissão, é afetada pela proximidade espacial e por interações sociais entre os indivíduos de um mesmo grupo (Grear et al., 2010; Blanchong et al., 2007; MacIntosh et al., 2012; Rimbach et al., 2015), os resultados sugerem que, especialmente em grupos densos em que os indivíduos estão altamente conectados, relações sociais diferenciadas podem não limitar a ocorrência de parasitos aos indivíduos mais associados. Nesta população a transmissão de parasitos, mesmo os com modo de transmissão direta, parece não depender exclusivamente da frequência de associação espacial entre os indivíduos.

Em resumo, a principal conclusão deste trabalho é que as principais premissas do efeito da socialidade sobre a transmissão de parasitos (p. ex. tamanho de grupo: Patterson e Ruckstuhl, 2013; proximidade e interações sociais: Altizer et al. 2003) não podem ser generalizadas para qualquer espécie social. Alguns estudos que investigaram os fatores que afetam as parasitoses em animais sociais, especialmente em primatas, são compilados de dados de diversos *taxa* a partir de levantamentos bibliográficos (Patterson e Ruckstuhl, 2013; Nunn et al., 2003; Gómez et al., 2013;

Patterson & Ruckstuhl, 2013), os quais não incluem o possível efeito de interação entre características dos parasitos e dos hospedeiros. Ao contrário, neste trabalho buscamos investigar simultaneamente os efeitos dos hospedeiros e do ambiente, bem como incluir as especificidades da população como a característica de formação dos grupos ou a sobreposição de área de vida com humanos e animais de criação, o que só foi possível graças ao acompanhamento de longo prazo desta população. Assim, é preciso considerar que a chance de aquisição e transmissão de parasitos em espécies sociais é complexa e está sujeita à interação de diversos fatores: individuais, ambientais e dos próprios parasitos, os quais, portanto, devem ser incorporados aos estudos de transmissão de doenças em populações selvagens.

6. REFERÊNCIAS

Alfaro, J. W. L., Matthews, L., Boyette, A. H., Macfarlan, S. J., Phillips, K. A., Falótico, T.,Ottoni, E., Verderane, M., Izar, P., Schulte, M., Melin, A., Fedigan, L., Janson, C., & Alfaro, M. (2012). Anointing variation across wild capuchin populations: a review of material preferences, bout frequency and anointing sociality in *Cebus* and *Sapajus*. *American Journal of Primatology*, *74*(4), 299-314.

Alfaro, J. W. L., SILVA JR, J. D. S. E., & Rylands, A. B. (2012b). How different are robust and gracile capuchin monkeys? An argument for the use of *Sapajus* and *Cebus*. *American Journal of Primatology*, *74*(4), 273-286.

Altizer, S., Nunn, C. L., Thrall, P. H., Gittleman, J. L., Antonovics, J., Cunningham, A. A., Dobson, A.P., Ezenwa, V., Jones, K.E., Pederson, A. B., Poss, M. & Pulliam, J. R. C. (2003). Social organization and parasite risk in mammals: integrating theory and empirical studies. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *34*(1), 517-547.

Altmann J. (1974). Observational study of behaviour sampling methods. *Behaviour, 49*(3), 227-267.

Anderson, R. C. (2000). Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission. Wallingford: CABI Publishing.

Arlet, M. E., Chapman, C. A., Isbell, L. A., Molleman, F., Mänd, R., Hõrak, P., & Carey, J. R. (2015). Social and ecological correlates of parasitic infections in adult male gray-cheeked mangabeys (*Lophocebus albigena*). *International Journal of Primatology*, *36*(5), 967-986.

Baker, M. (1996). Fur rubbing: use of medicinal plants by capuchin monkeys (Cebus capucinus). *American Journal of Primatology*, *38*(3), 263-270.

Barreto, M. L., Genser, B., Strina, A., Teixeira, M. G., Assis, A. M., Rego, R. F., Teles, C. A., Prado, M. S., Matos, S., Alcantara-Neves, N. M., & Cairncross, S. (2010) Impact

of a City-Wide Sanitation Programme in Northeast Brazil on Intestinal Parasites Infection in Young Children. *Environmental health perspectives*, *118*, 1637-42.

Bastian, M., Heymann, S., Jacomy, M. (2009). Gephi: an open source software for exploring and manipulating networks. In: International AAAI Conference on Weblogs and Social Media. Association for the Advancement of Artificial Intelligence.

Benavides, J. A., Huchard, E., Pettorelli, N., King, A. J., Brown, M. E., Archer, C. E., ... & Cowlishaw, G. (2012). From parasite encounter to infection: Multiple- scale drivers of parasite richness in a wild social primate population. *American Journal of Physical Anthropology*, *147*(1), 52-63.

Bethony, J., Brooker, S., Albonico, M., Geiger, S. M., Loukas, A., Diemert, D., & Hotez, P. J. (2006). Soil-transmitted helminth infections: ascariasis, trichuriasis, and hookworm. *The Lancet*, *367*(9521), 1521-1532.

Bicca-Marques, J. C & Freitas, D. S. (2010). The role of monkeys, mosquitoes, and humans in the occurrence of a yellow fever outbreak in a fragmented landscape in south Brazil: protecting howler monkeys is a matter of public health. *Tropical Conservation Science*, *3*, 78-89.

Bicca-Marques, J. C. & Calegaro-Marques, C. (2014). Parasite sharing between humans and nonhuman primates and the hidden dangers to primate conservation. *Zoologia*, *31*, 313–315.

Biondi, L. C. M. (2010). Comportamento posicional e uso de substrato de macacos-prego *Cebus libidinosus* Spix, 1823 (Dissertação de Mestrado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo). Recuperado de http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/47/47132/tde-09022011-111404/en.php

Blanchong, J. A., Scribner, K. T., Kravchenko, A. N., & Winterstein, S. R. (2007). TB-infected deer are more closely related than non-infected deer. *Biology Letters*, *3*(1), 104-106.

Boesch, C., Kohou, G., Néné, H., & Vigilant, L. (2006). Male competition and paternity in wild chimpanzees of the Taï forest. *American Journal of Physical Anthropology*, *130*(1), 103-115.

Borries, C., Larney, E., Lu, A., Ossi, K., & Koenig, A. (2008). Costs of group size: lower developmental and reproductive rates in larger groups of leaf monkeys. *Behavioral Ecology*, *19*(6), 1186-1191.

Brandão, M. L., Chame, M., Cordeiro, J. L. P., & de Miranda Chaves, S. A. (2009). Diversidade de helmintos intestinais em mamíferos silvestres e domésticos na Caatinga do Parque Nacional Serra da Capivara, Sudeste do Piauí, Brasil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, *18*(1), 19-28.

Brooks, D. R. and Glen, D. R. (1982). *Pinworms and Primates: A Case Study in Coevolution.* Faculty Publications from the Harold W. Manter Laboratory of Parasitology. 648. Recuperado de https://digitalcommons.unl.edu/parasitologyfacpubs/648.

Cairns, S. J., & Schwager, S. J. (1987). A comparison of association indices. *Animal Behaviour*, *35*(5), 1454-1469.

Cattadori, I. M., Boag, B., Bjørnstad, O. N., Cornell, S. J., & Hudson, P. J. (2005). Peak shift and epidemiology in a seasonal host–nematode system. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *272*(1568), 1163-1169.

Chapman, C. A., Gillespie, T. R., & Goldberg, T. L. (2005). Primates and the ecology of their infectious diseases: how will anthropogenic change affect host- parasite

interactions?. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, *14*(4), 134-144.

Chapman, C. A., Gillespie, T. R., & Speirs, M. L. (2005). Parasite prevalence and richness in sympatric colobines: effects of host density. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, *67*(2), 259-266.

Cimino, R. O., Jeun, R., Juarez, M., Cajal, P. S., Vargas, P., Echazú, A., ... & Mejia, R. (2015). Identification of human intestinal parasites affecting an asymptomatic peri-urban Argentinian population using multi-parallel quantitative real-time polymerase chain reaction. *Parasites & vectors*, *8*(1), 380.

Clutton- Brock, T. H., & Lukas, D. (2012). The evolution of social philopatry and dispersal in female mammals. *Molecular Ecology*, *21*(3), 472-492.

Coelho, C. G., Falotico, T., Izar, P., Mannu, M., Resende, B. D., Siqueira, J. O., & Ottoni, E. B. (2015). Social learning strategies for nut-cracking by tufted capuchin monkeys (*Sapajus spp.*). *Animal cognition*, *18*(4), 911-919.

Colosio, A.C. (2009) Parasitos Intestinais em *Cebus xanthosternos* (Wied-Nneuwied, 1826) (Primates, Cebidae) na Região do Maruim na Reserva Biológica de Uma, Bahia, Brasil. (Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Santa Cruz).

Conga, D. F., Bowler, M., Tantalean, M., Montes, D., Serra- Freire, N. M., & Mayor, P. (2014). Intestinal helminths in wild Peruvian red uakari monkeys (*Cacajao calvus ucayalii*) in the northeastern Peruvian Amazon. *Journal of medical primatology*, *43*(2), 130-133.

Cooper, N., Griffin, R., Franz, M., Omotayo, M., & Nunn, C. L. (2012). Phylogenetic host specificity and understanding parasite sharing in primates. *Ecology Letters*, *15*(12), 1370-1377.

Craft, M. E. (2015). Infectious disease transmission and contact networks in wildlife and livestock. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *370*(1669), 20140107.

Cristóbal-Azkarate, J., Hervier, B., Vegas-Carrillo, S., Osorio-Sarabia, D., Rodríguez-Luna, E., & Vea, J. J. (2010). Parasitic infections of three Mexican howler monkey groups (*Alouatta palliata mexicana*) living in forest fragments in Mexico. *Primates*, *51*(3), 231-239.

Davies, T. J., & Pedersen, A. B. (2008). Phylogeny and geography predict pathogen community similarity in wild primates and humans. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *275*(1643), 1695-1701.

de Azevedo Fernandes, N. C. C., Cunha, M. S., Guerra, J. M., Réssio, R. A., dos Santos Cirqueira, C., Iglezias, S. D. A., ... & Díaz-Delgado, J. (2017). Outbreak of Yellow Fever among Nonhuman Primates, Espirito Santo, Brazil. *Emerging infectious diseases*, *23*(12), 2038.

Delgado, L. E. S. (2013). Sanidade de populações de macaco-prego *Sapajus nigritus* (Goldfuss 1809) em fragmentos de floresta atlântica do sul do Brasil. (Dissertação de Mestrado, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade estadual do Oeste do Paraná).

Duboscq, J., Romano, V., Sueur, C., & MacIntosh, A. J. (2016). Network centrality and seasonality interact to predict lice load in a social primate. *Scientific reports*, *6*, 22095.

Duffy, K. G., Wrangham, R. W., & Silk, J. B. (2007). Male chimpanzees exchange political support for mating opportunities. *Current Biology*, *17*(15), 586-587.

Dupain, J., Nell, C., Petrzelková, K. J., Garcia, P., Modry, D., & Gordo, F. P. (2009). Gastrointestinal parasites of bonobos in the Lomako Forest, Democratic Republic of Congo. *Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology*, *1*(57), 297-310.

Ebbert, M. A., McGrew, W. C., & Marchant, L. F. (2015). Differences between chimpanzee and baboon gastrointestinal parasite communities. *Parasitology*, *142*(7), 958-967.

Eckert, K. A., Hahn, N. E., Genz, A., Kitchen, D. M., Stuart, M. D., Averbeck, G. A., ... & Markowitz, H. (2006). Coprological surveys of *Alouatta pigra* at two sites in Belize. *International Journal of Primatology, 27*(1), 227-238.

El-Sherbini, G. T. and Abosdera, M. M. (2013). Risk factors associated with intestinal parasitic infections among children. *Journal of Egyptian Society of Parasitology*, *43,* 287-94.

Faust, E.C., D'Antoni, J. S., Odom, V., Miller, M. J., Peres, C., Sawitz, W., Thomen, L. F., Tobie, & J. Walker, J. H. (1938). A critical study of clinical laboratory technics for the diagnosis of protozoan cysts and helminth eggs in feces. *American Journal of Tropical Medicine*, *18,* 169-183.

Fonseca, E. O. L., Teixeira, M. G., Barreto, M. L., Carmo, E. H., & Costa, M. C. N. (2010). Prevalência e fatores associados às geo-helmintíases em crianças residentes em municípios com baixo IDH no Norte e Nordeste brasileiros. *Cadernos de Saúde Pública*, *26,* 143-152.

Fragaszy, D. M., Izar, P., Liu, Q., Eshchar, Y., Young, L. A., & Visalberghi, E. (2016). Body mass in wild bearded capuchins (*Sapajus libidinosus*): Ontogeny and sexual dimorphism. *American Journal of Primatology*, *78*(4), 473-484.

Fragaszy, D. M., Visalberghi, E. M., Fedigan, L. M. (2004). *The complete capuchin: the biology of the genus* Cebus. Cambridge: Cambridge University Press.

Freeland, W. J. (1976). Pathogens and the evolution of primate sociality. *Biotropica*, *8*, 12-24.

Freeland, W. J. (1980). Mangabey (*Cerocebus albigena*) movement patterns in relation to food availability and fecal contamination. *Ecology, 61*, 1297-1303.

Frère, C. H., Krützen, M., Kopps, A. M., Ward, P., Mann, J., & Sherwin, W. B. (2010). Inbreeding tolerance and fitness costs in wild bottlenose dolphins. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 277*(1694), 2667-2673.

Ghai, R. R., Chapman, C. A., Omeja, P. A., Davies, T. J., & Goldberg, T. L. (2014). Nodule worm infection in humans and wild primates in Uganda: cryptic species in a newly identified region of human transmission. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, *8*(1), e2641.

Ghai, R. R., Fugere, V., Chapman, C. A., Goldberg, T. L., & Davies, T. J. (2015). Sickness behaviour associated with non-lethal infections in wild primates. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *282*(1814), 20151436.

Gilbert, K. A. (1997). Red howling monkey use of specific defecation sites as a parasite avoidance strategy. *Animal Behaviour*, *54*(2), 451-455.

Gillespie, T. R., Barelli, C., & Heistermann, M. (2013). Effects of social status and stress on patterns of gastrointestinal parasitism in wild white- handed gibbons (*Hylobates lar*). *American journal of physical anthropology*, *150*(4), 602-608.

Gillespie, T. R., Chapman, C. A., & Greiner, E. C. (2005). Effects of logging on gastrointestinal parasite infections and infection risk in African primates. *Journal of Applied Ecology*, *42*(4), 699-707.

Gillespie, T. R., Lonsdorf, E. V., Canfield, E. P., Meyer, D. J., Nadler, Y., Raphael, J., Pusey, A. E., Pond, J., Pauley, J., Mlengeya, T., & Travis, D. A. (2010). Demographic and ecological effects on patterns of parasitism in eastern chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in Gombe National Park, Tanzania. *American Journal of Physical Anthropology, 143*(4), 534-544.

Gillespie, T. R., Nunn, C. L., Leendertz, F. H. (2008). Integrative approaches to the study of primate infectious disease: implications for biodiversity conservation and global health. *American Journal of Physical Anthropology, 137*, 53-69.

Gillespie, T.R. & Chapman, C.A. (2008). Forest Fragmentation, the Decline of an Endangered Primate, and Changes in Host–Parasite Interactions Relative to an Unfragmented Forest. *American Journal of Primatology, 70*, 222–230.

Gobush, K., Kerr, B. E. N., & Wasser, S. (2009). Genetic relatedness and disrupted social structure in a poached population of African elephants. *Molecular Ecology*, *18*(4), 722-734.

Godfrey, S. S., Bull, C. M., James, R., & Murray, K. (2009). Network structure and parasite transmission in a group living lizard, the gidgee skink, *Egernia stokesii*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *63*(7), 1045-1056.

Gómez, J. M., Nunn, C. L., & Verdú, M. (2013). Centrality in primate–parasite networks reveals the potential for the transmission of emerging infectious diseases to humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201220716.

González-Hernández, M., Dias, P. A. D., Romero-Salas, D., & Canales-Espinosa, D. (2011). Does home range use explain the relationship between group size and parasitism? A test with two sympatric species of howler monkeys. *Primates*, *52*(3), 211-216.

Grear, D. A., Samuel, M. D., Scribner, K. T., Weckworth, B. V., & Langenberg, J. A. (2010). Influence of genetic relatedness and spatial proximity on chronic wasting disease infection among female white- tailed deer. *Journal of Applied Ecology*, *47*(3), 532-540.

Griffin, R. H., & Nunn, C. L. (2012). Community structure and the spread of infectious disease in primate social networks. *Evolutionary Ecology*, *26*(4), 779-800.

Guerrant, R. L., Walker, D. H., Weller, P. F. (2006). *Tropical infectious diseases*. Philadelphia: Elsevier.

Hausfater, G., Watson, D. F. (1976). Social and reproductive correlates of parasite ova emissions by baboons. *Nature*. *262*, 688.

Hausfater, G., Meade, B. J. (1982). Alternation of sleeping groves by yellow baboons (*Papio cynocephalus*) as a strategy for parasite avoidance. *Primates. 23*, 287-297.

Helenbrook, W. D., Wade, S. E., Shields, W. M., Stehman, S. V., & Whipps, C. M. (2015). Gastrointestinal parasites of Ecuadorian mantled howler monkeys (*Alouatta palliata aequatorialis)* based on fecal analysis. *The Journal of Parasitology*, *101*(3), 341-350.

Hinde, R. A. (1976). Interactions, relationships and social structure. *Man*, 1-17.

Hoffman, W. A., Pons, J. A & Janer, J. L. (1934). Sedimentation concentration method in schistosomiasis mansoni. *Puerto Rico Journal of Public Health*, *9*, 283-98.

Huffman, M. A., Gotoh, S., Turner, L. A., Hamai, M., & Yoshida, K. (1997). Seasonal trends in intestinal nematode infection and medicinal plant use among chimpanzees in the Mahale Mountains, Tanzania. *Primates, 38,* 111-125.

Infantosi, A. F. C., Costa, J. C. D. G. D., & Almeida, R. M. V. R. D. (2014). Análise de correspondência: bases teóricas na interpretação de dados categóricos em Ciências da Saúde. *Cadernos de Saúde Pública*, *30*, 473-486.

Izar, P., Verderane, M. P., Peternelli- dos- Santos, L., Mendonça- Furtado, O., Presotto, A., Tokuda, M., Visalberghi, E., & Fragaszy, D. (2011). Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys: comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigritus*. *American Journal of Primatology*, *74*, 315-331.

Izar, P. (2004). Female social relationships of *Cebus apella nigritus* in a southeastern Atlantic forest: an analysis through ecological models of primate social evolution. *Behaviour, 141*(1), 71-99.

Izar, P. (2016). Análise socioecológica da diversidade social de macacos-prego. (Tese de Livre Docência, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo).

Izar, P., & Sato, T. (1997). Influência de abundância alimentar sobre a estrutura de espaçamento interindividual e relações de dominância em um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*). *A primatologia no Brasil*, *5*, 250-267.

Izar, P., Ferreira, R. G., & Sato, T. (2006). Describing the organization of dominance relationships by dominance- directed tree method. *American Journal of Primatology*, *68*(2), 189-207.

Izawa, K. (1980). Social behavior of the wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). *Primates, 21*, 443-467.

Jack, K. M., & Fedigan, L. (2004). Male dispersal patterns in white-faced capuchins, Cebus capucinus: Part 2: patterns and causes of secondary dispersal. *Animal behaviour*, *67*(4), 771-782.

Janson, C. H. (2000). Primate Socio-Ecology: The End of a Golden Age. *Evolutionary Anthropology*, 73-86.

Kalousová, B., Piel, A. K., Pomajbíková, K., Modrý, D., Stewart, F. A., & Petrželková, K. J. (2014). Gastrointestinal parasites of savanna chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in Ugalla, Tanzania. *International Journal of Primatology*, *35*(2), 463-475.

Kappeler, P. M., Cremer, S., & Nunn, C. L. (2015). Sociality and health: impacts of sociality on disease susceptibility and transmission in animal and human societies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *370*(1669), 20140116.

Kappeler, P. M., van Schaik, C. P. (2002) Evolution of Primate Social Systems. *International Journal of Primatology, 23,* 707- 740.

King, G., & Zeng, L. (2001). Logistic regression in rare events data. *Political analysis*, *9*(2), 137-163.

Klein, S. L. (2000). Hormones and mating system affect sex and species differences in immune function among vertebrates. *Behavioural processes*, *51*(1-3), 149-166.

Knapp-Lawitzke, F., von Samson-Himmelstjerna, G., & Demeler, J. (2016). Elevated temperatures and long drought periods have a negative impact on survival and fitness of strongylid third stage larvae. *International journal for parasitology*, *46*(4), 229-237.

Köndgen, S., Kühl, H., N'Goran, P. K., Walsh, P. D., Schenk, S., Ernst, N., Biek,R. Formenty, P. Mätz-Rensing, K., Schweiger, B., Junglen, S., Ellerbrok, H., Nitsche, A., Briese, T., Lipkin, W.I., Pauli, G., Boesch, C., Leendertz, F. C., & Junglen, S. (2008). Pandemic human viruses cause decline of endangered great apes. *Current Biology*, *18*(4), 260-264.

Kooriyama, T., Hasegawa, H., Shimozuru, M., Tsubota, T., Nishida, T., & Iwaki, T. (2012). Parasitology of five primates in Mahale Mountains National Park, Tanzania. *Primates*, *53*(4), 365-375.

Kowalewski, M. M., Salzer, J. S., Deutsch, J. C., Raño, M., Kuhlenschmidt, M. S., & Gillespie, T. R. (2011). Black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) as sentinels of ecosystem health: patterns of zoonotic protozoa infection relative to degree of human–primate contact. *American Journal of Primatology*, *73*(1), 75-83.

Kurvers, R. H., Krause, J., Croft, D. P., Wilson, A. D., & Wolf, M. (2014). The evolutionary and ecological consequences of animal social networks: emerging issues. *Trends in ecology & evolution*, *29*(6), 326-335.

Leendertz, S. A. J., Wich, S. A., Ancrenaz, M., Bergl, R. A., Gonder, M. K., Humle, T., & Leendertz, F. H. (2016). Ebola in great apes–current knowledge, possibilities for vaccination, and implications for conservation and human health. *Mammal Review*, *47*(2), 98-111.

Lilly, A. A., Mehlman, P. T & Doran, D. (2002). Intestinal parasites in gorillas, chimpanzees, and humans at Mondika Research Site. Dzanga-Ndoki National Park, Central African Republic. *International Journal of Primatology*, 23:555–573.

Lührs, M. L., Dammhahn, M., & Kappeler, P. (2012). Strength in numbers: males in a carnivore grow bigger when they associate and hunt cooperatively. *Behavioral Ecology*, *24*(1), 21-28.

Lynch Alfaro, J. W., Boubli, J. P., Olson, L. E., Di Fiore, A., Wilson, B., Gutiérrez-Espeleta, G. A., ... & Schwochow, D. (2012a). Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *Journal of Biogeography*, *39*(2), 272-288.

Lynch, J. W., & Rímoli, J. (2000). Demography and social structure of group of *Cebus apella nigritus* (Goldfuss, 1809, Primates/Cebidae) at Estação Biológica de Caratinga, Minas Gerais. *Neotropical Primates*, *8*(2), 44-49.

MacIntosh, A. J., Jacobs, A., Garcia, C., Shimizu, K., Mouri, K., Huffman, M. A., & Hernandez, A. D. (2012). Monkeys in the middle: parasite transmission through the social network of a wild primate. *PLoS One*, *7*(12), e51144.

MacKinnon, K. C. (2013). Ontogeny of Social Behavior in the Genus *Cebus* and the Application of an Integrative Framework for Examining Plasticity and Complexity in Evolution. In: Clancy, K., Hinde, K., Rutherford, J. (Eds). Building Babies. Developments in Primatology: Progress and Prospects. New York, NY: Springer. p. 387-408.

Maldonado-López, S., Maldonado-López, Y., Ch, A. G. T., Cuevas-Reyes, P., & Stoner, K. E. (2014). Patterns of infection by intestinal parasites in sympatric howler monkey (*Alouatta palliata*) and spider monkey (*Ateles geoffroyi*) populations in a tropical dry forest in Costa Rica. *Primates, 55*, 383-392.

Martins, E. G., Bonato, V., Pinheiro, H. P., & Dos Reis, S. F. (2006). Diet of the gracile mouse opossum (*Gracilinanus microtarsus*)(Didelphimorphia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado: patterns of food consumption and intrapopulation variation. *Journal of Zoology*, *269*(1), 21-28.

Mendonca-Furtado, O., Edaes, M., Palme, R., Rodrigues, A., Siqueira, J., & Izar, P. (2014). Does hierarchy stability influence testosterone and cortisol levels of bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) adult males? A comparison between two wild groups. *Behavioural processes*, *109*, 79-88.

Meyers, L. A., Newman, M. E. J., & Pourbohloul, B. (2006). Predicting epidemics on directed contact networks. *Journal of theoretical biology*, *240*(3), 400-418.

Ministério da Saúde. Departamento de Ciência e Tecnologia, Secretaria de Ciência, Tecnologia e Insumos Estratégicos. (2010). Doenças negligenciadas: estratégias do Ministério da Saúde. *Revista de Saúde Pública, 44*(1), 200-2.

Möller, L. M., & Beheregaray, L. B. (2004). Genetic evidence for sex- biased dispersal in resident bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*). *Molecular Ecology*, *13*(6), 1607-1612.

Möller, L. M., Beheregaray, L. B., Allen, S. J., & Harcourt, R. G. (2006). Association patterns and kinship in female Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) of southeastern Australia. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *61*(1), 109-117.

Monteiro, R. V., Jansen, A. M., & Pinto, R. M. (2003). Coprological helminth screening in Brazilian free ranging golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia* (L., 1766) (Primates, Callithrichidae). *Brazilian Journal of Biology*, *63*(4), 727-729.

Muehlenbein, M. P., & Watts, D. P. (2010). The costs of dominance: testosterone, cortisol and intestinal parasites in wild male chimpanzees. *BioPsychoSocial Medicine*, *4*(1), 21.

Müller-Graf, C. D. M., Collins, D. A., & Woolhouse, M. E. J. (1996). Intestinal parasite burden in five troops of olive baboons (*Papio cynocephalus anubis*) in Gombe Stream National Park, Tanzania. *Parasitology, 112*(5), 489-497.

Newman, M. E. (2004). Fast algorithm for detecting community structure in networks. *Physical review E*, *69*(6), 066133.

Nguyen, N., Fashing, P. J., Boyd, D. A., Barry, T. S., Burke, R. J., Goodale, C. B., ... & Miller, C. M. (2015). Fitness impacts of tapeworm parasitism on wild gelada monkeys at Guassa, Ethiopia. *American journal of primatology*, *77*(5), 579-594.

Nobre, L. N., Silva, R.V., Macedo, M.S., Teixeira, R.A., Lamounier, J.A. & Franceschini, S. C. (2013). Risk factors for intestinal parasitic infections in preschoolers in a low socio-economic area, Diamantina, Brazil. *Pathogens and Global Health*, *107*(2), 103-106.

Nunn, C. L. (2012). Primate disease ecology in comparative and theoretical perspective. *American Journal of Primatology*, *74*(6), 497-509.

Nunn, C. L., & Dokey, A. T. W. (2006). Ranging patterns and parasitism in primates. *Biology Letters*, *2*(3), 351-354.

Nunn, C. L., Altizer, S., Jones, K. E., & Sechrest, W. (2003). Comparative tests of parasite species richness in primates. *The American Naturalist*, *162*(5), 597-614.

Nunn, C. L., Craft, M. E., Gillespie, T. R., Schaller, M., & Kappeler, P. M. (2015). The sociality–health–fitness nexus: synthesis, conclusions and future directions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *370*:20140115.

Nunn, C. L., Jordán, F., McCabe, C. M., Verdolin, J. L., & Fewell, J. H. (2015). Infectious disease and group size: more than just a numbers game. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *370*(1669), 20140111.

Nunn, C. L., Thrall, P. H., Leendertz, F. H., & Boesch, C. (2011). The spread of fecally transmitted parasites in socially-structured populations. *PloS one*, *6*(6), e21677.

Nunn, C.L, Craft, M. E, Gillespie TR, Schaller M, Kappeler, P. M. (2015). The sociality–health–fitness nexus: synthesis, conclusions and future directions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *370*(1669), 20140115.

Nunn, C.L. and Altizer, S.M. (2005). The Global Mammal Parasite Database: An Online Resource for Infectious Disease Records in Wild Primates. *Evolutionary Anthropology*, 14:1–2.

World Health Organization, (2018). Global Health Observatory (GHO) data. Soil-transmitted helminthiases. Recuperado de http://www.who.int/gho/neglected_diseases/soil_transmitted_helminthiases/en/.

Otterstatter, M. C., & Thomson, J. D. (2007). Contact networks and transmission of an intestinal pathogen in bumble bee (*Bombus impatiens*) colonies. *Oecologia*, *154*(2), 411-421.

Packer, C., Scheel, D., & Pusey, A. E. (1990). Why lions form groups: food is not enough. *The American Naturalist*, *136*(1), 1-19.

Pandey, V. S., Chaer, A., & Dakkak, A. (1993). Effect of temperature and relative humidity on survival of eggs and infective larvae of *Ostertagia circumcincta*. *Veterinary Parasitology*, *49*(2-4), 219-227.

Parr, N. A., Fedigan, L. M. & Kutz, S. J. (2013a). A Coprological Survey of Parasites in White-Faced Capuchins (*Cebus capucinus*) from Sector Santa Rosa, ACG, Costa Rica. *Folia Primatologica*, *84*, 102–114.

Parr, N. A., Fedigan, L. M., Kutz, S. J. (2013b). Predictors of parasitism in wild white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *International Journal of Primatology, 34*:1137-1152.

Patterson, J. E. H., & Ruckstuhl, K. E. (2013). Parasite infection and host group size: a meta-analytical review. *Parasitology*, *140*, 803–813.

Pedersen, A. B., & Davies, T. J. (2010). Cross-species pathogen transmission and disease emergence in primates. *EcoHealth*, *6*(4), 496-508.

Pedersen, A. B., Altizer, S., Poss, M., Cunningham, A. A., & Nunn, C. L. (2005). Patterns of host specificity and transmission among parasites of wild primates. *International Journal of Parasitology, 35:*647-657.

Penna, A. (2012). Incidência de parasitoses em macacos-prego (*Sapajus nigritus*) da Mata Atlântica. Relatório final de projeto de Iniciação Científica. Instituto de Psicologia. Universidade de São Paulo.

Perry, S., Manson, J. H., Muniz, L., Gros-Louis, J., & Vigilant, L. (2008). Kin-biased social behaviour in wild adult female white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Animal Behaviour, 76*(1), 187-199.

Peternelli dos Santos, L. (2015). Parâmetros nutricionais da dieta de duas populações de macacos-prego: *Sapajus libidinosus* no ecótono Cerrado/Caatinga e *Sapajus nigritus* na Mata Atlântica (Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo). Recuperado de http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/47/47132/tde-10082015-110633).

Petri, W. A., & SINGH, U. (2006). Enteric amebiasis. In *Tropical Infectious Diseases (Second Edition)* (pp. 967-983).

Phillips, K. A., Haas, M. E., Grafton, B. W., & Yrivarren, M. (2004). Survey of the gastrointestinal parasites of the primate community at Tambopata National Reserve, Peru. *Journal of Zoology*, *264*(2), 149-151.

Pinto, H. A., Ferreira Junior, F. C., Mati, V. L. T., & Melo, A. L. D. (2013). *Trypanoxyuris* (*Paraoxyuronema*) *lagothricis* (Nematoda: Oxyuridae) in *Lagothrix cana* (Primates: Atelidae) from Brazil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, *22*(2), 307-311.

Pomeroy, P. P., Wilmer, J. W., Amos, W., & Twiss, S. D. (2001). Reproductive performance links to fine-scale spatial patterns of female grey seal relatedness. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *268*(1468), 711-717.

Poulin, R., Krasnov, B. R., & Mouillot, D. (2011). Host specificity in phylogenetic and geographic space. *Trends in parasitology*, *27*(8), 355-361.

Ramos, R. A. N., Giannelli, A., Dantas-Torres, F., Brianti, E. & Otranto, D. (2013). Survival of first-stage larvae of the cat lungworm Troglostrongylus brevior (Strongylida: Crenosomatidae) under different conditions. *Experimental Parasitology* 135, 570–572.

R Core Team. (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.

Rey, L. (2011). Parasitologia. 4.ed. Rio de Janeiro, RJ: Guanabara Koogan.

Rifkin, J. L., Nunn, C. L., & Garamszegi, L. Z. (2012). Do animals living in larger groups experience greater parasitism? A meta-analysis. *The American Naturalist*, *180*(1), 70-82.

Rimbach, R., Bisanzio, D., Galvis, N., Link, A., Di Fiore, A., & Gillespie, T. R. (2015). Brown spider monkeys (*Ateles hybridus*): a model for differentiating the role of social networks and physical contact on parasite transmission dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, 370*(1669), 20140110.

Romano, V., Duboscq, J., Sarabian, C., Thomas, E., Sueur, C., & MacIntosh, A. J. (2016). Modeling infection transmission in primate networks to predict centrality-based risk. *American journal of primatology*, *78*(7), 767-779.

Rondón, S., Ortiz, M., León, C., Galvis, N., Link, A., & González, C. (2017). Seasonality, richness and prevalence of intestinal parasites of three neotropical primates (*Alouatta seniculus, Ateles hybridus* and *Cebus versicolor*) in a fragmented forest in Colombia. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, *6*(3), 202-208.

Rothman, J. M., Pell, A. N., & Bowman, D. D. (2008). Host-parasite ecology of the helminths in mountain gorillas. *Journal of Parasitology*, *94*(4), 834-840.

Rushmore, J., Bisanzio, D., & Gillespie, T. R. (2017). Making new connections: insights from primate–parasite networks. *Trends in Parasitology*, *33*(7), 547-560.

Ryan, S. J. & Walsh, P. D. (2011). Consequences of non-intervention for infectious disease in african great apes. *PLoS ONE*, 6: e29030.

Santos Angonesi, P., Almeida-Silva, B., Lucena Mendes, S., & dos Santos Pyrrho, A. (2009). Endoparasitos em Muriquis-do-Norte, Brachyteles hypoxanthus, Isolados em Pequeno Fragmento de Mata Atlântica. *Neotropical Primates*, *16*(1), 15-18.

Sapolsky, R. M. (2005). The influence of social hierarchy on primate health. *Science*. 308:648-652.

Schauber, E. M., Nielsen, C. K., Kjær, L. J., Anderson, C. W., & Storm, D. J. (2015). Social affiliation and contact patterns among white-tailed deer in disparate landscapes: implications for disease transmission. *Journal of Mammalogy*, *96*(1), 16-28.

Schneider- Crease, I., Griffin, R. H., Gomery, M. A., Bergman, T. J., & Beehner, J. C. (2017). High mortality associated with tapeworm parasitism in geladas (*Theropithecus gelada*) in the Simien Mountains National Park, Ethiopia. *American journal of primatology, 79*(9), e22684.

Seltzer, E., Barry, M., & Crompton, D. W. T. (2006). Ascariasis. In *Tropical Infectious Diseases (Second Edition)*(pp. 1257-1264).

Setchell, J. M.; Bedjabaga, I. B.; Goossens, B.; Reed, P. Wickings, E. J. & Knapp, L. A. (2007). Parasite Prevalence, Abundance, and Diversity in a Semi-free-ranging Colony of *Mandrillus sphinx*. *International Journal of Primatology, 28:* 1345–1362.

Silk, J. B., Alberts, S. C., & Altmann, J. (2004). Patterns of coalition formation by adult female baboons in Amboseli, Kenya. *Animal Behaviour*, *67*(3), 573-582.

Silk, J. B., Altmann, J., & Alberts, S. C. (2006). Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) I. Variation in the strength of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *61*(2), 183-195.

Silk, J. B., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Crockford, C., Engh, A. L., Moscovice, L. R., Wittig, R. M., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2009). The benefits of social capital: close social bonds among female baboons enhance offspring survival. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *276*(1670), 3099-3104.

Silk, J.B., Alberts, S.C., and Altmann, J. (2003). Social bonds of female baboons enhance infant survival. *Science, 302*(5648), 1231–1234.

Solórzano-García, B., & de León, G. P. P. (2017). Helminth parasites of howler and spider monkeys in Mexico: Insights into molecular diagnostic methods and their importance for zoonotic diseases and host conservation. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, *6*(2), 76-84.

Souza, D. D. P., Magalhães, C. M. D. F. R., Vieira, F. M., & Souzalima, S. D. (2010). Occurrence of *Trypanoxyuris (Trypanoxyuris) minutus* (Schneider, 1866)(Nematoda, Oxyuridae) in *Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940 (Primates, Atelidae) in Minas Gerais, Brazil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, *19*(2), 124-126.

Souza, E.A.; Silva-Nunes, M.; Rosely dos Santos Malafronte, R. S.; Muniz, P. T.; Cardoso, M. A. e Ferreira, M. U. (2007). Prevalence and spatial distribution of intestinal parasitic infections in a rural Amazonian settlement, Acre State, Brazil. *Cadernos de Saúde Pública*, 23, 427-434.

Spagnoletti, N., Cardoso, T. C. M., Fragaszy, D., & Izar, P. (2017). Coexistence between humans and capuchins (*Sapajus libidinosus*): Comparing observational data with farmers' perceptions of crop losses. *International Journal of Primatology*, *38*(2), 243-262.

SPSS Inc. Released (2009). PASW Statistics for Windows, Version 18.0. Chicago: SPSS Inc.

Stephenson, L. S., Latham, M. C., & Ottesen, E. A. (2000). Malnutrition and parasitic helminth infections. *Parasitology*, *121*(S1), S23-S38.

Sterck, E. H. M., Watts, D. P. & van Schaik, C. P. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *41,* 291–309.

Sterck, E. H., Watts, D. P., & van Schaik, C. P. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *41*(5), 291-309.

Stromberg, B. E. (1997). Environmental factors influencing transmission. *Veterinary Parasitology*, *72*(3-4), 247-264.

Stuart, M. D., & Strier, K. B. (1995). Primates and parasites: a case for a multidisciplinary approach. *International Journal of Primatology*, *16*(4), 577-593.

Stuart, M. D., Lisa L. Greenspan, L.L., Kenneth E. Glander, K.E. & and Margaret R. Clarke, M.R. (1990). A Coprological Survey of Parasites of Wild Mantled Howling Monkeys, *Alouatta palliata palliata***.** *Journal of Wildlife Diseases*, 26(4):547-549.

Stuart, M. D., Strier, K. B., & Pierberg, S. M. (1993). A coprological survey of parasites of wild muriquis, *Brachyteles arachnoides*, and brown howling monkeys, *Alouatta fusca*. *Journal of the Helminthological Society of Washington,* 60: 111-115.

Stuart, M., Pendergast, V., Rumfelt, S., Pierberg, S., Greenspan, L., Glander, K., & Clarke, M. (1998). Parasites of wild howlers (Alouatta spp.). *International Journal of Primatology*, *19*(3), 493-512.

Sudré, A. P., Macedo, H. W., Peralta, R. H. S., & Peralta, J. M. (2006). Diagnóstico da estrongiloidíase humana: importância e técnicas. *Revista de Patologia Tropical*, *35*(3), 173-184.

Sueur, C., Petit, O., De Marco, A., Jacobs, A. T., Watanabe, K., & Thierry, B. (2011). A comparative network analysis of social style in macaques. *Animal Behaviour*, *82*(4), 845-852.

Suscke, P. (2014). *Socioecologia de Sapajus xanthosternos na Reserva Biológica de Una, sul da Bahia* (Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo).

Recuperado de www.teses.usp.br/teses/disponiveis/47/47132/tde-02102014-110852/fr.php

Taraborelli, P., Gregorio, P., Moreno, P., Novaro, A., & Carmanchahi, P. (2012). Cooperative vigilance: The guanaco's (*Lama guanicoe*) key antipredator mechanism. *Behavioural Processes*, *91*(1), 82-89.

Taylor, J. E., & Rudenko, G. (2006). Switching trypanosome coats: what's in the wardrobe?. *Trends in Genetics*, *22*(11), 614-620.

Taylor, M. A., Coop, R. L., Wall, R. L. (2010). Parasitologia veterinária. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.

Teichroeb, J. A., White, M. M., & Chapman, C. A. (2015). Vervet (*Chlorocebus pygerythrus*) intragroup spatial positioning: dominants trade-off predation risk for increased food acquisition. *International Journal of Primatology*, *36*(1), 154-176.

Tokuda, M., Martins, M. M., & Izar, P. (2018). Socio-genetic correlates of unbiased sex dispersal in a population of black capuchin monkeys (*Sapajus nigritus*). *Acta Ethologica*, *21*(1), 1-11.

Treat, C. 2013. "A Social Network Analysis of *Hamadryas* Baboons" (2013). (Honors Theses). Recuperado de https://digitalcommons.bucknell.edu/honors_theses/141.

Trejo-Macías, G., Estrada, A. (2012). Risk factors connected to gastrointestinal parasites in mantled *Alouatta palliata mexicana* and black howler monkeys *Alouatta pigra* living in continuous and in fragmented rainforests in Mexico. *Current Zoology, 58*, 375-383.

Turner, J. W., Bills, P. S., & Holekamp, K. E. (2018). Ontogenetic change in determinants of social network position in the spotted hyena. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *72*(1), 10.

Valdespino, C., Rico- Hernández, G., & Mandujano, S. (2010). Gastrointestinal parasites of howler monkeys (*Alouatta palliata*) inhabiting the fragmented landscape of the Santa Marta mountain range, Veracruz, Mexico. *American Journal of Primatology, 72*(6), 539-548.

van Schaik, C. P. (1989). The ecology of social relationships amongst female primates. In: Standen, V. & Foley, R. A., (eds.) *Comparative socioecology: the behavioural ecology of humans and other mammals.* Blackwell: Oxford, p.p. 195-218.

Verderane, M. P. (2010). Socioecologia de macacos-prego (*Cebus libidinosus*) em área de ecótono Cerrado/Caatinga (Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo). Recuperado de http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/47/47132/tde-27072010-084124/pt-br.php.

Verderane, M. P., Falótico, T., Resende, B. D., Labruna, M. B., Izar, P., & Ottoni, E. B. (2007). Anting in a semifree-ranging group of *Cebus apella*. *International Journal of Primatology*, *28*(1), 47.

Verderane, M. P., Izar, P., Visalberghi, E., & Fragaszy, D. M. (2013). Socioecology of wild bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*): an analysis of social relationships among female primates that use tools in feeding. *Behaviour*, *150*(6), 659-689.

Vicente, J. J., de Oliveira Rodrigues, H., Gomes, D. C., & Pinto, R. M. (1997). Nematóides do Brasil. Parte V: nematóides de mamíferos. Brazillan nematodes. Part V: nematodes of mammals. *Revista Brasileira de Zoologia*, *14*(1), 1-452.

Visalberghi, E., Fragaszy, D.M., Ottoni, E.B., Izar, P., Oliveira, M.G. & Andrades, F.R.D. (2007). Characteristics of hammer stones and anvils used by wild bearded

capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) to crack open palm nuts. *American Journal of Physical Anthropology*, *132*(3), 426-444.

Visalberghi, E.; Fragaszy, D. M.; Izar, P. & Ottoni, E. B. (2005). Terrestriality and tool use. *Science, 308,* 951-952.

Vitale, A. A., McKinney, S. T., & Linden, D. W. (2018). Maternal effect and interactions with philopatry in subadult female American black bear, *Ursus americanus*, den selection. *Animal Behaviour*, *138*, 131-139.

Vitazkova, S. K., & Wade, S. E. (2007). Effects of ecology on the gastrointestinal parasites of *Alouatta pigra*. *International Journal of Primatology*, *28*(6), 1327-1343.

Vitone, N. D., Altizer, S., & Nunn, C. L. (2004). Body size, diet and sociality influence the species richness of parasitic worms in anthropoid primates. *Evolutionary Ecology Research, 6*(2), 183-199.

Wetzel, E. J., & Weigl, P. D. (1994). Ecological implications for flying squirrels (Glaucomys spp.) of effects of temperature on the in vitro development and behavior of *Strongyloides robustus*. *American Midland Naturalist,* 131, 43-54.

Weyher, A. H. (2009). Crop raiding: the influence of behavioral and nutritional changes on primate-parasite relationships. *Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology*, *1*(57), 403-422.

Whitehead, H. (2009). SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *63*(5), 765-778.

Wilson K, Bjornstad ON, Dobson AP, Merler S, Poglayen G, Randolph SE, Read AF, Skorping A. (2002). Heterogeneities in macroparasite infections: patterns and processes. In: Hudson P, Rizzoli A, Grenfell BT, Heesterbeek H, Dobson AP, (Eds). *The ecology of wildlife diseases.* New York: Oxford University Press. p. 6-44.

Wittig, R. M., & Boesch, C. (2003). Food competition and linear dominance hierarchy among female chimpanzees of the Tai National Park. *International Journal of Primatology*, *24*(4), 847-867.

Wolf, T. M., Sreevatsan, S., Travis, D., Mugisha, L., & Singer, R. S. (2014). The risk of tuberculosis transmission to free- ranging great apes. *American Journal of Primatology*, *76*(1), 2-13.

Woolhouse, M. E., Haydon, D. T., & Antia, R. (2005). Emerging pathogens: the epidemiology and evolution of species jumps. *Trends in ecology & evolution*, *20*(5), 238-244.

Wrangham, R.. W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, *75,* 262-300.

Yamamoto, M. E., & O. Box, H. (1997). The role of non- reproductive helpers in infant care in captive *Callithrix jacchus*. *Ethology*, *103*(9), 760-771.

ANEXOS

Anexo 1: Termo de Consentimento Livre e Esclarecido (TCLE)

O (a) senhor (a) está sendo convidado (a) a participar da pesquisa "Enteroparasitoses em primatas humanos e não humanos no semiárido do Nordeste brasileiro" que visa obter dados a respeito das doenças causadas por parasitos intestinais nos habitantes da região.

O motivo que nos leva a estudar as doenças causadas por parasitos intestinais nos habitantes da região é descobrir se há transmissão dessas doenças entre os humanos e os animais silvestres e domésticos que vivem na região da Fazenda Boa Vista, Gilbués, Piauí, através do exame de fezes. Essa pesquisa se justifica pelo fato dos animais silvestres e domésticos viverem nas mesmas áreas que os humanos.

A sua participação é voluntária e muito importante para que possamos esclarecer melhor se há transmissão dessas doenças entre os humanos e os animais silvestres e domésticos que vivem na região da Fazenda Boa Vista.

Caso concorde em participar, o procedimento de coleta de fezes será da seguinte forma:

1 – Você receberá uma embalagem contendo um tubo de plástico com tampa contendo um líquido para conservar as fezes.

2 – Você deverá abrir o tubo com cuidado para não derramar o líquido conservante.

3 – Com a pazinha coletora, que está presa na tampa do tubo, você deverá pegar uma pequena quantidade de fezes como no desenho abaixo:

4 – Você deverá, então, colocar a pazinha já com as fezes dentro do tubo coletor

5- IMPORTANTE: Feche o tubo coletor, e AGITE vigorosamente, até dissolver completamente as fezes.

Neste procedimento o risco é baixo e não haverá desconforto para você.

Você será informado do resultado das análises das fezes, caso seja encontrado um resultado positivo para alguma verminose, você será orientado a procurar o posto médico na cidade de Gilbués/PI.

Você será esclarecido(a) sobre a pesquisa em qualquer aspecto que desejar. Você é livre para recusar-se a participar, retirar seu consentimento ou interromper a participação a qualquer

momento. A sua participação é voluntária e a recusa em participar não irá acarretar qualquer penalidade ou perda de benefícios.

Os pesquisadores irão tratar a sua identidade com padrões profissionais de sigilo. Seu nome ou o material que indique a sua participação não será liberado sem a sua permissão. Você não será identificado(a) em nenhuma publicação que possa resultar deste estudo. Uma via deste consentimento informado será arquivada no Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo. Você também receberá uma via deste consentimento informado.

A participação no estudo não acarretará custos para você e não será disponível nenhuma compensação financeira adicional. Entretanto, eventuais despesas decorrentes de sua participação na pesquisa serão ressarcidas integralmente.

Qualquer questão, dúvida, esclarecimento ou reclamação sobre os aspectos éticos dessa pesquisa, favor entrar em contato com: Comitê de Ética em Pesquisa com Seres Humanos do Instituto de Psicologia da USP - Av. Prof. Mello Moraes, 1.721 - Bloco G, 2º andar, sala 27. CEP 05508-030 – Cidade Universitária - São Paulo/SP. E-mail: ceph.ip@usp.br Tel. (11) 3091-4182

Você também pode entrar em contato, para mais informações sobre a pesquisa com a Profa. Patrícia Izar, do Instituto de Psicologia da USP (Telefone: (11) 3091-1940 e-mail: patrizar@usp.br).

Você poderá desistir de participar da pesquisa em qualquer momento.

Eu, _____ fui informado (a) dos objetivos da pesquisa acima de maneira clara e detalhada e esclareci minhas dúvidas.

Declaro que concordo em participar desse estudo e que me foi dada a oportunidade de ler e esclarecer as minhas dúvidas.

Local/data: _____

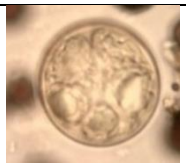
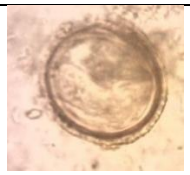
_____

Assinatura do Participante ou Responsável

_____

Assinatura do Pesquisador

Anexo 2: Características morfológicas dos parasitos encontrados nas fezes da população de *S. libidinosus*.

Parasitos FILO NEMATHELMINTHES / CLASSE NEMATODA		Características
	Strongyloides sp	elíptico, casca fina, lisa e transparente contendo larva (52 ± 8,9 x 36 ± 4,6 µm)
	ordem Strongylida	elíptico, casca fina, lisa e transparente contendo massa embrionária (57 ± 8,3 x 36 ± 4,8 µm)
	família Ascarididae 1	elíptico com casca mamilonada
	família Ascarididae 2	esférico, casca fina e lisa com massa embrionária
	família Ascarididae 3	casca lisa, larvado, redondo esverdeado
	família Ascarididae 4	redondo, casca grossa com envoltório, larvado
	Superfamilia Subuluroidea	redondo, casca grossa, com larva
	Filariopsis	larva com parte distal fina e enrolada

	ordem Spirurida	oval, casca grossa e lisa, esverdeado, com larva (41 ± 6,4 x 27 ± 3,8 µm)
	ordem Spirurida 2	elíptico, casca grossa e lisa, com massa embrionada
	ordem Spirurida 3	elíptico, casca grossa e lisa com larva
FILO PLATYHELMINTHES / CLASSE CESTOIDEA		
	Cestodeo não identificado	esférico a oval, com casca grossa, marrom
Protozoários		
	Entamoeba coli	esférico, esférico, de 5 a 8 núcleos (16 µm)
	Giardia sp	trofozoíto
	Coccídeo	oval, casca grossa e lisa

Anexo 3: Características morfológicas dos parasitos encontrados nas fezes da população da população humana.

Parasitos		Características
FILO NEMATHELMINTHES / CLASSE NEMATODA		
	Ordem Strongylida Família Ancylostomatidae	elíptico, casca fina, lisa e transparente contendo massa embrionária (61,8 ± 1,50 x 38,2 ± 1,20 µm)
Protozoários		
	Entamoeba coli	esférico, de 5 a 8 núcleos (16,8 ± 0,86 µm)

Anexo 4: Aprovações do Comitê de Ética em Pesquisa com Animais

Para encerramento de processos e contabilização de animais utilizados em experimentação no IPUSP, a CEUA-IPUSP vem gentilmente solicitar relatório final para o projeto sob Vsa. responsabilidade:

1) Protocolo CEUA nº 014/2014: *"Relação entre enteroparasitoses e estrutura social em macacos-prego (Sapajus libidinosus) no ecótono Cerrado/Caatinga "*, vigência:01/10/2014 a 01/07/2018; prazo de entrega do relatório Parcial expirou em : 01/10/2015.

Em anexo, enviamos o modelo de relatório para preenchimento. Para envio dos relatórios preenchidos e assinados por Vsa. Sra:

1) Acesse o site www.ceuaipusp.usp.br
2) No menu, escolha "formulários" e "painel de controle"
3) Acesse o painel de controle com seu email e senha
4) No campo do projeto em questão, escolha "atualização"
5) Escolha "relatório parcial"
6) Anexe o arquivo do relatório preenchido e assinado
7) Clique em "submeter"

Aproveitamos o ensejo para informar Vsa. Sra. que relatórios parciais/finais devem ser entregues anualmente, e que apenas após a entrega dos mesmos procederemos a tramitação de novos pedidos.

Cordialmente,

INSTITUTO DE PSICOLOGIA
www.ip.usp.br

Comissão de Ética no Uso de Animais
Universidade de São Paulo

São Paulo, 05 de agosto de 2016
CEUA N 5685020315

Ilmo(a). Sr(a).
Responsável: Patrícia Izar
Área: Psicologia Experimental

Título da proposta: "EthoCebus - uso de ferramentas por macacos-prego selvagens".

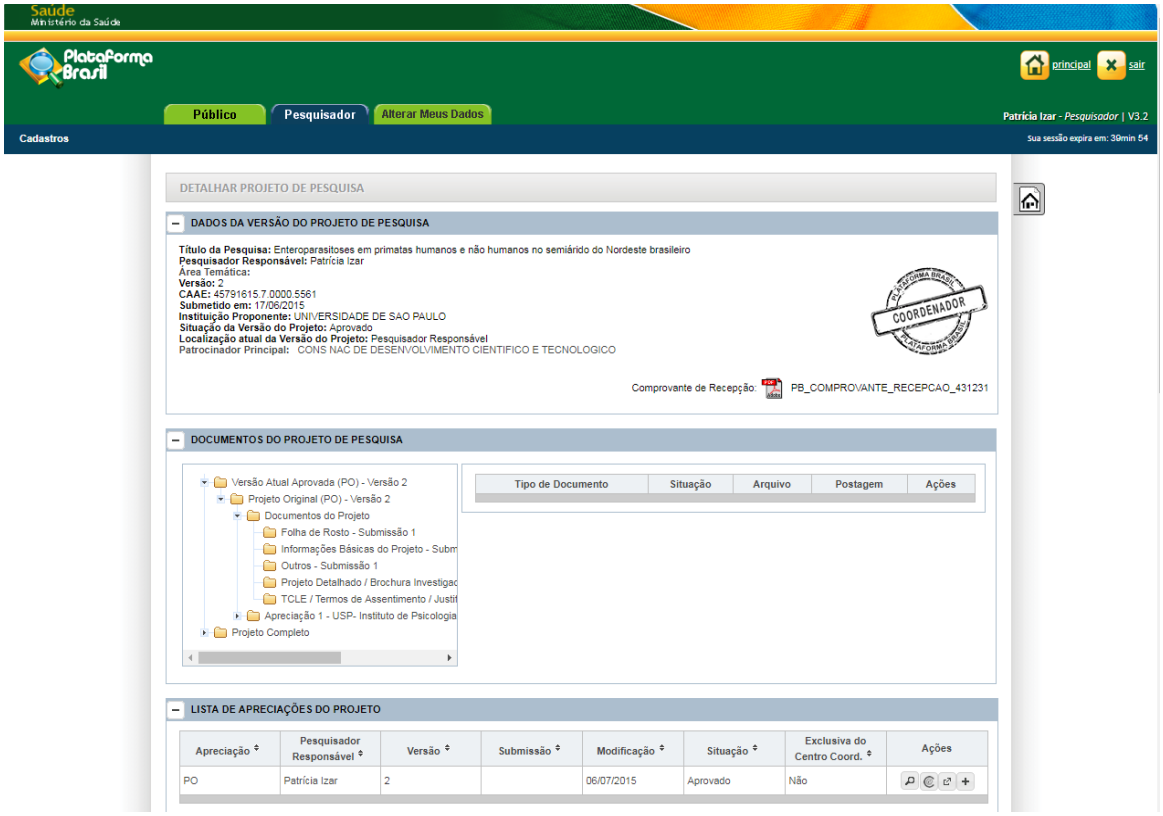
Parecer Consubstanciado da Comissão de Ética no Uso de Animais IPUSP

A Comissão de Ética no Uso de Animais da Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo , no cumprimento das suas atribuições, analisou e **APROVOU** o Relatório Parcial (versão de 23/junho/2016) da proposta acima referenciada.

Resumo apresentado pelo pesquisador: "1. Qual o estágio do estudo no momento? Resp: em andamento 2. Qual o N amostral alocado até o momento? Resp: 38 3. Por quanto tempo mais o estudo se estenderá? Resp: cinco anos 4. Resultados parciais ou totais apresentados em congresso? Resp: sim 5. Resultados parciais ou totais já publicados? Resp: sim".

Comentário da CEUA: "".

Profa. Dra. Christina Joselevitch
Presidente da Comissão de Ética no Uso de Animais
Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo

Profa.Dra. Miriam Garcia Mijares
Vice-Presidente da Comissão de Ética no Uso de Animais
Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo

Anexo 5: Aprovação do Comitê de Ética em Pesquisa com Humanos