

Tendências e Avanços nos Estudos de Ciliados de Bromélias: Uma Abordagem Cienciométrica

Gabriella Rezende¹

Pedro Mendes de Souza²

Roberto Junio Pedroso Dias³

RESUMO

Este estudo teve como objetivos compilar e analisar os trabalhos sobre ciliados bromelícolas com foco cienciométrico e construir uma árvore filogenética abrangente da diversidade molecular de Ciliophora com base em sequências do gene 18S-rDNA, visando identificar os grupos dentro do filo Ciliophora que habitam bromélias, corpos d'água e solos, e destacar os organismos exclusivos dos fitotelmos bromelícolas. Para a revisão bibliográfica, foi utilizada a metodologia PRISMA, com buscas baseadas no operador booleano “(ciliates OR ciliophora) AND (bromeli* OR phytotel*)” para a seleção dos artigos, e a árvore filogenética foi construída pelo método de máxima verossimilhança, utilizando um *dataset* prévio. A revisão revelou um número reduzido de estudos sobre ciliados em bromélias, com maior representatividade do Brasil, Áustria e México, e identificou Wilhelm Foissner como o principal pesquisador da área, tendo descrito 11 espécies. A filogenia apontou 31 espécies exclusivas de fitotelmos, sugerindo múltiplas colonizações independentes e indicando o papel importante desses ambientes no processo de especiação. Diante dos avanços tecnológicos, estudos futuros devem explorar técnicas moleculares como meta barcoding e sequenciamento de nova geração para aprofundar o conhecimento sobre a biodiversidade dos ciliados em fitotelmos, além de análises genômicas comparativas e estudos ecológicos mais abrangentes para entender as interações tróficas e os processos evolutivos que moldam essas comunidades.

Palavras-Chave: Ciliophora; Bromeliaceae; Revisão.

¹ Aluna de Graduação em Ciências Biológicas - Universidade Federal de Juiz de Fora. E-mail: rezendegabe@gmail.com

² Aluno de Pós-graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza - Universidade Federal de Juiz de Fora. E-mail: pedromsouza0@gmail.com

³ Professor do Departamento de Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas- Universidade Federal de Juiz de Fora. E-mail: roberto.junio@ufjf.br

ABSTRACT

This study aimed to compile and analyze research on bromeliad ciliates with a scientometric focus and to construct a comprehensive phylogenetic tree of the molecular diversity of Ciliophora based on 18S rDNA gene sequences, aiming to identify the groups within the Ciliophora phylum that inhabit bromeliads, water bodies, and soils, and highlight the organisms exclusive to bromeliad phytotelms. For the literature review, the PRISMA methodology was used, with searches based on the Boolean operator “(ciliates OR ciliophora) AND (bromeli* OR phytotel*)” to select the articles, and the phylogenetic tree was constructed using the maximum likelihood method, utilizing a previous dataset. The review revealed a limited number of studies on ciliates in bromeliads, with greater representation from Brazil, Austria, and Mexico, and identified Wilhelm Foissner as the main researcher in the field, having described 11 species. The phylogeny pointed to 31 species exclusive to phytotelms, suggesting multiple independent colonizations and indicating the important role of these environments in the speciation process. Given technological advances, future studies should explore molecular techniques such as metabarcoding and next-generation sequencing to deepen the knowledge of ciliate biodiversity in phytotelms, as well as comparative genomic analyses and more comprehensive ecological studies to understand the trophic interactions and evolutionary processes shaping these communities.

Key Words: Ciliophora; Bromeliaceae; Review.

1- INTRODUÇÃO

A família Bromeliaceae, amplamente distribuída na região Neotropical (Benzing, 2000), está dividida em 58 gêneros e apresenta aproximadamente 3000 espécies (Luther, 2008). Essas plantas toleram um amplo gradiente altitudinal, que varia de 0 a 4000 m, e habitam diferentes biomas e fitofisionomias, suportando níveis de umidade e temperatura distintos (Smith & Till, 1998). As bromélias apresentam filotaxia rosulada, característica que permite o acúmulo de água e matéria orgânica entre as folhas, formando um pequeno ecossistema (Frank & Lounibos, 1987). Esses ecossistemas são denominados fitotelmos, que consistem em pequenos corpos hídricos em material vegetal (Maguire, Bassett, 1971). Podem ser habitados por inúmeros organismos como os protozoários e animais, como microcrustáceos, larvas de insetos, oligoquetas e até mesmo espécies de cordados (Maguire, Bassett, 1971; Sabagh, Ferreira & Rocha, 2017).

Dentre esses organismos, os microeucariotos ciliados se destacam como os mais abundantes e diversos (Chao *et al.*, 2006; Foissner, 2006; Durán-Ramírez *et al.*, 2020; Foissner, 2003; Foissner *et al.*, 2009; Foissner & Wolf, 2009; Foissner *et al.*, 2011; Foissner & Stoeck, 2011; Omar & Foissner, 2011). O Filo Ciliophora forma o grupo mais homogêneo dentro dos microeucariotos, e é classificado como um táxon monofilético que compreende aproximadamente 8.000 espécies (Lynn, 2001). Historicamente, as primeiras observações desses organismos são atribuídas a Antonie van Leeuwenhoek, no ano de 1676 (Dobell, 1920) e, desde então, esses organismos são amplamente investigados e estudados principalmente quanto às suas características taxonômicas, ecológicas e genômicas (Foissner; Chao; Katz, 2009; Gao *et al.*, 2017; Liu *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2024).

Embora o estudo sobre as comunidades de ciliados que habitam os tanques de bromélias seja bastante relevante e promissor nos campos da biodiversidade e conservação, poucos levantamentos foram realizados (Durán-Ramírez, Dias, Mayen-Estrada, 2020; Durán-Ramírez; Mayen-Estrada, 2018). Sob essa perspectiva, os principais objetivos deste estudo foram (i) compilar e analisar os trabalhos sobre ciliados bromelícolas, com foco cienciométrico, e (ii) produzir uma árvore filogenética compilando grande parte da diversidade molecular de Ciliophora (18S-rDNA) disponível no GenBank demonstrando os grupos dentro do Filo Ciliophora que habitam bromélias, corpos d'água e solo.

2- METODOLOGIA

Para a revisão bibliográfica, foi utilizada a metodologia PRISMA (Preferred Reporting Items for Systematic Review and Meta-Analyses), por meio de busca com o operador booleano “(ciliates OR ciliophora) AND (bromeli* OR phytotel*)” para identificar os artigos de interesse. A pesquisa foi realizada nas bases de dados Scopus e Web of Science, em Novembro de 2024 abrangendo publicações das últimas duas décadas (2000-2024). Diversas triagens foram realizadas com os artigos recuperados, sendo que inicialmente foram selecionadas as publicações realizadas em inglês e que abordavam ciliados fitotelmatas. Posteriormente foi realizada a remoção das duplicatas e também a remoção de artigos que se tratavam de fitotelmos encontrados em outras plantas. E após a leitura integral dos artigos, apenas um artigo foi removido por não estar de acordo com os critérios estabelecidos anteriormente. Após a triagem, as informações sobre, “anos”, “revistas”, “países onde as amostras foram coletadas”, “países onde as amostras foram processadas”, “palavras-chave”, “rede de autores”, e “abordagem utilizada” foram coletadas e organizadas em uma base de dados. Os artigos recuperados foram agrupados em quatro grupos/temáticas, “Morfologia”, “*Checklist*”, “Evolução” e “Análise de comunidade”, que sumarizam os assuntos abordados por cada um deles, para melhor compreensão da evolução dos estudos sobre os ciliados de bromélias. Posteriormente, foram realizadas análises exploratórias sobre os dados coletados utilizando os pacotes utilizando os pacotes ggplot2, readxl, tidyverse, tm, wordcloud, RColorBrewer e igraph (Wickham, 2011; Wickham *et al.*, 2019; Wickham *et al.*, 2019; Feinerer, 2013; Fellows *et al.*, 2018; Neuwirth; Neuwirth, 2014; Csardi, 2013) do R Core Team).

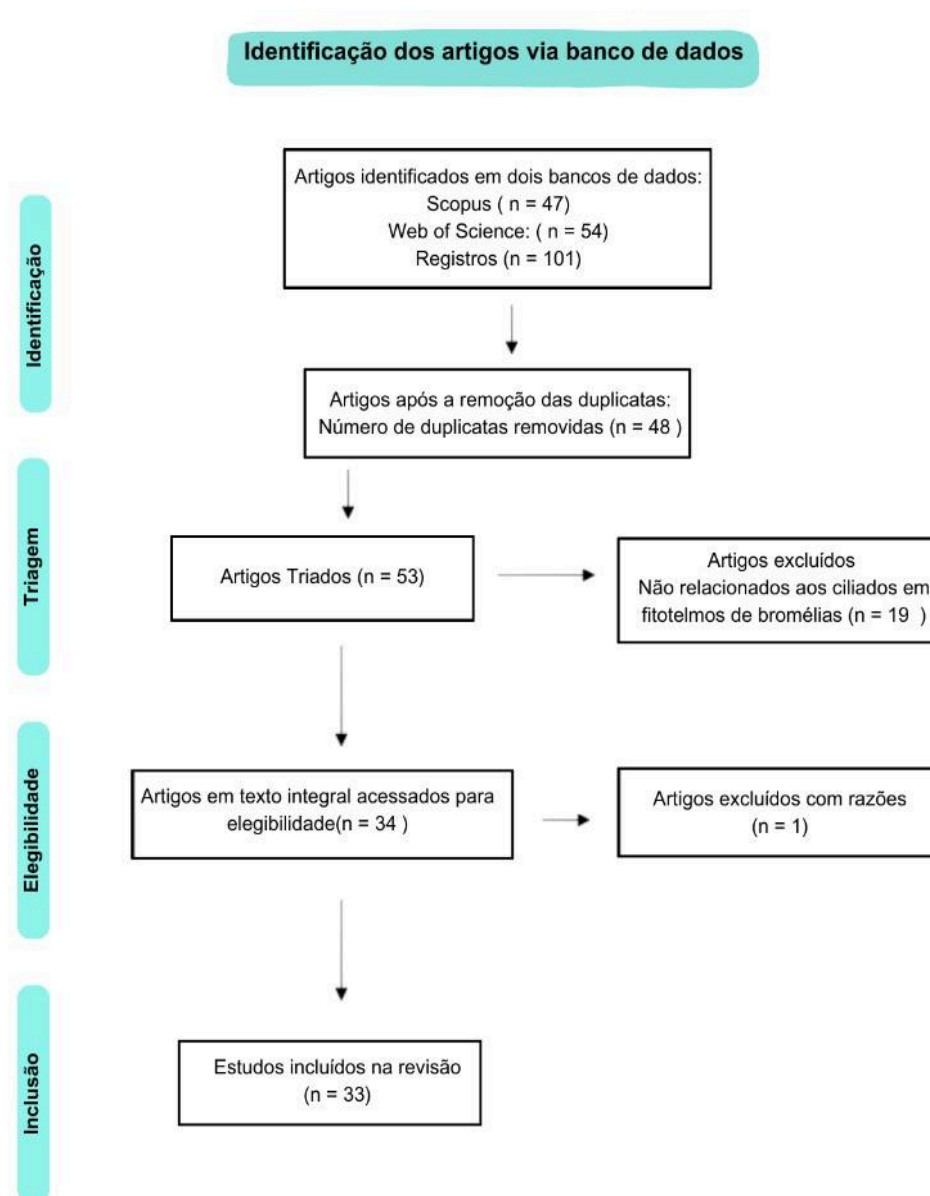


Figura 1. Fluxograma PRISMA da busca realizada nos bancos de dados Scopus e Web of Science com número de artigos encontrados, triados e incluídos na revisão deste estudo. Fonte: Adaptado de PRISMA Flow Diagram, 2020.

A árvore filogenética foi produzida a partir de um *dataset* utilizado em um trabalho prévio (Costa, Dias & Rossi, 2024). O alinhamento das sequências foi realizado através do software MAFFT (Katoh & Standley, 2013). Posteriormente o alinhamento foi inspecionado visualmente utilizando o software SeaView (Gouy *et al.*, 2010), e em seguida, o software GBLOCKS (Castresana, 2000) foi utilizado para a remoção de sítios pobremente alinhados, obtendo uma matriz com 1708 pares de base (bp). Para inferência filogenética foi realizada uma análise de máxima verossimilhança (ML) utilizando o modelo de evolução de

nucleotídeos, GTR + GAMMA + I, que foi escolhido como o melhor modelo de substituição pelo software JModelTest (Posada, 2008), implementado na plataforma MEGAX (Kumar *et al.* 2018). O suporte dos clados foi estimado utilizando o critério de convergência do bootstrap no software RAxML (Stamatakis *et al.* 2014), com 93 pseudoréplicas.

3- RESULTADOS

No total, foram recuperados 101 artigos, sendo 47 da plataforma Scopus e 54 da Web of Science. Após a eliminação de duplicatas, restaram 53 artigos, dos quais 33 atenderam aos critérios de seleção.

Os artigos recuperados abrangem um período de 23 anos. Nos primeiros cinco anos de amostragem (2001-2010), nove artigos foram publicados. Entre 2011 e 2015, esse número aumentou para 15, enquanto nos últimos seis anos analisados (2017-2024), foram registrados mais nove artigos. O pico de publicações sobre ciliados bromelícolas ocorreu em 2013 e 2015, ambos com quatro artigos publicados (Figura 2A).

Os artigos foram publicados em 13 periódicos científicos distintos. O "European Journal of Protistology" se destacou como a revista com maior número de publicações (8), seguido pelo "Journal of Eukaryotic Microbiology" (6) e "Acta Protozoologica" (5). Outras revistas como "Diversity", "Hydrobiologia" e "Zootaxa" publicaram dois artigos cada uma. Por fim, os periódicos "Journal of Tropical Ecology", "Plos One", "Systematics and Biodiversity", "Zoological Studies", "Ecology Letters", "Anais da Academia Brasileira de Ciências" e "Biodiversity and Conservation" publicaram apenas um artigo cada (Figura 3A).

Foram processados artigos na Áustria, Brasil, Canadá, Estados Unidos, França, México e Polônia, com suas respectivas coletas sendo realizadas no Brasil, México, República Dominicana, Jamaica, Costa Rica, Equador, Guiana Francesa e Venezuela (Figura 2B). Uma análise mais detalhada da distribuição geográfica das coletas revelou que o Brasil foi o país com o maior número de estudos sobre ciliados em bromélias, totalizando 16 artigos. Em seguida, México e Jamaica aparecem com oito e sete artigos, respectivamente. A República Dominicana registrou seis estudos, enquanto a Costa Rica contabilizou três. Equador teve dois artigos, e tanto Venezuela quanto Guiana Francesa contaram com apenas um estudo cada (Figura 2B). Em relação ao processamento das amostras, a maior parte foi realizada pela Áustria (17). O Brasil ocupou a segunda posição, com sete amostras analisadas, seguido pelo

México, com cinco. França, Polônia e Estados Unidos examinaram apenas uma amostra cada (Figura 2C).

Foram analisadas 176 palavras-chave recuperadas dos artigos, dentre elas destaca-se "Biodiversity" que foi o termo mais recorrente, seguido por "Ciliates", "Neotropics", "Bromeliads" e "Bromeliaceae" (Figura 2D).

A análise “Rede de Autores” permitiu observar a interação entre os autores e identificar aqueles que publicaram mais artigos em colaboração. Foram identificados 66 pesquisadores, dentro de cinco grupos de pesquisa principais, sendo que, dos 33 artigos triados, quatro foram escritos por Foissner W, como único autor. Além disso, o conjunto de autores que tem Foissner W como autor central, demonstra um expressivo número de conexões e publicações. Outro conjunto relevante, é o que tem como autor central, Utz LRP, que realiza conexões com pesquisadores do Brasil e dos Estados Unidos. Além disso, as duplas Durán-Ramírez CA e Mayén-Estrada R e Foissner W e Wolf KW apresentam conexões fortes, indicando múltiplas publicações conjuntas. Foissner W foi identificado como o autor com o maior número de conexões com outros pesquisadores, evidenciando sua influência na comunidade científica. (Figura 3B)

A abordagem “morfologia” foi amplamente realizada com 18 artigos, isso compreende mais da metade dos artigos totais. Seguido por análise de comunidade com 12 artigos. Essas duas abordagens foram realizadas por quase todo o período dentro dos 20 anos, o que se contrapõe com as análises de “Checklist”, com dois artigos e “Evolução” com apenas 1 artigo, que tiveram destaque apenas nos últimos sete anos. (Figura 4 e 5).

Em relação a árvore filogenética, das 1496 sequências analisadas 286 ciliados são encontrados em habitats de água doce, 187 são terrestres, amplamente encontrados no solo, 644 habitam ambientes marinhos ou salobros, 403 são simbioses e por fim 31 são encontrados exclusivamente em fitotelmos de bromélias (Figura 6).

Figura 2. (A) Gráfico de barras demonstrando a frequência de artigos publicados por cada ano; (B) países onde as amostras foram coletadas; (C) países onde as amostras foram processadas; (D) nuvem de palavras-chave dos artigos selecionados.

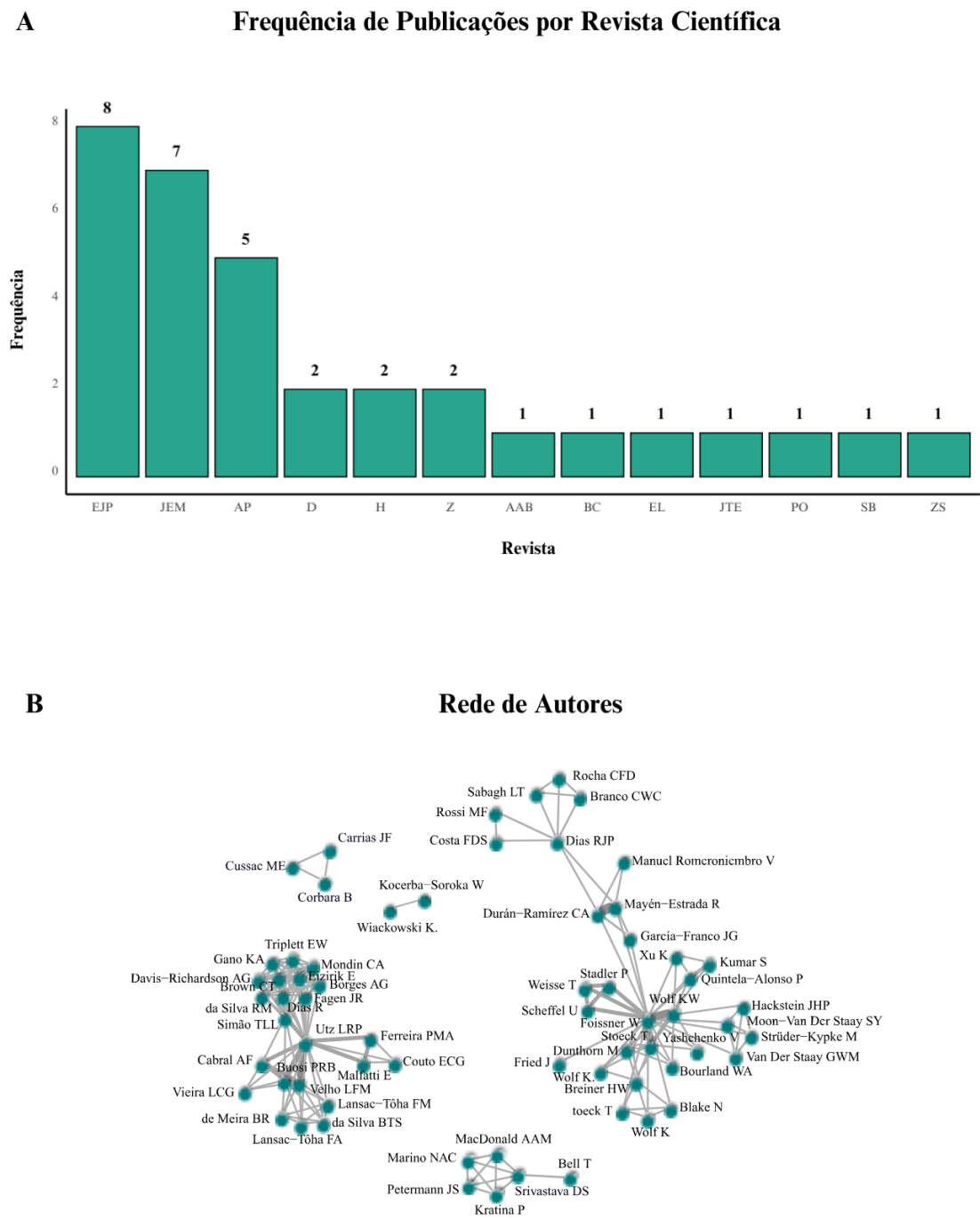


Figura 3. (A) Análise relacionando a frequência de publicação em respectivo periódico - **EJP** - European Journal of Protistology; **JEM** - Journal of Eukaryotic Microbiology; **AP** - Acta Protozoologica; **D** - Diversity; **H**

- Hydrobiologia; **Z** - Zootaxa; **JET** - Journal of Tropical Ecology; **PO** - Plos One; **SB** - Systematics and Biodiversity ; **ZS** - Zoological Studies; **EL** - Ecology Letters; **AAB** - Anais da Academia Brasileira de Ciências; **BC** - Biodiversity and Conservation; (B) Rede de interação dos autores demonstrando as publicações entre eles, cada autor representa um nó.

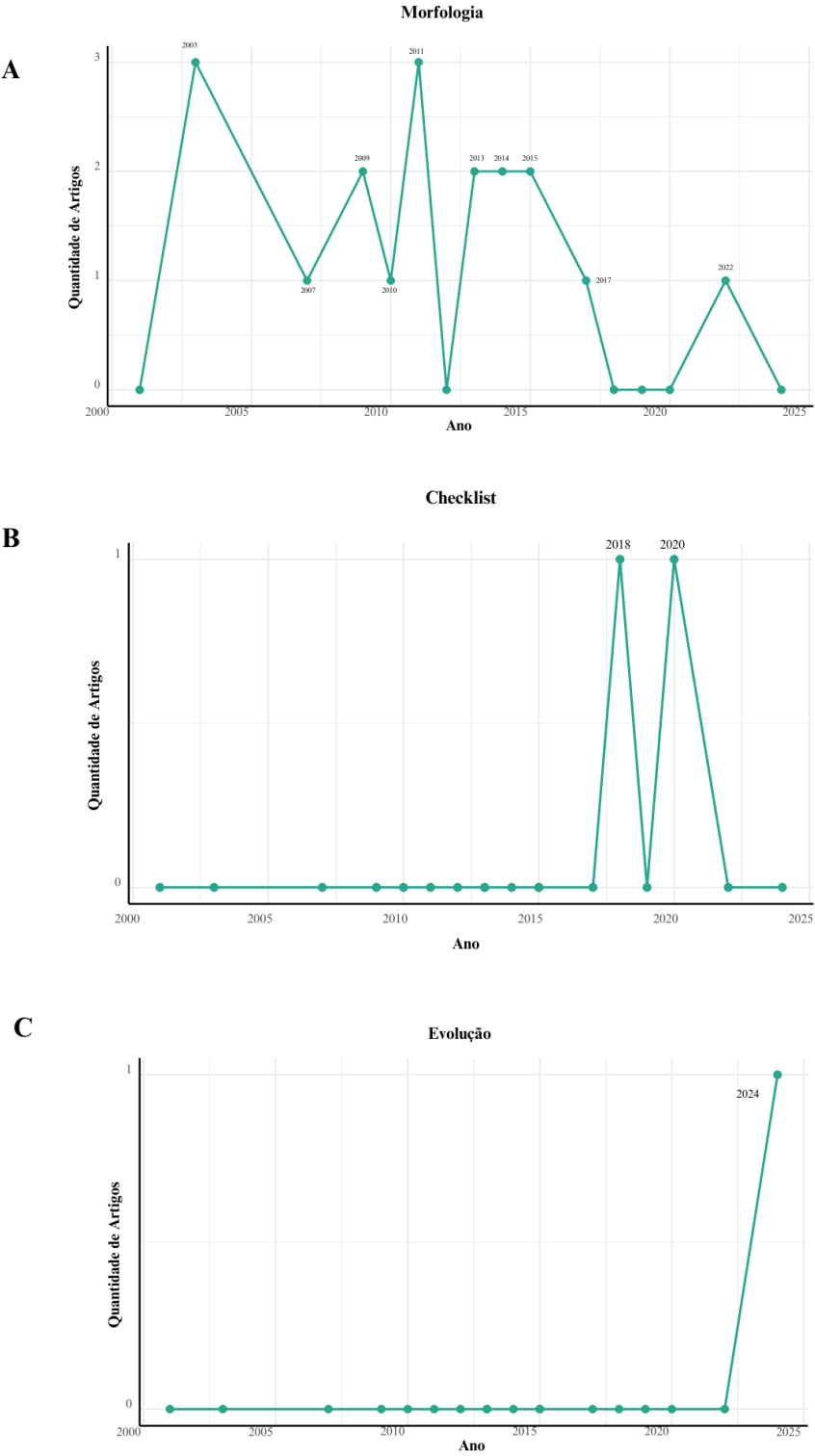


Figura 4. Gráfico de Linha demonstrando as abordagens realizadas nos artigos e quantidade de artigos por ano; (A) Morfologia; (B) *Checklist*; (C) Evolução.

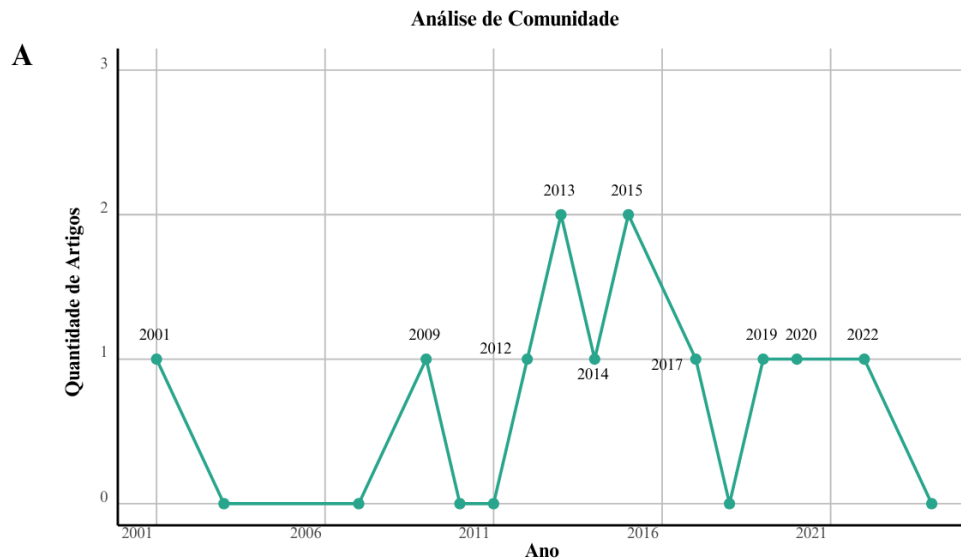


Figura 5. Gráfico de Linha demonstrando as abordagens realizadas nos artigos e quantidade de artigos por ano; (A) Análise de Comunidade;

4- DISCUSSÃO

A recuperação de apenas 33 artigos evidencia a escassez de estudos sobre ciliados em ambientes bromelícolas. Esse número relativamente baixo, quando comparado a outras áreas da biodiversidade, pode ser explicado pelo fato de essa linha de pesquisa ainda ser recente e pouco explorada.

Com relação à distribuição geográfica das coletas, todos os estudos analisados ocorreram na região Neotropical, o que era esperado, considerando que as bromélias são tradicionalmente endêmicas dessa área. O Brasil se destacou como o país com o maior número de coletas, 16, (Weisse *et al.*, 2013; Simão *et al.*, 2017; Dunthorn *et al.*, 2012; Buosi *et al.*, 2015a; Foissner *et al.*, 2003; Malfatti *et al.*, 2020; Malfatti *et al.*, 2022; Foissner, 2010; Foissner, 2003a; Foissner, 2003b; Buosi *et al.*, 2014; Foissner *et al.*, 2014b; Sabagh *et al.*, 2011; Buosi *et al.*, 2014b; Petermann *et al.*, 2015), refletindo sua biodiversidade e a atuação consolidada de sua comunidade científica na área de protozoologia, especialmente nas regiões Sudeste e Sul. Além disso, o país conta com laboratórios de referência, o que o posicionou

como o segundo em número de amostras processadas, 7,(Simão *et al.*, 2017; Buosi *et al.*, 2015; Malfatti *et al.*, 2020; Malfatti *et al.*, 2022; Buosi *et al.*, 2014a; Sabagh *et al.*, 2011; Buosi *et al.*, 2014c), atrás apenas da Áustria 17 (Foissner, 2003a; Foissner, 2003b; Foissner & Wolf, 2009; Foissner & Stoeck, 2011; Foissner, 2010; Foissner *et al.*, 2010a; Foissner *et al.*, 2003; Foissner, 2013; Foissner *et al.*, 2014a; Foissner *et al.*, 2014b; Dunthorn *et al.*, 2012; Weisse *et al.*, 2013a; Weisse *et al.*, 2013b; Foissner & Stoeck, 2013; Petermann *et al.*, 2015; Sabagh *et al.*, 2011; Buosi *et al.*, 2014).

O alto número de processamentos na Áustria está diretamente ligado à atuação do ciliatologista Wilhelm Foissner, do Departamento de Zoologia da Universidade de Salzburg. Durante uma expedição à América Latina no ano 2000, Foissner coletou diversas amostras de fitotelmós de bromélias e as levou para análise na Europa, o que explica a concentração de estudos conduzidos no país (Foissner, 2003). O México foi outro país também teve destaque, tanto em coletas (Foissner; Stoeck, 2011; Dunthorn *et al.*, 2012; Durán-Ramírez; Mayen-Estrada, 2018; Durán-Ramírez; Mayen-Estrada; Romero-Niembro, 2019; Durán-Ramírez; Dias; Mayen-Estrada, 2020; Durán-Ramírez *et al.*, 2015; Durán-Ramírez; Mayén-Estrada, 2022) quanto no processamento de amostras (Durán-Ramírez *et al.*, 2015; Durán-Ramírez; Mayen-Estrada, 2018; Durán-Ramírez; Mayen-Estrada; Romero-Niembro, 2019; Durán-Ramírez; Dias & Mayen-Estrada, 2020; Durán-Ramírez & Mayén-Estrada, 2022), devido ao trabalho dos pesquisadores Carlos Alberto Durán-Ramírez e Rosaura Mayén-Estrada, cujos laboratórios exercem um papel relevante na pesquisa sobre ciliados em bromélias.

Nos estudos sobre a morfologia dos ciliados bromelícolas, o ciliatologista Wilhelm Foissner também se sobressai com participação em 14 artigos (Foissner, 2013; Foissner; Stoeck, 2011; Foissner *et al.*, 2011a; Foissner *et al.*, 2003a; Foissner *et al.*, 2014a; Foissner, 2010; Foissner *et al.*, 2010; Foissner, 2003a; Foissner, 2003b; Foissner & Wolf, 2009; Foissner;

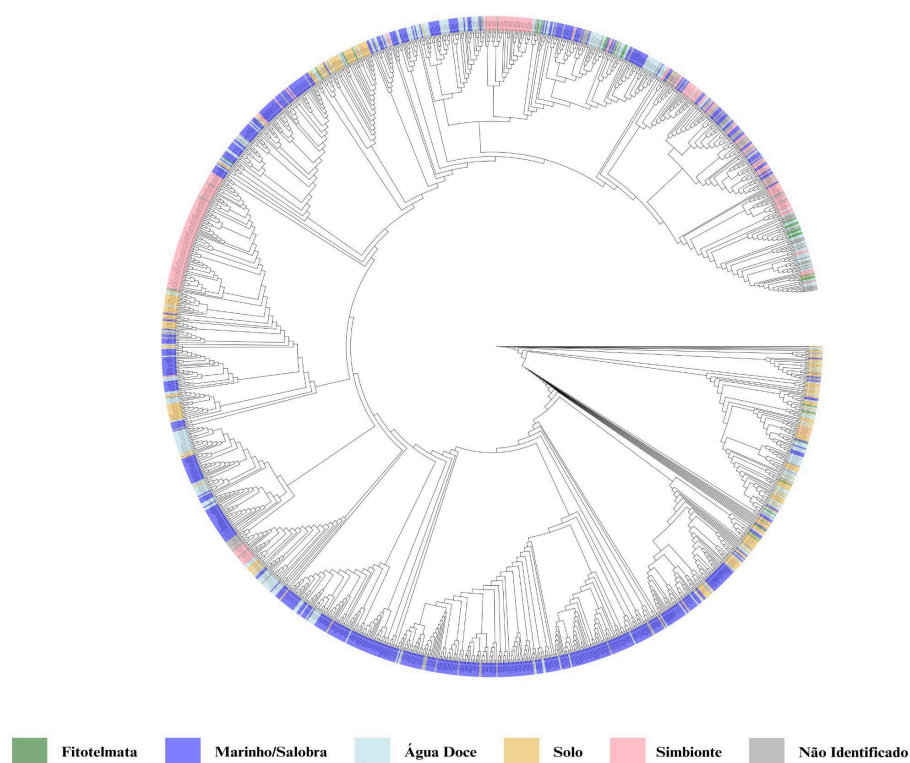


Figura 6. Árvore Filogenética de máxima verossimilhança construída com o marcador 18s r-RNA com informações sobre o habitat de cada uma das sequências analisadas.

Stoeck, 2013; Foissner *et al.*, 2014b; Foissner, 2011; Foissner *et al.*, 2003b), refletindo sua importância na taxonomia dos ciliados. O autor descreveu 11 e redescreveu duas espécies, encontradas nos tanques de bromélias na América do Sul e Central.

Além das pesquisas morfológicas, a análise da composição e dinâmica das comunidades de ciliados em tanques de bromélias também tem ganhado destaque, sendo abordada em 12 artigos (Carrias; Cussac & Corbara, 2001; Srivastava & Bell, 2009; Dunthorn *et al.*, 2012; Weisse *et al.*, 2013; Weisse *et al.*, 2013; Buosi *et al.*, 2014; Petermann *et al.*, 2015; Buosi *et al.*, 2015; Wiackowski & Kocerba-Soroka, 2017; Durán-Ramírez; Mayén-Estrada & Romero-Niembro, 2019; Malfatti; Ferreira & Utz, 2020; Durán-Ramírez & Mayén-Estrada, 2022). Esse tipo de estudo esteve presente ao longo de todo o período analisado, evidenciando o interesse contínuo na estruturação dessas comunidades e nas

interações ecológicas nesses ambientes. Em contraste, investigações voltadas para *checklist* e evolução foram menos frequentes, com apenas dois (Durán-Ramírez & Mayen-Estrada, 2018; Durán-Ramírez, Dias & Mayen-Estrada, 2020) e um artigo publicado (Costa, Dias & Rossi, 2024), respectivamente.

Embora apenas um artigo com cunho evolutivo tenha sido realizado, o estudo dessa área do conhecimento se mostra promissor, visto o avanço metodológico importante, trazido ao investigar a origem, os processos evolutivos e as rotas de dispersão dos ciliados potencialmente endêmicos, trazendo maiores informações sobre a colonização desses ambientes fitotelmatas. Como principais resultados, os autores apresentam que a colonização dos ambientes bromelícolas pelos ciliados ocorreu pelo menos seis vezes e de maneira independentemente. E além disso, os mesmos apontam que a colonização dos fitotelmos pode ter impulsionando a especiação dos ciliados potencialmente endêmicos, sustentando taxas macroevolutivas elevadas desde sua origem (Costa, Dias & Rossi, 2024). Esses resultados demonstram que a colonização do ambiente bromelicola pode ter sido um marco importante para o aumento da biodiversidade de Ciliophora, tornando os estudos desses ambientes ainda mais relevantes para um melhor entendimento da diversidade e evolução desse filo.

Foram recuperadas sequências de 31 espécies, exclusivas de fitotelmos de bromélias, sendo a maioria pertencente à classe Oligohymenophorea, seguida por Spirotrichea, Colpodea e Nassophorea. Para a classe Oligohymenophorea, foram registradas sete famílias, 10 gêneros e 17 espécies. Destacam-se os organismos da família Tetrahymenidae, que se posicionaram próximos a indivíduos parasitos de insetos dípteros, sugerindo uma possível via de colonização dos fitotelmos. Como muitos insetos, são frequentes nesses habitats (Céréghino *et al.*, 2018), esses protozoários podem ter se estabelecido nesses ambientes por meio de interações com seus hospedeiros. Para a classe Spirotrichea, foram registradas cinco famílias, seis gêneros e nove espécies. Muitos dos organismos recuperados pertencem a gêneros comumente encontrados no solo ou em musgos (Zhang *et al.*, 2024; Li *et al.*, 2024). Sua capacidade de formar cistos (Zhang *et al.*, 2024) os torna mais aptos à dispersão pelo vento, além de possibilitar o transporte por fragmentos vegetais ou outros organismos, favorecendo sua colonização nos tanques de bromélias. Na classe Colpodea, foram registradas três famílias, três gêneros e três espécies. Assim como os Spirotrichea, muitos desses organismos são tipicamente encontrados no solo (Agatha & Santoferrara, 2016), o que sugere mecanismos semelhantes de dispersão e colonização dos fitotelmos. Por fim, para a classe Nassophorea, foram registradas somente em uma família, um gênero e uma espécie. Esses organismos são

predominantemente aquáticos, ocorrendo tanto em ambientes de água doce quanto marinhos (Rawlinson & Gates, 1986). As espécies recuperadas agruparam-se com outras de habitats semelhantes, sugerindo que a colonização dos fitotelmos por esses organismos pode ter ocorrido por meio de dispersão a partir de ambientes aquáticos próximos.

Os 33 artigos analisados foram publicados em 13 periódicos diferentes, evidenciando uma dispersão moderada das pesquisas entre diversos veículos científicos. No entanto, três revistas concentraram mais da metade das publicações: *European Journal of Protistology* (Foissner *et al.*, 2003; Foissner, 2003a; Foissner & Stoeck, 2011; Foissner & Wolf, 2009; Foissner *et al.*, 2014; Durán-Ramírez *et al.*, 2015; Simão *et al.*, 2017; Weisse *et al.*, 2013), *Journal of Eukaryotic Microbiology* (Carrias *et al.*, 2001; Dunthorn *et al.*, 2012; Weisse *et al.*, 2013a; Weisse *et al.*, 2013b; Simão *et al.*, 2017; Durán-Ramírez & Mayen-Estrada, 2018; Malfatti *et al.*, 2022), e *Acta Protozoologica* (Foissner, 2003; Foissner *et al.*, 2010a; Foissner, 2010b; Foissner *et al.*, 2014; Durán-Ramírez *et al.*, 2019), reforçando o papel desses periódicos como referências para estudos sobre ciliados bromelícolas. Esse padrão de publicação sugere que as pesquisas ainda estão restritas a nichos especializados dentro da ciliatologia, destacando a importância de ampliar sua disseminação para periódicos com maior impacto na ecologia e biodiversidade.

5- PERSPECTIVAS FUTURAS

Um grande desafio nos estudos abrangendo os ciliados de tanques de bromélias é principalmente a identificação dos microrganismos e dos cistos desses microeucariotos nesses ambientes. Nesse contexto, novos estudos são necessários utilizando técnicas e modelos moleculares, como o metabarcoding e sequenciamento de nova geração para investigação da biodiversidade, para auxiliar na confirmação da presença de espécies exclusivas e de espécies cuja identificação ainda é uma lacuna. Além do mais, é de interesse o estudo e a análise genômica desses organismos e comparação dos genomas de espécies exclusivas dos fitotelmos bromelícolas com genomas bem estabelecidos de grupos próximos. Análises ecológicas também são necessárias para a maior robustez dos dados sobre tanques de bromélias, comparação da comunidade e da diversidade de microeucariotos em diferentes biomas e fitofisionomias, bem como as investigações a respeito das relações tróficas no interior dos fitotelmos.

6-CONCLUSÃO

Este estudo evidencia que as investigações sobre os ecossistemas bromelícolos estão em uma fase de consolidação. Apesar disso, esses ambientes já revelaram uma grande diversidade de ciliados, com diversas espécies endêmicas descritas, destacando seu potencial para estudos de biodiversidade. Historicamente, os estudos sobre fitotelmatas bromelícolos foram conduzidos majoritariamente na Europa, mesmo quando as amostras eram provenientes das Américas, o que impunha desafios logísticos e retardavam as análises. No entanto, recentemente, grupos de pesquisa fortalecidos nas Américas têm impulsionado o estudo desses habitats. Ainda assim, investimentos adicionais são necessários para expandir esse campo de pesquisa. Os avanços metodológicos recentes, incluindo o uso de ferramentas moleculares, têm permitido inferências mais precisas sobre a colonização dos fitotelmatas pelos ciliados. As análises genéticas de espécies descritas como endêmicas desses ambientes sugerem três possíveis vias de colonização: a partir do solo, de outros corpos hídricos ou por meio da associação com outros organismos. Esses achados reforçam a importância dos fitotelmatas bromelícolos como hotspots de biodiversidade microbiana e ressaltam a necessidade de ampliar e diversificar os estudos sobre os ciliados que os habitam, um campo que se mostra cada vez mais promissor.

REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

- ABERER, Andre J.; KOBERT, Kassian; STAMATAKIS, Alexandros. ExaBayes: massively parallel Bayesian tree inference for the whole-genome era. **Molecular biology and evolution**, v. 31, n. 10, p. 2553-2556, 2014.
- ADL, Sina M. *et al.* The revised classification of eukaryotes. **Journal of eukaryotic microbiology**, v. 59, n. 5, p. 429-514, 2012.
- AGATHA, Sabine; SANTOFERRARA, L. F. Biodiversity studies in loricate protists: the case of tintinnids (alveolata, Ciliophora, Spirotricha). **Protistology**, v. 10, n. 2, p. 6-6, 2016.

AHSAN, Ragib; BLANCHE, Wumei; KATZ, Laura A. Macronuclear development in ciliates, with a focus on nuclear architecture. **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 69, n. 5, p. e12898, 2022.

BENZING, David H. Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. **Cambridge University Press**, 2000.

BROMELIAD SOCIETY INTERNATIONAL. An alphabetical list of bromeliad binomials. **Sarasota, FL: Bromeliad Society International**, 2000.

BUOSI, Paulo RB *et al.* Effects of seasonality and dispersal on the ciliate community inhabiting bromeliad phytotelmata in riparian vegetation of a large tropical river. **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 62, n. 6, p. 737-749, 2015.

BUOSI, Paulo RB *et al.* Multiple lines of evidence shed light on the occurrence of Paramecium (Ciliophora, Oligohymenophorea) in bromeliad tank water. **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 61, n. 1, p. 2-10, 2014.

BUOSI, Paulo Roberto Bressan *et al.* Rainfall influence on species composition of the ciliate community inhabiting bromeliad phytotelmata. **Zoological Studies**, v. 53, p. 1-12, 2014.

CARRIAS, Jean-François; CUSSAC, Marie-Eve; CORBARA, Bruno. A preliminary study of freshwater protozoa in tank bromeliads. **Journal of Tropical Ecology**, v. 17, n. 4, p. 611-617, 2001.

CASTRESANA, Jose. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. **Molecular biology and evolution**, v. 17, n. 4, p. 540-552, 2000.

CÉRÉGHINO, Régis *et al.* Constraints on the functional trait space of aquatic invertebrates in bromeliads. **Functional Ecology**, v. 32, n. 10, p. 2435-2447, 2018.

CHAMBERS, John M. Software for data analysis: programming with R. **New York: Springer**, 2008.

CHAO, A.; LI, P. C.; AGATHA, S.; FOISSNER, W. A statistical approach to estimate soil ciliate diversity and distribution based on data from five continents. *Oikos*, v. 114, p. 479-493, 2006.

COSTA, Fabiola da Silva; DIAS, Roberto Júnio Pedroso; ROSSI, Mariana Fonseca. Potentially endemic ciliates of phytotelma exhibit high macroevolutionary rates. **Hydrobiologia**, p. 1-14, 2024.

CSARDI, Maintainer Gabor. Package 'igraph'. Last accessed, v. 3, n. 09, p. 2013, 2013.

DOBELL, Clifford. The discovery of the intestinal protozoa of man. **Proceedings of the Royal Society of Medicine**, v. 13, n. Sect_Hist_Med, p. 1-15, 1920.

DUNTHORN, Micah *et al.* Diversity and endemism of ciliates inhabiting Neotropical phytotelmata. **Systematics and Biodiversity**, v. 10, n. 2, p. 195-205, 2012.

DURÁN-RAMÍREZ, Carlos Alberto *et al.* Free-living ciliates from epiphytic tank bromeliads in Mexico. **European Journal of Protistology**, v. 51, n. 1, p. 15-33, 2015.

DURÁN-RAMÍREZ, Carlos Alberto; DIAS, Roberto Júnio Pedroso; MAYEN-ESTRADA, Rosaura. Checklist of ciliates (Alveolata: Ciliophora) that inhabit in bromeliads from the **Neotropical Region**. **Zootaxa**, v. 4895, n. 1, p. 1, 2020.

DURÁN-RAMÍREZ, Carlos Alberto; MAYEN-ESTRADA, Rosaura; ROMERO-NIEMBRO, Víctor Manuel. Ciliate community structure in bromeliads of different types of vegetation in eastern Mexico. **Acta Protozoologica**, v. 58, n. 3, p. 155-165, 2019.

DURÁN-RAMÍREZ, Carlos Alberto; MAYEN-ESTRADA, Rosaura. Ciliate species from tank-less bromeliads in a dry tropical forest and their geographical distribution in the **Neotropics**. **Zootaxa**, v. 4497, n. 2, p. 241-257, 2018.

DURÁN-RAMÍREZ, Carlos Alberto; MAYÉN-ESTRADA, Rosaura. Ecological Study of the Active Ciliate Community from Bromeliads during the Humid Season in Different Types of Forests of the Mexican Neotropics. **Diversity**, v. 14, n. 2, p. 122, 2022.

FEINERER, Ingo. Introduction to the tm Package Text Mining in R. Accessible en ligne: <http://cran.r-project.org/web/packages/tm/vignettes/tm.pdf>, 2013.

FENCHEL, Tom. There are more small than large species?. *Oikos*, p. 375-378, 1993.

FOISSNER, Wilhelm *et al.* Description of *Leptopharynx bromelicola* n. sp. and characterization of the genus *Leptopharynx* Mermod, 1914 (Protista, Ciliophora). **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 58, n. 2, p. 134-151, 2011.

FOISSNER, Wilhelm *et al.* Endemic ciliates (Protozoa, Ciliophora) from tank bromeliads (Bromeliaceae): a combined morphological, molecular, and ecological study. **European Journal of Protistology**, v. 39, n. 4, p. 365-372, 2003.

FOISSNER, Wilhelm *et al.* Endemic ciliates (Protozoa, Ciliophora) from tank bromeliads (Bromeliaceae): a combined morphological, molecular, and ecological study. **European journal of protistology**, v. 39, n. 4, p. 365-372, 2003.

FOISSNER, Wilhelm *et al.* Five new spathidiids (Ciliophora: Haptoria) from Caribbean tank bromeliads. **Acta Protozoologica**, v. 53, n. 2, 2014.

FOISSNER, Wilhelm *et al.* Morphological and molecular characterization of some peritrichs (Ciliophora: Peritrichida) from tank bromeliads, including two new genera: *Orborhabdostyla* and *Vorticellides*. **Acta Protozoologica**, v. 48, n. 4, p. 291, 2010.

FOISSNER, Wilhelm *et al.* New SSU-rDNA sequences for eleven colpodeans (Ciliophora, Colpodea) and description of *Apocyrtolophosis* nov. gen. **European Journal of Protistology**, v. 50, n. 1, p. 40-46, 2014.

FOISSNER, Wilhelm; CHAO, Anne; KATZ, Laura A. Diversity and geographic distribution of ciliates (Protista: Ciliophora). **Springer Netherlands**, 2009.

FOISSNER, Wilhelm; STOECK, Thorsten. *Cotterillia bromelicola* nov. gen., nov. spec., a gonostomatid ciliate (Ciliophora, Hypotricha) from tank bromeliads (Bromeliaceae) with de novo originating dorsal kineties. **European Journal of Protistology**, v. 47, n. 1, p. 29-50, 2011.

FOISSNER, Wilhelm; STOECK, Thorsten. *Cotterillia bromelicola* nov. gen., nov. spec., a gonostomatid ciliate (Ciliophora, Hypotricha) from tank bromeliads (Bromeliaceae) with de novo originating dorsal kineties. **European journal of protistology**, v. 47, n. 1, p. 29-50, 2011.

FOISSNER, Wilhelm; STOECK, Thorsten. Morphology of *Bromeliophrya quadristicha* n. spec., an Inhabitant of Tank Bromeliads (Bromeliaceae), and Phylogeny of the Bromeliophryidae (Ciliophora, Tetrahymenida). **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 60, n. 3, p. 223-234, 2013.

FOISSNER, Wilhelm; WOLF, Klaus W. Morphology and ontogenesis of *Platyophrya bromelicola* nov. spec., a new macrostome-forming colpodid (Protists, Ciliophora) from tank bromeliads of Jamaica. **European Journal of Protistology**, v. 45, n. 2, p. 87-97, 2009.

FOISSNER, Wilhelm; WOLF, Klaus W. Morphology and ontogenesis of *Platyophrya bromelicola* nov. spec., a new macrostome-forming colpodid (Protists, Ciliophora) from tank bromeliads of Jamaica. **European journal of protistology**, v. 45, n. 2, p. 87-97, 2009.

FOISSNER, Wilhelm. Biogeography and dispersal of micro-organisms: a review emphasizing protists. **Acta Protozoologica**, v. 45, n. 2, p. 111-136, 2006.

FOISSNER, Wilhelm. Description of *Glaucoides bromelicola* n. gen., n. sp. (Ciliophora, Tetrahymenida), a macrostome forming inhabitant of bromeliads (Bromeliaceae), including redescrptions of *Glaucoma scintillans* and *G. reniformis*. **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 60, n. 2, p. 137-157, 2013.

FOISSNER, Wilhelm. Life cycle, morphology, ontogenesis, and phylogeny of *Bromeliothrix metopoides* nov. gen., nov. spec., a peculiar ciliate (Protista, Colpodea) from tank bromeliads (Bromeliaceae). **Acta protozoologica**, v. 49, n. 3, p. 159, 2010.

FOISSNER, Wilhelm. Morphology and ontogenesis of *Bromeliophrya brasiliensis* gen. n., sp. n., a new ciliate (Protozoa: Ciliophora) from Brazilian tank bromeliads (Bromeliaceae). **Acta protozoologica**, v. 42, n. 1, p. 55-70, 2003.

FOISSNER, Wilhelm. Morphology and ontogenesis of *Lambornella trichoglossa* nov. spec., a new tetrahymenid ciliate (Protozoa, Ciliophora) from Brazilian tank bromeliads (Bromeliaceae). **European journal of protistology**, v. 39, n. 1, p. 63-82, 2003.

FOISSNER, Wilhelm. Protist diversity and distribution: some basic considerations. **Protist diversity and geographical distribution**, p. 1-8, 2009.

FRANK, J. H.; LOUNIBOS, L. P. Phytotelmata: swamps or islands? **Florida Entomologist**, p. 14-20, 1987.

FRIED, Johannes; FOISSNER, Wilhelm. Differentiation of two very similar glaucomid ciliate morphospecies (Ciliophora, Tetrahymenida) by fluorescence in situ hybridization with 18S rRNA targeted oligonucleotide probes. **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 54, n. 4, p. 381-387, 2007.

GAO, Feng *et al.* Systematic studies on ciliates (Alveolata, Ciliophora) in China: progress and achievements based on molecular information. **European Journal of Protistology**, v. 61, p. 409-423, 2017.

GOUY, Manolo; GUINDON, Stéphane; GASCUEL, Olivier. SeaView version 4: a multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. **Molecular biology and evolution**, v. 27, n. 2, p. 221-224, 2010.

KATOH, Kazutaka; STANDLEY, Daron M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. **Molecular biology and evolution**, v. 30, n. 4, p. 772-780, 2013

KUMAR, Priti; NAGARAJAN, Arvindhan; UCHIL, Pradeep D. Analysis of cell viability by the lactate dehydrogenase assay. **Cold Spring Harbor Protocols**, v. 2018, n. 6, p. pdb. prot095497, 2018.

LI, Haichao *et al.* Integrative analyses on the ciliates Colpoda illuminate the life history evolution of soil microorganisms. **Msystems**, v. 9, n. 6, p. e01379-23, 2024.

LIU, Weiwei *et al.* Diversity of free-living marine ciliates (Alveolata, Ciliophora): faunal studies in coastal waters of China during the years 2011–2016. **European Journal of Protistology**, v. 61, p. 424-438, 2017.

LYNN, D. The Ciliated Protozoa. [s.l.]: **Springer Science & Business Media**, 2008.

MAGUIRE, Bassett. Phytotelmata: biota and community structure determination in plant-held waters. **Annual Review of Ecology and Systematics**, p. 439-464, 1971.

MALFATTI, Eduardo *et al.* “Hitchhiking with invertebrates”: two reports of epibiosis by peritrich ciliates on ostracods and hydrachnid mites in tanks of epiphytic bromeliads from south Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 94, n. 3, p. e20210894, 2022.

MALFATTI, Eduardo; FERREIRA, Pedro MA; UTZ, Laura RP. Eukaryotic communities in bromeliad phytotelmata: How do they respond to altitudinal differences?. **Diversity**, v. 12, n. 9, p. 326, 2020.

MATSUOKA, Tatsuomi. Early signaling pathways mediating dormant cyst formation in terrestrial unicellular eukaryote Colpoda. **FEMS Microbiology Letters**, v. 368, n. 5, p. fnab019, 2021.

OMAR, Atef; FOISSNER, Wilhelm. Description of *Leptopharynx bromeliophilus* nov. spec. and *Leptopharynx australiensis* nov. spec. (Ciliophora, Nassulida). **Acta Protozoologica**, v. 50, n. 2, 2011.

PETERMANN, Jana S. *et al.* Resources alter the structure and increase stochasticity in bromeliad microfauna communities. **PloS one**, v. 10, n. 3, p. e0118952, 2015.

POREMBSKI, Stefan; BARTHLOTT, Wilhelm. *Pitcairnia feliciana*: the only indigenous African bromeliad. **Harvard Papers in Botany**, p. 175-184, 1999.

POSADA, David. jModelTest: phylogenetic model averaging. **Molecular biology and evolution**, v. 25, n. 7, p. 1253-1256, 2008.

RAWLINSON, Nancy G.; GATES, Michael A. A morphological classification of encysting species of Euplotes (Ciliophora: Nassophorea: Euplotida). **Transactions of the American Microscopical Society**, p. 301-310, 1986.

SABAGH, Leandro T. *et al.* News records of phoresy and hyperphoresy among treefrogs, ostracods, and ciliates in bromeliad of Atlantic forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 20, p. 1837-1841, 2011.

SABAGH, Leandro Talione; FERREIRA, Rodrigo Barbosa; ROCHA, Carlos Frederico Duarte. Host bromeliads and their associated frog species: further considerations on the importance of species interactions for conservation. **Symbiosis**, v. 73, p. 201-211, 2017.

SIMÃO, Taiz LL *et al.* Characterization of ciliate diversity in bromeliad tank waters from the Brazilian Atlantic Forest. **European Journal of Protistology**, v. 61, p. 359-365, 2017.

SMITH, Lyman B.; TILL, W. Bromeliaceae. In: Flowering Plants· Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae). Berlin, Heidelberg: **Springer Berlin Heidelberg**, 1998. p. 74-99.

SRIVASTAVA, Diane S.; BELL, Thomas. Reducing horizontal and vertical diversity in a foodweb triggers extinctions and impacts functions. **Ecology letters**, v. 12, n. 10, p. 1016-1028, 2009.

STAMATAKIS, Alexandros. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. **Bioinformatics**, v. 30, n. 9, p. 1312-1313, 2014.

WEISSE, Thomas *et al.* Bromeliothrix metopoides, a boom and bust ciliate (Ciliophora, Colpodea) from tank bromeliads. **European journal of protistology**, v. 49, n. 3, p. 406-419, 2013.

WEISSE, Thomas *et al.* Functional ecology of the ciliate Glaucomides bromelicola, and comparison with the sympatric species Bromeliothrix metopoides. **Journal of Eukaryotic Microbiology**, v. 60, n. 6, p. 578-587, 2013.

WIACKOWSKI, Krzysztof; KOCERBA-SOROKA, Wioleta. Selective predation by a harpacticoid copepod on ciliates in phytotelmata: a laboratory experiment. **Hydrobiologia**, v. 790, n. 1, p. 13-22, 2017.

WICKHAM, Hadley *et al.* Package ‘readxl’. Version, v. 13, p. 1, 2019.

WICKHAM, Hadley *et al.* Welcome to the Tidyverse. **Journal of open source software**, v. 4, n. 43, p. 1686, 2019.

WICKHAM, Hadley. ggplot2. **Wiley interdisciplinary reviews: computational statistics**, v. 3, n. 2, p. 180-185, 2011.

ZHANG, Ying *et al.* Comparative genomics provides insights into the evolutionary history of the phylum Ciliophora (Eukaryota, Alveolata) and uncovers the adaptive evolution of anaerobic ciliate classes. **Zoologica Scripta**, 2024.

ZHANG, Yuanyuan et al. Mitogenomic architecture and evolution of the soil ciliates Colpoda.
Msystems, v. 9, n. 2, p. e01161-23, 2024.