

Universidade Federal de Juiz de Fora
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas -
Comportamento e Biologia Animal

Priscila Fregulia Lomar

**REVISÃO TAXONÔMICA E FILOGENIA MOLECULAR
DA FAMÍLIA CYCLOPOSTHIDAE POCHE, 1913
(CILIOPHORA, TRICHOSTOMATIA, ENTODINIOMORPHIDA)**

Juiz de Fora
2018

Universidade Federal de Juiz de Fora
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas -
Comportamento e Biologia Animal

Priscila Fregulia Lomar

**REVISÃO TAXONÔMICA E FILOGENIA MOLECULAR
DA FAMÍLIA CYCLOPOSTHIIDAE POCHE, 1913
(CILIOPHORA, TRICHOSTOMATIA, ENTODINIOMORPHIDA)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de concentração: Comportamento e Biologia Animal, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre.

Orientadora: Profa. Dra. Marta Tavares D'Agosto
Co-orientador: Prof. Dr. Roberto Júnio Pedroso Dias

Juiz de Fora
2018

Ficha catalográfica elaborada através do programa de geração automática da
Biblioteca Universitária da UFJF,

com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Lomar, Priscila Fregulia.

Revisão taxonômica e filogenia molecular da família
Cycloposthiidae Poche, 1913 (Ciliophora, Trichostomatia,
Entodiniomorphida) / Priscila Fregulia Lomar. -- 2018.
53 f. : il.

Orientadora: Marta Tavares D'Agosto

Coorientador: Roberto Júnio Pedroso Dias

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de
Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós
Graduação em Ciências Biológicas: Comportamento Animal, 2018.

1. Cycloposthiidae. 2. Cycloposthium. 3. Capivara. 4. Ciliados
simbiontes. 5. 18S rDNA. I. D'Agosto, Marta Tavares, orient. II. Dias,
Roberto Júnio Pedroso, coorient. III. Título.

Priscila Fregulia Lomar

**REVISÃO TAXONÔMICA E FILOGENIA MOLECULAR
DA FAMÍLIA CYCLOPOSTHIIDAE POCHE, 1913
(CILIOPHORA, TRICHOSTOMATIA, ENTODINIOMORPHIDA)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de concentração: Comportamento e Biologia Animal, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre.

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Marta Tavares D'Agosto (Orientadora)
Universidade Federal de Juiz de Fora

Dr. Marcus Vinicius Xavier Senra
Universidade Federal de Juiz de Fora

Dra. Noemi Mendes Fernandes
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Juiz de Fora
2018

“Todo o trabalho é vazio a não ser que haja amor.”

Khalil Gibran

Dedico esse trabalho ao meu pai, José, que embora tenha partido cedo, com toda sua simplicidade me ensinou a admirar e querer compreender a natureza da vida.

AGRADECIMENTOS

À **Deus**, agradeço por inspirar em mim um sonho, e por me dar forças a cada dia para querer despertar o melhor que eu posso ser.

À minha mãe, **Magdália**, que sempre me inspirou por sua força, palavras não expressam tamanha dedicação e amor.

À minha irmã **Aline**, que me incentivou a não desistir dos meus sonhos e sempre vibrou alegremente com cada conquista que me trouxe até aqui.

À Profa. Dra. **Marta D'Agosto**, exemplo de determinação, agradeço por ter me acolhido desde a Iniciação Científica, com oportunidades, incentivo e carinho.

Ao Prof. Dr. **Roberto Júnio Pedroso Dias**, pelos anos de acompanhamento, com paciência, dedicação e bons conselhos, por sempre acreditar no meu melhor e me incentivar a buscá-lo.

À querida **Franciane Cedrola**, por compartilhar comigo não apenas o conhecimento, mas também o caminho, a persistência e o amor, sua paciência e ajuda nestes anos são imensuráveis.

À amiga **Luisa Oliveira**, pelo companheirismo, conselhos, carinho e por tornar a rotina mais divertida.

Ao **Marcus Senra**, pelo auxílio com as análises filogenéticas deste estudo e os ensinamentos acerca do assunto.

Ao **Glauber Barino**, pela complacência na obtenção das amostras.

Aos amigos do LabProto e àqueles que passaram por lá durante a trajetória, **Elen Furtado**, **Jéssica Andrade**, **Rafaela Venançoni**, **Roberto Marchesini**, **Vítor Halfeld**, **Talys Assumpção**, **Bianca Sartini**, **Suyane Bordim** e **Felipe Santos**, por compartilharem os dias, os ombros, os sorrisos e os cafés.

Aos **amigos** e **familiares** que tornam o caminho mais leve, dividindo as tristezas e multiplicando as alegrias.

Ao **IBAMA – CETAS**, pelas amostras utilizadas neste trabalho.

À **CAPES**, pela concessão da bolsa de Mestrado.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 (Seção 1).** Espécies pertencentes ao gênero *Cycloposthium*, em representações feitas em descrições e redescrições realizadas por outros autores 26
- Figura 2 (Seção 1).** Espécies pertencentes aos gêneros *Arachnodinella*, *Bozasella*, *Lavierella*, *Monoposthium*, *Phalodinium*, *Prototapirella*, *Tricaudalia*, *Trifascicularia* e *Tripalmaria* em representações feitas em descrições e redescrições realizadas por outros autores..... 27
- Figura 3 (Seção 1).** Espécies pertencentes ao gênero *Triplumaria* em representações feitas em descrições e redescrições realizadas por outros autores 28
- Figura 1 (Seção 2).** Árvore filogenética obtida através de Inferência Bayesiana (BI) a partir de sequências do 18S rDNA 41
- Figura 2 (Seção 2)** Diversidade de hospedeiros onde as espécies pertencentes aos gêneros *Cycloposthium* e *Monoposthium* foram relatadas; e comparação entre a filogenia recuperada neste estudo e a classificação proposta por Ito & Imai (2000) 47
- Figura 3 (Seção 2).** Nove espécies pertencentes ao gênero *Cycloposthium* e uma espécie pertencente ao gênero *Monoposthium*, encontradas em uma capivara (*Hydrochoerus hydrochaeris* L.) no Brasil..... 49

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 (Seção 1). Caracterização morfológica e morfométrica das espécies descritas como pertencentes à família Cycloposthiidae	20
Tabela 2 (Seção 1). Registro de hospedeiros e técnicas ciliatólogicas utilizados na descrição e redescrição de espécies pertencentes à família Cycloposthiidae.....	22
Tabela 1 (Seção 2). Testes de topologia de árvores.....	42
Tabela 2 (Seção 2). Morfometria de nove espécies pertencentes ao gênero <i>Cycloposthium</i> e uma espécie pertencente ao gênero <i>Monoposthium</i> , encontradas em capivaras (<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i> L.) no Brasil	48

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO	10
RESUMO	11
ABSTRACT	12
SEÇÃO 1. Notas taxonômicas sobre a família Cycloposthiidae Poche, 1913 (Ciliophora, Trichostomatia, Entodiniomorphida).....	13
SEÇÃO 2. Dados moleculares apontam necessidade de reformulação na sistemática da família Cycloposthiidae Poche, 1913 (Ciliophora, Trichostomatia, Entodiniomorphida).....	36

APRESENTAÇÃO

A presente dissertação versa sobre uma revisão e filogenia molecular de ciliados da família Cycloposthiidae (Trichostomatia, Entodinomorphida), e está dividida em duas seções, onde cada uma corresponde a um artigo. Na **SEÇÃO 1** está apresentada uma breve revisão sistemática da família Cycloposthiidae, ressaltando incongruências nas descrições morfológicas, sinonímias detectadas, lista de espécies válidas e seus respectivos hospedeiros, dados morfométricos para cada espécie, ilustrações das espécies válidas, bem como ampla discussão sobre as incongruências taxonômicas. Este estudo será submetido ao periódico **Zootaxa** (FI: 0.972). A **SEÇÃO 2** versa sobre a filogenia molecular da família Cycloposthiidae com base no marcador 18S rDNA, após inclusão de dez novas sequências, sendo nove de representantes do gênero *Cycloposthium* e uma do gênero *Monoposthium*, a fim de investigar a relação entre os membros da família Cycloposthiidae. Este estudo será submetido ao periódico **The Journal of Eukaryotic Microbiology** (FI: 2.692).

RESUMO

A família Cycloposthiidae (Ciliophora, Trichostomatia) inclui protozoários ciliados simbioses intestinais de mamíferos herbívoros conhecidos por contribuir de forma significativa no metabolismo digestivo de seus hospedeiros. Atualmente, é representada por 69 espécies, divididas em 17 gêneros. Entretanto, devido à ausência de padrão metodológico para descrições de espécies, bem como diversas outras incongruências taxonômicas, a sistemática da família Cycloposthiidae necessita de ampla reformulação. Estudos recentes tem demonstrado que a família Cycloposthiidae não é monofilética, porém, há escassez de dados moleculares para investigar tais relações. Esta dissertação encontra-se dividida em duas seções. A **Seção 1** apresenta breve revisão taxonômica da família Cycloposthiidae, com dados sobre taxonomia, morfologia, *checklist* de espécies, hospedeiros e distribuição geográfica, e discute a validade dos táxons pertencentes à família, a fim de refletir sobre a sistemática do grupo. A **Seção 2** apresenta dados sobre filogenia molecular de representantes da família Cycloposthiidae e fornece dez novas sequências, sendo nove de representantes do gênero *Cycloposthium* e uma do gênero *Monoposthium*, a fim de investigar a relação entre os membros da família Cycloposthiidae e demais ciliados trichostomatídeos, e investigar a evolução de alguns caracteres morfológicos dentro do gênero *Cycloposthium*. Deste modo, ressalta-se a importância de conhecer melhor os representantes da família Cycloposthiidae, a considerar sua diversidade, amplo espectro de hospedeiros nos quais estas espécies ocorrem e sua importância na digestão desses animais.

Palavras-chave: Cycloposthiidae; *Cycloposthium*; capiva; ciliados simbioses; 18S rDNA.

ABSTRACT

The family Cycloposthiidae (Ciliophora, Trichostomatia) includes symbiotic intestinal ciliates of herbivorous mammals known to contribute significantly to the digestive metabolism of their hosts. Currently, it is represented by 69 species, divided into 17 genera. However, because to the absence of a methodological pattern for species descriptions, as well as several other taxonomic incongruities, the systematics of the family Cycloposthiidae requires extensive reformulation. Recent studies have shown that the family Cycloposthiidae is not monophyletic, however, there is a paucity of molecular data to investigate such relationships. This dissertation is divided into two sections. Section 1 presents a brief taxonomic review of the family Cycloposthiidae, with data on taxonomy, morphology, species checklists, hosts and geographic distribution, and discusses the validity of taxa belonging to the family, with the objective to reflect on the group's systematics. Section 2 presents data on molecular phylogeny of representatives of the family Cycloposthiidae and provides ten new sequences, nine of which are representatives of the genus *Cycloposthium* and one of the genus *Monoposthium*, with the objective to investigate the relationships between the members of the family Cycloposthiidae and other trichostomatids ciliates, and to investigate the evolution of some characters within the genus *Cycloposthium*. In this way, it is emphasized the importance of knowing better the family Cycloposthiidae, to consider its diversity, wide spectrum of hosts where the family occurs and its importance in the digestion of these animals.

Keywords: Cycloposthiidae; *Cycloposthium*; capybara; ciliates symbionts; 18S rDNA.

SEÇÃO 1

CHECKLIST DAS ESPÉCIES DA FAMÍLIA CYCLOPOSTHIIDAE POCHE, 1913 (CILIOPHORA, TRICHOSTOMATIA, ENTODINIOMORPHIDA), COM BREVE REVISÃO SOBRE TAXONOMIA, MORFOLOGIA E HOSPEDEIROS

RESUMO

A família Cycloposthiidae foi proposta por POCHE (1913) para incluir os protozoários ciliados que possuem tufo de ciliatura somática não retrátil, as caudálias. Até o momento, 69 espécies de ciliados ciclostídeos foram descritas em associação com diversas espécies de mamíferos herbívoros. Porém, a classificação taxonômica da família permanece confusa, visto a grande variedade morfológica das espécies, ausência de características exclusivas ao grupo que reflitam divergência evolutiva e ausência de estudos recentes com o uso de diferentes técnicas para compreensão morfológica de ciliados ciclostídeos. Assim sendo, este trabalho objetivou realizar breve revisão taxonômica da família Cycloposthiidae, incluindo dados sobre hospedeiros e localização geográfica, a fim de analisar as incongruências na sistemática do grupo.

Palavras-chave: Cycloposthiidae; ciliados intestinais, Entodiniomorphida, taxonomia, Trichostomatia.

INTRODUÇÃO

O primeiro registro de protistas ciliados em associação simbiótica no trato gastrointestinal de animais monogástricos foi feito por GRUBY & DELAFOND (1843) e, desde então, inúmeras espécies foram observadas nos mais diversos hospedeiros mamíferos herbívoros, domésticos e selvagens (DEHORITY, 1986). Estes protistas pertencem ao filo Ciliophora, subfilo Intramacronucleata e classe Litostomatea, e todos os protistas ciliados intestinais de mamíferos constituem um agrupamento monofilético, a subclasse Trichostomatia Bütschli, 1889, composta por três ordens: Entodiniomorphida Reichenow in Doflein & Reichenow, 1929, Macropodiniida Lynn, 2008 e Vestibuliferida de Puytorac et al., 1974 (LYNN, 2008) e

atuam de diversas formas no metabolismo digestivo de seus hospedeiros (DEHORITY, 1986; OLIVEIRA et al. 2007).

Dentre as três ordens de ciliados tricotomatódeos, Entodiniomorphida é a ordem mais representativa e inclui três subordens, Archistomatina de Puytorac et al., 1974, Blepharocorythina Wolska, 1971 e Entodiniomorphina Reichenow in Doflein & Reichenow, 1929. As duas primeiras são constituídas por uma família cada e a terceira, constitui-se de dez famílias de ciliados simbiotes, dentre as quais, a família Cycloposthiidae Poche, 1913 (LYNN, 2008).

A família Cycloposthiidae foi proposta por POCHE (1913), e atualmente é composta por 69 espécies divididas em 17 gêneros, sendo o número de caudálias e a morfologia corporal e macronuclear as características utilizadas na divisão destes gêneros. Geralmente, cada uma das famílias de ciliados pertencentes à ordem Entodiniomorphida está associada a espécies de hospedeiros taxonomicamente próximos, embora haja casos de registros incomuns (CEDROLA et al. 2016; DEHORITY, 1987). No entanto, a família Cycloposthiidae é uma exceção (DEHORITY 1996; STRUDER-KYPKE et al. 2007; VAN HOVEN et al. 1987), ocorrendo associada a uma ampla diversidade de hospedeiros mamíferos herbívoros (DEHORITY 1996; STRUDER-KYPKE ET AL. 2007; VAN HOVEN ET AL. 1987)

A ampla diversidade morfológica da família Cycloposthiidae, bem como a ausência de estudos recentes envolvendo caracterizações multidisciplinares, tem gerado inúmeras incongruências taxonômicas e dificuldades de obtenção de informações precisas sobre a família. Deste modo, este estudo objetiva sintetizar os dados disponíveis acerca da família Cycloposthiidae, realizando breve revisão contendo *checklist* de espécies, aspectos morfológicos em microscopia óptica, técnicas ciliatólogicas utilizadas nas descrições e redescrições dos táxons, possíveis hospedeiros e distribuição geográfica.

MATERIAL E MÉTODOS

A revisão sistemática da família Cycloposthiidae, dados sobre possíveis sinonímias, aspectos da morfologia e terminologia, distribuição geográfica e os registros das espécies nos diferentes hospedeiros foram compilados a partir dos estudos e registros disponíveis na literatura (BUISSON, 1923; CARPANO, 1941; CUNHA & MUNIZ, 1927; CORLISS, 1979;

DEHORITY, 1986; FIORENTINI, 1890; GÜRELLI & ITO, 2014; HSIUNG, 1930; ITO & IMAI, 2000; ITO et al. 2008, 2011, 2014, 2016; LATTEUR & BOUSEZ, 1970; LYNN, 2008; STRELKOW, 1939; THURSTON & NOIROT-TIMOTHE, 1973; TIMOSHENKO e IMAI, 1995; VAN HOVEN, GILCHRISTI & STENSON, 1987, 1998).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Cycloposthiidae

A subclasse Trichostomatia Butschli, 1889 (Alveolata, Ciliophora) é composta por três ordens: Entodiniomorphida Reichenow in Doflein e Reichenow 1929; Macropodiniida Lynn 2008 e Vestibuliferida de Puytorac et al. 1974. A ordem Entodiniomorphida, que possui grande diversidade e é amplamente encontrada em associação simbiótica com hospedeiros mamíferos herbívoros, é composta por três subordens, que se diferenciam principalmente pelo padrão de ciliatura oral: a subordem Archistomatina de Puytorac et al. 1974, composta apenas pela família Buetschliidae Poche 1913; a subordem Blepharocorythina Wolska 1971 composta pela família Blepharocorythidae Hsiung 1929; e a subordem Entodiniomorphina Reichenow in Doflein & Reichenow 1929, composta por dez famílias, dentre elas a família Cycloposthiidae Poche 1913 (LYNN, 2008).

A família Cycloposthiidae foi proposta por POCHE (1913), na qual incluiu os protozoários ciliados que possuíam ciliatura somática agrupada em zonas não retráteis, as caudálias, formato corporal variável, macronúcleo esférico a alongado, e de zero a duas placas esqueléticas, que variavam em forma. Ao criar a família, POCHE (1913) atribuiu a ela os gêneros *Cycloposthium* Bundle, 1895 e *Didesmis* Fiorentini, 1890. Posteriormente, CUNHA (1919) removeu o gênero *Didesmis* da família Cycloposthiidae e o atribuiu a família Buetschliidae Poche, 1913; e HSIUNG (1930) incluiu na família Cycloposthiidae os gêneros *Spirodinium* Fiorentini, 1890; *Triadinium* Fiorentini, 1890; *Tetratoxum* Gassovsky, 1919; *Tripalmaria* Gassovsky, 1919; *Cochilatoxum* Gassovsky, 1919 e *Ditoxum* Gassovsky, 1919. A espécie *Cycloposthium bpalmatum*, anteriormente descrita no ceco de cavalo por FIORENTINI (1890) como *Entodinium bpalmatum*, foi designada como espécie tipo da família Cycloposthiidae.

Gêneros e espécies válidos

Segundo LYNN (2008), a família Cycloposthiidae é composta por 17 gêneros, sendo o número de caudálias e a morfologia corporal e macronuclear as características utilizadas em sua classificação. A seguir, apresenta-se a listagem dos gêneros:

- *Arachnodinella* (van Hoven, Gilchrist e Hamilton-Attwell, 1987)
- *Bertolinella* Carpano, 1941
- *Bozasella* Buisson, 1923
- *Carinoposthium* Jankowski, 1980
- *Cycloposthium* Bundle, 1895
- *Dicycloposthium* Strelkow, 1939
- *Lavierella* Buisson, 1923
- *Monoposthium* Thurston e Noiroto-Timothee, 1973
- *Paracycloposthium* Grain, 1994
- *Phalodinium* van Hoven, Gilchrist e Hamilton-Attwell, 1987
- *Prototapirella* da Cunha, 1918
- *Rhabdothoracella* (Lateur e Bousez, 1970)
- *Toxodinium* da Cunha, 1938
- *Tricaudalia* Buisson, 1923
- *Trifascicularia* Strelkow, 1931
- *Tripalmaria* Gassovsky, 1919
- *Triplumaria* Hoare, 1937

Ao considerar o número de gêneros propostos por LYNN (2008), a família Cycloposthiidae atualmente seria composta 69 espécies. Porém, consideramos quatro destes gêneros como inválidos: *Carinoposthium* Jankowski, 1980; *Dicycloposthium* Strelkow, 1939; *Paracycloposthium* Grain, 1994 e *Toxodinium* Cunha, 1938.

Carinoposthium deve ser considerado como inválido, pois a única espécie descrita no gênero, *Carinoposthium caudatum*, já havia sido descrita anteriormente, sendo assim sinonímia de *Cycloposthium caudatum* Cunha & Muniz, 1927. O gênero referenciado por LYNN (2008) como *Dicycloposthium*, na realidade foi elencado como subgênero de

Cycloposthium proposto por STRELKOW (1939). GRAIN (1994) criou o gênero *Paracycloposthium* para incluir a espécie *Cycloposthium hydrochoeri* da Cunha, 1915, justificando que esta espécie possui uma placa esquelética muito larga que contorna o corpo do ciliado. Porém, esta característica não seria suficiente para excluí-la do gênero *Cycloposthium*, já que a variedade morfológica das placas esqueléticas é comum ao gênero. Sendo esta a única espécie pertencente ao gênero *Paracycloposthium*, e sendo ela um sinônimo júnior, o gênero deve ser invalidado. Por fim, o gênero *Toxodinium*, foi proposto por CUNHA (1938) para incluir a espécie *Cycloposthium vorax* Cunha & Muniz, 1926 por acreditar que a ciliatura somática em forma de arcos diferenciava-se daquela encontrada nos demais representantes do gênero *Cycloposthium*, que apresentavam zonas de ciliatura somática em forma de tufos. No entanto, posteriormente, novas espécies de *Cycloposthium* foram descritas com arcos ciliares semelhantes aos encontrados em *C. vorax*, o que levou AESCHT (2001) a considerar *Toxodinium vorax* como sinônimo de *C. vorax*. Por conseguinte, o gênero *Toxodinium* deve ser tido como inválido.

Deste modo, sugerimos que atualmente a família Cycloposthiidae é constituída por 66 espécies válidas (Tabela 1), divididas em 13 gêneros (*Arachnodiniella* (van Hoven et al. 2001), *Bertolinella* Carpano, 1941, *Bozasella* Buisson, 1923, *Cycloposthium* Bundle, 1895, *Lavierella* Buisson, 1923, *Monoposthium* Thurston e Noirot-Timothee, 1973, *Phalodinium* van Hoven et al. 2001, *Prototapirella* da Cunha, 1918, *Rhabdothoracella* Aesch, 2001, *Tricaudalia* Buisson, 1923, *Trifascicularia* Strelkow, 1931, *Tripalmaria* Gassovsky, 1919 e *Triplumaria* Hoare, 1937). Porém, ressalta-se a necessidade de investigação e reorganização de Cycloposthiidae, a saber que dados moleculares baseados no 18S rDNA apontam que a família não é monofilética (CAMERON et al. 2003; IRBIS et al. 2008; ITO et al. 2010, 2014; KITTELMANN et al. 2015; MOON-VAN DER STAAY et al. 2014), e há gêneros que a compõe atualmente cuja diagnose não corresponde àquela proposta para Cycloposthiidae (ex.: *Arachnodinella* não possui caudalias), tornando necessária a revisão e possível reformulação da diagnose da família.

Morfologia, infraciliatura oral e terminologia

A ciliatura de Cycloposthiidae é composta pela ciliatura oral, apresentando-se sob forma de cone quando extruída, e por um número variável de zonas de ciliatura somática, as caudalias,

não retráteis, e que ocorrem em número de zero a quatro e podem ser vistas sob a forma de tufos de cílios ou longos arcos ciliares contornando o corpo do ciliado.

A infraciliatura é composta por infraciliatura oral, infraciliatura somática e por um grupo de cinécias parabolabiais. A infraciliatura oral é composta pela policinécia adoral e pela policinécia perivestibular. A policinécia adoral, estende-se ao longo do lado ventral da borda da abertura vestibular e a policinécia perivestibular se estende ao longo do lado dorsal da abertura vestibular, sendo vista através de impregnações pela prata como uma linha fina. A infraciliatura somática é formada pela infraciliatura associada às caudálias, que podem ser em formato oval, quando as caudálias apresentam-se em forma de tufos, ou em formato de largas bandas que contornam o corpo do ciliado, no caso de caudálias em formato de arcos ciliares. As cinécias parabolabiais, por sua vez, são em número de quatro a cinco fileiras de cinetossomos grandes, próximos à policinécia adoral (Figuras 1-3).

Ciliados ciclopostídeos apresentam ampla variedade morfológica, e é difícil definir uma sinapomorfia, tornando-se ainda mais complexo devido à ausência de padronização das técnicas usadas para a descrição destes protistas (Tabela 2). ITO & IMAI (2000) sugerem que a policinécia perivestibular, que envolve o lado dorsal da abertura vestibular, pode ser utilizada como característica diagnóstica de Cycloposthiidae. Entretanto, há ressalvas a serem consideradas ao se utilizar esta característica como diagnóstica da família, visto que ela é compartilhada com Spirodiniidae Strelkow, 1939, tendo esta estrutura sido descrita em detalhes por WOLSKA (1980, 1985) em ciliados spirodiniídeos com a denominação de “parte dorsal da zona adoral”, e posteriormente reconhecida por outros autores como semelhante à policinécia perivestibular (ITO et al. 2006; LYNN, 2008). Sendo assim, esta característica não é uma sinapomorfia de Cycloposthiidae, podendo ser considerada como homoplasia.

A ausência de padrões nas descrições e redescrições de ciliados ciclopostídeos contribuiu para as incongruências taxonômicas na família. Diversas técnicas foram utilizadas ao longo do tempo para registros desses protistas (Tabela 2), e a evolução destas técnicas trouxe a possibilidade de melhor compreensão das estruturas morfológicas. Porém, muitas espécies possuem apenas descrições antigas, nas quais os autores apresentam fotografias com qualidade inferior às atuais ou apresentam apenas desenhos das espécies, tornando difícil a identificação das estruturas e, conseqüentemente, tornando incongruente sua classificação e analogia com espécies relatadas recentemente. Uma importante dificuldade na classificação

de ciliados ciclopostídeos refere-se às mudanças na terminologia usada nas caracterizações morfológicas. A saber, o termo “ciliatura oral” empregado por ITO & IMAI (2000) já foi denominado anteriormente como “aparelho oral” (BUISSON, 1923) e “coroa de membranelas do peristômio” (CUNHA, 1914), assim como a policinécia adoral, que foi referida por CUNHA (1914) como “colar”; e o vestíbulo, denominado por ITO & IMAI (2000), foram juntamente nomeados como “cilióforo retrátil” por CUNHA (1914).

Hospedeiros

A família Cycloposthiidae, de modo contrário às demais famílias de ciliados entodiniomorífdeos, ocorre associada a uma ampla variedade de hospedeiros (Tabela 2). Estudos anteriores (EGAN et al. 2010; IKE et al. 1984) observaram que a ciliatofauna simbiote de cavalos geralmente associa-se ao animal em seus primeiros dias de vida, sendo difícil o estabelecimento posterior devido às mudanças químicas do estômago. Porém, os ciliados pertencentes à família Cycloposthiidae constituem uma exceção, sendo capazes de se estabelecer posteriormente no estômago. Deste modo, é possível que a resistência estrutural presente nos ciliados ciclopostídeos, conferida por características do córtex, seja a responsável pela sua capacidade de colonização de animais pertencentes a diferentes táxons e com diferentes propriedades intestinais.

Filogenia molecular (ver detalhes na seção 2)

Dados moleculares com base no 18S rDNA demonstram que a família Cycloposthiidae é parafilética (CAMERON et al. 2003; IRBIS et al. 2008; ITO et al. 2010, 2014; MOON-VAN DER STAAY et al. 2014), o que pode associar-se às distintas morfologias observadas nos táxons. Porém, das 69 espécies atualmente pertencentes à família Cycloposthiidae, apenas 11 possuem seu 18S rDNA sequenciado até o momento (Tabela 2), e ainda não há propostas de reorganização da família.

Considerações finais

O presente estudo compila os dados existentes sobre a família Cycloposthiidae, a fim de elucidar as incongruências taxonômicas observadas e a escassez de estudos, apesar de sua

ocorrência em simbiose com uma ampla diversidade de mamíferos herbívoros. Sugere-se novos estudos utilizando dados moleculares, por meio do 18S rDNA e filogenia multigenes, assim como a investigação da ultraestrutura, a fim de compreender quais caracteres refletem as divergências evolutivas na família. Ainda, ressaltamos a importância do emprego de técnicas morfológicas recentes — como a técnica de impregnação pelo carbonato de prata, coloração por Lugol e microscopia eletrônica de transmissão — na compreensão da infraciliatura e demais características que podem fornecer importantes informações sobre a morfologia das espécies e ajudar a compreender as relações de parentesco, levando a uma possível reorganização futura da família Cycloposthiidae.

Tabela 1. Caracterização morfológica e morfométrica das espécies descritas como pertencentes à família Cycloposthiidae. (*) espécies inválidas. (–) dados não disponíveis.

Espécie	Comprimento do corpo/ Largura do corpo	Autor da morfometria
<i>Arachnodinella noveni</i>	61-79µ/ 42-61µ	(Van Hoven et al. 1987)
<i>Bertolinella intestinalis</i>	-	
<i>Bozasella gracilis</i>	48-109µ/ 25-63µ	(Ito et al. 2014)
<i>Bozasella rhinocerotis</i>	60-75µ/ 30-40µ	(Buisson, 1923)
<i>Carinoposthium caudatum*</i>	-	
<i>Cycloposthium affinae</i>	92-141µ/ 45-58µ	(Hsiung, 1930)
<i>Cycloposthium bipalmatum</i>	80-127µ/ 35-57µ	(Hsiung, 1930)
<i>Cycloposthium bursa</i>	75-150µ/ 63-113µ	(Ito & Imai, 2000)
<i>Cycloposthium caudatum</i>	225-330µ/ 163-238µ	(Ito & Imai, 2000)
<i>Cycloposthium compressum</i>	88-233µ/ 55-155µ	(Ito & Imai, 2000)
<i>Cycloposthium corrugatum</i>	135-195µ/ 70-112µ	(Hsiung, 1930)
<i>Cycloposthium cristatum</i>	250-350µ/ 250-325µ	(Ito & Imai, 2000)
<i>Cycloposthium dentiferum</i>	140-222µ/ 80-110µ	(Hsiung, 1930)
<i>Cycloposthium edentatum</i>	146-230µ/ 68-93µ	(Hsiung, 1930)
<i>Cycloposthium elongatum</i>	145-238µ/ 65-115µ	(Ito & Imai, 2000)
<i>Cycloposthium hydrochoeri</i>	165- 305µ/ 50-113	(Ito & Imai, 2000)
<i>Cycloposthium incurvum</i>	95-168µ/ 30-60µ	(Ito & Imai, 2000)
<i>Cycloposthium ishikawai</i>	230-280µ/ 110-130µ	(Hsiung, 1930)
<i>Cycloposthium latidens*</i>	155-227µ/ 55-100µ	(Hsiung, 1930)
<i>Cycloposthium lenticularis</i>	37-58µ/ 25-48µ	(Ito & Imai, 2000)
<i>Cycloposthium magnum</i>	300-400µ/ 200-220µ	(Cunha & Muniz, 1927)
<i>Cycloposthium minutum</i>	60-120µ/ 33-75µ	(Ito & Imai, 2000)

<i>Cycloposthium piscicauda</i>	125-190μ/ 44-80μ	(Hsiung, 1930)
<i>Cycloposthium plicatocaudatum</i>	-	
<i>Cycloposthium scutigerum</i>	132-210μ/ 63-90μ	(Hsiung, 1930)
<i>Cycloposthium vorax</i>	380-420μ/ 200-250μ	(Cunha & Muniz, 1927)
<i>Lavierella africana</i>	45-55μ/ 20-25μ	(Buisson, 1923)
<i>Lavierella klipdrifi</i>	66-82μ/ 18-26μ	(Van Hoven et al. 1998)
<i>Monoposthium acanthum</i>	75-125μ/ 33-53μ	(Thurston & Noiro-Timothée, 1973)
<i>Monoposthium bracchium</i>	99-132μ/ 28-40μ	(Van Hoven et al. 1987)
<i>Monoposthium cynodontum</i>	58-100μ/ 23-30μ	(Ito & Imai, 2000)
<i>Monoposthium latus</i>	71-120μ/ 40-56μ	(Van Hoven et al. 1987)
<i>Monoposthium vulgaris</i>	50-111μ/ 19-38μ	(Van Hoven et al. 1987)
<i>Phalodinium digitalis</i>	139-240μ/ 52-106μ	(Van Hoven et al. 1987)
<i>Prototapirella clypeata</i>	55-115μ/ 25-50μ	(Buisson, 1923)
<i>Prototapirella cristata</i>	110-220μ/ 75-130μ	(Buisson, 1923)
<i>Prototapirella elephantis</i>	70-130μ/ 25-30μ	(Buisson, 1923)
<i>Prototapirella fosseyi</i>	86-106μ/ 35-43μ	(Ito et al. 2016)
<i>Prototapirella gorillae</i>	95-153μ/ 50-78μ	(Ito et al. 2016)
<i>Prototapirella intestinalis</i>	-	
<i>Prototapirella rwanda</i>	93-113μ/ 34-42μ	(Ito et al. 2016)
<i>Rhabdothoracella macrostegon</i>	-	
<i>Toxodinium vorax*</i>	380-420μ/ 200-250μ	(Cunha & Muniz, 1927)
<i>Tricaudalia brumpti</i>	105-210μ/ 55-110μ	(Buisson, 1923)
<i>Trifascicularia cycloposthium</i>	-	
<i>Tripalmaria dogieli</i>	77-123μ/ 47-62μ	(Hsiung, 1930)
<i>Triplumaria acuticaudata</i>	82-173μ/ 42-104μ	(Timoshenko & Imai, 1995)
<i>Triplumaria alluvia</i>	104-158μ/ 48-74μ	(Ito et al. 2008)
<i>Triplumaria antis</i>	53-109μ/ 25-53μ	(Ito et al. 2011)
<i>Triplumaria asiatica</i>	84-134μ/ 33-56μ	(Timoshenko & Imai, 1995)
<i>Triplumaria corrugata</i>	130-176μ/ 67-91μ	(Van Hoven et al. 1998)
<i>Triplumaria doliiformis</i>	91-159μ/ 48-95μ	(Timoshenko & Imai, 1995)
<i>Triplumaria dvoinoisii</i>	158-280μ/ 91-158μ	(Ito et al. 2011)
<i>Triplumaria fulgora</i>	104-178μ/ 53-89μ	(Ito et al. 2011)
<i>Triplumaria grypoclunis</i>	68-137μ/ 30-58μ	(Ito et al. 2008)
<i>Triplumaria hamertonii</i>	129-206μ/ 17-38μ	(Hoare, 1937)
<i>Triplumaria harpagonis</i>	104-137μ/ 58-76μ	(Ito et al. 2011)
<i>Triplumaria heterofasciculata</i>	131-249μ/ 60-126μ	(Timoshenko & Imai, 1995)
<i>Triplumaria irregularis</i>	86-130μ/ 41-64μ	(Timoshenko & Imai, 1995)

<i>Triplumaria izmirae</i>	169-225µ/ 75-129µ	(Gurelii & Ito, 2014)
<i>Triplumaria longinucleata</i>	72-112µ/ 30-49µ	(Timoshenko & Imai, 1995)
<i>Triplumaria nucleocaudata</i>	135-220µ/ 71-131µ	(Timoshenko & Imai, 1995)
<i>Triplumaria ovina</i>	82-149µ/ 42-88µ	(Timoshenko & Imai, 1995)
<i>Triplumaria poljanskii</i>	84-118µ/ 30-51µ	(Timoshenko & Imai, 1995)
<i>Triplumaria selenica</i>	109-209µ/ 48-96µ	(Ito et al. 2010)
<i>Triplumaria solea</i>	81-117µ/ 45-63µ	(Ito et al. 2011)
<i>Triplumaria sukuna</i>	51-79µ/ 25-45µ	(Ito et al. 2011)
<i>Triplumaria suwako</i>	107-255µ/ 51-147µ	(Ito et al. 2011)
<i>Triplumaria zuze</i>	89-163µ/ 40-71µ	(Ito et al. 2011)

Tabela 2. Registro de hospedeiros e técnicas ciliatólogicas utilizados na descrição e redescritção de espécies pertencentes à família Cycloposthiidae.

Espécie	Referência	Hospedeiro	Técnica	Localidade
<i>Arachnodinella noveni</i>	[1]	Rinoceronte-branco	Hematoxilina e iodeto de clorazina, MEV	África do Sul
	[2]*	Rinoceronte-branco	--	África do Sul
<i>Bertolinella intestinalis</i>	[3]	Cavalo	--	--
<i>Bozasella gracilis</i> +	[4]	Elefante asiático	Carbonato de prata	Tokushima Zoo, Japão
<i>Bozasella rhinocerotis</i>	[5]	Rinoceronte-negro	Desenho	África
<i>Carinoposthium caudatum</i>	--	--	--	--
<i>Cycloposthium affinae</i>	[6]	Cavalo	Desenho	Rússia
	[7]	Cavalo	Hematoxilina e verde metila	Estados Unidos
	[34]	Cavalo	MEV	
	[8]	Burro doméstico	Desenho	México
	[9]*	Zebra	--	África do Sul
<i>Cycloposthium bipalmatum</i> +	[10]	Cavalo	--	--
	[21]	Cavalo	Desenho	Rússia
	[7]	Cavalo	Hematoxilina e verde metila	Estados Unidos
	[11]	Cavalo	MFS	Chipre
	[12]	Cavalo	MEV	Japão
	[35]	Cavalo	Carbonato de prata	Zâmbia
	[8]*	Burro doméstico	--	México
	[2]	Rinoceronte-branco	Desenho	África do Sul
	[13]*	Rinoceronte-branco	--	Quênia
	[14]*	Gorila	--	Camarões
<i>Cycloposthium bursa</i>	[15]	Elefante africano	Desenho	África do Sul
	[9]*	Zebra	--	África do Sul
	[16]	Capivara	Carbonato de prata	Bolívia
<i>Cycloposthium caudatum</i>	[17]	Capivara	Desenho	Brasil
	[18]	Capivara	Desenho	Brasil
	[16]	Capivara	Carbonato de prata	Bolívia
<i>Cycloposthium compressum</i>	[19]	Capivara	Desenho	Brasil
	[18]	Capivara	Desenho	Brasil
	[16]	Capivara	Carbonato de prata	Bolívia

<i>Cycloposthium corrugatum</i>	[7] [13]*	Cavalo Rinoceronte-branco	Hematoxilina e verde metila --	Estados Unidos Quênia
<i>Cycloposthium cristatum</i>	[17] [16]	Capivara Capivara	Desenho Carbonato de prata	Brasil Bolívia
<i>Cycloposthium dentiferum</i>	[20] [7] [21] [8] [13]*	Cavalo Cavalo Cavalo Burro doméstico Rinoceronte-branco	-- Hematoxilina e verde metila Desenho Desenho --	-- Estados Unidos Rússia México Quênia
<i>Cycloposthium edentatum</i> +	[6] [7] [21] [22] [8] [23] [13]*	Cavalo Cavalo Cavalo Cavalo Burro doméstico Marsupial Rinoceronte-branco	Desenho Hematoxilina e verde metila Desenho <i>In vivo</i> Desenho Protargol e MEV --	Rússia Estados Unidos Rússia Rússia México Austrália Quênia
<i>Cycloposthium elongatum</i>	[18] [16]	Capivara Capivara	Hematoxilina Carbonato de prata	Brasil Bolívia
<i>Cycloposthium hydrochoeri</i>	[19]	Capivara	Borax-carmim e hematoxilina Delafield	Brasil
	[18] [16]	Capivara Capivara	Hematoxilina Desenho	Brasil Bolívia
<i>Cycloposthium incurvum</i>	[19] [16]	Capivara Capivara	Borax-carmim e hematoxilina Delafield Carbonato de prata	Brasil Bolívia
<i>Cycloposthium ishikawai</i> +	[20] [7] [21] [22] [14]*	Cavalo Cavalo Cavalo Cavalo Gorila	-- Desenho Desenho <i>In vivo</i> --	-- Estados Unidos Rússia Rússia Camarões
<i>Cycloposthium latidens</i>	[7]	Cavalo	Hematoxilina e verde metila	Estados Unidos
<i>Cycloposthium lenticularis</i>	[18] [16]	Capivara Capivara	Desenho Carbonato de prata	Brasil Bolívia
<i>Cycloposthium magnum</i>	[17]	Capivara	Desenho	Brasil
<i>Cycloposthium minutum</i>	[17] [18] [16]	Capivara Capivara Capivara	Desenho Hematoxilina Carbonato de prata	Brasil Brasil Bolívia
<i>Cycloposthium piscicauda</i>	[6] [7] [9]*	Cavalo Cavalo Zebra	Desenho Hematoxilina e verde metila --	Rússia Estados Unidos África do Sul
<i>Cycloposthium plicatocaudatum</i>	[20] [6] [21]	Cavalo Cavalo Cavalo	-- Desenho Desenho	-- Rússia Rússia
<i>Cycloposthium scutigerum</i>	[7] [21] [11] [13]*	Cavalo Cavalo Cavalo Rinoceronte-branco	Hematoxilina e verde metila Desenho MFS -	Estados Unidos Rússia Chipre Quênia
<i>Cycloposthium vorax</i>	[17]	Capivara	Desenho	Brasil
<i>Lavierella africana</i>	[5] [2]* [15]	Rinoceronte-negro Rinoceronte-negro Elefante africano	Desenho -- Desenho	África Africa do Sul Africa do Sul
<i>Lavierella klipdrifi</i>	[2]	Rinoceronte-negro	MEV	Africa do Sul
<i>Monoposthium acanthum</i>	[24]	Hipopótamo	Desenho	Uganda
<i>Monoposthium bracchium</i>	[1]	Rinoceronte-branco	Hematoxilina e iodeto de clorazina, MEV	Africa do Sul
	[2]*	Rinoceronte-branco	--	Africa do Sul
<i>Monoposthium cynodontum</i>	[16]	Capivara	Carbonato de prata	Bolívia

<i>Monoposthium latus</i>	[1]	Rinoceronte-branco	Hematoxilina e iodeto de clorazina, MEV	África do Sul
	[2]*	Rinoceronte-branco	--	África do Sul
<i>Monoposthium vulgaris</i>	[1]	Rinoceronte-branco	Hematoxilina e iodeto de clorazina, MEV	África do Sul
	[2]*	Rinoceronte-branco	--	África do Sul
<i>Phalodinium digitalis</i>	[1]	Rinoceronte-branco	Hematoxilina e iodeto de clorazina, MEV	África do Sul
		Rinoceronte-branco	--	África do Sul
<i>Prototapirella clypeata</i>	[5]	Rinoceronte-negro	Desenho	África
<i>Prototapirella cristata</i>	[5]	Rinoceronte-negro	Desenho	África
<i>Prototapirella elephantis</i>	[5]	Elefante africano	Desenho	África
	[15]	Elefante africano	Desenho	África do Sul
<i>Prototapirella fosseyi</i>	[25]	Gorila	Carbonato de prata	Ruanda
<i>Prototapirella gorillae</i>	[26]	Gorila	MFS e MEV	Gabão
	[25]	Gorila	Carbonato de prata	Ruanda
<i>Prototapirella intestinalis</i>	[19]	Anta	--	Brasil
	[2]*	Rinoceronte-branco	--	África do Sul
	[15]	Elefante africano	Desenho	África do Sul
<i>Prototapirella rwanda</i>	[25]	Gorila	Carbonato de prata	Ruanda
<i>Rhabdothoracella macrostegon</i>	[27]	Elefante asiático	--	--
<i>Toxodinium vorax</i>	[17]	Capivara	Desenho	Brasil
<i>Tricaudalia brumpti</i>	[5]	Rinoceronte-negro	Desenho	África
<i>Trifascicularia cycloposthium</i>	[21]	Cavalo	Desenho	Rússia
	[20]	Cavalo	--	--
	[7]	Cavalo	Hematoxilina e verde metila	Estados Unidos
	[22]	Cavalo	<i>In vivo</i>	Rússia
	[13]*	Rinoceronte-negro	--	Quênia
<i>Triplumaria acuticaudata</i>	[28]	Elefante africano	MFS	Moscov Zoo, Rússia
<i>Triplumaria alluvia</i>	[29]	Rinoceronte-branco	Carbonato de prata	África do Sul
<i>Triplumaria antis</i>	[28]	Elefante asiático	MFS e MEV	Moscov Zoo, Rússia
	[30]	Elefante asiático	Carbonato de prata	
<i>Triplumaria asiatica</i>	[28]	Elefante asiático	MFS	Tierpark Zoo, Alemanha
<i>Triplumaria corrugata</i>	[2]	Rinoceronte-branco	MEV	África do Sul
<i>Triplumaria doliiformis</i>	[28]	Elefante asiático	MFS	Moscov Zoo, Rússia
	[28]	Elefante asiático	MFS	Tierpark Zoo, Alemanha
<i>Triplumaria dvoinoisi</i> +	[30]	Elefante asiático	Carbonato de prata	Oji Zoo, Japão
	[4]	Elefante asiático	Carbonato de prata	Tokushima Zoo, Japão
<i>Triplumaria fulgora</i> +	[30]	Elefante asiático	Carbonato de prata	Oji Zoo, Japão
	[4]	Elefante asiático	Carbonato de prata	Tokushima Zoo, Japão
<i>Triplumaria grypoclonis</i>	[29]	Rinoceronte-branco	Carbonato de prata	África do Sul
<i>Triplumaria hamertonii</i>	[31]	Rinoceronte-indiano	Desenho	Zoo de Londres, Inglaterra
	[1]*	Rinoceronte-branco	--	África do Sul
	[2]*	Rinoceronte-negro	--	África do Sul
	[15]	Elefante africano	Desenho	África do Sul
<i>Triplumaria harpagonis</i> +	[30]	Elefante asiático	Carbonato de prata	Oji Zoo, Japão
	[4]	Elefante asiático	Carbonato de prata	Tokushima Zoo, Japão

<i>Triplumaria heterofasciculata</i>	[28]	Elefante asiático Elefante asiático	MFS e MEV	Tierpark Zoo, Alemanha Moscou Zoo, Rússia
<i>Triplumaria irregularis</i>	[28]	Elefante asiático Elefante asiático	MFS e MEV	Tierpark Zoo, Alemanha Kiev Zoo, Ucrânia
<i>Triplumaria izmirae</i>	[32]	Elefante asiático	MFS e Carbonato de prata	Parque Nacional Sasali, Turquia
<i>Triplumaria longinucleata</i>	[28]	Elefante asiático Elefante asiático	MFS	Tierpark Zoo, Alemanha Moscou Zoo, Rússia
<i>Triplumaria nucleocaudata</i>	[28]	Elefante africano	MFS	Moscou Zoo, Rússia
<i>Triplumaria ovina</i>	[28]	Elefante asiático	MFS e MEV	Tierpark Zoo, Alemanha
<i>Triplumaria poljanskii</i>	[28]	Elefante asiático Elefante asiático	MFS e MEV	Tierpark Zoo, Alemanha Moscou Zoo, Rússia
<i>Triplumaria selenica</i> +	[27]	Elefante africano	--	--
	[15]	Elefante asiático	Desenho	Africa do Sul
	[2]*	Rinoceronte-branco	--	Africa do Sul
	[33]	Elefante asiático	Carbonato de prata	Oji Zoo, Japão
<i>Triplumaria solea</i> +	[14]*	Gorila	--	Camarões
	[30]	Elefante asiático	Carbonato de prata	Oji Zoo, Japão Tokushima zoo, Japão
<i>Triplumaria sukuna</i> +	[4]	Elefante asiático	Carbonato de prata	Oji Zoo, Japão
	[30]	Elefante asiático	Carbonato de prata	Tokushima Zoo, Japão
<i>Triplumaria suwako</i>	[30]	Elefante asiático	Carbonato de prata	Oji Zoo, Japão
<i>Triplumaria zuze</i>	[30]	Elefante asiático	Carbonato de prata	Oji Zoo, Japão

(*) Trabalhos que registraram apenas a ocorrência da espécie de ciliado ciclopostídeo no hospedeiro referido, não fornecendo descrições morfológicas ou imagens. (+) Espécies que possuem sequências do 18s rDNA. [1] Van Hoven, Gilchrist e Hamilton-Attwell, 1987; [2] Van Hoven, Gilchrist & Stenson, 1998; [3] Carpano, 1941; [4] Ito et al., 2014; [5] Buisson, 1923; [6] Strelkow, 1928; [7] Hsiung, 1930; [8] Olmos & Ochoterena, 1968; [9] Booyse & Dehority, 2017; [10] Fiorentini, 1890; [11] Göçmen, Gürelli & Dehority, 2012; [12] Imai & Yamazaki, 1988; [13] Obanda et al., 2008; [14] Ibrahim Hamad et al., 2014; [15] Anette & van Hoven, 1980; [16] Ito & Imai, 2000; [17] Cunha & Muniz, 1927; [18] Hollande & Batisse, 1959; [19] Cunha, 1915; [20] Gassovsky, 1919; [21] Strelkow, 1939; [22] Strüder-Kypke, Kornilova & Lynn, 2007; [23] Cameron, O'Donoghue & Adlard. 2000; [24] Thurston e Noirot-Timothe, 1973; [25] Ito et al., 2016; [26] Imai e Ikeda, 1991; [27] Latteur & Bousez, 1970; [28] Timoshenko & Imai, 1995; [29] Ito et al., 2008; [30] Ito et al., 2011; [31] Hoare, 1937; [32] Gürelli & Ito, 2014; [33] Ito et al., 2010; [34] Imai, Ozeki & Fujita, 2015; [35] Ito, Miyazaki & Imai, 2002.

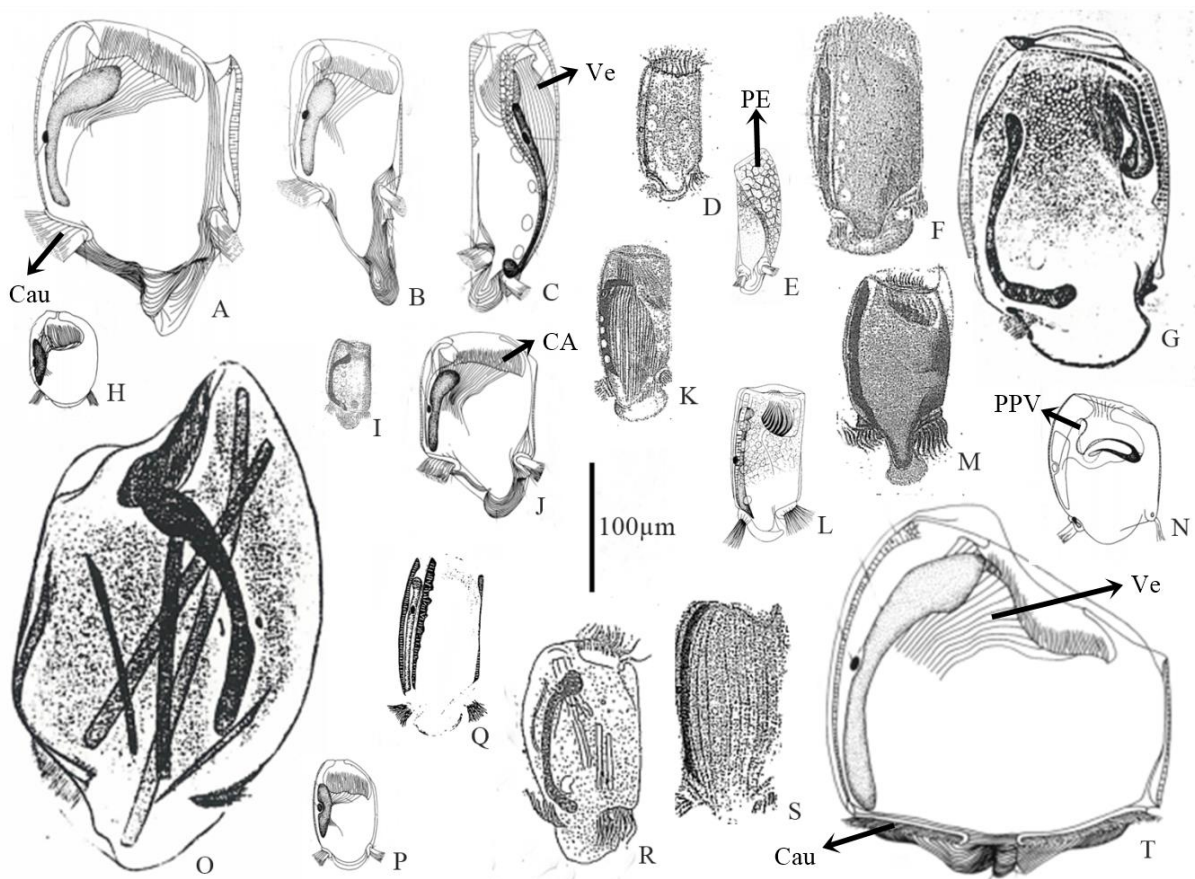


Figura 1. Espécies pertencentes ao gênero *Cycloposthium*, em representações feitas em descrições e redescrições realizadas por outros autores. **A.** *C. caudatum* (Ito & Imai, 2000); **B.** *C. elongatum* (Ito & Imai, 2000); **C.** *C. hydrochoeri* (Ito & Imai, 2000); **D.** *C. affinae* (Hsiung, 1930); **E.** *C. incurvum* (Ito & Imai, 2000); **F.** *C. edentatum* (Strelkow, 1939); **G.** *C. magnum* (Cunha & Muniz, 1927); **H.** *C. lenticularis* (Ito & Imai, 2000); **I.** *C. plicatocaudatum* (Strelkow, 1939); **J.** *C. compressum* (Ito & Imai, 2000); **K.** *C. piscicauda* (Strelkow, 1939); **L.** *C. bipalmatum* (Ito, Miyazaki & Imai, 2002); **M.** *C. dentiferum* (Strelkow, 1939); **N.** *C. bursa* (Ito & Imai, 2000); **O.** *C. vorax* (Cunha & Muniz, 1927); **P.** *C. minutum* (Ito & Imai, 2000); **Q.** *C. scutigerum* (Hsiung, 1930); **R.** *C. ishikawai* (Strelkow, 1939); **S.** *C. corrugatum* (Strelkow, 1939); **T.** *C. cristatum* (Ito & Imai, 2000). Legenda: **CA:** ciliatura adoral; **Cau:** caudálias **PE:** placa esquelética; **PPV:** policinécia perivestibular; **Ve:** vestibulo. Barra: 100µm.

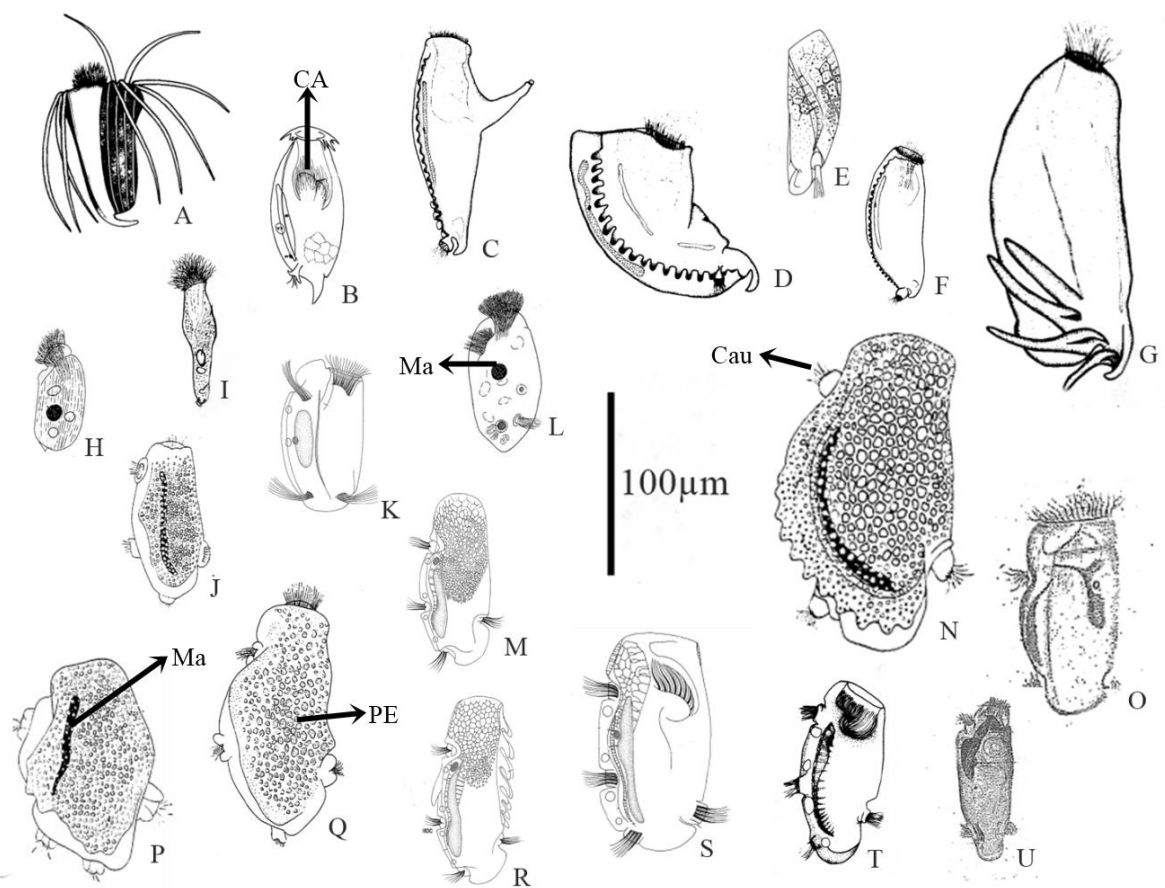


Figura 2. Espécies pertencentes aos gêneros *Arachnodinella*, *Bozasella*, *Lavierella*, *Monoposthium*, *Phalodinium*, *Prototapirella*, *Tricaudalia*, *Trifascicularia* e *Tripalmaria* em representações feitas em descrições e redescritções realizadas por outros autores. **A.** *Arachnodinella noveni* (Van Hoven et al., 1987); **B.** *Monoposthium acanthum* (Thurston & Noirot-Timothe, 1973); **C.** *Monoposthium bracchium* (Van Hoven et al., 1987); **D.** *Monoposthium latus* (Van Hoven et al., 1987); **E.** *Monoposthium cynodontum* (Ito & Imai, 2000); **F.** *Monoposthium vulgare* (Van Hoven et al., 1987); **G.** *Phalodinium digitalis* (Van Hoven et al., 1987); **H.** *Lavierella africana* (Buisson, 1923); **I.** *Lavierella klipdrifi* (Van Hoven et al., 1987); **J.** *Prototapirella clypeata* (Buisson, 1923); **K.** *Bozasella gracilis* (Ito et al., 2014); **L.** *Bozasella rhinocerotis* (Buisson, 1923); **M.** *Prototapirella fosseyi* (Ito et al., 2016); **N.** *Tricaudalia brumpti* (Buisson, 1923); **O.** *Tripalmaria dogieli* (Hsiung, 1930); **P.** *Prototapirella cristata* (Buisson, 1923); **Q.** *Prototapirella elephantis* (Buisson, 1923); **R.** *Prototapirella rwanda* (Ito et al., 2016); **S.** *Prototapirella gorillae* (Ito et al., 2016); **T.** *Prototapirella intestinalis* (Anette & Van Hoven, 1980); **U.** *Trifascicularia cycloposthium*

(Strelkow, 1939). **CA**: ciliatura adoral; **Cau**: caudália; **Ma**: macronúcleo; **PE**: placa esquelética. Barra: 100µm.

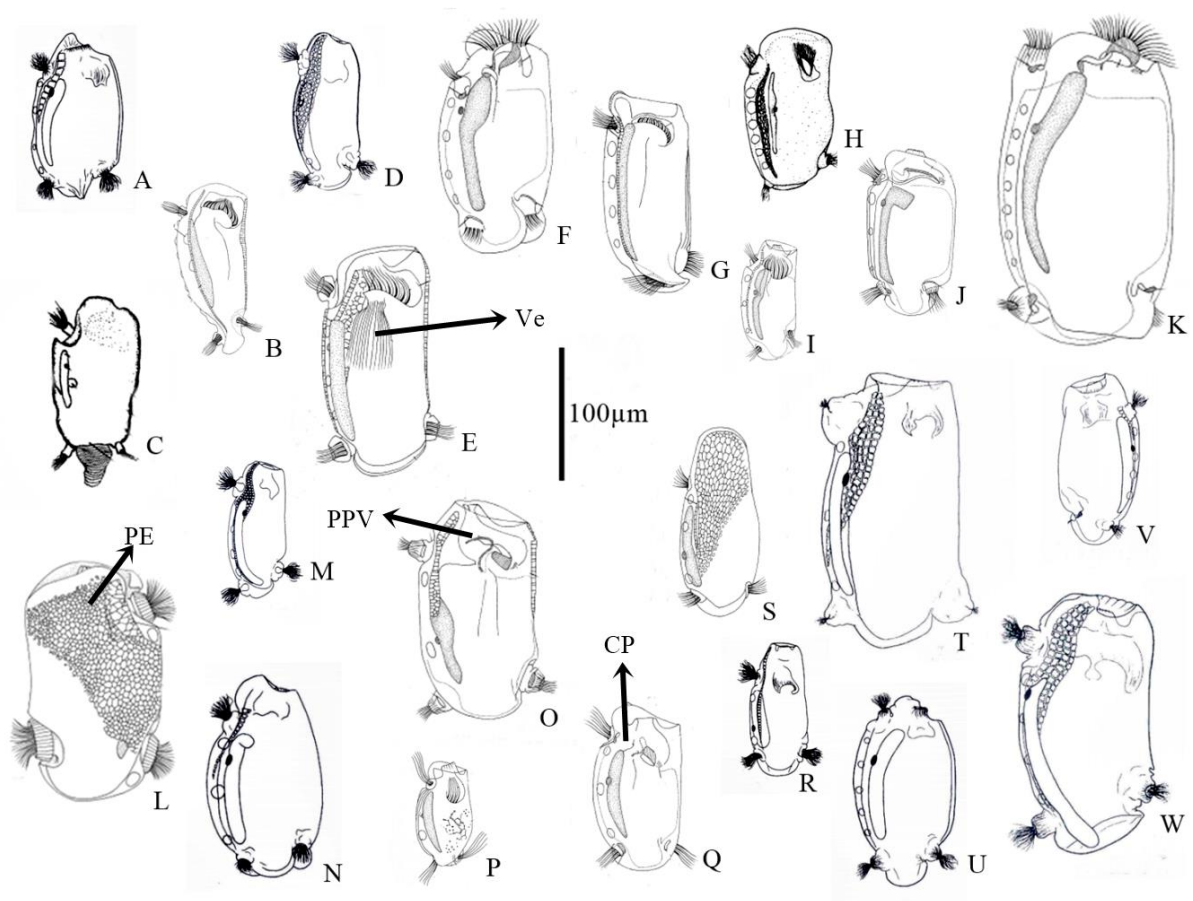


Figura 3. Espécies pertencentes ao gênero *Triplumaria* em representações feitas em descrições e redescritções realizadas por outros autores. **A.** *T. acuticaudata* (Timoshenko & Imai, 1995); **B.** *T. alluvia* (Ito et al., 2008); **C.** *T. corrugata* (Van Hovel et al., 1998); **D.** *T. asiatica* (Timoshenko & Imai, 1995); **E.** *T. selenica* (Ito et al., 2010); **F.** *T. fulgora* (Ito et al., 2011); **G.** *T. grypoclonis* (Ito et al., 2008); **H.** *T. hamertonii* (Anette & Van Hoven, 1980); **I.** *T. antis* (Ito et al., 2011); **J.** *T. harpagonis* (Ito et al., 2011); **K.** *T. dvoinoisii* (Ito et al., 2011); **L.** *T. izmirae* (Gürelli & Ito, 2014); **M.** *T. longinucleata* (Timoshenko & Imai, 1995); **N.** *T. doliiformis* (Timoshenko & Imai, 1995); **O.** *T. suwako* (Ito et al., 2011); **P.** *T. sukuna* (Ito et al., 2011); **Q.** *T. solea* (Ito et al., 2011); **R.** *T. poljanskii* (Timoshenko & Imai, 1995); **S.** *T. zuze* (Ito et al., 2011); **T.** *T. heterofasciculata* (Timoshenko & Imai, 1995); **U.** *T. ovina* (Timoshenko & Imai, 1995); **V.** *T. irregularis* (Timoshenko & Imai, 1995); **W.** *T. nucleocaudata* (Timoshenko & Imai, 1995). **CP**: cinécias paralabiaias; **PE**: placa esquelética; **PPV**: policinécia perivestibular; **Ve**: vestíbulo. Barra: 100µm.

REFERÊNCIAS

AESCHT, E. **Catalogue of the generic names of ciliates (Protozoa, Ciliophora)**. Denisia, 350 p. 2001.

ANETTE, K.E. & VAN HOVEN, W. Intestinal Protozoa of the African Elephant *Loxodonta africana* (Blumenbach), South African. **Journal of Zoology**, v. 15, p. 83-90, 1980.

BOOYSE, D.G. & DEHORITY, B.A. Host-Parasite list updating of Ciliates and fermentation in the digestive tract of wild miscellaneous herbivores in South Africa (RSA). **Zootaxa**, v. 4258, p. 586-600, 2017.

BUISSON, J. Sur quelques Infusoires nouveaux ou peu connus parasites des Mammiferes. **Annales De Parasitologie Humaine Et Comparee**, v. 1, p. 209-246. 1923.

CAMERON, S., O'DONOGHUE, P. & ADLARD, R. First record of *Cycloposthium edentatum* Strelkow, 1928 from the black-striped wallaby, *Macropus dorsalis*. **Parasitology Research**, v. 86, p. 158-162, 2000.

CAMERON, S.L., WRIGHT, A.G. & O'DONOGHUE, P.J. An Expanded Phylogeny of the Entodiniomorphida (Ciliophora: Litostomatea). **Acta Protozoologica**, v. 42, p. 1-6, 2003.

CARPANO, M. Sopra um nuovo infusorio dell'apparato digerente degli equini *Bertolinella intestinalis* n. g., n. sp. *Rivista di parassitologia*, v. 5, p. 45-52, 1941.

CEDROLA, F., MARTINELE, I., DIAS, R.J.P., FREGULIA, P. & D'AGOSTO, M. Rumen ciliates in Brazilian sheep (*Ovis aries*), with new records and redescription of *Entodinium contractum* (Entodiniomorphida: Ophryoscolecidae). **Zootaxa**, v. 4088, p. 292-300, 2016.

CORLISS J.O. A salute to fifty-four great microscopists of the past: a pictorial footnote to the history of protozoology. Part II. **Transactions of the American Microscopical Society**, v. 98, p. 26-58, 1979.

CUNHA, A.M. Sobre os ciliados intestinaes dos mamiferos. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 7, p. 139-145, 1915.

CUNHA, A.M. Sobre os ciliados intestinaes dos mammiferos. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 11, p. 5-9, 1919.

CUNHA A.M. Sobre um novo genero de ciliado parasito da capivara *Toxodinium* n. gen. **Livro jubilar do professor Lauro Travassos**, Rio de Janeiro, p. 139-140, 1938

CUNHA, A.M. & MUNIZ, J. Sur quelques cilies parasites des mammiferes du Bresil. **Comptes rendus des séances de la Société de biologie et de ses filiales**, v. 96, p. 492-493, 1927a.

CUNHA, A. M. & MUNIZ, J. Trois nouvelles especes du *Cycloposthium*. **Comptes rendus des séances de la Société de biologie et de ses filiales**, v. 96, p. 494-496, 1927b.

DEHORITY B.A. Rumen ophryoscolecoid protozoa in the hindgut of the capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*). **The Journal of Protozoology**, v. 34, p. 143-145, 1987.

DEHORITY, B.A. A new family of entodiniomorph protozoa from the marsupial forestomach, with descriptions of a new genus and five new species. **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 43, p. 285-295, 1996.

EGAN, C.E., SNELLING, T. J. & MCEWAN, N.R. The Onset of Ciliate Populations in Newborn Foals. **Acta Protozoologica**, v. 49, p. 145-147, 2010.

FIORENTINI, A. Intorno ai protisti dell'intestino degli equini. **Bollettino Scientifico**, **Bollettino Scientifico**, v. 12, p. 7-17, 1890.

GASSOVSKY, G. Notes et communications. On the microfauna of the intestine of the horse. **Travaux de la Société des Naturalistes de Petrograd**, v. 49, p. 20-37, 1919.

GÜRELLI, G. & ITO, A. Intestinal ciliated protozoa of the Asian elephant *Elephas maximus* Linnaeus, 1758 with the description of *Triplumaria izmirae* n. sp. **European Journal of Protistology**, v. 50, p. 25-32, 2014.

GRAIN J. Classe des Litostomatea SMALL et LYNN, 1981. **Traite de Zoologie**, v. 2/2, p. 267-310, 1994.

GRUBY, D.; DELAFOND, O. Recherches sur des animalcules se développant en grand nombre dans l'estomac et dans l'intestins, pendant la digestion des animaux herbivores e carnivores. **Compte rendus hebdomadaires des séances de l'Academie des sciences**, v. 17, p. 1304-1308, 1843.

HOARE, C.A. A new cycloposthiid ciliate (*Triplumaris hamertoni* gen. n., sp. n.), parasitic in the Indian rinocheros. **Parasitology**, 29:559-569, 1937.

HOLLANDE, A. & BATISSE, A. Contribution à l'étude des infusoires parasites du coecum de l'hydrocheire (*Hydrocheirus capybara* L.). 1. La famille des Cycloposthiidae. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 57, p. 1-16, 1959.

HSIUNG, T.S. A monograph on the protozoa of the large intestine of the horse. Iowa State College journal of science, v. 4, p. 359-423, 1930.

IBRAHIM, H., MAMADOU, B.K., MARTINE, P., ERIC, D., DIDIER, R. & FADI, B. Pathogenic Eukaryotes in Gut Microbiota of Western Lowland Gorillas as Revealed by Molecular Survey. **Scientific Reports**, v. 6417, p. 4, 2014.

IKE, K., IMAI, S. & ISHII, T. Establishment of intestinal ciliates in new-born horses. **The Japanese Journal of Veterinary Science**, v. 47, p. 39-43, 1985.

IMAI S, OZEKI K, FUJITA J. Scanning electron microscopy of ciliary zones of the ciliate protozoa in the large intestine of the horse. **Journal of Parasitology**, v. 3, p. 434-40, 1979.

IMAI, S. & YAMAZAKI, Y. Scanning Electron Microscopy of the Adoral Ciliary Zone of *Cycloposthium* Bundle (Ciliophora, Entodiniomorphida). **The Journal of Protozoology**, v. 35, p. 578-583, 1988.

IMAI, S. & IKEDA, S. Entodiniomorphid Ciliates from the Wild Lowland Gorilla with the Description of a New Genus and three New Species. **European Journal of Protistology**, v. 26, p. 270-278, 1991.

IRBIS, C., GARRIGA, R., KABASAWA, A., USHIDA, K. Phylogenetic analysis of *Troglodytella abrassarti* isolated from Chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in the wild and in captivity. **The Journal of General and Applied Microbiology**, v. 6, 409-13, 2008.

ITO, A., ECKARDT, W., STOINSKI, T.S., GILLESPIE, T.R. & TOKIWA, T. *Prototapirella* ciliates from wild habituated Virunga mountain gorillas (*Gorilla beringei beringei*) in Rwanda with the descriptions of two new species. **European Journal of Protistology**, v. 54, p. 47-58, 2016.

ITO, A., HONMA, H., GURELLI, G., GOÇMEN, B., MISHIMA, T., NAKAI, Y. & SOICHI IMAI. Redescription of *Triplumaria selenica* (Ciliophora, Entodiniomorphida) and its phylogenetic position based on the infraciliary bands and 18SSU rRNA gene sequence. **European Journal of Protistology**, v. 46, p. 180-188, 2010.

ITO, A. & IMAI, S. Ciliates from the cecum of Capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) in Bolivia 2. The family Cycloposthiidae. **European Journal of Protistology**, v. 36, p. 169-200, 2000.

ITO, A., ISHIHARA, M. & IMAI, S. *Bozasella gracilis* n. sp. (Ciliophora, Entodiniomorpha) from Asian elephant and phylogenetic analysis of entodiniomorphids and vestibuliferids. **European Journal of Protistology**, v. 50, p. 134-152, 2014.

ITO, A., MISHIMA, T., NATAAMI, K., IKE, K. & SOICHI IMAI. Infraciliature of eight *Triplumaria* species (Ciliophora, Entodiniomorpha) from Asian elephants with the description of six new species. **European Journal of Protistology**, v. 47, p. 256-273, 2011.

ITO, A., VAN HOVEN, W., MIYAZAKI, Y. & IMAI, S. New entodiniomorphid ciliates from the intestine of the wild African white rhinoceros belong to a new family, the Gilchristidae. **European Journal of Protistology**, v. 42, p. 297-307, 2006.

ITO, A., VAN HOVEN, W., MIYAZAKI, Y. & IMAI, S. Two new entodiniomorphid *Triplumaria* ciliates from the intestine of the wild African white rhinoceros. **European Journal of Protistology**, v. 44, p. 149-158, 2008.

KITTELMANN, S., DEVENTE, S.R., KIRK, M.R., SEEDORF, H., DEHORITY, B.A. & JANSSEN, P.H. Phylogeny of intestinal ciliates, including *Charonina ventriculi*, and comparison of microscopy and 18S rRNA gene pyrosequencing for rumen ciliate community structure analysis. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 81, p. 2433-2444, 2015.

LATTEUR, B. & BOUSEZ, M. P. *Rhabdothorax macrostegon* n. gen., n. sp., cilié Cycloposthiidae du colon de l'éléphant d'Asie. **Annales de la Société royale zoologique de Belgique**, v. 99, p. 193-213, 1970.

LYNN, D.H. **The ciliated protozoa. Characterization. classification. and guide to the literature.** Dordrecht: Springer. 2008.

MOON-VAN DER STAAY, S.Y., VAN DER STAAY, G.W., MICHALOWSKI, T., JOUANY, J.P., PRISTAS, P., JAVORSKÝ, P., KIŠIDAYOVÁ, S., VARADYOVA, Z., MCEWAN, N.R., NEWBOLD, C.J., VAN ALEN, T., DE GRAAF, R., SCHMID, M.,

HUYNEN, M.A. & HACKSTEIN, J.H. The symbiotic intestinal ciliates and the evolution of their hosts. **European Journal of Protistology**, v. 50, p. 166-173, 2014

GRUBY, D. & DELAFOND, O. Recherches sur des animalcules se développant en grand nombre dans l'estomac et dans l'intestins, pendant la digestion des animaux herbivores e carnivores. *Compte rendus hebdomadaires des séances de l'Academie des sciences*, v. 17, p. 1304-1308, 1843.

OLIVEIRA, J.S.; ZANINE, A.M. & SANTOS, E.M. Microbial diversity in the ecossistema ruminal. **Revista Científica Eletrônica de Medicina Veterinária**, v. 3, p. 1695-7504, 2007.

OLMOS, S.E.R. & OCHOTERENA, E.L. Protozoarios Ciliados de Mexico XV. Contribucion al conocimiento de algunas especies entozoicas de *Asinus asinus* (Linnaeus). **Revista De La Sociedad Mexicana De Historia Natural**, v. 29, p. 191-208, 1968.

POCHE, F. Das System der Protozoa. **Archiv Protistenk**, v. 30, p. 125-321, 1913.

STRELKOW, A. Nouvelles especes du genre *Cycloposthitim* habitant l'intestin du cheval. **Annales De Parasitologie Humaine Et Comparee**, v. 6, p.164-178, 1928.

STRELKOW, A. Parasitical infusoria from the intestine of Ungulata belonging to the family Equidae. **Uchen. Zap. Leningrad Pedagogical Institute Gert**, v. 17, p. 1-262, 1939.

STRÜDER-KYPKE, M.C., KORNILOVA, O.A. & LYNN, D.H. Phylogeny of trichostome ciliates (Ciliophora, Litostomatea) endosymbiotic in the Yakut horse (*Equus caballus*). **European Journal of Protistology**, v. 43, p. 319-328, 2007.

THURSTON, J.P. & NOIROT-TIMOTHÉE, C. Entodiniomorph ciliates from the stomach of *Hippopotamus amphibius*, with descriptions of two new genera and three new species. **The Journal of Protozoology**, v. 20, p. 562-565, 1973.

TIMOSHENKO, O. & IMAI, S. Eleven new species of the genus *Triplumaria* (Entodiniomorphida) from Asian elephant, *Elephas maximus* and African elephant, *Loxodonta africana*. **The Journal of Protozoology**, v. 5, p. 157-175, 1995.

VAN HOVEN, W., GILCHRIST, E.M.C. & HAMILTON-ATTWELL, V.L. Intestinal ciliated protozoa of African rhinoceros: two new genera and five new species from the white rhino (*Ceratotherium simum* Burchell, 1817). **The Journal of Protozoology**, v. 34, p. 338-342, 1987.

VAN HOVEN, W., GILCHRIST, F.M.C. & STENSON, M.O. Six new ciliated protozoan species of Trichostomatida, Entodiniomorphida and Suctorida from the intestine of wild African rhinoceroses. **Acta Protozoologica**, v. 37, p. 113-124, 1998.

WOLSKA, M. *Tetratoxum unifasciculatum* (Fiorent.) (Ciliata, Entodiniomorphida) I. Somatic and adoral infraciliature. **Acta Protozoologica**, v. 19, p. 15–20, 1980

WOLSKA, M. A study of the genus *Spirodinium* Fiorentini. Ciliata, Entodiniomorphida. **Acta Protozoologica**, v. 24, p. 1–11, 1985

SEÇÃO 2

DADOS MOLECULARES APONTAM NECESSIDADE DE REFORMULAÇÃO NA SISTEMÁTICA DA FAMÍLIA CYCLOPOSTHIIDAE POCHE, 1913 (CILIOPHORA, TRICHOSTOMATIA, ENTODINIOMORPHIDA)

RESUMO

A família Cycloposthiidae apresenta grande diversidade morfológica e não há informações sobre características sinapomórficas que possam ser utilizadas como diagnósticas para este táxon. Este estudo objetivou inferir a filogenia da família Cycloposthiidae discutindo incongruências taxonômicas, com a inserção de dez novas sequências de 18S rDNA a partir de ciclopostídeos coletados em capivaras. Dados moleculares demonstraram que a família Cycloposthiidae é parafilética, agrupando-se em pelo menos três grupos, junto com representantes de outras famílias. É possível que características ultraestruturais reflitam tal divergência evolutiva, no entanto há necessidade de mais informações neste âmbito sobre os ciliados pertencentes à subordem Entodiniomorpha.

Palavras-chave: Ciliados; filogenia 18S-rDNA; Litostomatea; Trichostomatia.

INTRODUÇÃO

Diversos táxons de mamíferos herbívoros hospedam protistas ciliados em seu trato gastrointestinal, e estes contribuem de forma significativa no metabolismo digestivo desses hospedeiros (DEHORITY, 1986). Os ciliados simbioses de mamíferos constituem um agrupamento monofilético, a subclasse Trichostomatia, constituída por três ordens: Entodiniormophida, Macropodiniida e Vestibuliferida. A ordem Entodiniomorpha é a mais representativa, sendo encontrada em associação com uma vasta gama de espécies de mamíferos, sendo atualmente subdividida em 10 famílias, dentre as quais, a família Cycloposthiidae (LYNN, 2008). A família Cycloposthiidae Poche, 1913, possui baixa

especificidade de hospedeiros, e inclui 69 espécies distribuídas em 17 gêneros, classificados conforme o número de caudálias e morfologia corporal e macronuclear (Ver **Seção 1**).

Dentre os gêneros de ciliados ciclopostídeos, o gênero *Cycloposthium* é o mais diverso e inclui 21 espécies, das 69 descritas na família. Devido à grande representatividade, diversos estudos foram conduzidos com ciliados deste gênero, dentre os quais, aqueles que propõem que a divergência evolutiva deste gênero reflete-se na morfologia corporal, macronuclear e morfologia da infraciliatura, e propõe-se ainda que as espécies simbiotes de capivaras e equinos apresentam diferenças morfológicas inerentes aos hospedeiros, o que possibilita que sejam separadas em subgêneros (BATISSE, 1959; ITO & IMAI, 2000; STRELKOW, 1939)

Os estudos filogenéticos moleculares que recuperam a filogenia da subclasse Trichostomatia (CAMERON et al. 2003; IRBIS et al. 2008; ITO et al. 2010, 2014; KITTELMANN et al. 2015; MOON-VAN DER STAAY et al. 2014; STRUDER-KYPKE et al. 2007) tem apontado que representantes da família Cycloposthiidae não constituem agrupamento monofilético. Entretanto, até o presente momento, as relações filogenéticas internas nesta família não foram analisadas de forma acurada.

Assim, o presente estudo visa recuperar as relações evolutivas de representantes da família Cycloposthiidae por meio de inferência filogenética utilizando o marcador molecular 18S rDNA, discute o caráter merofilético deste taxon, bem como sua filogenia interna, reanalizando dados morfológicos sobre a infraciliatura e ultraestrutura destes ciliados.

MATERIAL E MÉTODOS

Obtenção das amostras

As amostras foram obtidas a partir de uma capivara (*Hydrochoerus hydrochaeris* L.) eutanasiada no Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) – Centro de Triagem de Animais Silvestres (CETAS), em Juiz de Fora, Minas Gerais, Brasil. Após eutanásia do animal, a carcaça foi cedida para a realização do presente estudo e as amostras foram obtidas manualmente da massa cecal, consistindo de 20 cm³ de conteúdo cecal, que foi fixado em formalina 18,5% para análise morfológica (DEHORITY, 1984) e em etanol 100% para análises moleculares (CEDROLA et al. 2015).

Identificação das espécies

A identificação das espécies foi baseada em descrições e redescrições anteriores (ITO & IMAI, 2000), visto o maior número de detalhes nas redescrições de algumas espécies quando comparadas à descrição original.

A morfometria foi realizada com base em indivíduos corados pela solução de Lugol (D'AGOSTO & CARNEIRO, 1999; CEDROLA et al. 2015) em microscópio Olympus BX51 e software Image-Pro Plus 6.0, utilizando os parâmetros morfológicos propostos por ITO & IMAI (2000); e a impregnação das bandas infraciliares foi obtida por meio da técnica de impregnação pelo carbonato de prata (ROSSI et al. 2016).

Extração de DNA, PCR e seqüenciamento de DNA

As extrações totais de DNA foram realizadas a partir de dez protozoários ciliados de cada espécie, fixados em etanol, utilizando o kit DNeasy Blood and Tissue (Qiagen Biotechnology Brazil Ltd., São Paulo, SP, Brasil) e seguindo as orientações do fabricante para extrações de tecidos animais. O 18S rDNA dos ciliados foi amplificado, utilizando Nested PCR, onde o conjunto de iniciadores universais eukA e eukB (MEDLIN et al. 1988) foi utilizado na primeira etapa da reação de PCR e um conjunto de iniciadores específicos para a subclasse Trichostomatia 87F (5' - GCA TGT CTA AGT ATA AAT AAC TAC - 3') e 1412R (5' - CGG ATC ACC CGG TAT CGG TAG - 3') propostos por CEDROLA et al. (2017), foi usado na segunda etapa da reação. As condições de amplificação utilizadas em ambas as reações foram: 1 ciclo a 94 °C por 2 min; 35 ciclos a 94 °C por 30 seg, 50 °C por 30 seg, 72 °C por 2 min; e 1 ciclo a 72 °C durante 7 min. Os produtos da PCR foram purificados utilizando o QIAquick PCR Kit de purificação (Qiagen Biotechnology Brazil Ltd., São Paulo, SP, Brasil) e seqüenciados, utilizando os iniciadores 87F e 1412R (CEDROLA et al. 2017) e o conjunto de iniciadores específicos para ciliados 87F, 786F, 1412R, 1052R e 536R (CEDROLA et al. 2016; MODEO et al. 2006).

Análises filogenéticas e testes de topologia

A matriz de caracteres moleculares utilizada nas análises filogenéticas foi gerado a partir das dez novas seqüências obtidas neste estudo (*Cycloposthium bursa* Ito & Imai, 2000; *Cycloposthium caudatum* Cunha & Muniz, 1927; *Cycloposthium compressum* Cunha, 1915; *Cycloposthium cristatum* Cunha & Muniz 1927; *Cycloposthium elongatum* Hollande &

Batiste 1959; *Cycloposthium hydrochoeri* Cunha, 1915; *Cycloposthium incurvum* Cunha 1915; *Cycloposthium lenticularis* Hollande & Batiste, 1959; *Cycloposthium minutum* Cunha & Muniz 1927 e *Monoposthium cynodontum* Ito & Imai, 2000) (Tabela 2, Figura 3) juntamente com as sequências de outros ciliados pertencentes à subclasse Trichostomatia (n= 31) previamente caracterizados e com sequências depositadas no *GenBank* (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>), obtidas em dezembro de 2017. O alinhamento foi realizado utilizando o software Sina (www.arb-silva.de), e após inspeção manual, regiões de alinhamento ambíguo e sequências de iniciadores foram removidas do alinhamento que foi posteriormente editado, produzindo um conjunto de sequências de igual tamanho (aproximadamente 1500pb) para todas as espécies presentes no *dataset*. Posteriormente, o conjunto de dados foi analisado no programa JModel-Test 2.1.4 (DARRIBA et al. 2012; GUINDON & GASCUEL, 2003) para seleção do melhor modelo evolutivo para estas sequências. A análise de Máxima Verossimilhança (ML) foi realizada utilizando o algoritmo phyML implantado no software Seaview v. 3.1, aplicando um modelo de substituição de nucleotídeos GTR + G + I. A confiabilidade dos ramos internos foi avaliada utilizando o método de *bootstrap* não paramétrico com 1.000 repetições. Foram realizadas análises de Inferência Bayesiana (BI), utilizando o Mr. Bayes v. 3.2 (Ronquist et al. 2012), e o modelo evolutivo foi o GTR + G + I. Foram realizadas duas simulações simultâneas e independentes utilizando o método de Monte Carlo via Cadeia de Markov, utilizando três cadeias aquecidas e uma cadeia fria (N cadeias = 4) ao longo de 1,000,000 gerações com uma frequência de amostragem a cada 500 gerações ou até que o desvio padrão médio das frequências de divisão fosse inferior a 0,01, indicando a convergência das duas corridas independentes. Foi utilizado um *burn in* de 25% e as árvores restantes foram utilizadas para calcular as probabilidades posteriores, utilizando um consenso de maioria.

Os testes de topologia, AU (*approximately unbiased*), SH (Shimodaira–Hasegawa) e KH (Kishino–Hasegawa), foram realizados de modo a testar a monofilia da família Cycloposthiidae. Todas as análises de comparação de topologia foram realizadas no software CONSEL (SHIMODAIRA & HASEGAWA, 2002) com base na árvore obtida por Máxima Verossimilhança.

RESULTADOS

A família Cycloposthiidae possuía 11 sequências do 18S rDNA depositadas no *GenBank* até o momento, e este estudo acrescentou 10 novas sequências ao banco de dados (nove espécies do gênero *Cycloposthium* e uma do gênero *Monoposthium*). Desta forma, as sequências de 18S rDNA de ciliados ciclopostídeos depositadas no *GenBank* até o momento, são representativas de cinco gêneros: *Bozasella* Buisson 1923, *Cycloposthium* Bundle 1895, *Monoposthium* Thurston & Noirot-Timothé, 1973, *Tripalmaria* Gassovsky 1919 e *Triplumaria* Hoare 1937.

As árvores filogenéticas obtidas no presente estudo estão apresentadas na Figura 1 e o resultado dos testes de topologia, AU, KH e SH, estão apresentados na Tabela 1. As sequências pertencentes à família Cycloposthiidae dividiram-se em três agrupamentos distintos em ambas as análises, porém, alguns agrupamentos apresentaram baixo valor de suporte.

O primeiro agrupamento, grupo A, é composto pelos ciliados pertencentes ao gênero *Cycloposthium* e *Monoposthium* Thurston & Noirot-Timothée, 1973, que constituíram um agrupamento monofilético com alto valor de suporte (0,99 BI; 97% ML), e grupo-irmão da espécie *Troglodytella abressarti* (Brumpt e Joyeux, 1912) (família Troglodytelliidae Corliss 1979) com alto valor de suporte (1 BI; 90% ML).

O segundo agrupamento, grupo B, é composto pela espécie *Bozasella gracilis* Ito et al. 2014 que agrupou-se com sequências de espécies pertencentes ao gênero *Triplumaria*, formando um agrupamento com alto valor de suporte (1 BI; 96% ML), grupo-irmão da família Ophryoscolecidae, porém com moderado valor de suporte (0,79 BI; 62% ML).

O terceiro agrupamento, grupo C, é composto pela espécie *Tripalmaria dogieli* que se agrupou dentre os representantes da família Spirodiniidae Strelkow, 1939 com elevado valor de suporte (1 BI; 99% ML).

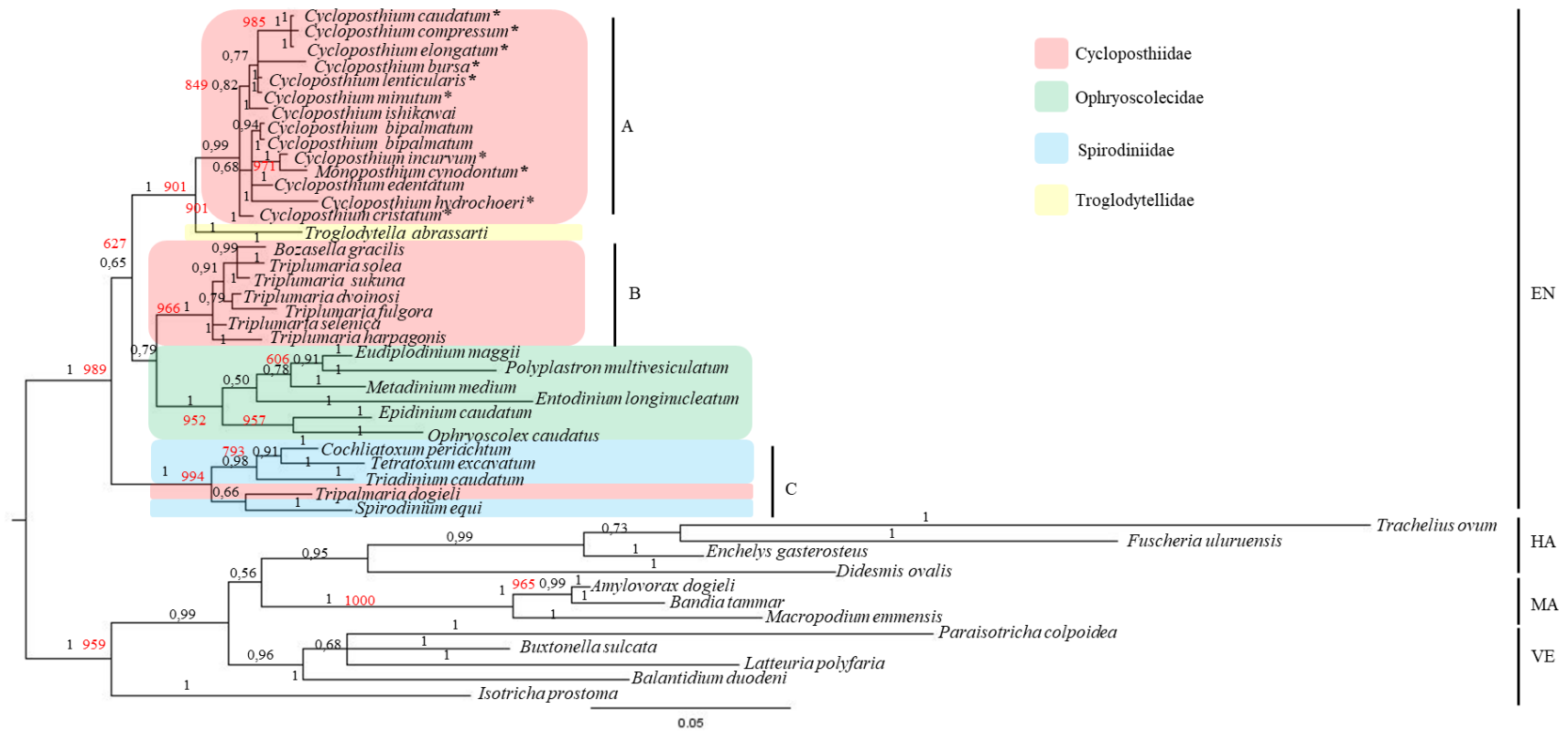


Figura 1. Árvore filogenética obtida através de Inferência Bayesiana (BI) a partir de sequências do 18S rDNA. (*) novas sequências. **EN.** ordem Entodinimorphida; **HA.** Subclasse Haptoria; **VE.** ordem Vestibuliferida; **MA.** ordem Macropodiniida. A barra corresponde a cinco substituições por 100 nucleotídeos. Em preto estão representados os valores da BI e em vermelho apresentam-se os valores da ML.

Tabela 1. Testes de topologia de árvores. Probabilidades de log (l); diferença log-verossimilhança observada (Δl); AU: valor p do teste aproximadamente imparcial calculado a partir do bootstrap multiescala; SH: teste de Shimodaira-Hasegawa; KH: teste de Kishino-Hasegawa.

Cenário topológico	L	Δl	AU	SH	KH
Melhor árvore (ML)	-453.2	1.000	1.000	1.000	1.000
Monofilia de Cycloposthiidae (constrained)	453.2	7×10^{-59}	4×10^{-18}	0	0

DISCUSSÃO

Validade da família Cycloposthiidae

As hipóteses filogenéticas recuperadas em nossas análises, bem como os resultados obtidos com os testes de topologia, apontam a polifiletismo da família Cycloposthiidae, visto que os táxons que a constituem agrupam-se em três agrupamentos distintos: (*Cycloposthium* + *Monoposthium*) + *Troglodytella* (grupo A), *Bozasella* + *Triplumaria* (grupo B) e *Tripalmaria* internamente à Spirodiniidae (grupo C) (Figura 1, Tabela 1).

Topologias semelhantes já haviam sido observadas por diferentes autores utilizando diferentes métodos de inferência filogenética, Inferência Bayesiana, Neighbor Joining, Máxima Verossimilhança e Máxima Parcimônia (CAMERON et al. 2003; IRBIS et al. 2008; ITO et al. 2010, 2014; KITTELMANN et al. 2015; MOON-VAN DER STAAY et al. 2014 e STRUDER-KYPKE et al. 2007).

A atual caracterização da família Cycloposthiidae, segundo LYNN (2008), engloba protistas que apresentam de zero a quatro tufo de ciliatura somática – as caudálias, e devido à grande amplitude desta diagnose, Cycloposthiidae engloba espécies muito distintas morfológicamente, o que suscita aprofundamento na investigação sobre a sistemática do grupo.

A maioria das classificações taxonômicas de ciliados pertencentes à ordem Entodiniomorpha é baseada na morfologia da infraciliatura oral e somática (WOLSKA, 1971; LYNN, 2008, ITO et al. 2002, 2010, 2011, 2014, 2017). Entretanto, as hipóteses filogenéticas reconstruídas no presente estudo não suportam esta ideia, pois a família Cycloposthiidae não pode ser definida utilizando aspectos da infraciliatura oral. Segundo FERNANDEZ-GALIANO (1959), ITO et al. (2002) e LYNN (2008), a presença de infraciliatura oral composta por policinécias adoral + perivestibular seria exclusiva da família Cycloposthiidae, porém, esta mesma característica é encontrada em ciliados pertencentes à família Spirodiniidae (WOLSKA, 1980) e em *Tripalmaria dogieli* (WOLSKA, 1978).

De fato, em nossas análises, praticamente não foram recuperados agrupamentos monofiléticos correspondentes à padrões infraciliares. A exemplo, temos as espécies pertencentes ao gênero *Triplumaria* e a espécie *Bozasella gracilis*, que apresentam diferentes padrões infraciliares (ITO et al. 2010, 2011, 2014) e constituem agrupamento monofilético (Figura 1, grupo B). O contrário ocorre com as espécies pertencentes à família Spirodiniidae e *Tripalmaria dogieli* (grupo C); e *Cycloposthium* spp. e *Monoposthium cynodontum* (grupo A), que atualmente encontram-se em agrupamentos distintos, mas apresentam o mesmo padrão de infraciliatura oral. Portanto, novos dados morfológicos, tais como morfogenéticos e ultraestruturais, e novos dados moleculares serão necessários para melhor compreender a evolução do grupo.

Além da infraciliatura, dados ultraestruturais tem sido utilizados de modo a melhor compreender as relações de parentesco entre diversos táxons de protistas ciliados (LYNN, 2008), inclusive para ciliados pertencentes à ordem Entodiniomorpha (WOLSKA, 1978, 1979, BONHOMME, 1989), para a qual dados ultraestruturais sobre o córtex podem fornecer informações concernentes às relações evolutivas, uma vez que características nesse nível de organização biológica podem ser muito conservadas (BONHOMME, 1989; LYNN, 1967a).

BONHOMME (1989) sugeriu que táxons pertencentes à atual subordem Entodiniomorpha poderiam ser classificados em dois grupos, de acordo com dados ultraestruturais, também sugerindo a merofilia da família Cycloposthiidae. O primeiro grupo, seria composto por ciliados entodiniomorfídeos que possuem o córtex sem cordões longitudinais densos, e reuniria representantes de três famílias: Cycloposthiidae (gênero *Cycloposthium*); Ophryoscolecidae Stein, 1859 (gêneros *Entodinium* Stein, 1859, *Epidinium*

Crawley, 1923, *Eudiplodinium* Dogiel, 1927, *Ophryoscolex* Stein, 1859 e *Polyplastron* Dogiel, 1927) e Troglodytellidae (gênero *Troglodytella* Brumpt e Joyeux, 1912). Enquanto isso, o segundo grupo seria composto por ciliados entodiniomorífideos que possuem o córtex com cordões longitudinais densos, e reuniria representantes de duas famílias: Cycloposthiidae (gênero *Tripalmaria*) e Spirodiniidae Strelkow 1939 (gêneros *Cochliatoxum* Gassovsky, 1919, *Tetratoxum* Gassovsky, 1919, *Triadinium* Fiorentini, 1890, *Spirodinium* Fiorentini, 1890).

Nossas análises moleculares recuperam parcialmente a hipótese ultraestrutural apresentada por BONHOMME (1989). Segundo nossas reconstruções, a subordem Entodiniomorpha encontra-se dividida em três agrupamentos (A+B e C): o primeiro, composto por *Cycloposthium* spp., *Monoposthium cynodontum* + *Troglodytella abressarti* (grupo A); um segundo, composto por *Bozasella gracilis*, *Triplumaria* spp. + Ophryoscolecidae (grupo B); e o terceiro composto por Spirodiniidae e *Tripalmaria dogieli* (grupo C). Tais agrupamentos diferem-se daqueles propostos pela autora pelo fato desta não possuir informações sobre os ciliados que compõe o agrupamento *Bozasella gracilis* + *Triplumaria* spp., tendo assim, agrupado a família Ophryoscolecidae junto à espécies pertencentes às famílias Cycloposthiidae e Troglodytellidae. Deste modo, são necessários novos estudos ultraestruturais do córtex das demais espécies da subordem Entodiniomorpha a fim de compreender se tais caracteres refletem divergência evolutiva no grupo.

Por fim, a família Cycloposthiidae seria parafilética, pois algumas espécies que a constituem estariam filogeneticamente relacionadas às famílias Troglodytellidae, Ophryoscolecidae e Spirodiniidae.

Cycloposthium* spp. e *Monoposthium cynodontum

Além das discussões à respeito da merofilia da família, as hipóteses filogenéticas recuperadas neste estudo demonstraram que a espécie *Monoposthium cynodontum* Ito & Imai, 2000 forma um agrupamento monofilético junto às espécies pertencentes ao gênero *Cycloposthium* (Figura 1).

O gênero *Monoposthium* é composto atualmente por cinco espécies: *Monoposthium acanthum* Thurston & Noirot-Timotheé, 1973, *Monoposthium bracchium* Van Hoven et al. 1987, *Monoposthium latus* Van Hoven et al. 1987 e *Monoposthium vulgaris* Van Hoven et al.

1987. Entretanto, analisando tais espécies morfológicamente percebe-se que elas diferem de *Monoposthium cynodontum* em muitos aspectos, como o formato e largura do corpo, presença de projeções corporais e formato das placas esqueléticas, e se assemelham, unicamente no que diz respeito à caudalia única. Ainda, ITO & IMAI (2000) caracterizaram o padrão infraciliar, bem como a sua morfogênese em *M. cynodontum*, destacando a sua similaridade com espécies pertencentes à *Cycloposthium*, demonstrando ainda, semelhanças no que diz respeito à morfologia corporal, formato do macronúcleo e posição do micronúcleo, diferindo-se apenas pelo número de caudálias. Assim sendo, o número de caudálias usado para separar os gêneros *Cycloposthium* e *Monoposthium* parece não refletir divergência evolutiva. Assim, propomos a reclassificação de *Monoposthium cynodontum* como *Cycloposthium cynodontum* (Ito & Imai, 2000) comb. nov.

Ainda, a filogenia recuperada neste estudo demonstra que as relações evolutivas entre as espécies pertencentes ao gênero *Cycloposthium* não estão bem estabelecidas. Segundo ROSSI et al. (2015) e CEDROLA et al. (2017), o marcador molecular 18S rDNA é inadequado para inferir as relações evolutivas entre táxons muito próximos na subordem Entodiniomorpha, o que corrobora a politomia no agrupamento composto por *Cycloposthium* spp. e *Monoposthium cynodontum* (Figura 2).

Segundo BATISSE (1959) e ITO & IMAI (2000) as diferenças morfológicas entre as espécies de *Cycloposthium* estariam relacionadas ao táxon do hospedeiro. Entretanto, essa hipótese não foi recuperada em nossas análises filogenéticas, pois não existem agrupamentos monofiléticos correspondentes à ciliados descritos em equinos e a ciliados descritos em capivaras (Figura 2). Nas nossas análises filogenéticas, observaram-se dois agrupamentos principais, um formado por (*C. caudatum*+ *C. compressum*+ *C. bursa*+ *C. lenticularis*+ *C. minutum*+ *C. ishikawai*), sendo todos simbioses de capivaras, com exceção de *C. ishikawai*, que é simbiose de cavalos; e outro formado por (*C. bipalmatum*+ *C. incurvum*+ *M. cynodontum*+ *C. edentatum*+ *C. hydrochoeri*+ *C. cristatum*) sendo *C. bipalmatum* e *C. edentatum* simbioses de cavalos, enquanto as demais espécies são simbioses de capivaras (Figura 2).

Ainda, ITO & IMAI (2000) propuseram uma lista de caracteres que permitiriam a divisão de *Cycloposthium* em três agrupamentos: o primeiro grupo possui a policinécia adoral voltada para o lado ventral e o vestíbulo estreito, corpo e macronúcleo delgados; o segundo

grupo, com características intermediárias, possui policinécia adoral alongada, vestíbulo em forma de funil ligeiramente inclinado para o lado dorsal, corpo e macronúcleo ligeiramente robustos; e o terceiro grupo possui policinécia adoral mais alongada, vestíbulo proeminente, corpo e macronúcleo mais robusto do que aqueles observados nas espécies pertencentes aos agrupamentos anteriores. Portanto, os autores sugerem uma evolução gradual destes caracteres entre as espécies, abordagem não aceita em tempos atuais. Entretanto, tais caracteres morfológicos apontados na divisão do gênero *Cycloposthium* proposta ITO & IMAI (2000) mostram-se artificiais, já que não refletem as relações recuperadas pelo 18S rDNA em nossas análises (Figura 2).

Desse modo, são necessários dados de outros marcadores moleculares para acurar as relações no gênero *Cycloposthium*, pois observa-se que o 18S rDNA não fornece informações suficientes para a resolução da filogenia deste táxon, similar ao que foi observado em outros grupos de protozoários entodiniomorfídeos (CEDROLA et al. 2017; ROSSI et al. 2015).

Conclusão

O presente estudo demonstrou a instabilidade na taxonomia utilizada para classificar as famílias no interior da subordem Entodiniomorphina, principalmente no que diz respeito à classificação da família Cycloposthiidae, que nas reconstruções filogenéticas apresenta-se de forma paraafilética. Assim sendo, tornam-se necessários outros estudos moleculares, utilizando outros marcadores, e mais dados morfológicos de táxons pertencentes à subordem Entodiniomorphina (com o intuito de elaborar árvores baseadas em caracteres morfológicos), para então, a partir de dados multidisciplinares, melhor compreender as relações filogenéticas nesta subordem, bem como determinar caracteres que reflitam divergência evolutiva.

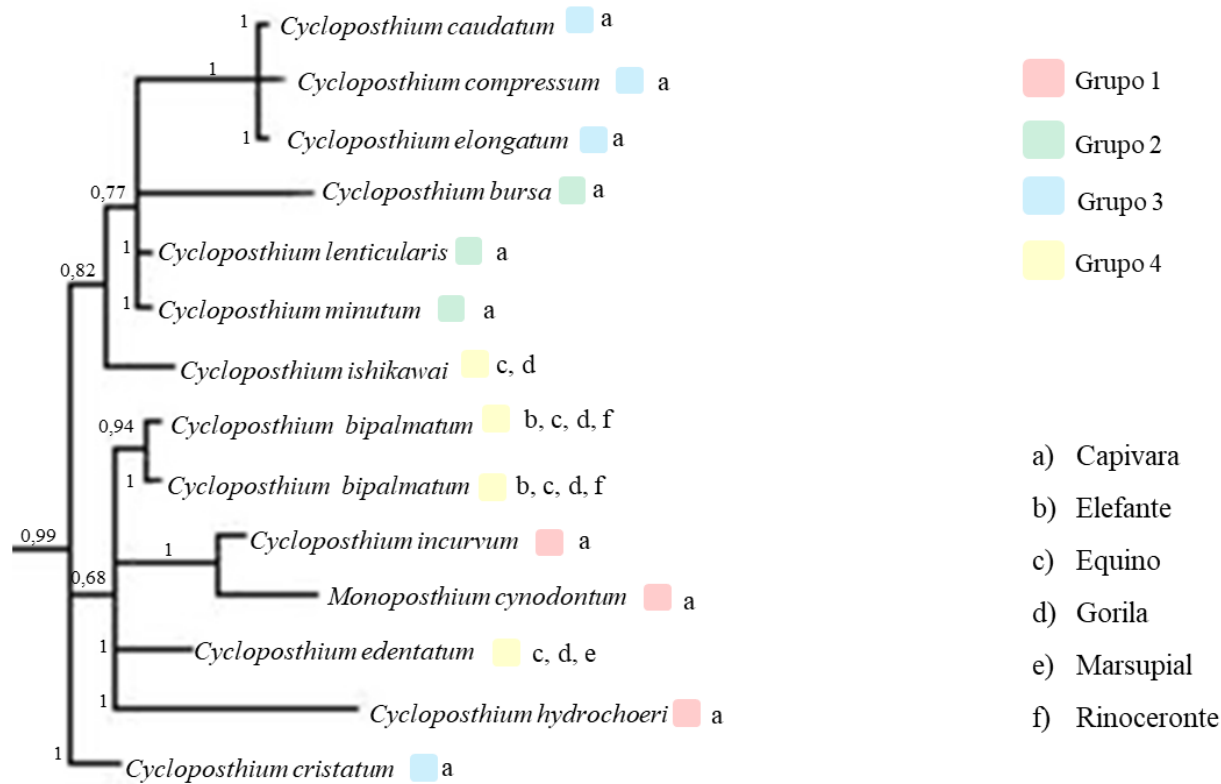


Figura 2. Diversidade de hospedeiros onde as espécies pertencentes aos gêneros *Cycloposthium* e *Monoposthium* foram relatadas; e comparação entre a filogenia recuperada neste estudo e a classificação proposta por Ito & Imai (2000) com base na morfologia. **Grupo 1.** Espécies com corpo delgado, macronúcleo alongado, policinécia adoral voltada para o lado ventral, vestíbulo estreito. **Grupo 2.** Corpo e macronúcleo mais robustos do que aqueles observados no grupo 1, policinécia adoral alongada, vestíbulo em forma de funil. **Grupo 3.** Corpo e macronúcleo robustos, policinécia adoral alongada, vestíbulo proeminente. **Grupo 4.** espécies descritas em cavalos e não inclusas na classificação de Ito & Imai (2000), que adequariam-se à morfologia do grupo 1.

Tabela 2. Medidas [μm ; média \pm DP (mínimo-máximo); n=20] de nove espécies pertencentes ao gênero *Cycloposthium* e uma espécie pertencente ao gênero *Monoposthium*, encontradas em capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris* L.) no Brasil.

	<i>C. bursa</i>	<i>C. caudatum</i>	<i>C. compressum</i>	<i>C. cristatum</i>	<i>C. elongatum</i>	<i>C. hidrochoery</i>	<i>C. incurvum</i>	<i>C. lenticularis</i>	<i>C. minutum</i>	<i>M. cynodontum</i>
Comprimento do corpo	96.42 \pm 13.67	137.67 \pm 21.53	115.92 \pm 22.28	245.64 \pm 38.25	164.69 \pm 19.79	296.01 \pm 48.81	108.15 \pm 20.56	56.84 \pm 11.15	83.69 \pm 16.24	75.37 \pm 7.77
	(74.63-116.30)	(91.31-168.36)	(87.02-172.61)	(162.85-318.04)	(134.05-191.90)	(224.00-376.02)	(68.67-157.22)	(37.23-77.07)	(68.25-142.79)	(62.64-88.80)
Largura do corpo	76.44 \pm 7.16	101.95 \pm 14.96	84.05 \pm 25.94	255.99 \pm 42.65	75.59 \pm 6.08	120.10 \pm 22.78	30.55 \pm 5.76	47.38 \pm 11.36	49.97 \pm 12.21	24.55 \pm 2.20
	(61.89-88.88)	(67.80-123.70)	(52.76-149.85)	(147.76-323.55)	(62.61-88.13)	(87.59-154.45)	(18.58-42.61)	(31.78-71.04)	(35.59-79.38)	(19.71-29.68)
Comprimento Ma	52.55 \pm 9.63	57.71 \pm 10.20	47.99 \pm 9.84	168.66 \pm 35.44	55.09 \pm 7.93	172.57 \pm 29.46	53.05 \pm 16.29	29.98 \pm 5.42	37.44 \pm 10.73	41.22 \pm 7.72
	(36.89-75.58)	(33.92-71.87)	(33.67-75.67)	(91.07-248.39)	(36.05-66.46)	(119.18-220.23)	(32.59-92.37)	(21.72-41.06)	(26.28-65.38)	(26.67-54.08)
Largura Ma	14.96 \pm 2.92	19.29 \pm 4.39	14.23 \pm 4.06	44.93 \pm 12.78	13.69 \pm 2.76	12.13 \pm 2.74	5.96 \pm 1.64	8.80 \pm 1.76	10.91 \pm 3.35	5.51 \pm 1.10
	(9.73-20.92)	(12.64-30.20)	(7.07-24.61)	(28.98-78.75)	(8.87-19.27)	(8.00-19.40)	(3.48-9.88)	(5.74-13.28)	(6.27-20.39)	(3.74-7.56)
Diâmetro Mi	4.19 \pm 0.89	4.95 \pm 1.34	3.94 \pm 0.99	8.53 \pm 2.70	4.55 \pm 1.18	5.70 \pm 1.40	3.74 \pm 1.21	3.50 \pm 1.04	4.29 \pm 1.22	3.05 \pm 1.17
	(2.83-6.15)	(2.83-7.38)	(1.53-5.53)	(4.43-13.54)	(2.21-7.08)	(3.32-8.95)	(1.84-6.15)	(1.56-5.09)	(2.46-6.97)	(1.53-6.54)
Distância Mi/ Extremidade anterior Ma	17.35 \pm 4.35	29.31 \pm 6.36	18.57 \pm 8.10	89.68 \pm 23.14	24.15 \pm 6.38	34.41 \pm 10.68	5.94 \pm 3.99	10.23 \pm 2.18	11.09 \pm 4.14	4.97 \pm 1.90
	(9.38-30.42)	(16.86-41.16)	(2.48-37.64)	(57.74-138.77)	(15.08-39.36)	(11.18-52.61)	(2.06-14.92)	(7.69-14.54)	(6.77-21.80)	(2.17-8.62)
Comprimento corpo / Largura corpo	1.25 \pm 0.08	1.35 \pm 0.09	1.43 \pm 0.22	0.96 \pm 0.10	2.17 \pm 0.16	2.49 \pm 0.28	3.55 \pm 0.30	1.21 \pm 0.19	1.70 \pm 0.17	3.07 \pm 0.29
	(1.06-1.39)	(1.21-1.52)	(1.00-1.82)	(0.78-1.19)	(1.78-2.37)	(1.98-3.07)	(3.07-4.23)	(0.91-1.67)	(1.21-1.95)	(2.42-3.76)
Comprimento Ma / Comp. Corpo	0.54 \pm 0.04	0.41 \pm 0.03	0.41 \pm 0.04	0.68 \pm 0.11	0.33 \pm 0.03	0.58 \pm 0.05	0.48 \pm 0.10	0.53 \pm 0.10	0.44 \pm 0.05	0.54 \pm 0.05
	(0.48-0.72)	(0.36-0.47)	(0.31-0.52)	(0.53-0.90)	(0.26-0.38)	(0.49-0.65)	(0.31-0.70)	(0.37-0.85)	(0.36-0.60)	(0.42-0.62)
Dist. Mi – Ext. anterior Ma/Comp. Ma	0.32 \pm 0.04	0.51 \pm 0.08	0.37 \pm 0.11	0.53 \pm 0.10	0.43 \pm 0.09	0.19 \pm 0.05	0.11 \pm 0.08	0.34 \pm 0.40	0.29 \pm 0.04	0.12 \pm 0.04
	(0.24-0.40)	(0.33-0.67)	(0.05-0.55)	(0.37-0.90)	(0.26-0.59)	(0.09-0.30)	(0.03-0.36)	(0.26-0.41)	(0.20-0.40)	(0.06-0.24)

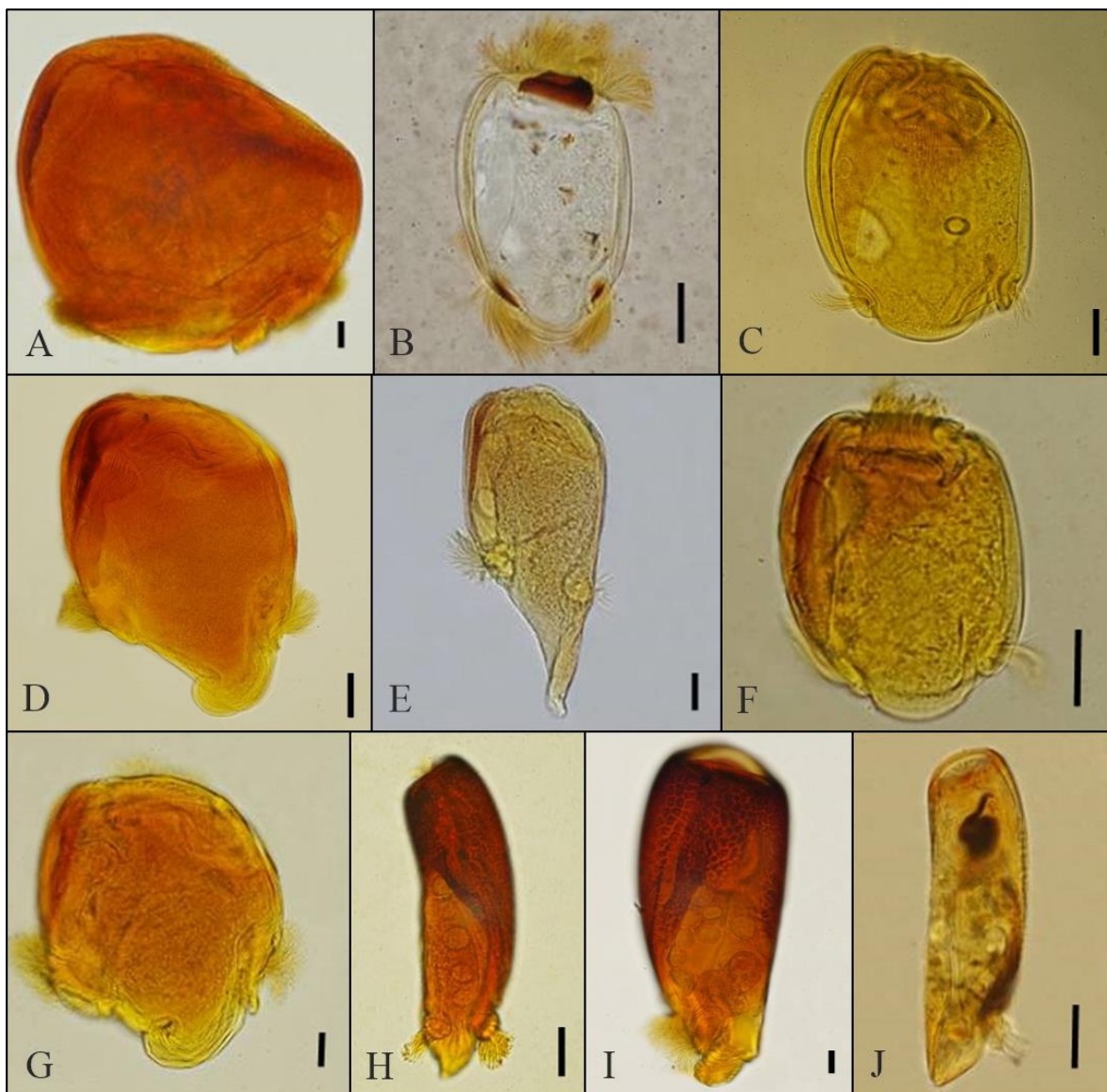


Figura 3. Nove espécies do gênero *Cycloposthium* e uma espécie do gênero *Monoposthium*, encontradas em uma capivara (*Hydrochoerus hydrochaeris* L.) no Brasil. A, C, D, E, F, G, H, I. espécimes corados pela solução de Lugol; B, J. espécimes impregnados pelo carbonato de prata. A. *Cycloposthium cristatum*; B. *Cycloposthium minutum*; C. *Cycloposthium bursa*; D. *Cycloposthium caudatum*; E. *Cycloposthium elongatum*; F. *Cycloposthium lenticularis*; G. *Cycloposthium compressum*; H. *Cycloposthium incurvum*; I. *Cycloposthium hydrochoeri*; J. *Monoposthium cynodontum*. Barra: 20 μ m.

REFERÊNCIAS

BONHOMME, A., GRAIN, J. & COLLET, J.Y. Etude Ultrastructurale de *Troglodytella gorillae*, Cilie de l'Intestin des Gorilles. Considerations sur la Systematique des Cillies Entodiniomorpes. **European Journal of Protistology**, v. 24, p. 225-237, 1989.

CAMERON, S., O'DONOGHUE, P. & ADLARD, R. First record of *Cycloposthium edentatum* Strelkow, 1928 from the black-striped wallaby, *Macropus dorsalis*. **Parasitology Research**, v. 86, p. 158-162, 2000.

CAMERON, S.L., WRIGHT, A.G. & O'DONOGHUE, P.J. An Expanded Phylogeny of the Entodiniomorphida (Ciliophora: Litostomatea). **Acta Protozoologica**, v. 42, p. 1-6, 2003.

CEDROLA, F., ROSSI, M., DIAS, R.J.P., MARTINELE, I. & D'AGOSTO, M. Methods for taxonomic studies of rumen ciliates (Alveolata: Ciliophora): A brief review. **Zoological Science**, v. 32, p. 8-15, 2015.

CEDROLA, F., SENRA, M.V.X., D'AGOSTO, M. & DIAS, R.J.P. Phylogenetic Analyses Support Validity of Genus Eodinium (Ciliophora, Entodiniomorphida, Ophryoscolecidae). **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 64, p. 242-247, 2017.

D'AGOSTO, M.; CARNEIRO, M.E. Evaluation of lugol solution used for counting rumen ciliates. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 16, p. 725-729, 1999.

DARRIBA, D., TABOADA, G.L., DOALLO, R. & POSADA, D. jModel-Test 2: more models, new heuristic and parallel computing. **Nature Methods**, v. 9, p. 1-772, 2012.

DEHORITY, B.A. Evaluation of subsampling and fixation procedures used for counting rumen Protozoa. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 48, p. 182-185, 1984.

DOPHEIDE, A., LEAR, G., STOTT, R. & LEWIS, G. Molecular characterization of ciliate diversity in Stream Biofilms. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 74, p. 1740-1747, 2008.

GALTIER, N., GOUY, M. & GAUTIER, C. SeaView and Phylo_win, two graphic tools for sequence alignment and molecular phylogeny. **Computer Applications in the Biosciences**, v. 12, p. 543-548, 1996.

GUINDON, S. & GASCUEL, O. A simple, fast and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. **Systematic Biology**, v. 52, p. 696-704, 2003.

IRBIS, C., GARRIGA, R., KABASAWA, A. & USHIDA, K. Phylogenetic analysis of *Troglodytella abrassarti* isolated from Chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in the wild and in captivity. **The Journal of General and Applied Microbiology**, v. 54, p. 409-13, 2008.

ITO, A., HONMA, H., GURELLI, G., GOÇMEN, B., MISHIMA, T., NAKAI, Y. & SOICHI IMAI. Redescription of *Triplumaria selenica* (Ciliophora, Entodiniomorphida) and its phylogenetic position based on the infraciliary bands and 18SSU rRNA gene sequence. **European Journal of Protistology**, v. 46, p. 180-188, 2010.

ITO, A. & IMAI, S. Ciliates from the cecum of Capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) in Bolivia 2. The family Cycloposthiidae. **European Journal of Protistology**, v. 36, p. 169-200, 2000.

ITO, A., ISHIHARA, M. & IMAI, S. *Bozasella gracilis* n. sp. (Ciliophora, Entodiniomorphida) from Asian elephant and phylogenetic analysis of entodiniomorphids and vestibuliferids. **European Journal of Protistology**, v. 50, p. 134-152, 2014.

KITTELMANN, S., DEVENTE, S.R., KIRK, M.R., SEEDORF, H., DEHORITY, B.A. & JANSSEN, P.H. Phylogeny of intestinal ciliates, including *Charonina ventriculi*, and

comparison of microscopy and 18S rRNA gene pyrosequencing for rumen ciliate community structure analysis. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 81, p. 2433-2444, 2015.

LYNN, D.H. Comparative ultrastructure and systematics of the Colpodida: Structural conservatism hypothesis and a description of *Colpoda steinii* Maupas, 1883. **The Journal of Protozoology**, v. 23, p. 302-314. 1976a.

LYNN, D.H. **The ciliated protozoa. Characterization, classification, and guide to the literature.** Dordrecht: Springer. 2008.

MEDLIN, L., ELWOOD, H.J., STICKEL, S. & SOGIN, M.L. The characterization of enzymatically amplified eukaryotic 16S-like rRNA-coding regions. **Gene**, v. 71, p. 491-499, 1988.

MODEO, L., ROSATI, G., ANDREOLI, I., GABRIELLI, S., VERNI, F. & PETRONI, G. Molecular systematic and ultrastructural characterization of a forgotten species: *Chattonidium setense* (Ciliophora, Heterotrichea). **Proceedings of the Japan Academy, Series B**, v. 82, p. 352-374, 2006.

MOON-VAN DER STAAY, S.Y., VAN DER STAAY, G.W., MICHALOWSKI, T., JOUANY, J.P., PRISTAS, P., JAVORSKÝ, P., KIŠIDAYOVÁ, S., VARADYOVA, Z., MCEWAN, N.R., NEWBOLD, C.J., VAN ALEN, T., DE GRAAF, R., SCHMID, M., HUYNEN, M.A. & HACKSTEIN, J.H. The symbiotic intestinal ciliates and the evolution of their hosts. **European Journal of Protistology**, v. 50, p. 166-173, 2014.

POCHE, F. Das System der Protozoa. **Archiv Protistenk**, v. 30, p. 125-321, 1913.

ROSSI, M.F.; DIAS, R.J.P.; SENRA, M.V.X.; MARTINELE, I.; SOARES, C.A.G.; D'AGOSTO, M. Molecular Phylogeny of the Family Ophryscocidae (Ciliophora,

Litostomatea) Inferred from rDNA Sequences. **The Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 62, 2015.

ROSSI, M.F.; CEDROLA, F.; DIAS, R.J.P; MARTINELE, I.; D'AGOSTO, M. Improved silver carbonate impregnation method for rumen ciliate protozoa. **Revista Brasileira de Zootecias**, v. 17, p. 33-40, 2016.

STRELKOW, A. Parasitical infusoria from the intestine of Ungulata belonging to the family Equidae. **Uchen. Zap. Leningrad Pedagogical Institute Gert**, v. 17, p. 1-262, 1939.

STRÜDER-KYPKE, M.C., KORNILOVA, O.A. & LYNN, D.H. Phylogeny of trichostome ciliates (Ciliophora, Litostomatea) endosymbiotic in the Yakut horse (*Equus caballus*). **European Journal of Protistology**, v. 43, p. 319-328, 2007.