

# INTRODUÇÃO À CLASSIFICAÇÃO DOS EUCARÍONTES E ESTUDO DOS AMEBOZOA E RHIZARIA

6  
TÓPICO

Sônia Godoy Bueno Carvalho Lopes  
Fanly Fungyi Chow Ho

**6.1** Introdução aos estudos dos organismos unicelulares eucariontes

**6.2** Uma das atuais propostas de classificação dos eucariontes

**6.3** Pseudópodes e o movimento ameboide

**6.4** Amebozoa

**6.4.1** Tubulinea

**6.4.2** Mixogastria e Dictyostelia

**6.4.3** Archamoeba

**6.5** Rhizaria

**6.5.1** Foraminifera

**6.5.2** Heliozoa

**6.5.3** Radiolaria

## 6.1 Introdução aos estudos dos organismos unicelulares eucariontes

A classificação dos organismos unicelulares eucariontes é bastante controversa, conforme já percebemos a partir das discussões contidas no tema **Panorama histórico da classificação**.

A dificuldade em classificá-los é um reflexo do quão pouco se sabe sobre estes organismos. Grande parte do problema apresenta-se pelo fato de que estes organismos, quando comparados com seres macroscópicos, são muito mais difíceis de serem estudados. A necessidade de utilização de microscópio, e muitas vezes de manutenção de culturas, dificulta o estudo biológico aprofundado destes organismos. Desta maneira, enquanto as plantas, animais e fungos foram facilmente estudados a partir de simples observações desde o tempo dos filósofos gregos, os micro-organismos unicelulares eucariontes começaram a ser estudados apenas com a popularização do microscópio no século XVII. Adicionalmente, avanços significativos no estudo da biologia e descrições completas de ciclos de vida não ocorreram até meados do século XIX. Até então, os pesquisadores se limitavam a estudar a morfologia do que encontravam em poças d'água e outros tipos de amostras.

Vários pesquisadores, com destaque para **Otto Butschli**, geraram as primeiras classificações biológicas utilizando o método de locomoção como base para a separação dos diferentes organismos unicelulares eucariontes.

Nessas classificações, esses organismos estavam divididos em: ameboides, flagelados, ciliados e esporozoários. Esse esquema de classificação foi bastante utilizado, principalmente por seu apelo didático, e ainda é um bom método informal de identificação. Esse tipo de identificação é referido hoje em dia como “identificação por morfotipo”, e não tem caráter filogenético.

Os avanços tanto em microscopia eletrônica como na biologia molecular revelaram que a simples divisão pelo método de locomoção era insuficiente para abarcar de forma satisfatória toda a diversidade descrita. Nas décadas de 1960 e 1970, pesquisadores utilizaram microscópios eletrônicos para descrever em detalhes as características intracelulares de milhares de micro-organismos. O resultado da enorme quantidade de dados foi sintetizado por David Patterson somente em 1999, em um trabalho que estima estarem os organismos eucariontes organizados em cerca de 70 linhagens distintas, das quais apenas três são os familiares animais, fungos e plantas. Subsequentemente, os métodos de reconstrução filogenética baseados em caracteres moleculares confirmariam essa predição. A classificação em si, depende de uma árvore filogenética bem resolvida. Ainda hoje, a amostragem taxonômica é bastante insuficiente, ou seja, os cientistas ainda não conseguiram amostrar todos as linhagens de micro-organismos, e existe uma série de controvérsias quanto às relações de parentesco de diversos grupos.

## Objetivos

Espera-se que o aluno compreenda:

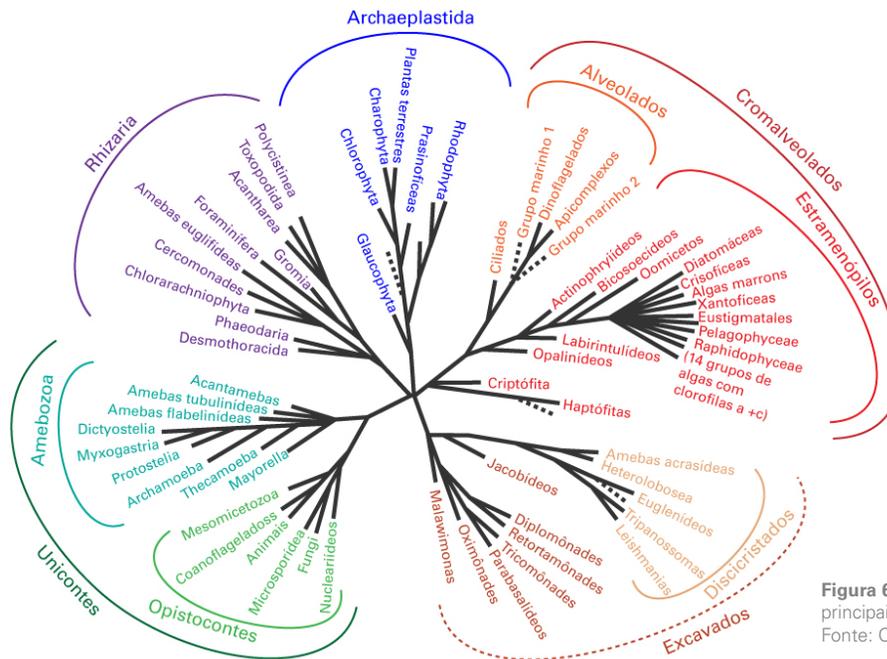
- que se trata da introdução ao estudo dos micro-organismos eucariontes, entre eles os Amebozoa e os Rhizaria;
- e conheça a morfologia, ecologia, evolução e sistemática dos organismos contidos nestes grupos;
- qual importância destes organismos em relação ao ser humano.

## 6.2 Uma das atuais propostas de classificação dos eucariontes

São várias as propostas de classificação dos grupos de eucariontes, e uma das mais atuais considera, além de dados ultraestruturais e semelhanças moleculares, o eventos de **endossimbiose**.

Vamos abordar uma dessas propostas que tem boa aceitação na comunidade científica, a qual adotamos no decorrer da disciplina e nas demais disciplinas desse curso, como já explicitado no tema **Panorama histórico da classificação**.

Nessa proposta, os organismos eucarióticos são divididos em sete grupos principais, como mostra a **Figura 6.1**.



**Figura 6.1:** Esquema de filogenia dos principais grupos do Domínio Eukarya / Fonte: Cepa

Na diversificação dos eucariontes houve aumento da complexidade da célula e do material genético presente no núcleo, a partir da linhagem procariótica.

Os eventos de endossimbiose, que deram origem a mitocôndrias e a cloroplastos, foram fundamentais na diversificação dos eucariontes. Uma das consequências desses eventos de endossimbiose, além do surgimento das referidas organelas celulares, foi a transferência de genes dos organismos fagocitados para o núcleo da célula hospedeira, o que aumentou a complexidade do material genético em cada um dos eventos de endossimbiose. Essa forma de transferência de genes é chamada **transferência lateral ou horizontal**, e é diferente daquela que ocorre pelos processos de reprodução, que é chamada **transferência vertical**.

Eventos de endossimbiose envolvendo um procarionte como hospede e um eucarionte como hospedeiro são chamados primários, uma vez que a partir desse processo inicial aconteceram outros eventos de endossimbiose envolvendo eucariontes como hóspedes e hospedeiros. Nos eucariontes atuais é possível detectar a presença de genes dos cloroplastos e das mitocôndrias incorporados ao DNA nuclear do hospedeiro, indicando que houve transferência desses genes para o núcleo. Assim, as funções dos cloroplastos e das mitocôndrias dependem, em parte, do DNA que ficou nessas organelas, e em parte do DNA que passou para o núcleo.

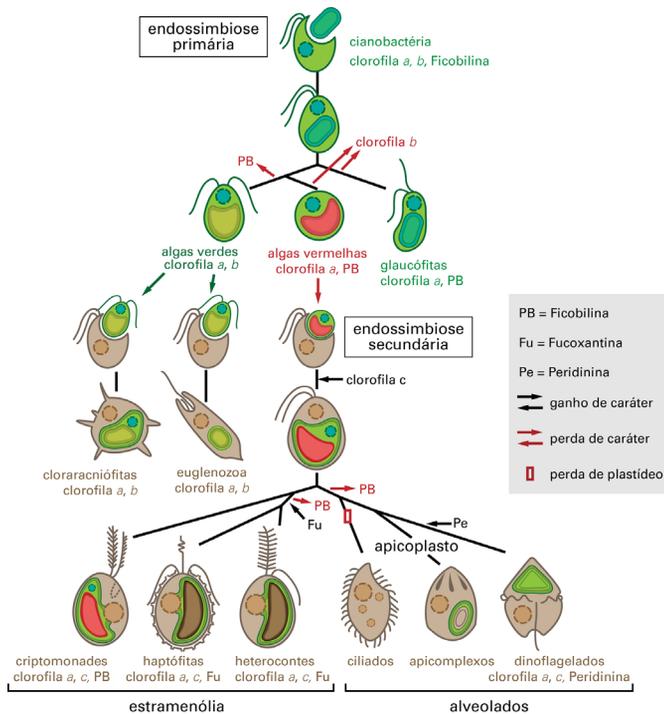
Enquanto a mitocôndria se originou apenas por endossimbiose primária, os cloroplastos se originaram por endossimbiose primária e também por eventos independentes de endossimbiose secundária, ou ainda terciária e quaternária. Com isso, a linhagem dos organismos com cloroplastos sofreu grandes modificações e diversificação.

Os únicos grupos de organismos clorofilados que surgiram apenas por endossimbiose primária foram algas glaucófitas, algas vermelhas, “algas verdes” e plantas terrestres, sendo as plantas terrestres derivadas de um ancestral das “algas verdes”. Por esse motivo, nas propostas recentes esses organismos são classificados como plantas ou arqueplastida. Isso muda o próprio conceito mais tradicional de planta, que não fica mais restrito às “briófitas”, “pteridófitas”, “gimnospermas” e “angiospermas”, pois inclui todos os organismos clorofilados que descendem de endossimbiose primária do cloroplasto.

Os demais organismos com cloroplastos surgiram por endossimbiose secundária com “algas verdes” ou com algas vermelhas unicelulares. Nesses casos, “protistas” heterótrofos mitocôndriados englobaram por fagocitose “algas verdes” ou algas vermelhas unicelulares, e incorporaram seus cloroplastos. Em função disso, os cloroplastos desses organismos possuem, em geral, quatro membranas, sendo uma delas derivada do fagossomo, outra derivada da membrana plasmática

da “alga” que foi fagocitada, e duas do cloroplasto do endossimbionte. Em alguns casos há perda de uma dessas membranas, restando apenas três.

Assim, por eventos de endossimbiose secundária surgiram duas linhagens evolutivas: a que derivou por endossimbiose secundária com “algas verdes” e a que derivou por endossimbiose secundária com algas vermelhas (**Figura 6.2**).



**Figura 6.2:** Esquema geral da origem de alguns dos grupos de eucariontes por endossimbiose primária e secundária / Fonte: Cepa

Na representação são mostrados o número de membranas do cloroplasto e os pigmentos fotossintetizantes herdados do endossimbionte, bem como as perdas e ganhos de pigmentos ou plastos. Nos grupos chamados cromistas, estudaremos apenas as algas pardas e as diatomáceas, que estão classificadas nessa proposta em heterocontes.



Agora é com você:  
Realizar a **atividade 1, questão 1**

Da linhagem que derivou por endossimbiose secundária com “algas verdes” surgiram as cloraraquiniófitas e as euglenófitas. Nesta disciplina estudamos apenas as euglenófitas, representadas pelas euglenas e peranemas. Na linhagem que derivou da endossimbiose secundária com algas vermelhas, surgiram vários outros grupos: dinoflagelados, apicomplexos (ou esporozoários), ciliados, diatomáceas e algas pardas. Em muitos dos dinoflagelados houve perda secundária dos cloroplastos, sendo encontrados, assim, representantes heterótrofos. Houve também processos de endossimbiose terciária e quaternária na linhagem dos dinoflagelados, que discutiremos em outro tópico.

Na origem da diversificação dos ciliados também houve perda dos cloroplastos e esses organismos são todos heterótrofos. Já nos apicomplexos, cujos representantes mais conhecidos são os plasmódios, que causam a malária, e o toxoplasma, que causa a toxoplasmose, houve modificação dos cloroplastos e perda dos pigmentos fotossintetizantes. Esse cloroplasto modificado e não fotossintetizante recebe o nome de **apicoplasto** e está relacionado principalmente ao metabolismo de ácidos graxos. Essa organela tem sido alvo de muitos estudos, visando o desenvolvimento de medicamentos que possam bloquear sua função e ser usados no tratamento da malária e outras doenças parasitárias causadas por apicomplexos.

Neste tópico, analisamos dois clados dessa proposta: Amebozoa e Rhizaria.

## 6.3 Pseudópodes e o movimento ameboide

Os organismos com movimento ameboide compartilham a habilidade de produzir uma projeção celular chamada pseudópode. O pseudópode é uma estrutura cuja função primária é a captura de alimento, e quando em contato com o substrato, atua na locomoção.



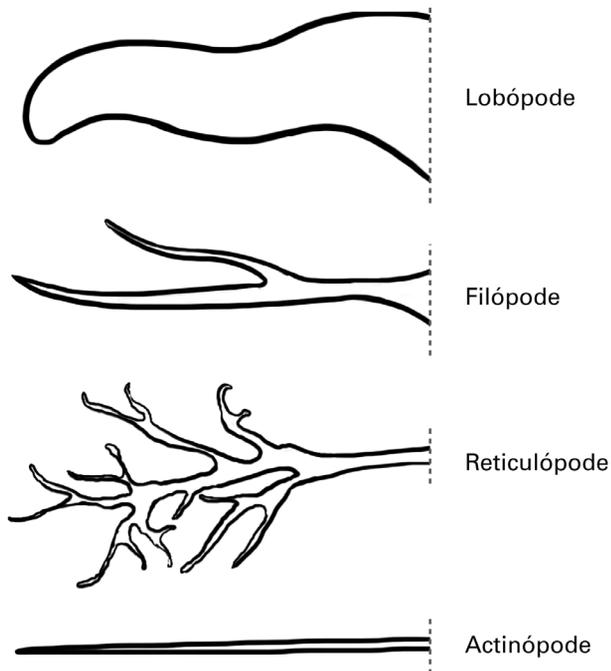
No vídeo **A vida das amebas** [0:19-0:30] existem duas cenas, um *close-up* do pseudópode e uma ameba inteira.

A primeira cena do vídeo mostra o processo de formação do pseudópode em uma ameba. Esse tipo de pseudópode é chamado lobópode, pois tem a extremidade romba. Note que o pseudópode é como um cilindro, com uma camada mais rija no lado externo e citoplasma fluído em um só sentido no centro do cilindro. A segunda cena demonstra como a ameba utiliza esse movimento para puxar o corpo. Note que existem pontos de contato com o substrato que são importantes como apoio no deslocamento. Note também que na região oposta ao sentido do deslocamento há uma região de retração na célula, o que está relacionado com a formação do pseudópode.

O pseudópode apresentado no vídeo é do tipo lobópode. A camada externa, sem grânulos, é chamada de ectoplasma, e a camada interna, granular e com intensa movimentação, chama-se endoplasma.

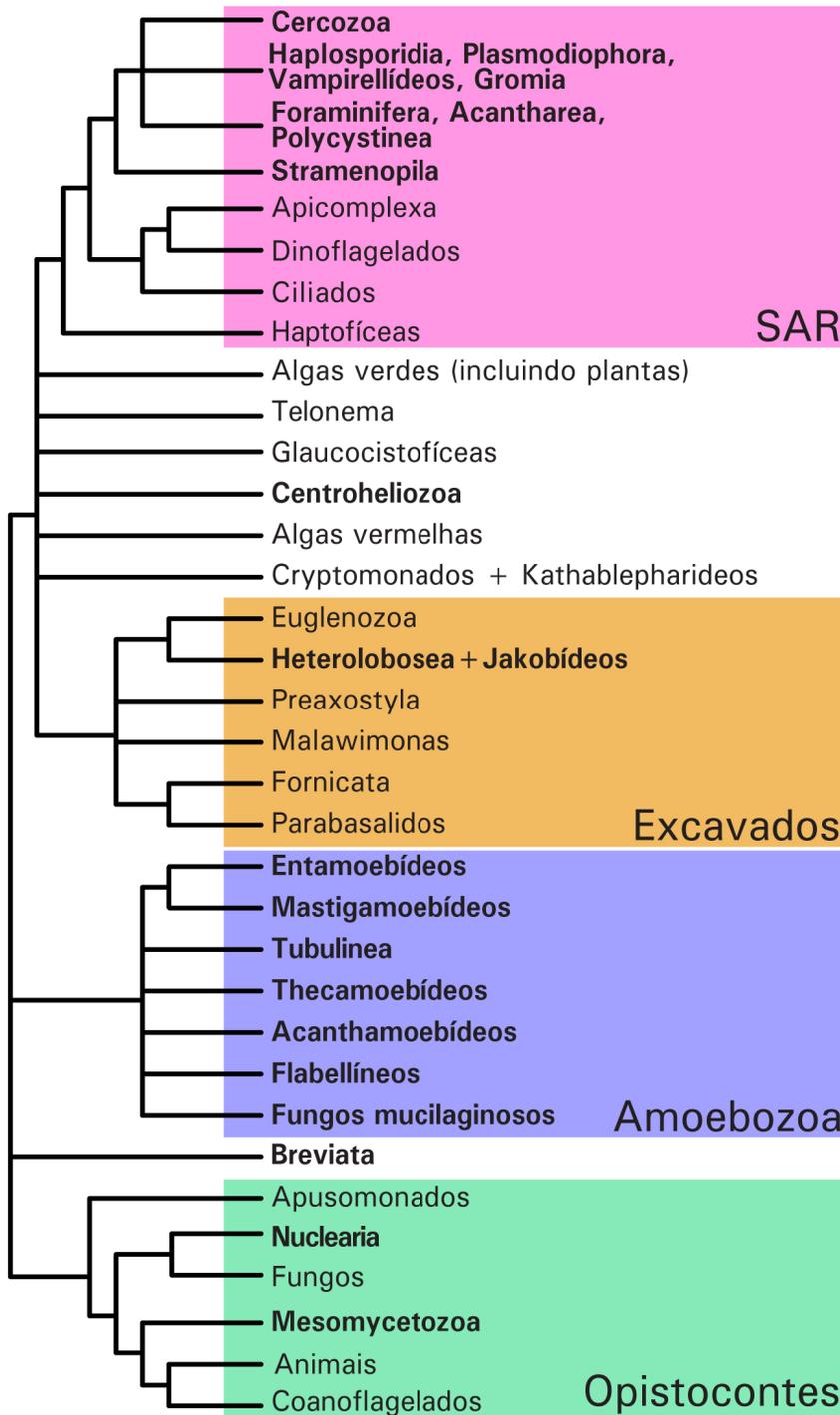
Existem ainda diversos outros tipos de pseudópodes, os principais sendo: filópodes, axópodes e reticulópodes.

- Os lobópodes são caracterizados pelo aspecto cilíndrico, assemelhando-se a um tubo ou semi-tubo em corte transversal.
- Os axópodes possuem um eixo central reforçado por microtúbulos, e ocorre nos radiolários e heliozoários.
- Os filópodes são pseudopodes afilados, formados somente por ectoplasma.
- Os reticulópodes são finos e ramificados.



**Figura 6.3:** Tipos de pseudópodes e organismos que os têm /  
Fonte: Cepa

O tipo de pseudópode foi durante muito tempo utilizado como característica prioritária para a classificação dos organismos ameboides. No entanto, hoje esses organismos encontram-se dispersos na árvore dos eucariontes. Isso ocorreu porque o caráter morfológico não reflete ancestralidade comum (homologia), e deve ser mais um caso de convergência.



**Figura 6.4:** Ameboides na árvore da vida eucariótica. Uma árvore dos eucariotes simplificada. As linhagens em negrito possuem representantes com movimento amebóide. As figuras exemplificam organismos amebóides nas diferentes linhagens de eucariotes / Fonte: Cepa; adaptada LAHR et al., 2011

Os grupos eucariontes que contêm a maior parte dos organismos com movimento ameboide são os Amebozoa e os Rhizaria.

## 6.4 Amebozoa

Os Amebozoa são um grupo de organismos ameboides que emergiu com as reconstruções moleculares realizadas no final da década de 1990. A sugestão original para sinapomorfia do grupo são as cristas mitocondriais tubulares ramificadas.

Em sua maioria, os Amebozoa possuem pseudópodes do tipo lobópode, mas filópodes estão presentes em alguns membros. As relações entre os diversos grupos de Amebozoa ainda estão sendo desvendadas. De acordo com LAHR et al., 2011, até o momento, somente três grandes grupos podem ser delineados com segurança: os Tubulinea, os Mixomicetes e os Archamoeba. Excetuando-se esses três, existem cerca de 15 linhagens menores independentes, cujas relações ainda não podem ser determinadas. Nos concentramos nas três linhagens bem definidas.

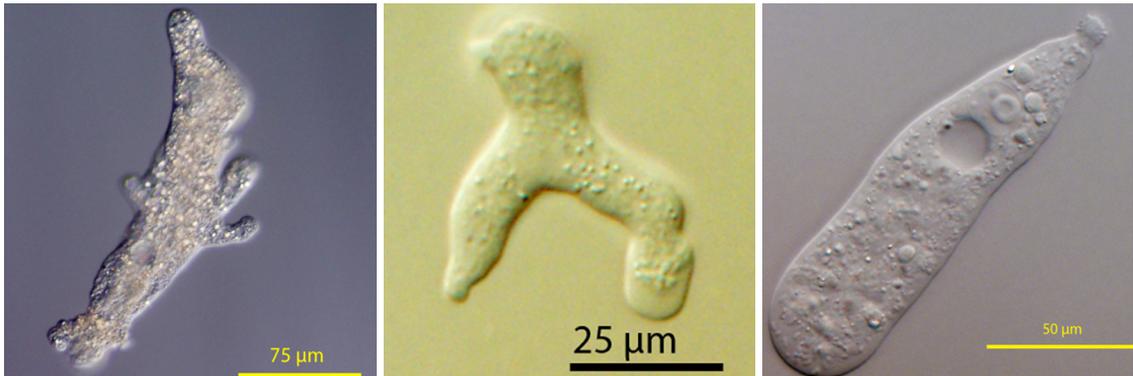


Figura 6.5: Membros dos amebozoa / Fonte: Daniel J. G. Lahr

/ Fonte: Cepa

### 6.4.1 Tubulinea

Esse é o grupo mais conhecido de organismos ameboides. São definidos por possuírem pseudópodes tubulares, ou seja, cilíndricos com fluxo monoaxial interno. Representantes conhecidos deste grupo são as espécies de amebas gigantes *Amoeba proteus* e *Chaos carolinensis*, muito utilizados

em estudos fisiológicos e citológicos, devido às grandes dimensões da célula: *C. carolinensis* pode alcançar até dois milímetros de comprimento, sendo visível até mesmo a olho nu.

Outros Tubulinea de destaque são as tecamebas do grupo Arcellinida, um dos grupos mais diversificados dentre os Amebozoa, totalizando cerca de 2.000 espécies. As tecamebas são organismos que possuem a habilidade de construir uma carapaça (também chamada de teca ou anfiema) exterior à célula, que pode ser de dois tipos: orgânica, quando é completamente secretada pelo próprio organismo, ou aglutinada quando é construída de pequenas partículas minerais coladas com um cimento orgânico.

As tecamebas são em geral bastante numerosas em diversos ambientes aquáticos como rios, lagos e solos úmidos, ocupando um importante papel no ciclo da sílica. Como a teca é uma estrutura rígida, e no caso das aglutinadas é uma estrutura mineral, os Arcellinida representam o único grupo dentre os Amebozoa com potencial de fossilização. É interessante notar também que tecamebas representam alguns dos organismos eucariontes mais antigos no registro fóssil. Foram descobertas na formação Chuar no *Grand Canyon*, EUA, por Susannah Porter e Andrew Knoll, datadas de em torno de 750 milhões de anos atrás.

Isso não quer dizer que as tecamebas sejam os eucariontes mais antigos, pois outros eucariontes devem ter existido sem ter deixado um registro fóssil, e outros ainda sobre os quais existe grande debate. Por exemplo, o fóssil de *Grypania* é considerado por muitos cientistas como o fóssil eucariótico mais antigo, porém, existem outros pesquisadores que acreditam se tratar de um organismo procariótico. Um segundo fóssil bastante antigo, *Bangyomorpha*, datado de 1,8 bilhões de anos atrás, é interpretado como a mais antiga alga vermelha, no entanto, a controvérsia aqui reside na datação: alguns geólogos acreditam que o sedimento onde *Bangyomorpha* foi encontrada não possui mais de 700 milhões de anos. As tecamebas fósseis do *Grand Canyon* representam o registro mais antigo sobre o qual existe amplo consenso do que seja eucariótico, e com a datação geológica bastante confiável. De qualquer maneira, a existência desses fósseis proporciona um importante ponto de calibragem para estudos de datação dos organismos eucariontes. Em termos mais recentes, as tecamebas também são utilizadas para datação de extratos quaternários e determinação de condições hidrológicas, uma importante ferramenta para melhor entendimento de mudanças climáticas históricas.

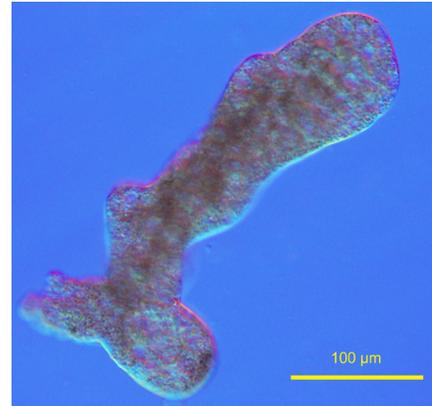


Figura 6.6: *Chaos carolinensis* / Fonte: Daniel J. G. Lahr

## 6.4.2 Mixogastria e Dictyostelia

Outro grupo de grande importância dentre os Amebozoa são os Mixogastria e Dictyostelia antigamente reunidos em Mixomicetes (mixomicetos, também chamados fungos mucilaginosos, apesar de não serem fungos). Esses organismos são notáveis por possuírem um estágio multicelular macroscópico em seus ciclos de vida. Tal estágio macroscópico precede a formação do corpo de frutificação (estrutura responsável pela reprodução). Devido à formação desta estrutura, por muito tempo os Mixomicetes foram classificados juntamente com os fungos. No entanto, essa classificação não concorda com as reconstruções filogenéticas moleculares mais recentes. Existem dois tipos principais de fungos mucilaginosos: os plasmodiais (*Mixogastria*) e os celulares (*Dictyostelia*; **Figura 6.7**). Os mixogastria (ex.: *Physarum*) se originam da fusão de milhares de células flageladas, formando um único sincício gigante com milhares de núcleos diploides. Os dictyostelia também se originam da junção de muitas amebas individuais, no entanto, estas não completam a fusão citoplasmática, formando um organismo multicelular. Ainda mais impressionante é o fato de que esta massa multicelular vai se transformar no corpo de frutificação. Certas células passam por diferenciação celular para se tornar o pedúnculo, e outras se tornaram os esporos. Portanto, além da evolução independente de multicelularidade, os mixomicetos também convergiram na diferenciação celular.



**Figura 6.7:** Imagem mostrando, em vista lateral, o processo de formação do corpo de frutificação de *Dictyostelium discoideum*. Antes de chegar a este ponto na história de vida, milhares de pequenas amebas se juntaram, e agora se diferenciam em base, pedúnculo e esporângio / Fonte: Cepa

Juntos, os “mixomicetos” plasmodiais e celulares perfazem o grupo mais rico em espécies dentre os Amebozoa, com cerca de 3.500 linhagens descritas. Habitam solos e locais úmidos, principalmente em florestas temperadas, mas ocorrem também em áreas tropicais. Por que foram por muito tempo classificados dentre os fungos, apenas agora estamos entendendo suas relações com os Amebozoa.

### 6.4.3 Archamoeba

A última grande linhagem dos Amebozoa que apresentamos são os Archamoeba. Esses organismos possuem uma sinapomorfia bastante interessante: a ausência de mitocôndrias. Esse fato levou **Thomas Cavalier-Smith** a fazer a proposição de que os Archamoeba seriam os únicos representantes vivos remanescentes do eucarionte ancestral. Tal proposição é embasada no fato de que as mitocôndrias foram adquiridas por um eucarionte em um evento de endossimbiose, como proposto por **Lynn Margulis**. A ideia seria a de que os Archamoeba representariam uma linhagem remanescente do tempo em que eucariontes ainda não haviam adquirido mitocôndrias. No entanto, reconstruções filogenéticas modernas derrubaram esta hipótese, e claramente os Archamoeba perderam as mitocôndrias num evento secundário, portanto, são organismos modernos e não os ancestrais de todos os eucariontes.



#### As mitocôndrias e a endossimbiose

Uma das mais fantásticas consequências da endossimbiose das mitocôndrias é a transferência de genes para o núcleo. As mitocôndrias têm seu código genético separado no DNA mitocondrial. Porém, os genomas de mitocôndrias são em geral bastante reduzidos e possuem apenas de 10 a 20 genes. Os outros genes da bactéria ancestral que deu origem às mitocôndrias foram perdidos ou transferidos para o núcleo. Dentre os genes que foram perdidos estão todos os que executam tarefas de manutenção celular, o que torna a mitocôndria dependente da maquinaria celular eucariótica. Em geral, sobram na mitocôndria os genes que codificam as proteínas responsáveis pela geração de energia, como por exemplo as proteínas da cadeia de transporte de elétrons. Em organismos amitocondriados sabe-se que ocorreu evento de perda da mitocôndria, pois é possível encontrar, no DNA nuclear, trechos do DNA originalmente do ancestral procariótico que deu origem à mitocôndria.

A produção de energia em organismos amitocondriados se dá utilizando apenas reações químicas que não necessitam da mitocôndria para ocorrer. Esse método de produção de energia é bem menos eficiente, porém, pode ser o suficiente para certos organismos.

Nos Archamoeba e em outras linhagens de “protistas” e até mesmo de fungos, houve perda das mitocôndrias em sua evolução, ou as mitocôndrias se modificaram em outras estruturas que não realizam mais a respiração. Essas organelas são os mitossomos e os hidrogenossomos. Não correm os dois tipos na mesma espécie. A função de mitossomos e hidrogenossomos ainda é discutível, embora se saiba que hidrogenossomos produza hidrogênio (daí o nome da organela) e também ATP, mas de forma distinta da que ocorre na respiração

(que é por fosforilação oxidativa). Os mitossomos não sintetizam hidrogênio nem ATP. Nos organismos que possuem essa organela a produção de ATP ocorre no citosol. Mitossomos e hidrogenossomos parecem estar relacionados com a síntese de certas proteínas importantes em diversas etapas do metabolismo celular.

○○○○○

Os Archamoeba possuem representantes parasitas e de vida-livre. Dentre os parasitas, o mais importante é a *Entamoeba histolytica*. A espécie é causadora da amebíase, doença que culmina em diarreia severa e até mesmo morte, afetando mais de 50 milhões de pessoas no mundo todo. Sua prevalência é em regiões tropicais e subdesenvolvidas, porém, também afeta milhões de pessoas nas regiões temperadas. O organismo se aloja principalmente no intestino grosso e cólon, causando fortes danos histológicos e abscessos. O ciclo de vida de *E. histolytica* é bastante simples, tendo apenas um único hospedeiro (o ser humano). Essa ameba divide-se predominantemente por fissão binária dentro do trato intestinal, e forma cistos que são eliminados junto com as fezes. A principal medida preventiva é o saneamento básico, mas existem outras que são fundamentais: lavar as mãos antes das refeições, lavar bem os alimentos, especialmente os crus, antes de ingerir, beber apenas água tratada ou filtrada e fervida. Dentre os Archamoeba ainda existem linhagens comensais no intestino humano e de outros animais, como *Endolymax* sp. e também de vida-livre como *Mastigella* sp.

## 6.5 Rhizaria

Os Rhizaria representam o grupo eucarionte mais diverso morfologicamente. Seus representantes possuem diversos tipos de pseudópodes (filópodes, reticulópodes e axópodes), além de variados ciclos de vida, incluindo formas com estágios flagelados. Este grupo foi mais uma vez proposto baseado em reconstruções filogenéticas moleculares no início dos anos 2000, e tem sido corroborado desde então. Embora a classificação dentro de Rhizaria ainda não esteja bem resolvida, vamos analisar três grupos principais com base em caracteres morfológicos e moleculares: os Foraminifera (foraminíferos), os Radiolaria (radiolários) e os Heliozoa (heliozoários).

### 6.5.1 Foraminifera

Esses organismos possuem a capacidade de construir carapaças orgânicas ou aglutinadas. Enquanto os Arcellinida secretam somente carapaças quitinoides, os foraminifera secretam principalmente carapaças de carbonato de cálcio. Adicionalmente, as carapaças de foraminíferos podem ter uma ou múltiplas câmaras, enquanto os Arcellinida possuem somente uma. Eles são exclusivamente marinhos e com

quase 300.000 espécies descritas, representam um dos grupos eucarióticos mais diversos conhecidos. A grande maioria é de organismos bentônicos, apesar de existirem alguns foraminíferos planctônicos.



**Figura 6.8:** Exemplo de foraminífero / Fonte: Daniel J. G. Lahr

Os pseudópodes dos foraminíferos são de um tipo especial, encontrados unicamente neste grupo: os reticulópodes. Os reticulópodes são caracterizados pela capacidade de formar extensas redes ramificadas, onde cada pseudópode possui a capacidade de fazer fluxo bidirecional de partículas. As estruturas celulares responsáveis por tal fluxo são as tubulinas, tipos especiais de microtúbulos. Adicionalmente, diferentes pseudópodes têm a capacidade de se anastomosar, ou seja, fundirem-se.

Os foraminíferos, assim como a maioria das amebas, são organismos predadores. O cientista americano **Samuel Bowser** sugere que as extensas redes de pseudópodes dos foraminíferos são utilizadas como redes de pesca ou teias de aranha. Os foraminíferos “penduram” estas redes pelas irregularidades do solo oceânico e simplesmente esperam que bactérias se enrosquem. Assim que isso acontece, elas são transportadas pelas tubulinas até o corpo celular e ali são digeridas.

Como também são organismos com carapaça, os foraminíferos apresentam grande potencial de fossilização. Não existem registros de foraminíferos tão antigos quanto o dos Arcellinida, porém, a quantidade e diversidade de foraminíferos encontrados em sedimentos mais recentes fazem deles organismos extremamente úteis para a bioestratigrafia, ou seja, a datação de rochas a partir da determinação da comunidade biológica que ali habitava. A indústria petrolífera faz uso extensivo de identificação de foraminíferos na prospecção.

Os foraminíferos são tão abundantes em sedimentos oceânicos que, em alguns casos, quase todo o substrato é constituído por carapaças vazias de foraminíferos. Por exemplo, a pedra calcária que foi utilizada para construir as grandes pirâmides do Egito são quase completamente formadas por foraminíferos.

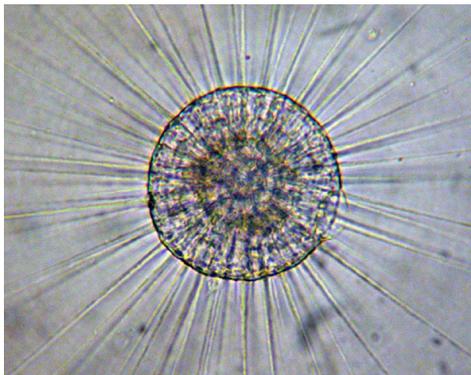
Os foraminíferos também representam um dos poucos grupos de organismos eucariontes cujo cultivo em laboratório é relativamente fácil. Graças a isso, os ciclos de vida completos de muitas espécies são bem descritos. Em geral, esses organismos passam por alternância de gerações com estágios haploides e diploides semelhantes morfológicamente.

A classificação dos diversos tipos de foraminíferos foi inicialmente baseada no tipo de carapaça. No entanto, as reconstruções moleculares demonstraram que as carapaças não são informativas para a filogenia. Atualmente ainda se debate a evolução das linhagens de foraminíferos.

## 6.5.2 Heliozoa

Os Heliozoa compreendem um grupo de organismos conhecidos vernacularmente como heliozoários, ou seja, “animais do sol” em tradução livre. São assim denominados pois sua forma é esférica com muitos pseudópodes do tipo axópodes emergidos das células em todas as direções. Os heliozoários habitam tanto ambientes de água-doce como de água salgada. Predadores vorazes são comumente encontrados alimentando-se de uma variedade de organismos, inclusive alguns pequenos animais como larvas de crustáceos.

Apesar de morfológicamente distintos de outros unicelulares eucariontes e com uma característica derivada (os axópodes) que poderia ser considerada uma sinapomorfia, vários estudos moleculares em meados da década de 2000 determinaram que se trata de um grupo **polifilético**, ou seja, diferentes linhagens de heliozoários possuem diversas origens. As principais linhagens reconhecidas são os *Actinophryida*, os *Centrohelida* e os *Desmothoracida*. Os *Actinophryida* e os *Desmothoracida* são linhagens independentes dentro dos Rhizaria. Ainda existe grande debate sobre as relações dos *Centrohelida* com os outros eucariontes.

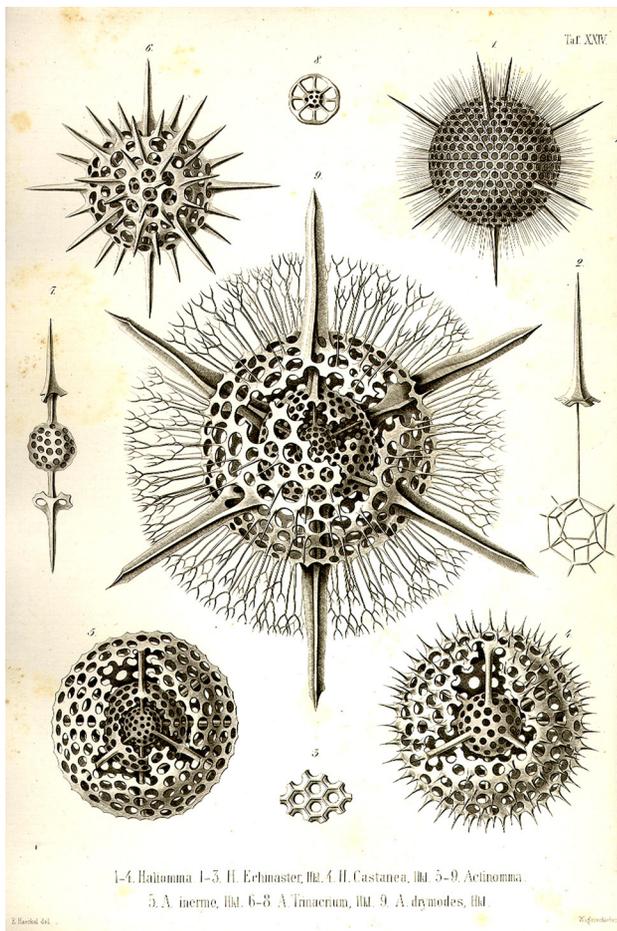


**Figura 6.9:** Um típico heliozoário do grupo dos *Actinophryida* /  
Fonte: Daniel J. G. Lahr

Os heliozoários mais comumente encontrados em amostras de água-doce são os *Actinophryida*, como mostrado na figura anterior. Note como a porção externa da célula é altamente vacuolarizada. Os *Actinophryida* podem atingir tamanhos bem grandes até cerca de 100  $\mu\text{m}$ , e são frequentemente vistos se alimentando de pequenos animais.

### 6.5.3 Radiolaria

Os radiolários são mais um grupo distinto morfologicamente, mas para o qual não há consenso de que são monofiléticos, devido à evidencia molecular. Eles produzem esqueletos minerais bastante intrincados, que inclusive foram desenhados com maestria por Ernst Haeckel.



**Figura 6.10:** Exemplo de uma prancha de Haeckel mostrando radiolários / Fonte: Die Radiolarien, Berlin, 1862

Os três grupos morfológicamente distintos são os Policistinea, os Acantarea e os Phaeodaria. Estes grupos são identificados pelo tipo de esqueleto que produzem: os Acantarea produzem esqueletos de sulfato de estrôncio, os Policistinea de sílica. Os Phaeodaria também produzem esqueletos de sílica, no entanto, possuem organização morfológica distinta em outros aspectos. O mais importante deste é a formação do “corpo bruno”, ou *phaeodium*, um acúmulo de excretas e secreções dentro do endoesqueleto que tem função desconhecida.

Atualmente, os Policistinea e Acantarea são reconhecidos como grupos-irmãos em análises moleculares, no entanto, os Phaeodaria estão relacionados a outros grupos de Rhizaria. Ainda não se decidiu se o grupo Policistinea+Acantarea retém o nome de Radiolaria ou se o nome será completamente descartado.



Agora é com você:

Realizar a **atividade 1**, **questões 2, 3** e **atividade 2**.

## Fechamento do Tópico

A classificação dos micro-organismos eucariontes passou por diversas fases, e devido à complexidade e diversidade destes organismos, ainda hoje existe espaço para dúvida. Neste e nos próximos tópicos, utilizamos as classificações mais recentes baseadas em filogenias moleculares e ultra-estrutura celular para guiar nossos estudos. As primeiras classificações baseadas no método de locomoção dos organismos são incorretas filogeneticamente, porém, possuem mérito na identificação de organismos.

Os organismos previamente considerados “ameboides” estão hoje distribuídos por toda a árvore filogenética dos eucariontes. Os dois principais grupos com organismos ameboides são os Amebozoa e os Rhizaria. Os Amebozoa compreendem, entre outros, as clássicas amebas lobosas como *Amoeba proteus*, caracterizadas por possuírem pseudópodes cilíndricos com fluxo unidirecional do tipo lobópode. Dentre os Amebozoa também estão linhagens parasíticas como *Entamoeba histolytica*, agente causador da amebíase que afeta cerca de 50 milhões de pessoas no mundo todo. Os Rhizaria compreendem, entre outros, os Foraminíferos, organismos ameboides que possuem um peculiar tipo de pseudópode ramificado e anastomosado (reticulópode), além de construir carapaças predominantemente de carbonato de cálcio. Estes abundantes organismos marinhos são importantes na prospecção de petróleo.

## Referências Bibliográficas

- BALDAUF, S.L. **The Deep Roots of Eukaryotes**. *Science* 300, 2003. p. 1703-1706.
- BALDAUF, S.L. et al. **The tree of life**. In: CRACRAFT, J. e DONOGHUE, M.J. (editores) *Assembly the Tree of Life*. Oxford: Oxford University Press, 2004. p.43-75.
- BURKI, F. et al. **Large-scale phylogenomic analyses reveal that two enigmatic protist lineages, Telsonemia and Centroheliozoa, are related to photosynthetic chromalveolates**. *Genome Biology and Evolution* 1 (1): 231-238, 2009.
- CAVALIER-SMITH, T. **A revised six-kingdom system of life**. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 73 (3): 203-266, 1998.
- CRACRAFT, J. e DONOGHUE, M.J. (editores) **Assembly the Tree of Life**. Oxford: Oxford University Press, 2004. 576p.
- KATZ, L. A. & BHATTACHARYA, D. **Genomics and Evolution of Microbial Eukaryotes**. Oxford: Oxford University Press, Great Britain. 2008. 243p.
- LAHR, D.J. G. et al. **The chastity of amoebae: re-evaluating evidence for sex in amoeboid organisms**. *Proceedings of the Royal Society. Biological Sciences*, 2011.
- MARGULIS, L & Schwartz, K.V. **Cinco Reinos**. Um Guia Ilustrado dos Filos da Vida na Terra. 3ª ed. Rio de Janeiro: Guanabara-Koogan, 2001. 497p.
- NIKOLAEV, S.I. et al. **The twilight of Heliozoa and rise of Rhizaria**, an emerging supergroup of amoeboid eukaryotes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 101 (21): 8066-71, 2004.