

ALVEOLADOS **7** TÓPICO

Sônia Godoy Bueno Carvalho Lopes
Fanly Fungyi Chow Ho

- 7.1** Introdução aos Alveolados
- 7.2** Dinoflagelados
- 7.3** Ciliados
- 7.4** Os Apicomplexos

7.1 Introdução aos Alveolados

Os alveolados representam um diverso grupo de micro-organismos eucarióticos caracterizados por uma apomorfia ultra-estrutural: logo abaixo da membrana celular, apresentam uma camada de alvéolos corticais, ou seja, uma série de sáculos membranosos que conferem maior resistência mecânica à célula (**Figura 7.1**). O grupo foi estabelecido na década de 1980 a partir de evidências microscópicas e corroborado por dados genéticos na década de 1990. Na década de 2000, análises filogenômicas trouxeram um reforço ainda maior para a monofilia do grupo. Os Alveolata são amplamente aceitos como monofiléticos e representam um dos principais e mais bem estudados grupos de organismos eucarióticos.

Os alveolados pertencem a uma das linhagens de unicelulares que derivaram do processo de endossimbiose secundária com algas vermelhas (**Figura 7.2**). No caso dos alveolados, houve logo na origem do grupo perda de um dos tipos de pigmentos fotossintetizantes existentes nas algas vermelhas: as ficobiliproteínas. Analise o esquema a seguir que mostra a sequência de eventos que levou ao surgimento das linhagens dentro dos alveolados.

As três principais linhagens de organismos alveolados são: dinoflagelados, ciliados e apicomplexos (**Figura 7.3**).

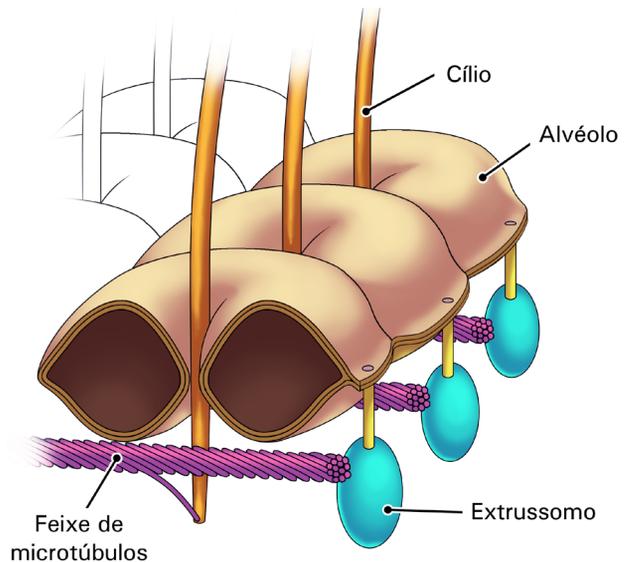


Figura 7.1: Estrutura dos alvéolos / Fonte: Cepa

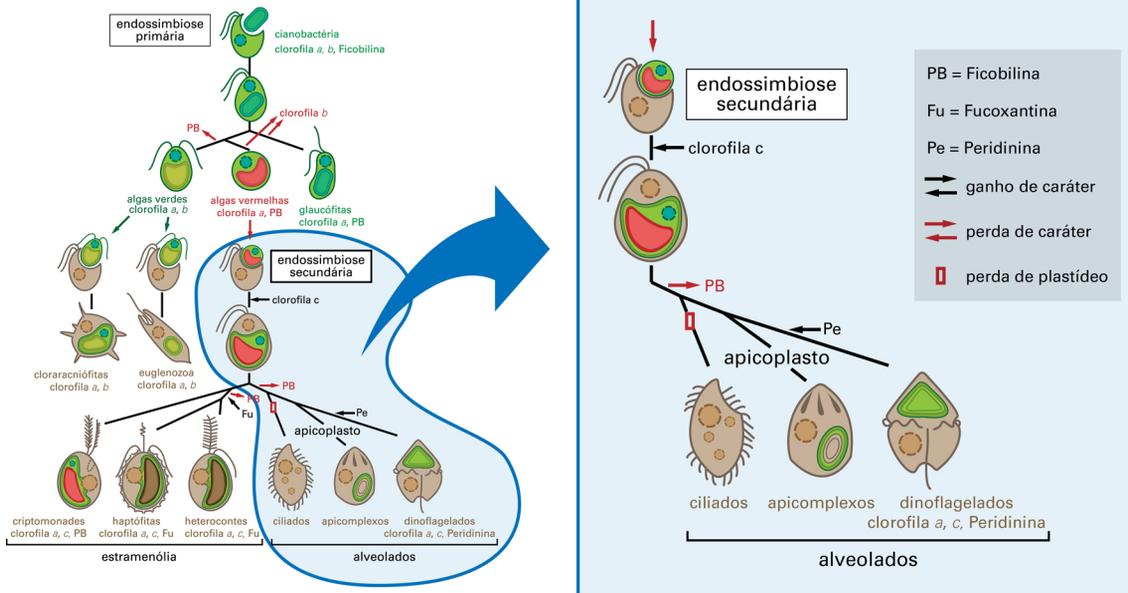


Figura 72: Esquema dos processos de endossimbiose primária e secundária que deram origem às principais linhagens de eucariotos. Em detalhe, apresenta-se a endossimbiose secundária, que levou à origem dos alveolados, indicando o número de membranas no cloroplasto e ganho ou perda de pigmentos fotossintetizantes / Fonte: Cepa

Na linhagem que levou aos dinoflagelados, houve o surgimento de um tipo especial de pigmento, a **peridina**. Assim, nesses organismos os pigmentos fotossintetizantes são as clorofilas *a* e *c* e as peridinas. Apesar de muitos dinoflagelados serem fotossintetizantes, há inúmeras espécies heterótrofas, que perderam os cloroplastos.

Na linhagem que levou aos ciliados, houve perda total dos cloroplastos. Esses organismos são, portanto, todos heterótrofos.

No caso dos apicomplexos, houve modificação do cloroplasto e perda dos pigmentos fotossintetizantes, originando uma organela exclusiva do grupo, o **apicoplasto**. Todos os apicomplexos são parasitas intracelulares **obrigatórios**.

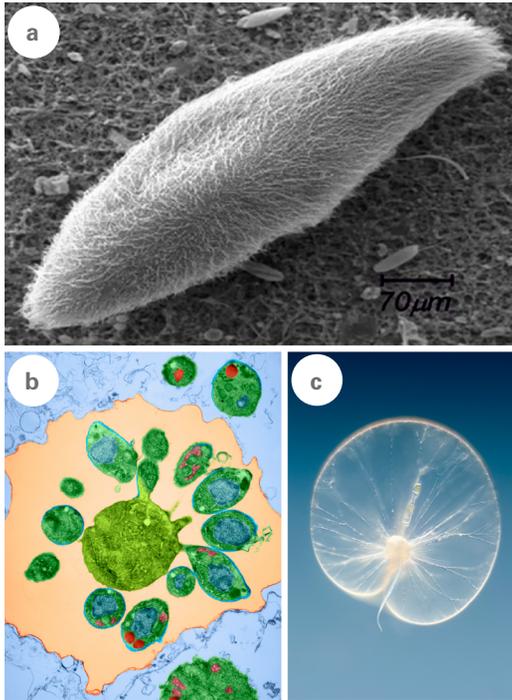


Figura 7.3: Representantes das principais linhagens de alveolados: **a.** Micrografia Eletrônica de Varredura de um ciliado do gênero *Paramecium*; **b.** Micrografia Eletrônica de Transmissão corada artificialmente, de vários indivíduos do gênero *Plasmodium*, um apicomplexo, após divisão dentro do glóbulo vermelho e sendo liberado para o plasma sanguíneo; **c.** Micrografia ao Microscópio de Luz de um dinoflagelado heterótrofo do gênero *Noctiluca*, responsável por bioluminescência em alguns mares. / Fonte: **a** Daniel Lahr e Mariana Campos; [Latinstock](#)

Apesar de não existirem dúvidas sobre o monofiletismo dos alveolados, tanto as relações dos alveolados com outros micro-organismos eucariontes quanto as relações entre as linhagens principais de alveolados são atualmente debatidas com grande intensidade. Ao final do tópico, entenderemos por que esse grupo é tão importante para o entendimento dos padrões evolutivos nos eucariontes.

7.2 Dinoflagelados

Os dinoflagelados são organismos unicelulares que em alguns casos formam colônias. São predominantemente marinhos, embora existam também representantes de água doce. São extremamente diversificados; a maioria das espécies é de vida livre, porém há representantes parasitas de outros unicelulares eucariontes e até mesmo de certas algas filamentosas. Uma das ordens de dinoflagelados reúne apenas espécies parasitas intracelulares. Dentre os dinoflagelados, estão também espécies que vivem em mutualismo com eucariontes unicelulares, cnidários e moluscos. Nos casos de mutualismo, os dinoflagelados são fotossintetizantes e muito modificados, sendo chamados coletivamente de **zooxantelas**.

Os dinoflagelados fotossintetizantes representam grande parte do fitoplâncton marinho, possuindo, portanto, um importante papel na produção primária do planeta, já que o fitoplâncton é o principal responsável por essa produção.

Dentre os dinoflagelados, estão espécies com importância econômica, como as causadoras da maré vermelha, exemplificadas por *Karenia brevis* (Figura 7.4) e várias espécies do gênero *Alexandrium*. A maré vermelha é consequência de uma proliferação populacional de certos dinoflagelados, que naturalmente produzem neurotoxinas. Esse aumento populacional está geralmente associado à alta disponibilidade de nutrientes, por efeito natural, pela entrada de massas de água, ou artificial, por ação antrópica. Essa proliferação, conseqüentemente, aumenta a concentração dessas toxinas, atingindo níveis letais para organismos marinhos e até mesmo para o ser humano. As toxinas produzidas pelos dinoflagelados não são liberadas para o meio, mas afetam os organismos pela ruptura das suas células, seja por ingestão ou morte celular. O principal impacto econômico das marés vermelhas ocorre em regiões exploradas pela indústria pesqueira e pela aquicultura (cultivo de organismos aquáticos, como peixes, mexilhões, ostras e camarões), pois em geral as marés vermelhas matam milhares de peixes. Mesmo que a maré vermelha não ocorra em região de grande exploração econômica, as toxinas ainda podem se acumular em crustáceos e moluscos, que são de certa forma imunes a estas, e afetar os animais e as pessoas que os ingerirem. A cor vermelha não é causada pela toxina, e sim pelos pigmentos do próprio dinoflagelado. Curiosamente, as marés vermelhas não têm nenhuma relação com as marés em si, e não precisam necessariamente ser vermelhas, pois alguns dos dinoflagelados causadores são incolores. Além disso, há espécies de outros grupos de organismos causadores de marés vermelhas, como certas cianobactérias. Devido às proliferações de dinoflagelados poderem ser também incolores e causadas, além de dinoflagelados, por cianobactérias, os especialistas preferem chamar esse fenômeno de proliferações de algas tóxicas (do inglês, *Harmful algae blooms*).

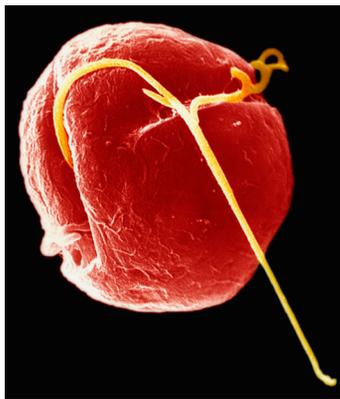


Figura 7.4: Dinoflagelado do gênero *Karenia*, causador de maré vermelha. Apesar de o dinoflagelado realmente apresentar coloração vermelha, nesta imagem a coloração foi adicionada eletronicamente / Fonte: [Latinstock](#)

O nome dinoflagelado deriva do grego *dineo* (girar), dado em função do modo como muitas das espécies se movimentam na água, girando pela ação de dois flagelos: um longitudinal e outro transversal, ambos alojados em sulcos (um longitudinal e outro transversal), que recebem também o nome de cíngulo (**Figura 7.5**).

O flagelo transversal concede ao dinoflagelado um movimento circular, enquanto o flagelo longitudinal o impulsiona para a frente. Combinados, proporcionam ao organismo um característico movimento em espiral.

O conjunto dos alvéolos dos dinoflagelados forma a **teca** ou **anfiesma**. Na maioria das espécies, os alvéolos são preenchidos por depósitos de celulose, que podem ser bastante espessos em alguns casos. Os que possuem celulose nos alvéolos são coletivamente chamados de tecados e os que não possuem, de atecados.

Cada alvéolo representa uma placa, e a forma, a disposição e o número dessas placas são características **fundamentais** para a taxonomia dos dinoflagelados.

Na **Figura 7.6** está representada a morfologia geral de um dinoflagelado tecado. A seguir, estudaremos cada uma de suas estruturas. Além dos alvéolos, muitos dinoflagelados apresentam também extrusosomas, vacúolos secretores especializados, mais uma característica em comum com os ciliados que discutiremos em breve. Esses extrusosomas têm forma de garrafa e alternam-se com os alvéolos.

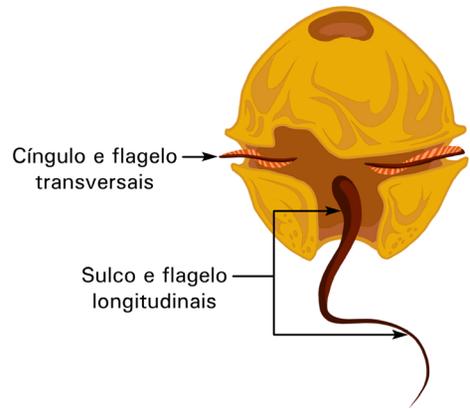


Figura 7.5: Esquema da disposição generalizada dos flagelos inseridos no cíngulo do dinoflagelado / Fonte: Cepa

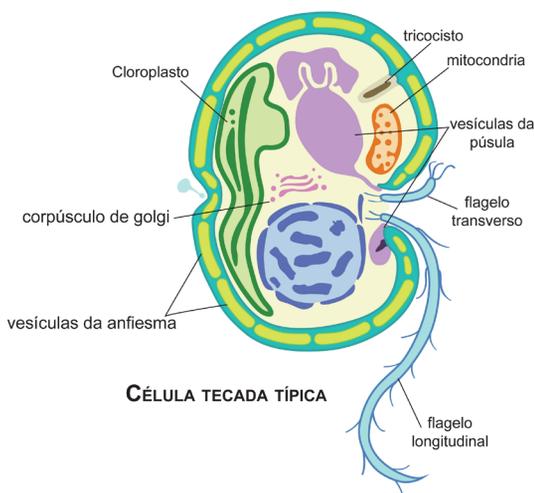


Figura 7.6: Morfologia geral de um dinoflagelado tecado típico. Observe a disposição dos alvéolos repletos de celulose que formam a teca ou anfiesma. Os dois flagelos estão presentes; o flagelo transversal está dentro de seu sulco específico. O cloroplasto e o dinocárior ocupam a maior parte da célula. Os tricocistos, um tipo de extrusosoma, estão localizados entre os sáculos do sistema alveolar. O grande vacúolo que se abre no sulco transversal recebe o nome de púsula e é típico dos dinoflagelados. A provável função da púsula é a osmorregulação / Fonte: Cepa

Outra característica interessante dos dinoflagelados é a organização do material genético em seu núcleo. O núcleo dos dinoflagelados tem aparência tão distinta dos outros organismos eucarióticos que recebe um nome especial: o **dinocárium**. Nele, o DNA é copiado muitas vezes, tornando-se **poliploide**. Essa grande quantidade de material genético fica condensada a maior parte do tempo, e não somente durante a mitose, como em outros organismos eucarióticos. Por estar condensado, dá a aparência peculiar dos núcleos de dinoflagelados. Além dessa característica, nos cromossomos desses organismos não há proteínas histonas associadas ao DNA, o que difere de todos os demais eucariontes. Devido a essa peculiar organização nuclear, estudos anteriores chegaram a propor que os dinoflagelados representam um estágio intermediário entre procariontes e eucariontes e utilizaram o termo mesocariótico (do grego *mésos* = meio) para nomear esse tipo de núcleo. Essa hipótese foi derrubada por meio de reconstruções filogenéticas modernas a partir de microscopia eletrônica combinada com dados moleculares. Graças a esses estudos, sabemos hoje que a ausência de histonas se deve à perda evolutiva, ou seja, é uma condição secundária.

Nos dinoflagelados a reprodução assexuada ocorre por fissão binária ou bipartição. Nesses casos, pode haver perda total das placas antes da divisão, sendo reconstruídas ao término da formação das duas células-filhas, ou pode ocorrer a separação das células junto com as placas correspondentes, como mostra a **Figura 7.7**.

A reprodução sexuada ocorre e pode envolver estágios bastante complexos. Num esquema mais generalizado, os dinoflagelados produzem gametas por mitose e, após a fecundação, o zigoto sofre meiose. Cada célula haploide (n) resultante dá origem à célula adulta.

Nas *Noctiluca*, no entanto, a meiose ocorre na formação dos gametas (meiose gamética, originando gametas haploides) e não após a formação do zigoto (na meiose zigótica, o zigoto diploide, ao germinar, origina um organismo diploide), como nos demais dinoflagelados.

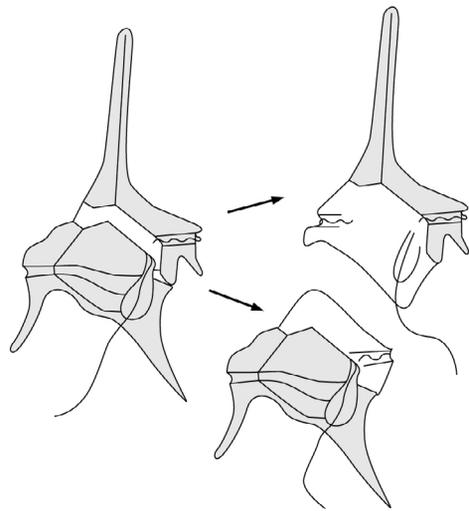


Figura 7.7: Esquema de divisão binária de um dinoflagelado em que ocorre a separação das células e das placas. Depois da divisão, cada célula-filha recompõe as placas / Fonte: Cepa

7.3 Ciliados

Os ciliados são abundantes em todos os ambientes: água doce, água salgada, solos úmidos. Em geral, são organismos de vida livre, filtradores ou predadores, porém existem linhagens parasitas (**Figura 7.8**). Sua principal característica é a presença de numerosos cílios em pelo menos um estágio de seu ciclo de vida, daí o nome do grupo.



Figura 7.8: Representantes dos ciliados /
Fonte: **a** é de autoria Daniel Lahr; **b e c** são
Daniel Lahr e Mariana Campos

○○○○○

Cílios e flagelos

Cílios e flagelos são projeções celulares suportadas por microtúbulos, geralmente utilizados para locomoção. Ambos estão organizados internamente em uma estrutura conhecida como 9+2, ou seja, 9 pares de feixes de microtúbulos proteicos em disposição circular na parte periférica, e 2 feixes lado a lado na parte interna (**Figura 7.9**). Os microtúbulos deslizam uns sobre os outros mediados pela ação de outras proteínas, resultando nos movimentos típicos dessas estruturas. Tradicionalmente, a denominação “flagelo” é utilizada quando são longos e pouco numerosos por célula, como nos euglenoides e nos dinoflagelados. Quando são mais curtos e mais numerosos por célula, são chamados de “cílios”. A bióloga Lynn Margulis, principal proponente da teoria da endossimbiose,

defendia o uso do termo *undulipódio*, do grego “membro ondulante”, tanto para cílios quanto para flagelos, dada a semelhança estrutural entre eles, e também para evitar confusões com o flagelo dos procariontes, que tem estrutura completamente diferente do flagelo dos eucariontes. Margulis defendia manter o nome **flagelo** apenas para procariontes, mas essa proposta não foi incorporada pela comunidade científica.



Figura 7.9: A imagem mostra um corte transversal de um flagelo. Note ao centro a distribuição dos microtúbulos em 9 grupos na região externa e em 2 grupos na região interna (setas) / Fonte: [Latinstock](#)

○○○○

A distribuição dos cílios e a diversidade de tipos ciliares variam muito nas diferentes espécies. Há representantes em que os cílios são simples e cobrem toda a célula, atuando em conjunto na locomoção do organismo (**Figura 7.10**).

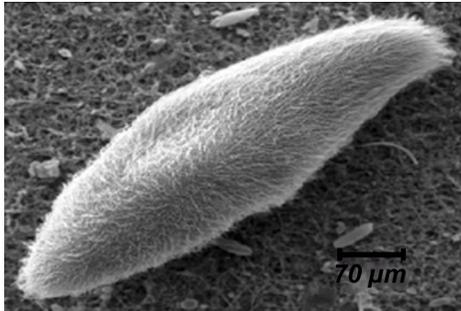


Figura 7.10: Microscopia eletrônica de varredura de um paramécio, um ciliado filtrador, mostrando que todo o corpo celular é coberto por cílios. Em outros, os cílios estão agrupados em tipos ciliares complexos restritos a certas regiões da célula e envolvidos mais com a alimentação do que com a locomoção. Há ainda um grupo de ciliados que possui cílios apenas durante a primeira etapa de seu desenvolvimento. / Fonte: Daniel Lahr Mariana Campos

Os ciliados podem se alimentar por filtração do alimento. Alguns são predadores e podem ingerir presas inteiras ou apenas parte do corpo destas.

Os filtradores utilizam o batimento ciliar para filtrar tanto diminutas partículas de alimento dissolvidas na água como também outros organismos unicelulares de pequenas dimensões, como

bactérias e piceucariontes. Esse material é ingerido por uma região especial da célula chamada citóstoma (boca celular). Dentro da célula, esse material passa pela citofaringe (região da célula com microtúbulos organizados) e fica envolto pelo vacúolo digestivo, onde será digerido. Os restos não aproveitados são eliminados pelo citopígeo ou citoprocto (ânus celular) (**Figura 7.11**).

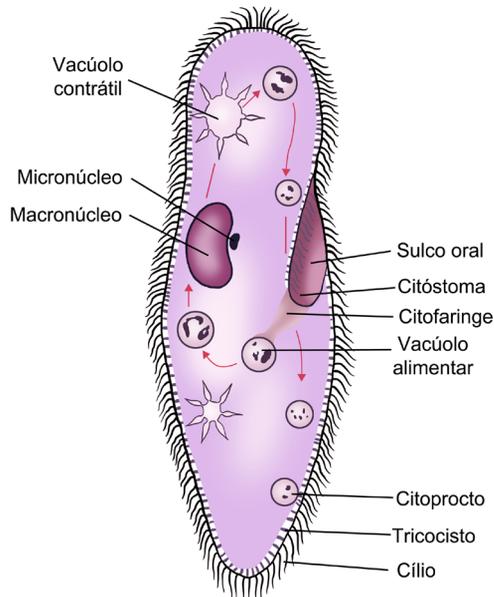


Figura 7.11: Morfologia geral de um *Paramecium*
/ Fonte: Cepa

○○○○

Picoeucarionte

O termo **Picoeucarionte** refere-se a um componente da biota do nosso planeta que passou despercebido por quase toda a história da biologia. São organismos eucariontes que variam de apenas 0,2 até 2 μm , ou seja, menores que muitas bactérias. Não formam uma linhagem filogenética, mas sim uma classe de organismos autotróficos de tamanho pequeno, componentes do fitoplâncton, que habitam ambientes marinhos e de água doce. Várias linhagens de micro-organismos têm representantes nos picoeucariontes: algas verdes, alveolados, entre outros. A alga verde *Ostreococcus tauri*, um dos organismos mais abundantes do planeta, foi descoberta apenas em 1994. Ela tem apenas 0,8 μm , sendo o menor organismo eucarionte conhecido, com morfologia celular incrivelmente simples: apenas um núcleo, uma mitocôndria, um cloroplasto e um complexo golgiense.

○○○○

Os ciliados possuem como estrutura osmorreguladora vacúolos pulsáteis ou contráteis. A forma e o número desses vacúolos variam nas diferentes espécies.

Os que atuam como predadores capturam suas presas que são, em geral, outras espécies de ciliados. Há também os que ingerem algas filamentosas.

Entre os alvéolos localizados sob a membrana plasmática, há estruturas vesiculares que se abrem na superfície da célula por diminutas aberturas, através das quais lançam seus conteúdos para o exterior. Essas estruturas são chamadas extrusosomos, nome que significa “corpos que lançam materiais para fora”. Há três tipos principais de extrusosomos:

- **mucocistos:** produzem muco;
- **tricocistos:** liberam estruturas filamentosas utilizadas provavelmente como defesa;
- **toxicistos:** liberam substâncias tóxicas empregadas na captura de presas. É com esse tipo de extrusosomo que os predadores capturam suas presas.



Explosão dos extrusosomos, filme [Ciliados](#) (4'25-5'48).

Apenas lembrando: os dinoflagelados também possuem extrusosomos semelhantes aos descritos para os ciliados.

Outra característica fundamental dos ciliados é a separação do material genético em dois núcleos distintos: o micronúcleo e o macronúcleo (**Figura 7.11**). O micronúcleo contém o material genético completo do organismo, porém totalmente condensado e **inativo**, mas é ele quem participa da reprodução sexuada. O macronúcleo, por outro lado, possui milhões de cópias de genes sendo ativamente utilizados. No momento da reprodução sexuada, o macronúcleo degenera e o micronúcleo transmite a informação genética para a próxima geração. O macronúcleo da próxima geração é criado posteriormente, a partir do micronúcleo.

Nos ciliados, a reprodução sexuada recebe o nome de conjugação, um processo que ocorre sem a formação de gametas, como descrito resumidamente na **Figura 7.12**.

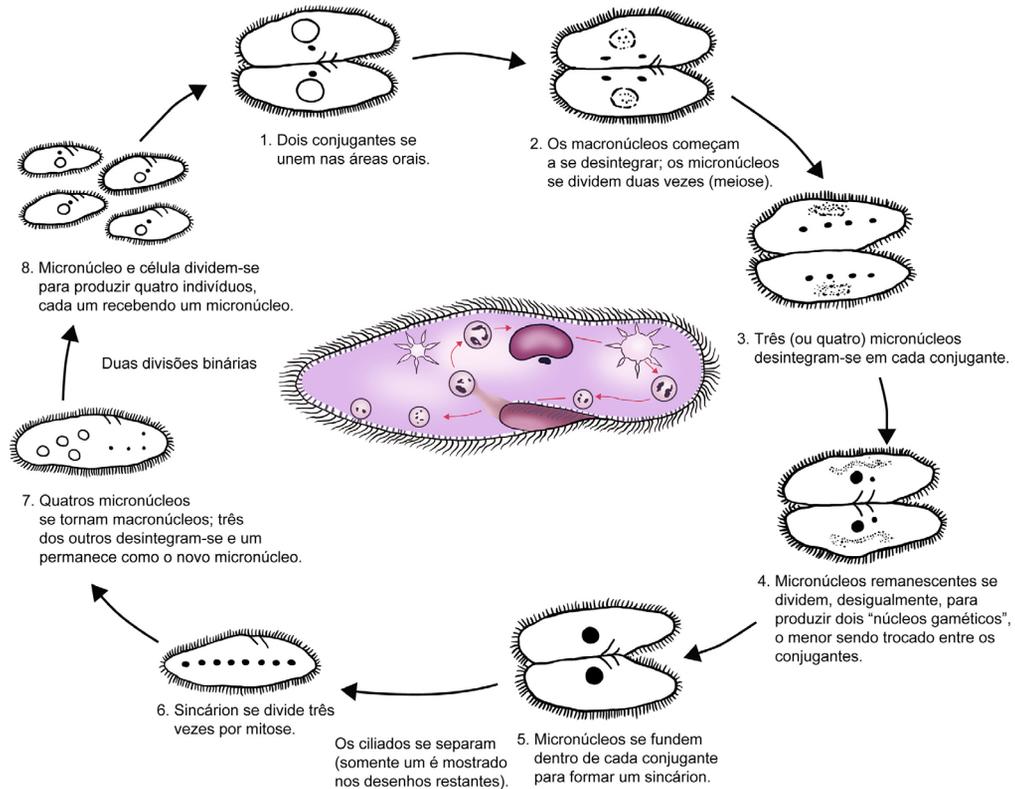


Figura 7.12: Esquema generalizado da conjugação, recombinação genética e eventos que se seguem / Fonte: Cepa

A reprodução assexuada ocorre por brotamento ou por um tipo especial de bipartição em que o plano de divisão da célula é transversal. Na bipartição, o macronúcleo não desaparece e pode se dividir ou não, dependendo da espécie, conforme mostram os esquemas a seguir (Figura 7.13):

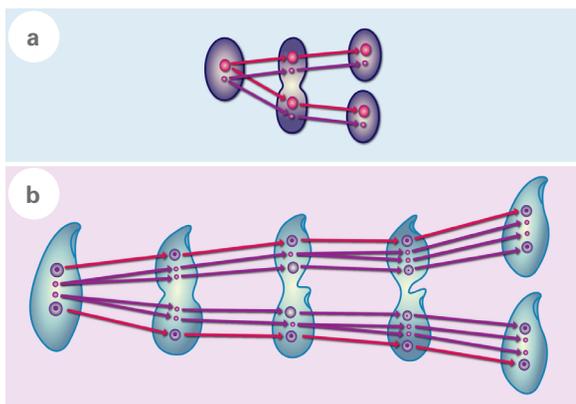


Figura 7.13: Esquema representando os eventos na reprodução assexuada dos ciliados. Em a) o macronúcleo divide-se, mas em b) não / Fonte: Cepa

7.4 Os Apicomplexos

Os apicomplexos (antigamente chamados esporozoários) são todos parasitas intracelulares obrigatórios. Receberam esse nome em função da presença de uma elaborada estrutura localizada no polo apical da célula, denominada **complexo apical**, presente em pelo menos uma das fases do ciclo de vida desses parasitas. Esse complexo é formado por uma série de microtúbulos, por feixes de proteínas especiais e por vesículas secretoras. A função do complexo apical está relacionada com a penetração na célula do organismo hospedeiro (**Figura 7.14**).

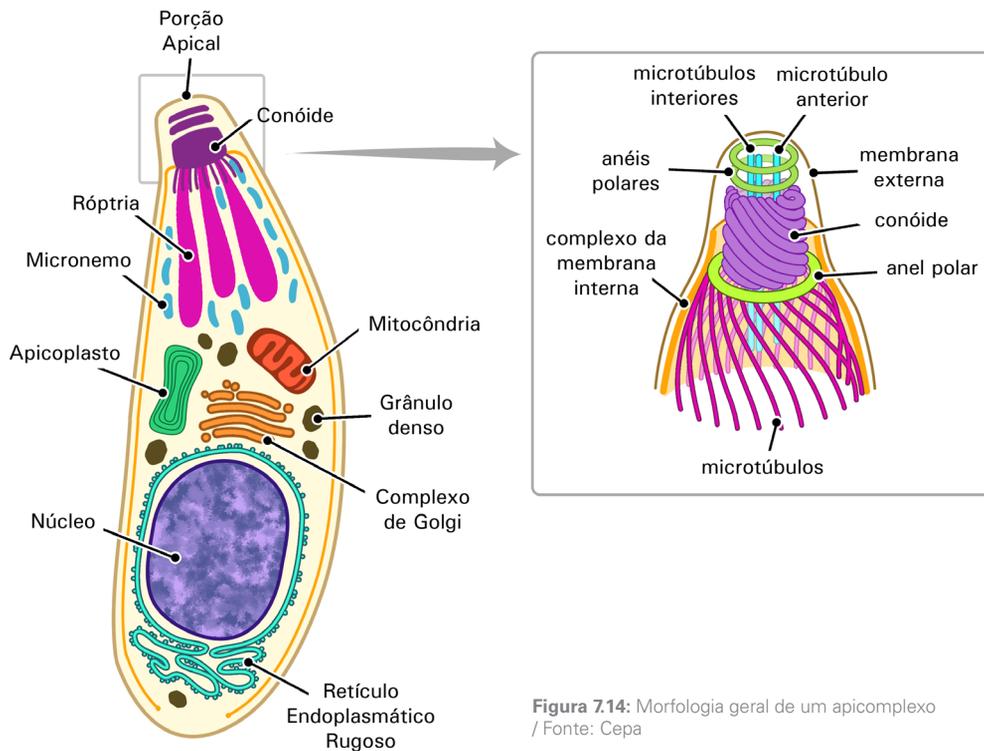


Figura 7.14: Morfologia geral de um apicomplexo
/ Fonte: Ceba

Nos apicomplexos há uma organela característica denominada apicoplasto, um cloroplasto modificado, que contém seu próprio genoma (**Figura 7.14**). Nessa organela, há síntese de substâncias fundamentais para a sobrevivência da célula e, por isso, essa organela tem sido alvo de interesse no desenvolvimento de fármacos que atuem sobre os processos bioquímicos que

ocorrem em seu interior. Bloqueando a síntese das substâncias aí produzidas, pode-se causar a morte desses parasitas sem prejuízo aos seus hospedeiros. Esse é um caso em que os estudos evolutivos estão sendo de grande ajuda para os pesquisadores que desenvolvem remédios: como o apicoplasto é um cloroplasto reduzido, ele apresenta muitas características em comum com cloroplastos de algas e plantas. Assim, os pesquisadores estão estudando o uso de substâncias que atuem sobre essas organelas como tratamento contra doenças causadas por esses parasitas.

Como todos os apicomplexos são parasitas intracelulares obrigatórios, eles têm enorme importância médica. Entre os apicomplexos estão as espécies causadoras da malária no gênero *Plasmodium*, e as espécies causadoras da toxoplasmose no gênero *Toxoplasma*.

A malária é hoje a doença tropical mais prejudicial ao ser humano: o número de mortes causadas pela doença só é superado pela AIDS. A malária é causada pelo gênero *Plasmodium*, que contém cerca de 200 espécies, das quais pelo menos 11 infectam os seres humanos. As outras espécies infectam uma ampla gama de animais vertebrados, mas principalmente mamíferos. O *Plasmodium* sempre tem dois hospedeiros no ciclo de vida: o hospedeiro intermediário, definido como aquele em que ocorre a fase assexuada de reprodução do parasita, e o hospedeiro definitivo ou final, definido como aquele em que há a fase sexuada da reprodução do parasita. No caso do plasmódio, o hospedeiro intermediário é a espécie humana ou outro vertebrado e o definitivo é a fêmea do mosquito *Anopheles*, que é hematófaga. Como é a fêmea desse gênero de mosquito que transmite o parasita para ao vertebrado, ela é chamada de vetor e o plasmódio, de agente etiológico, ou seja, o agente que causa a doença

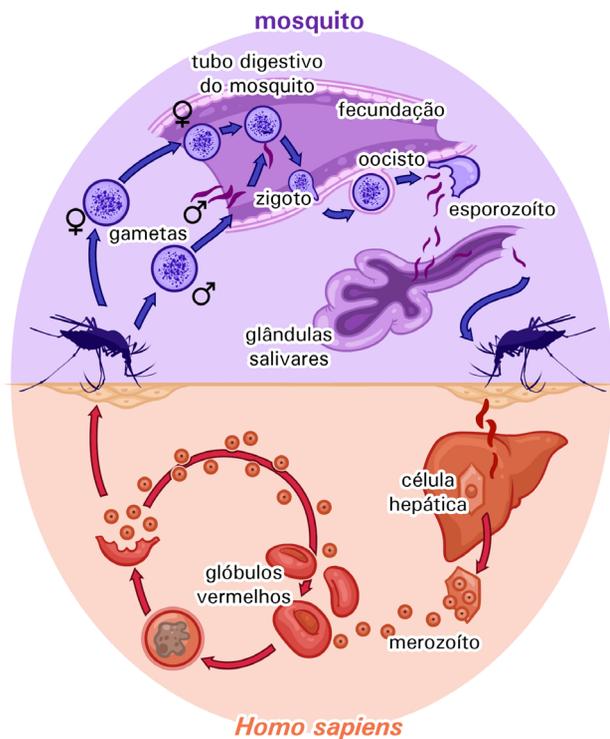


Figura 7.15 – A história de vida do *Plasmodium* é complexa, envolvendo diversas transformações morfológicas / Fonte: Cepa

De maneira resumida, o ciclo de vida do *Plasmodium* inicia-se com uma fêmea de mosquito *Anopheles* se alimentando do sangue de uma pessoa infectada (**Figura 7.15**). Ela adquire células haploides de *Plasmodium* em estágio de dispersão (gametócitos) presentes no interior de hemácias. Os gametócitos se tornam gametas masculinos e femininos e há a fecundação, dando origem ao ovo ou zigoto, que se implanta na parede do estômago e forma, por meiose seguida de mitoses sucessivas, o estágio transmissor (esporozoíto) que migra para as glândulas salivares do mosquito. De lá, será transmitido para a corrente sanguínea da próxima vez que o mosquito se alimentar. Uma vez na corrente sanguínea, o parasita invade células do fígado, sofre transformação e divide-se de forma assexuada, originando muitos indivíduos. A célula hospedeira rompe-se e esses indivíduos são liberados no sangue e podem invadir hemácias, onde sofrem novo ciclo de reprodução assexuada, formando novamente grande número de indivíduos, o que promove o rompimento da hemácia. É nesse estágio que o hospedeiro sofre febres, de variável intensidade e periodicidade, dependendo da espécie de *Plasmodium*. Os parasitas liberados das hemácias podem infectar novas hemácias e recomeçar o mesmo ciclo ou seguir outro caminho, diferenciando-se em gametócitos. Hemácias com gametócitos deslocam-se até vasos periféricos. Se uma fêmea de anófeles sugar esse sangue, reinicia o ciclo no mosquito.

Existem três espécies de *Plasmodium* no Brasil:

- ***Plasmodium vivax***: acessos febris de 48 em 48 horas (febre terçã benigna);
- ***Plasmodium malariae***: acessos febris de 72 em 72 horas (febre quartã);
- ***Plasmodium falciparum***: acessos febris irregulares, de 36 a 48 horas (febre terçã maligna, pois as hemácias parasitadas aglutinam-se, provocando obstrução de vasos, podendo levar o indivíduo à morte).

A prevenção da doença, endêmica de grande parte do Brasil, dá-se principalmente por controle do vetor. Quando, em área de risco, é recomendável o uso de repelentes, calças e mangas compridas, mosquiteiros e evitar a permanência em áreas abertas nos períodos de maior atividade dos mosquitos, como durante o nascer e o pôr do sol. Existem medicamentos que diminuem a possibilidade de contrair a malária (quimioprofilaxia), porém não a eliminam. Após infecção, não existe cura para a malária, somente tratamento.



Agora é a sua vez...
Realizar a **Atividade 1** e a **Atividade 2**.

Fechamento do Tópico

Neste tópico, estudamos um grande grupo monofilético de eucariontes, os alveolados, que são caracterizados pela presença de alvéolos, sáculos membranosos e estrutura microtubular de suporte sob a membrana. São três os grupos de alveolados: os dinoflagelados, os ciliados e os apicomplexos. Os dinoflagelados são organismos fotossintetizantes ou heterótrofos que formam a maior parte do plâncton e podem por vezes causar a maré vermelha, fenômeno tóxico com importantes consequências ecológicas. Os ciliados são organismos, em sua imensa maioria, de vida livre, abundantes em todos os ambientes aquáticos. São caracterizados pela presença de cílios (estruturas locomotoras ou utilizadas na filtragem do alimento) e pela presença de núcleos dimórficos, um deles responsável pelas funções vegetativas (macronúcleo) e outro voltado para a reprodução sexuada (micronúcleo). Os apicomplexos são um grupo exclusivamente parasita, caracterizado pela estrutura celular do complexo apical, que é utilizada para invadir a célula parasitada. Adicionalmente, existe o apicoplasto, um plastídeo residual vital. Entre os apicomplexos, está o *Plasmodium*, agente etiológico da malária, uma das doenças que mais causam vítimas no mundo.

Referências Bibliográficas

- ANDERSON, D. M.; WHITE, A. W.; BADEN, D. G. **Toxic Dinoflagellates**: Proceedings of the Third International Conference. New York: Elsevier Science, 1985.
- CAVALIER-SMITH, T. **Cell diversification in heterotrophic flagellates**. In: The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates. Oxford University Press: D. J. Patterson & J. Larsen, 1991. pp. 113-131.
- FENSOME, R. A.; TAYLOR, F. J. R. et al. **A classification of living and fossil dinoflagellates**. New York: American Museum of Natural History, 1993. p.1-351. (Micropaleontology Special Publication, n°7)
- KEELING, P. J. **Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts**. American Journal of Botany, 91 (10): 1481-1493. 2004.
- LÓPEZ-GARCÍA, P. et al. **Unexpected diversity of small eukaryotes in deep-sea Antarctic plankton**. Nature: 2001. p. 603-7.

- MARGULIS, L.; MCKHANN, H. I.; OLENDZENSKI, L. **Illustrated glossary of protoctista**. Boston: Jones & Bartlett Publishers, 1993.
- NIGHTINGALE, H. W. **Red Water Organisms**. Seattle, 1936.
- PERKINS, F. O.; BARTA, J. R.; CLOPTON, R. E. et al. Phylum Apicomplexa. In: LEE, J. J.; LEEDALE, G. F.; BRADBURY, P. **An Illustrated Guide to the Protozoa**. 2nd ed. Kansas: Society of Protozoologists, 2000. v. 1. pp.190-369.
- TOMAS, C. R. **Identifying Marine Diatoms and Dinoflagellates**. Academic Press, 1996.