

Introdução a Ecdysozoa e Cycloneuralia

Prof. Leandro Lourenço Dumas

Descrição

Os principais aspectos evolutivos e representantes de Ecdysozoa e Cycloneuralia, com destaque para as características morfofuncionais, da biologia e da classificação dos filos Nematoda e Kinorhyncha.

Propósito

As características e a evolução de importantes grupos de metazoários, como nematódeos, é parte dos conhecimentos zoológicos, cuja aplicação é vasta nos múltiplos campos biológicos, como agronomia, economia, medicina, lazer e até mesmo tecnologia e cultura.

Preparação

Antes de iniciar seu estudo, tenha em mãos um dicionário de termos e conceitos básicos da sistemática filogenética. Uma boa opção é o glossário Sistemática Biológica, produzido pela UFMG e disponível na internet.

Objetivos

Módulo 1

As características evolutivas de Ecdysozoa e Cycloneuralia

Identificar as características evolutivas utilizadas na classificação de Ecdysozoa e Cycloneuralia.

Módulo 2

As características morfofuncionais do filo Nematoda

Descrever as características morfofuncionais e os padrões evolutivos do filo Nematoda.

Módulo 3

As características morfofuncionais do filo Kinorhyncha

Descrever as características morfofuncionais e os padrões evolutivos do filo Kinorhyncha.

Introdução

A partir do final dos anos 1980 e durante os anos 1990, as abordagens filogenéticas de metazoários pautadas em caracteres morfológicos sofreram uma grande transformação com a adição de dados

moleculares. As primeiras análises inferidas utilizaram sequências parciais da molécula de RNAr 18S e 28S das subunidades ribossômicas.

Desde então, uma série de marcadores moleculares e, mais recentemente, de genomas completos, vem sendo amplamente utilizada para inferir as relações filogenéticas dos metazoários na “era da sistemática molecular”. Essas análises têm dado suporte a algumas visões tradicionais, como a posição basal dos Bilateria e o status monofilético de Protostomia e Deuterostomia. Porém, as relações dentro desses clados, especialmente nos protostomados, sofreram consideráveis modificações.

Atualmente, análises multigênicas corroboram a divisão de Protostomia em dois grandes clados, por vezes chamados de superfilos: Spiralia (ou Lophotrochozoa) e Ecdysozoa.

Spiralia apresenta táxons com formas corporais muito diversas, como alguns filos vermiformes, caso de anelídeos, platelmintos e rotíferos, moluscos e formas sésseis com lofóforo (órgão alimentar que forma uma coroa de tentáculos ao redor da boca), como briozoários e branquiópodes, sendo sustentado principalmente por dados moleculares. No entanto, as relações dentro de Spiralia não estão bem resolvidas e são controversas nas distintas análises.

Ecdysozoa reúne os artrópodes, nematódeos e outros sete filos, sendo caracterizados pela capacidade de ecdise (muda) da cutícula durante ao menos parte de seus ciclos de vida. Com isso, relacionamentos tradicionais entre filos protostomados, caso de Articulata, que juntava anelídeos e artrópodes, e de asquelmintos, que reunia oito filos pseudocelomados vermiformes, como nematódeos, rotíferos e quinorrincos, foram abandonados por não serem monofiléticos.

Assim, abordaremos aqui os principais aspectos e as relações evolutivas dos ecdisozoários, bem como os principais representantes desse clado. É de conhecimento quase geral que uma das principais características dos artrópodes é a habilidade de realizar mudas periódicas de seus exoesqueletos, mas você sabia que nematódeos e outros filos relacionados também trocam sua cutícula? Essa é uma das principais características de Ecdysozoa. Além disso, também trataremos de dois importantes filos de ecdisozoários: os nematódeos, que incluem animais vermiformes — bastante conhecidos por sua importância médica e veterinária, caso de lombrigas, filárias e ancilostomas —, e os quinorrincos, pequenos vermes marinhos intersticiais.



1 - As características evolutivas de Ecdysozoa e Cycloneuralia

Ao final deste módulo, você será capaz de identificar as características evolutivas utilizadas na classificação de Ecdysozoa e Cycloneuralia.

Aspectos evolutivos

A tentativa de classificar os seres vivos teve início há muito tempo, desde Aristóteles (384–322 a.C.), passando pelo *Systema Naturae* de Linnaeus (1735) e chegando na era da sistemática filogenética cladística.

Desde o começo, a morfologia desempenhou papel predominante na elucidação de histórias evolutivas e classificação dos seres vivos. Porém, com o advento das técnicas de biologia molecular nas inferências filogenéticas, mudanças significativas vêm ocorrendo na classificação dos metazoários, especialmente na relação de certos filos protostomados. A introdução do clado Ecdysozoa certamente foi uma das alterações mais revolucionárias na filogenia animal.

Hipótese Articulata x Hipótese Ecdysozoa

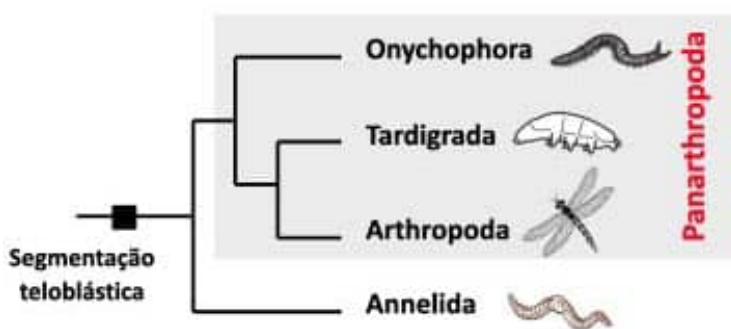
Durante quase um século, a relação próxima entre anelídeos e artrópodes permaneceu praticamente sem questionamento na sistemática filogenética de Metazoa.

Georges Cuvier, em 1817, criou o táxon Articulata, no qual ele agrupou esses organismos, com base no plano corporal segmentado compartilhado por eles e, segundo Cuvier, oriundo de um ancestral pré-cambriano comum segmentado.



Georges Cuvier (1769–1832)

Posteriormente, os filos Onychophora e Tardigrada foram agrupados aos artrópodes, formando o clado Panarthropoda, que estaria dentro de Articulata, junto com Annelida.

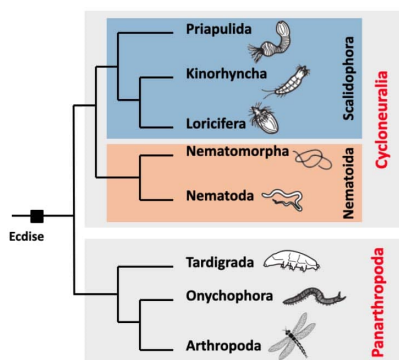


Hipótese Articulata.

Além da segmentação corporal metamérica, baseada em um crescimento teloblástico, outras antigas apomorfias para Articulata incluíam similaridades do sistema nervoso, como as presenças de corpos cogumelares anteriores nos gânglios cerebrais e de gânglios segmentares no cordão nervoso ventral, e semelhanças do sistema circulatório, composto por um vaso dorsal muscular.

No entanto, no fim do século passado, com o uso de dados de sequências genéticas nas filogenias de metazoários, houve uma mudança radical na tradicional hipótese Articulata. Em 1997, a pesquisadora Anne Marie Aguinaldo e seus colaboradores criaram o clado Ecdysozoa com base em sequências do gene 18S do RNA ribossomal.

Eles mostraram que Articulata não formava um agrupamento natural e, em vez disso, os Panarthropoda eram mais relacionados com outros filos de protostomados vermiformes — Loricifera, Priapulida, Kinorhyncha, Nematomorpha e Nematoda, parte deles antigamente classificados como Aschelminthes.



Hipótese Ecdysozoa.

Apesar da rejeição inicial por muitos pesquisadores conservadores, hoje em dia essa hipótese é amplamente aceita e recebe cada vez mais suporte de estudos moleculares multigenes, tanto nucleares como mitocondriais, e até mesmo de genes de desenvolvimento, como os genes Hox, fundamentais na definição do eixo anteroposterior corporal. Assim, as sinapomorfias que sustentavam Articulata, como a segmentação corporal metamérica, constituem semelhanças superficiais ou meras convergências evolutivas entre anelídeos e artrópodes.

Origem e características dos ecdisozoários

O que animais tão diferentes como um grilo, um verme-veludo e uma lombriga possuem em comum?

Diante de tamanha diversidade de formas é difícil encontrar caracteres morfológicos compartilhados por esses grupos. Porém, o próprio nome do clado Ecdysozoa dá pistas para tais similaridades. Os ecdisozoários compartilham a capacidade de ecdise (muda) da cutícula mediada por hormônios ecdisteroides durante toda ou parte de sua vida, sendo essa a principal apomorfia de Ecdysozoa.

O processo de muda vem ganhando novas visões pela compreensão de mecanismos hormonais neuroendócrinos e genéticos que regulam essa atividade, sendo bastante compreendido nos artrópodes. No

entanto, com exceção de alguns nematódeos parasitas de humanos, o processo de ecdise em outros ecdisozoários é muito menos conhecido.



Fim do processo de ecdise de um grilo.

As duas etapas mais críticas da muda são a separação da velha cutícula das células epidérmicas subjacentes e a divisão da cutícula ao longo de linhas de fraqueza predeterminadas, o que permite ao animal se libertar de seu antigo exoesqueleto.

Outras sinapomorfias de ecdisozoários também estão relacionadas ao tegumento, como a ausência de cílios locomotores, presentes em Annelida, e a cutícula com três camadas características. Além disso, há evidências de que a boca em posição terminal também seja uma apomorfia de Ecdysozoa.

Contudo, trabalhos com base em desenvolvimento sugerem que a condição do último ancestral comum ao grupo seria uma boca com origem ventral. Estima-se que esse ancestral teria vivido nos mares Ediacarano entre 587–543 milhões de anos atrás, com base em técnicas de datação por relógio molecular. No entanto, foi durante o período Cambriano (541–485 milhões de anos atrás) que ocorreu a grande diversificação dos ecdisozoários, no evento que ficou conhecido como **Explosão do Cambriano** e que gerou a diversificação da maioria dos filos de metazoários modernos.

O fato de possuírem cutículas quitinosas rígidas permitiu que um grande número de táxons deixasse registros fósseis consistentes, mas muitas vezes há dificuldades de interpretação se pertencem a algum dos filos atuais ou se fazem parte de linhagens de ecdisozoários extintas (grupo-tronco). A exceção fica por conta dos nematoides, com cutículas majoritariamente colagenosas e, consequentemente, com poucos fósseis.

Fósseis desse período, preservados durante a muda, confirmam que os primeiros ecdisozoários já realizavam ecdise durante o processo de crescimento, assim como os táxons atuais.

Curiosidade

Atualmente, os ecdisozoários representam quase 85% da diversidade animal, sendo encontrados em praticamente todos os ambientes do planeta, das profundezas abissais oceânicas até desertos áridos. Isso é possível graças a sua cutícula rígida, que lhes forneceu grande proteção, suporte mecânico e uma barreira contra a dessecação.

Classificação de Ecdysozoa e introdução aos Cycloneuralia

Dentro de Ecdysozoa, duas linhagens principais iniciais divergiram inicialmente: os Panarthropoda e os Cycloneuralia.

Panarthropoda

Compostos pelos filos Arthropoda, Onychophora e Tardigrada, clado amplamente suportado por análises morfológicas e moleculares, sendo caracterizados principalmente pelo corpo com segmentação metamérica e apêndices locomotores pareados com garras terminais (e.g., pernas dos artrópodes, lobopódios de onicóforos etc.), cérebro tripartido composto por gânglios pareados e uma cutícula laminada composta majoritariamente por α -quitina, com mudas mediadas por ecdisona.



Louva-Deus (Arthropoda).



Verme-aveludado (Onychophora).



Tardígrado (Tardigrada)

Outras possíveis sinapomorfias são os metanefrídeos saculiformes (reduzidos em número em artrópodes) e o sistema circulatório aberto, embora ambos estejam ausentes em tardígrados em função da miniaturização.

Cycloneuralia

Formados por filós vermiformes pseudocelomados e sustentados pela presença de um cérebro circum-oral ao redor da faringe e dividido longitudinalmente em somata anterior e posterior, com uma neurópila mediana, e a anatomia radial (cilíndrica) da faringe, que é uma estrutura elaborada. A presença da cutícula rígida à base de quitina de tipo desconhecida é típica de muitos filós de cicloneurários, porém, a quitina está ausente na cutícula de nematódeos e nematomorfos, cuja principal proteína cuticular é o colágeno. A presença de quitina na cutícula faríngea de alguns nematódeos leva alguns autores a considerarem que o ancestral comum dos ecdisozoários provavelmente também era dotado de uma cutícula quitinosa.

No mais, todos os ecdisozoários possuem um padrão de clivagem que não é claramente espiral nem radial, tendo perdido completamente as larvas primárias trocóforas. São divididos em dois clados: Scalidophora e Nematoida

Scalidophora

É composto pelos filós Loricifera, Priapulida e Kinorhyncha, que incluem pequenos invertebrados marinhos intersticiais de vida-livre, que compõem a meiofauna e podem medir menos de 100µm. O clado é recuperado na maioria das análises em uma posição mais basal em relação ao restante dos ecdisozoários. Mas como podemos reconhecer esse grupo? Morfologicamente, todos os escalidóforos possuem uma introverte, uma estrutura anterior elaborada, retrátil e em forma de colar, que é recolhida da boca por um conjunto de músculos retratores específicos ligados diretamente ao cérebro, sendo utilizada para locomoção e/ou alimentação.



Nanaloricus (filo Loricifera).



Echinoderes (filo Kinorhyncha).



Priapulid (filo Priapulida).

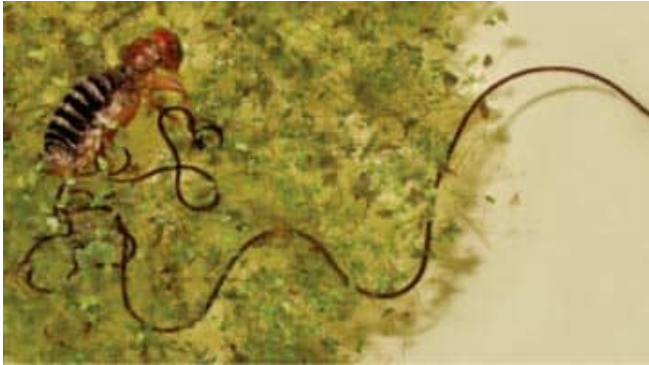
Também são caracterizados pelas escálides na introverte, estruturas semelhantes a espinhos enervados e direcionados para trás e geralmente organizadas na forma de múltiplos anéis, sendo o número e a forma importantes taxonomicamente. Tanto as escálides como os músculos retratores são considerados sinapomorfias de escalidóforos.

Nematoida

É formada por apenas dois filis, Nematoda e Nematomorpha, este último composto por vermes-crina-de-cavalo, conhecidos assim por sua espessura muito fina. Os Nematoida incluem formas vermiformes que

vivem em distintos ambientes, muitos deles sendo parasitas patogênicos de animais e plantas; todos os nematomorfos são parasitoides obrigatórios de artrópodes terrestres ou marinhos.

Os Nematoida são agrupados com base em uma série de sinapomorfias, sendo as principais a cutícula com fibras colagenosas cruzadas, sem quitina, a parede do corpo com apenas musculatura longitudinal, sem músculos circulares, e a presença de cordões longitudinais epidérmicos.



Gordius emergindo de um grilo hospedeiro (filo Nematomorpha).



Ascaris lumbricoides, uma lombriga (filo Nematoda).

Relações internas em Panarthropoda e Cycloneuralia

Apesar de estarem bem estabelecidos, as relações internas dentro de ambos os clados ainda gera certa instabilidade, principalmente em análises moleculares.

Em **Panarthropoda**, algumas análises indicam um posicionamento mais basal de Tardigrada, mas muitos estudos, especialmente de filogenômica, posicionam eles até mesmo fora do grupo, mostrando uma grande atração entre tardígrados e nematódeos. Isso possivelmente está relacionado a artefatos causados pela rápida taxa evolutiva de certas regiões genômicas dos tardígrados.

Em **Cycloneuralia**, é constante a presença de uma politomia em Scalidophora, evidenciada pela insuficiência de informações genéticas para elucidação das divergências internas do grupo, especialmente sobre

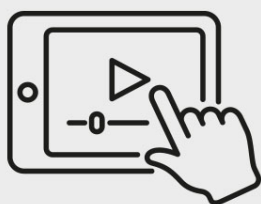
loricíferos. A partir da morfologia, alguns autores apontam para um maior relacionamento entre Priapulida e Loricifera, com base na presença da lórica, uma couraça externa de placas cuticulares que recobre parte do corpo nos loricíferos adultos e nas larvas de ambos os filos; já outros agrupam Kinorhyncha e Loricifera pela presença do cone oral ou bucal não eversível. Em algumas análises, os escalidóforos aparecem como um grupo parafilético.



Quem são os loricíferos, priapulídeos e nematomórfos

Neste vídeo, o especialista fala um pouco mais sobre a biologia e a morfologia de três filos de cicloneurálidos que não estão incluídos em nossa aula: Loricifera, Priapulida e Nematomorpha.

Para assistir a um vídeo sobre o assunto, acesse a versão online deste conteúdo.



Falta pouco para atingir seus objetivos.

Vamos praticar alguns conceitos?

Questão 1

Durante muitos anos, os anelídeos eram considerados parentes próximos dos artrópodes. Porém, no fim do século passado, com o uso de dados moleculares, a árvore da vida dos metazoários sofreu uma

profunda mudança, e outros grupos de metazoários, como os nematódeos, passaram a ser posicionados como grupo-irmão dos panartrópodes, formando o clado Ecdysozoa. Nesse contexto, as principais sinapomorfias que corroboram esse relacionamento são

- A segmentação corporal teloblástica e sistema nervoso com gânglio cerebral dotado de corpos cogumelares e cordão nervoso ventral ganglionar e segmentado.
- B muda cuticular mediada por hormônios ecdisteroides e cutícula com três camadas sem cílios locomotores.
- C cérebro circum-oral situado ao redor da faringe e anatomia radial da boca e da faringe.
- D presença de larva primária trocófora e pseudoceloma desenvolvido.
- E cutícula collagenosa trilaminada e epiderme formando cordões longitudinais que abrigam os cordões nervosos.

Parabéns! A alternativa B está correta.

O clado Ecdysozoa é formado por oito filos de morfologia bastante distinta, como Arthropoda e Nematoda. Entretanto, todos eles são reunidos por caracteres compartilhados exclusivamente por esses animais, como a capacidade de realizar a muda da cutícula em pelo menos algum estágio do ciclo de vida, sendo esse processo mediado por hormônios, caso da ecdisona, e certas características da própria cutícula, como a presença de quitina e o arranjo em três camadas. Devido à rigidez de sua cutícula, ela também não apresenta cílios locomotores, como no caso dos anelídeos. As alternativas A, C e E referem-se, respectivamente, às sinapomorfias para os clados Articulata, Cycloneuralia e Nematoda. Já a alternativa D não faz alusão a nenhum grupo, sendo a larva trocófora uma característica ancestral de Protostomia e o pseudoceloma uma condição adquirida de forma independente por vários filos de protostomados.

Questão 2

Animais de aspecto vermiforme que fazem ecdise da cutícula, com cérebros circum-orais e com introverte protraível utilizada tanto para a alimentação como para deslocamento são característicos do clado

A Panarthropoda..

B Ecdysozoa.

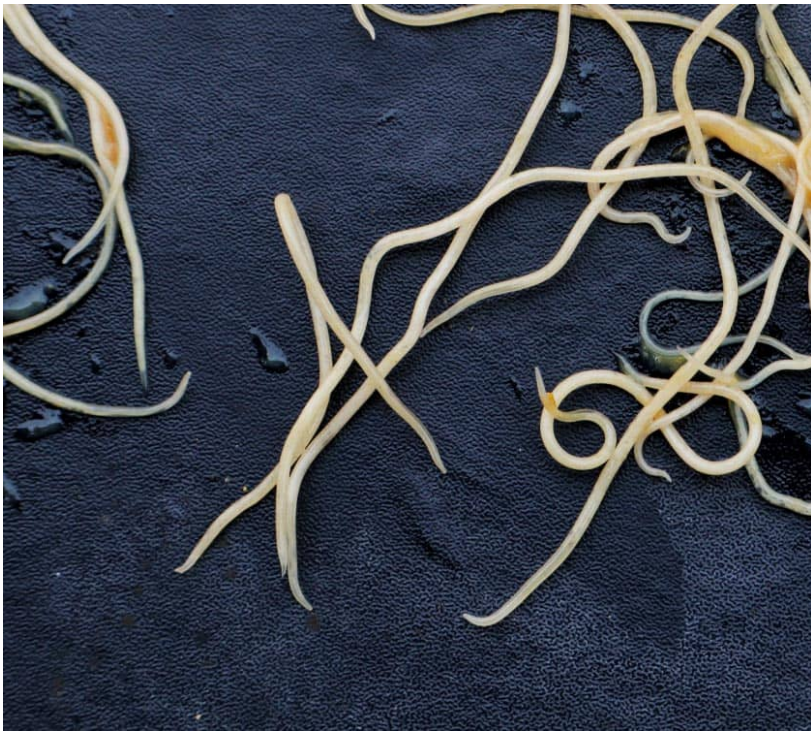
C Articulata..

D Aschelminthes.

E Cycloneuralia.

Parabéns! A alternativa E está correta.

Cycloneuralia é grupo-irmão de Panarthropoda, formando o clado Ecdysozoa. Os cicloneurálíes incluem cinco filos de animais vermiformes caracterizados pelo cérebro circum-oral, cuja neurópila em forma de um anel grosso circunda a porção anterior do trato digestivo, daí o nome do grupo. Em contraste, o cérebro dos panartrópodes é formado por uma concentração ganglionar suprafaríngea. No mais, os cicloneurálíes também possuem introverte, uma espécie de probóscide retrátil, muitas vezes dotada de espinhos ou ganchos, e com a qual eles se prendem no substrato para puxar o corpo e captam alimento.



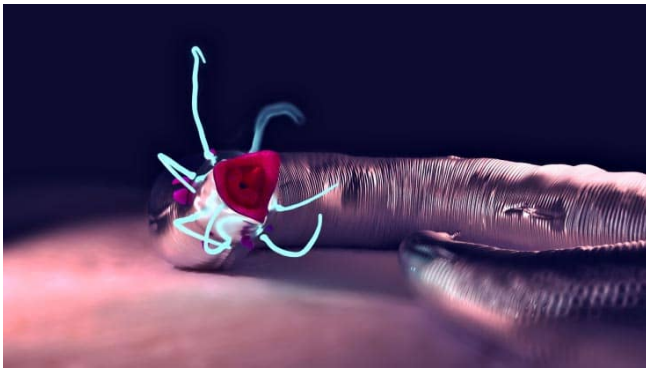
2 - As características morfofuncionais do filo Nematoda

Ao final deste módulo, você será capaz de descrever as características morfofuncionais e os padrões evolutivos do filo Nematoda.

Filo Nematoda

O filo Nematoda, do grego *nema* (fio) e *odes* (similar a) é composto por animais bilaterais triploblásticos, protostomados, pseudocelomados, vermiformes e alongados, com corpo não segmentado.

Com aproximadamente 30 mil espécies, essa diversidade certamente está subestimada, com suposições indicando mais de um milhão de espécies. Elas possuem grande variedade de estilos de vida, adaptados a quase todos os habitats do planeta, sendo encontrados desde ambientes de água-doce e salgada, incluindo fossas abissais, até areia de praias, ambientes terrestres extremos, como desertos e gelo polar.



O corpo é branco ou amarelado, muitas vezes possibilitando ver os órgãos internos por transparência; no entanto, alguns podem ter um vermelho intenso. Existem desde formas de vida-livre, geralmente menores, com até 0,1 milímetro, a parasitas obrigatórios de animais e plantas, que alcançam tamanhos maiores, caso da parasita da placenta de cachalotes, com mais de 8 metros.

Mesmo algumas espécies sendo generalistas, muitas possuem hábitos específicos, como formas parasitárias ou associadas a bactérias marinhas oxidantes de enxofre, algumas vivendo até nas profundezas da crosta terrestre.

De maneira geral, os nematódeos de vida-livre alimentam-se de bactérias, fungos e algas (espécies saprófagas ou coprófagas), ou de rotíferos, tardígrados, pequenos anelídeos e outros nematódeos (predadores). Em muitos ambientes marinhos e terrestres, eles estão entre os seres mais abundantes, com até quatro milhões de indivíduos por metro quadrado no solo de algumas florestas.

Mas o que possibilita tamanha diversidade e abundância desses animais?

Resposta

Entre os principais fatores estão a combinação da cutícula única e protetora altamente resistente com a elevada pressão interna desses animais. Além disso, o desenvolvimento rápido e a reprodução em larga escala também contribuem para esse sucesso. Algumas espécies chegam a colocar mais de 200 mil ovos em um único dia!

Os nematódeos possuem grande importância econômica, médica e científica. As formas de vida-livre participam diretamente na ciclagem de minerais e nutrientes no ecossistema, tendo papel fundamental na decomposição do solo e na biodegradação de compostos tóxicos.

Muitas espécies terrestres são usadas como indicadores para avaliação da biodiversidade e biomonitoramento.



Caenorhabditis elegans, uma espécie de vida-livre do solo, de corpo transparente e rápida resposta metabólica, é um dos organismos modelos mais utilizados em laboratórios para estudos de biologia evolutiva. A espécie foi o primeiro invertebrado a ter o genoma completamente sequenciado, revelando 40% de similaridade com o genoma humano.

Além disso, cerca de 15 mil espécies de nematódeos desenvolveram estilos de vida parasitários, infectando milhões de plantas e animais. Mais de 4.100 espécies fitoparasitárias estão associadas a praticamente todas as culturas agrícolas, constituindo patógenos importantes e que geram cerca de 100 bilhões de dólares anuais em prejuízos.

Existem espécies ectoparasitas, que se alimentam de seiva, e endoparasitas, que induzem a formação de galhas e cistos, atacando quase todas as partes da planta, principalmente raízes e pecíolos.



Nódulos e galhas causados por nematódeos em raízes de plantas cultivadas.

Já formas parasitárias de animais ocorrem tanto em invertebrados como vertebrados, incluindo animais domésticos, de criação e o próprio homem, sendo aproximadamente 8.900 espécies associadas apenas aos vertebrados, mas esse número pode ser bem maior (estimativas giram em torno de 25 mil espécies).

Assim, esses nematódeos são danosos para o homem, tanto indiretamente, causando perdas econômicas à pecuária, como diretamente, muitas vezes, imputando moléstias severas, como filariose, ascaridíase e ancilostomose. Mais de cem espécies de nematódeos infectam aproximadamente um terço da população mundial, principalmente em países tropicais.

Após essa breve introdução acerca dos aspectos ecológicos e biológicos dos nematódeos, abordaremos as características morfofuncionais gerais e alguns aspectos evolutivos do grupo. Também veremos um pouco mais sobre o ciclo de vida e algumas doenças causadas por nematódeos de importância médica.

Como reconhecer um nematódeo e a importância do tegumento

Apesar da variedade de habitat e estilos de vida, os nematódeos possuem um plano corporal similar. Quase todos apresentam corpo vermiforme alongado, não segmentado, cilíndrico e afilado nas pontas, sem cefalização evidente.

A superfície externa é encerrada por uma cutícula acelular relativamente espessa e pouco elástica, porém flexível, secretada pela epiderme subjacente (hipoderme) e sob a qual existe apenas a camada muscular longitudinal.

A cutícula é bem desenvolvida e formada majoritariamente por camadas reticuladas de colágeno, com outras proteínas e compostos não proteicos, como lipídios e mucopolissacarídeos associados; a quitina está ausente, exceto pela presença na cutícula faríngea de alguns gêneros.



Microscopia de corte transversal em *Ascaris*.

A cutícula possui três camadas, que podem variar em espessura e padrões em alguns gêneros e até mesmo entre juvenis e adultos da mesma espécie:

- **Camada cortical**, coberta por uma epicutícula, é mais externa e trilaminar, rica em lipídios, sendo responsável pela proteção.
- **Camada mediana** (ou homogênea) principal, de aspecto granular e composta basicamente de colágeno, podendo ter bastões esqueléticos em algumas espécies.
- **Camada basal** (ou fibrosa), com espessura variável formada por camadas complexas de fibras de colágeno em arranjo helicoidal cruzado.



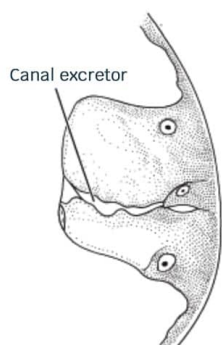
Camadas da cutícula.

No mais, a cutícula pode ser lisa ou ornamentada, apresentando espinhos, tubérculos, escamas, papilas ou estrias transversais, especialmente nos animais de vida-livre.

Curiosidade

Sem dúvida, o desenvolvimento da cutícula é um dos responsáveis pelo sucesso evolutivo de Nematoda. A cutícula é extremamente resistente, conferindo grande proteção contra predadores e abrasões mecânicas e químicas. Foi fundamental para a ocupação com sucesso do ambiente terrestre, conferindo proteção contra dessecação e possibilitando a sobrevivência em regiões extremas do planeta. Além disso, ela foi fundamental para o surgimento de hábitos endoparasíticos, auxiliando na proteção contra ataques imunológicos e enzimas digestivas dos hospedeiros. A cutícula também mantém a turgidez corporal interna resultante da alta pressão hidrostática pseudocelomática, ajudando na sustentação do corpo por ação antagônica com o esqueleto hidrostático.

Abaixo da cutícula, encontra-se a hipoderme não ciliada única dos nematódeos. Na maioria das espécies, especialmente nas parasitas, ela é sincicial, ou seja, formada pela fusão de células que perdem parte de suas membranas, gerando uma massa citoplasmática multinucleada.



Cordão epidérmico lateral.

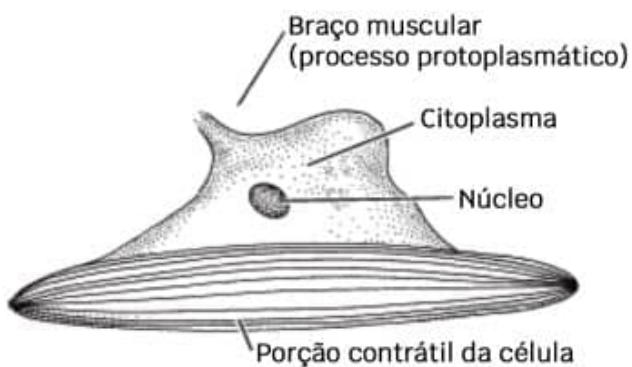
Em muitos grupos, o número de células/núcleos da hipoderme e de certos tecidos e órgãos internos também é constante (eutelia), como no caso de lombrigas (*Ascaris lumbricoides*), com apenas 250

neurônios. Assim, o crescimento só ocorre por aumento do volume das células, já que a divisão celular somática cessa após a embriogênese.

Além disso, a hipoderme também é espessada em quatro **cordões epidérmicos** longitudinais equidistantes: ventral, dorsal e dois laterais. Os cordões epidérmicos ventral e dorsal alojam, respectivamente, o cordão nervoso ventral e os nervos dorsais. Os cordões epidérmicos laterais podem conter canais excretores e nervos laterais.

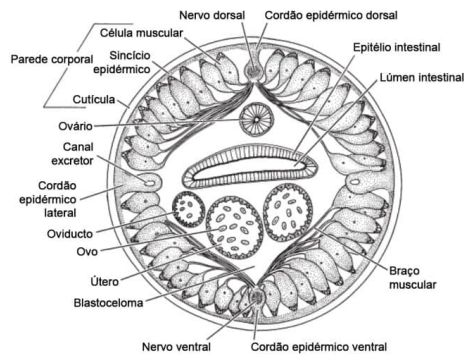
Sob a hipoderme, há uma camada espessa de músculos longitudinais estriados, com arranjo único em quatro quadrantes ou bandas, que se conectam ao cordão nervoso e aos nervos longitudinais por extensões de processos mioplasmáticos (braços musculares) oriundos das células musculares. Esse padrão, que é similar ao dos Nematomorpha, é muito diferente do restante dos metazoários, cuja conexão se dá por neurônios. Os dois quadrantes dorsais estão associados ao nervo dorsal e os dois ventrais ao cordão nervoso ventral.

Cada célula muscular tem uma porção contrátil fibrilar estriada, o fuso, e uma não contrátil, o sarcoplasma, além de um corpo celular, que também é capaz de armazenar glicogênio e de onde se origina o braço muscular. Com o surgimento da cutícula rígida, não há camada circular de músculos.



Célula muscular longitudinal.

Internamente, encontra-se uma cavidade não revestida por mesoderme peritoneal (pseudoceloma ou blastoceloma), preenchida por fluido e que deriva diretamente da cavidade primária corporal (blastoceloma embrionária). Essa cavidade é ampla nas formas maiores e parasitas, mas é bem reduzida em indivíduos de vida-livre de tamanho diminuto.



Esquema de corte transversal em *Ascaris* (lombriga)

A **pseudocèle** é fundamental para os nematódeos, funcionando como um órgão hidrostático de alta pressão, com a morfologia funcional geral atrelada à alta turgidez corporal proporcionada pela cavidade. Também atua como um esqueleto hidrostático bastante eficiente em antagonismo com a musculatura corporal e a cutícula.

Crescimento e ecdise nos nematódeos

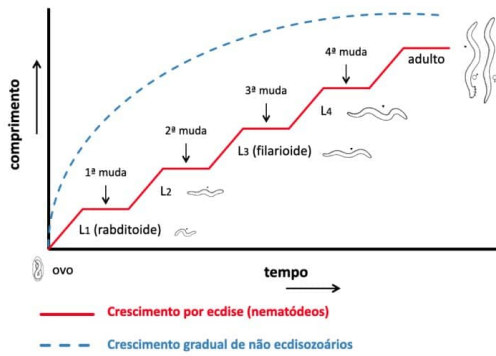
A cutícula rígida proporcionou enormes benefícios aos nematódeos e outros ecdisozoários, mas trouxe um problema a ser resolvido: como crescer envolto em uma armadura pouco elástica? O potencial problema foi contornado pela troca periódica da cutícula para expansão do tamanho, que promove um crescimento escalonado.

No caso dos artrópodes, sabe-se que a ecdise entre cada fase de desenvolvimento está associada a mudanças na taxa de hormônios ecdisteroides, principalmente à 20-hidroxiecdisona. Quanto aos nematódeos, os hormônios específicos que regulam seus ciclos de muda não foram identificados, mas acredita-se que ecdisteroides também possam ser responsáveis por regular esses ciclos de muda.

Curiosidade

Uma pesquisa revelou que indivíduos privados de colesterol, que não pode ser sintetizado por *C. elegans*, sofrem parada larval ou apresentam defeitos na muda, apontando para um possível papel primordial desse composto na ecdise de nematódeos.

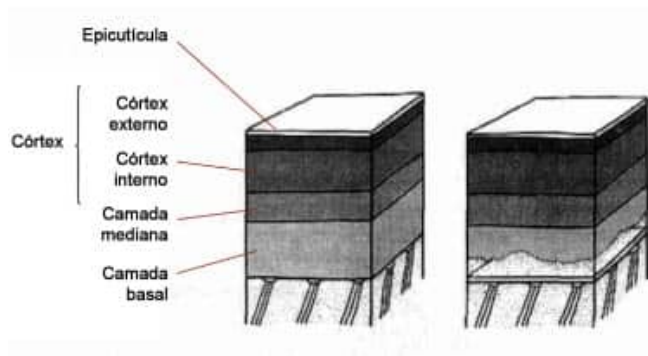
A cutícula é trocada quatro vezes ao longo da vida de um nematódeo (cinco em algumas espécies), cessando na fase adulta.



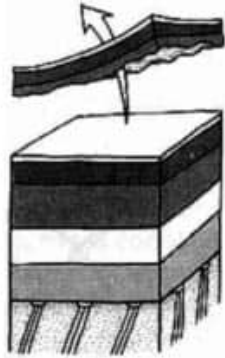
Crescimento de nematódeos (ecdise) e crescimento de não ecdisozoários (gradual).

A ecdise se inicia a cada mudança de estágio larval L (juvenil), começando por baixo da velha cutícula, onde a nova cutícula é sintetizada. O processo ocorre em três etapas:

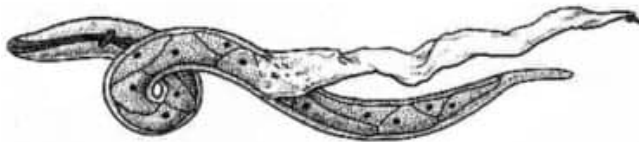
O animal entra em estágio letárgico, em que há a redução gradual das atividades e da alimentação, seguida da separação subsequente da velha cutícula (apólise), quando ele gira em seu próprio eixo, afrouxando e soltando-a.



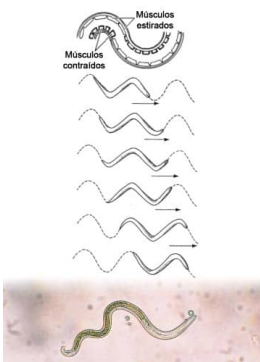
A seguir, ocorre o descarte completo da velha cutícula (ecdise), de forma inteira ou fragmentada. A nova cutícula já está formada por baixo da velha, em um processo de extensa remodelação dos tecidos auxiliado por muitas proteases e, possivelmente, moléculas de colesterol.



Com a nova cutícula formada, o crescimento procede com a expansão gradual das rugas da nova cutícula, promovendo seu estiramento e resultando no tradicional formato curvo sigmoide de muitos nematódeos. Em animais de vida-livre, todas as camadas são mudadas, mas em parasitas há a dissolução apenas das camadas basal e mediana.



Como os nematódeos se deslocam

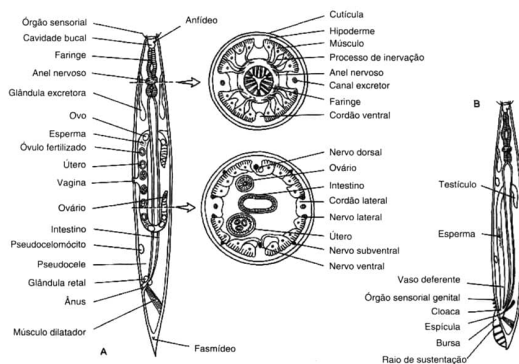


Sem cílios locomotores, o sistema de locomoção depende exclusivamente da musculatura, que age de forma antagonista à cutícula e à pressão hidrostática interna. Quando os músculos em um lado do corpo se contraem, eles comprimem a cutícula naquele lado, e a força de contração é transmitida via fluido pseudocelomático para o outro lado, estirando a cutícula e os músculos daquele lado. Com isso, cada metade do corpo se contrai alternativamente em um trecho, gerando ondas laterais propagadas para trás em um movimento serpenteante.

A locomoção só ocorre quando existe um substrato que ofereça resistência e apoio (e.g., solo ou tecido interno do hospedeiro), sendo a natação muito pouco eficiente. Esse sistema só é possível devido à elevada pressão hidrostática na pseudocelose, que é mais alta em nematódeos do que em outros metazoários com esqueletos hidrostáticos, como anelídeos.

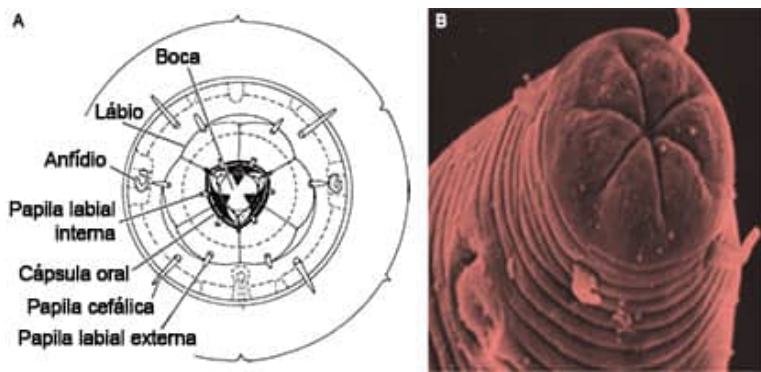
Sistema digestivo e estratégias alimentares

O trato digestivo é completo, apresentando variações de complexidade de acordo com o hábito alimentar.



Anatomia interna de nematódeos. A. Fêmea. B. Macho.

A região anterior cuticular possui uma boca circular, rodeada por lábios e/ou vários tipos de estruturas associadas ao tipo de alimentação e dispostas radialmente simétricas, como estiletes, dentes, mandíbulas, papilas e espinhos. Processos cuticulares (próbulas labiais) podem estar presentes circundando a boca.



A. Extremidade anterior de nematódeo generalizado. B. Boca de um nematódeo de vida-livre com quatro papilas cefálicas e seis lábios.

A boca conduz à cavidade oral (cápsula bucal ou vestíbulo), que leva à faringe estomodeal (ou esôfago) muscular, com lúmen trirradiado (em forma de “Y” em corte transversal) e que atua como uma bomba de sucção de alimentos. A faringe pode estar dividida em regiões musculares e glandulares distintas entre as formas parasitas primitivas e as mais evoluídas:

Formas parasitas primitivas

Nas formas primitivas, a faringe é bastante complexa, formada por um bulbo anterior dilatado, com armadura quitinosa, um bulbo mediano muscular cilíndrico e um bulbo posterior muscular esférico, provido de aparelho quitinoso e válvula tricúspide.

×

Formas parasitas mais evoluídas

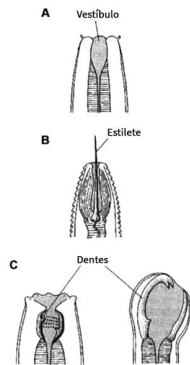
Nas formas parasitas mais evoluídas, a faringe é simplificada, de aspecto claviforme e com uma válvula que a separa do intestino médio.

Entre esses extremos podem ocorrer modificações, sendo a sua morfologia importante na taxonomia dos nematódeos.

O intestino médio é um tubo reto, de origem endodérmica e com epitélio de apenas uma camada celular sem cílios, mas com microvilosidades; alças e pregas intestinais ocorrem em poucas espécies. Na porção anterior pode haver um divertículo, aumentando a região de absorção. Glândulas esofagianas secretam enzimas digestivas no lúmen intestinal. Não há musculatura associada ao intestino, com o alimento empurrado por ação muscular da faringe e por pressão hidrostática interna. Nos mermitídeos, endoparasitas de artrópodes, o intestino forma um trofossomo, uma região para armazenamento.

Posteriormente, o intestino termina em um reto proctodeal cuticular curto, dotado de musculatura dilatadora, que mantém o ânus subterminal ventral aberto. Nos machos, o ânus se abre em uma cloaca junto com o aparelho genital (aberturas isoladas nas fêmeas).

Os hábitos alimentares são extremamente variados, com especialização nas peças bucais e faringe. Nas formas de vida-livre, grupos infaunais são comedores diretos de depósito; outros vivem sobre carcaças, alimentando-se de bactérias e fungos que colonizam esses ambientes em decomposição.

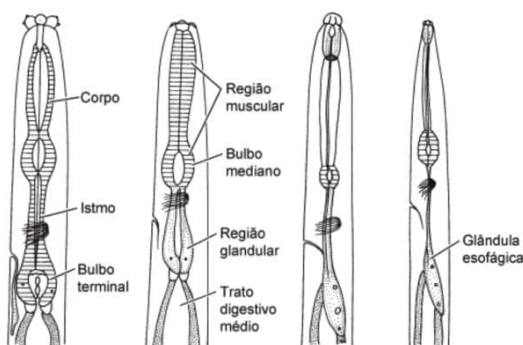


Diferenças nas cavidades bucais de nematódeos e adaptações para o tipo de alimentação. **A.** Bacteriófago. **B.** Parasita de raízes vegetais. **C.** Predador e parasita de intestinos.

Formas predadoras consomem vários animais de pequeno porte, como outros vermes, sendo dotados de mandíbulas, dentes ou outras estruturas para capturar suas presas.

Formas herbívoras se alimentam de algas e diatomáceas. Alguns grupos vivem em sedimentos ricos em enxofre, abrigando bactérias simbióticas quimioautotróficas no intestino reduzido; eles se alimentam dos produtos metabólicos dessas bactérias. Nematódeos fitoparasitários sempre possuem estiletes em suas cápsulas bucais, os quais são inseridos no tecido vegetal para sugar o conteúdo celular.

Nos grupos parasitas, a faringe apresenta três grandes glândulas, sendo duas posteriores e uma que ocupa toda a extensão da faringe e se abre na cavidade bucal.



Variedade anatômica de faringes em nematódeos.

Circulação e trocas gasosas

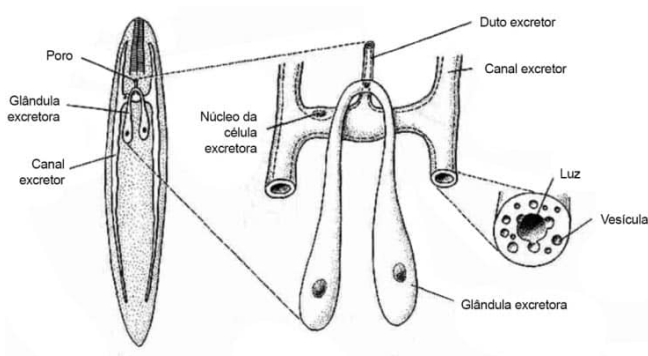
Não há estruturas especializadas para circulação e trocas gasosas em nematódeos, com o fluido interno assumindo o papel circulatório para distribuição de gases e nutrientes pelo corpo. Muitas formas parasitas e de ambientes anóxicos possuem um metabolismo anaeróbico facultativo, obtendo energia por glicólise e transportes de elétrons em sistema ainda pouco conhecido, podendo apresentar hemoglobina no fluido pseudocelomático para carrear oxigênio. As trocas gasosas ocorrem por difusão em áreas mais finas da cutícula, com algumas espécies também deglutindo ar e realizando um bombeamento faríngeo.

Sistema excretor e osmorregulação

Nos nematódeos, os nefrídios estão ausentes, sendo a excreção realizada por difusão por algumas partes mais finas da parede corporal.

Mas esse sistema consegue suprir animais maiores?

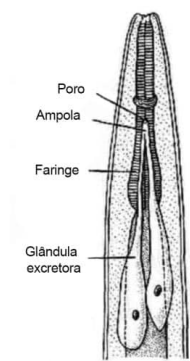
Nesses casos, surge um sistema excretor baseado em transporte ativo e sem precedentes nos metazoários, formado por uma ou duas células renetes glandulares (sistema secretor-excretor), que se conectam a um poro excretor médio-ventral, por vezes precedido de uma ampola ou bexiga. Essa condição é considerada plesiomórfica e ocorre na maioria dos táxons de vida-livre.



Sistema de canais com células renetes.

Entretanto, modificações ocorrem em muitos grupos, com o surgimento de ductos coletores intracelulares formados por extensões das células renetes.

Em grupos mais especializados, caso das formas parasitas, o corpo celular das células renetes é perdido, restando apenas os túbulos coletores, que formam um sistema com dois canais longitudinais que correm dentro dos cordões epidérmicos laterais e se conectam por uma haste transversal (sistema H), onde se abre o poro excretor.



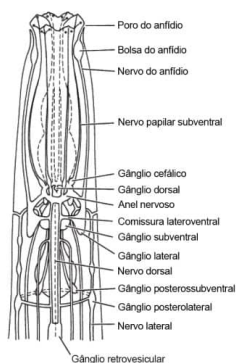
Células renetes de sistema excretor dos nematódeos.

A forma como o líquido entra nos canais ainda é desconhecida, embora a osmose possa ser parte do processo. Em alguns casos, existem desdobramentos em ramos anteriores ou redução de parte dos canais, que adquirem o aspecto de um “Y”. Muitos nematódeos da subclasse Enoplia, constituída por espécies de vida-livre e alguns parasitas de plantas, possuem unidades unicelulares não ciliadas ao longo do corpo, cada uma abrindo por meio de um duto e um poro. No entanto, a natureza filtradora dessas células não é bem compreendida.

Apesar de os nematódeos serem capazes de regular sua pressão osmótica interna, pouco se sabe sobre essa capacidade, sendo os poucos estudos restritos às formas parasitárias maiores.

O sincício permite melhor regulação e seletividade pelo organismo da entrada e da saída de substâncias corporais, uma vez que os espaços intercelulares são extremamente reduzidos e, dessa forma, todo transporte de substância tem que passar pelo interior das células. Isso é fundamental para suportar as complicações osmóticas enfrentadas pelos parasitas, com ciclos de vida complexos que alternam fases em fluidos corporais de hospedeiros e em ambientes externos, como solo ou água-doce. A amônia é a principal excreta nitrogenada dos nematódeos, mas espécies que vivem em meios hipotônicos podem secretar ureia.

Sistema nervoso e órgãos do sentido



Principais componentes do sistema nervoso.

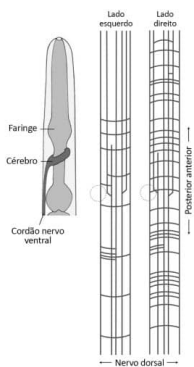
O sistema nervoso segue o padrão de cicloneurálíis, com cérebro anterior circum-oral ao redor da faringe, de onde partem seis pequenos nervos periféricos longitudinais para suprir as estruturas cefálicas e cinco ou

mais nervos longitudinais posteriores que correm dentro dos cordões epidérmicos.

Do cérebro, também se origina um cordão nervoso ventral proeminente, com expansões ganglionares, fibras motoras e sensoriais, o qual está inserido no cordão epidérmico ventral.

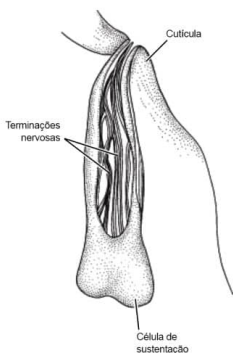
No cordão epidérmico dorsal, também estão inseridos nervos motores bem desenvolvidos, mas que não constituem um cordão nervoso. Os nervos laterais são menos desenvolvidos, apenas com função sensorial.

A conexão entre o cordão nervoso ventral e os nervos laterais e dorsal se dá por comissuras, que apresentam padrões irregulares nos lados direito e esquerdo do corpo e se diferenciam nas distintas espécies.



Cérebro circum-oral e nervos laterais assimétricos.

Nematódeos são ricos em órgãos sensoriais mecanorreceptores e quimiorreceptores, que podem ser classificados em dois tipos principais – papiliformes ou setiformes. Eles estão mais concentrados nas extremidades do corpo, cobertas por numerosas papilas e cerdas sensitivas, como ao redor da boca e na porção caudal do macho.



Anfídeos.

Anfídeos e fasmídeos são órgãos quimiorreceptores encontrados unicamente em nematódeos. Os anfídeos são formados por um par de invaginações cuticulares posicionadas na região lateral da cabeça e associadas a uma glândula unicelular e nervos oriundos do anel nervoso; já os fasmídeos são estruturas glandulares posteriores encontradas apenas em formas parasitas.

Um par de ocelos pigmentados associados à faringe pode ser encontrado em formas aquáticas de vida-livre.

Reprodução e desenvolvimento



Dimorfismo sexual em *Ascaris lumbricoides*, macho no centro da figura.

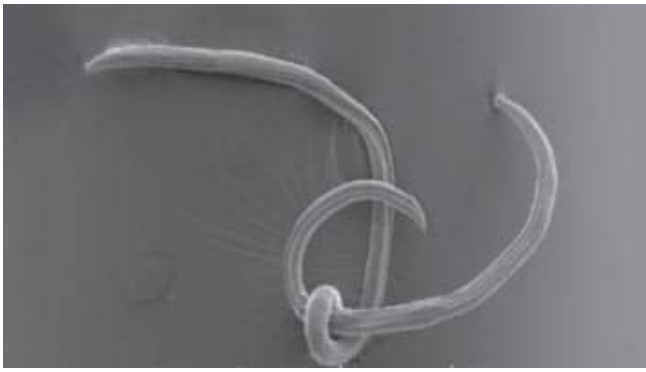
Nematódeos possuem sexos separados, com dimorfismo marcante na maioria das espécies. Geralmente, machos são menos numerosos, menores e de vida mais breve, podendo apresentar a extremidade posterior, que é cônica nas fêmeas, expandida em uma bolsa copulatória ou enrolada. Em algumas espécies, os machos se fixam por toda a vida nas fêmeas.

Comentário

Formas hermafroditas com autofecundação são raras, mas podem ocorrer em formas de vida-livre.

A reprodução é sexuada, com fertilização interna, porém, poucas espécies são partenogenéticas. Em um evento incomum, no qual há cópula típica, os espermatozoides não se fundem ao ovócito, mas estimulam o início da clivagem. Além disso, os nematódeos possuem baixo poder de regeneração, uma vez que a divisão celular cessa após a eclosão do ovo.

Padrões de cópula foram observados em algumas espécies, com as fêmeas secretando feromônios de atração e os machos enrolando a extremidade posterior curvada na abertura do gonóporo feminino, onde inserem a espícula copulatória.



Cópula em *Plectonchus*.

Ambos os sexos apresentam uma ou duas gônadas tubulares filiformes. As fêmeas possuem um par de ovários que se abrem em um oviducto e se alargam posteriormente para formar um útero glandular. O útero converge em uma vagina comum médio-ventral conectada a um único gonóporo, que se abre na vulva em forma de fenda. Assim, nas fêmeas, a abertura genital e o ânus abrem-se separadamente. Já os machos têm um ou dois testículos que se ligam ao ducto espermático (vaso deferente), que, por sua vez, estende-se posteriormente e se alarga em uma vesícula seminal, de onde sai o duto ejaculatório e que se abre na cloaca, posicionada no fim do reto e que também abriga o ânus.



Espícula copulatória e gubernáculo de *Steinernema*, um parasita de insetos.

Os machos possuem aparatos copulatórios na maioria das espécies, formados por uma ou duas espículas cuticulares direcionadas por uma região esclerosada do teto da cloaca, o gubernáculo.

Os espermatozoides não são flagelados, movendo-se por rastejamento com auxílio de uma proteína especialmente secretada. A alta pressão interna causa dificuldades para os oviductos serem mantidos abertos, com essa ação sendo feita pelas espículas copulatórias.

A maioria das espécies é ovovivípara, com ovos de casca dupla e espessura variável nas distintas espécies, sendo secretados na parede uterina; porém, espécies vivíparas também ocorrem. O desenvolvimento é direto, apesar da utilização do termo “larva” para descrever as formas juvenis. A clivagem é holoblástica e desigual, com um padrão altamente determinado, mas que não aparenta ser nem radial, nem espiral, com um arranjo em forma de T no estágio de quatro blastômeros. A gastrulação ocorre por epibolia. Depois de

um ponto específico do desenvolvimento, poucas divisões nucleares ocorrem, e a maior parte do crescimento após a eclosão acontece pelo aumento das células existentes.

Nos vermes de vida-livre, uma larva de aparência similar aos adultos, mas com sistema reprodutor não desenvolvido, eclode do ovo, com quatro estágios larvais sempre sucedidos por mudas cuticulares, que cessam no adulto.

Curiosidade

Uma característica peculiar de certos nematódeos é a criptobiose, um estado de latência que envolve a suspensão dos processos metabólicos em condições ambientais adversas, retomando as atividades apenas quando o ambiente se torna novamente favorável. Um organismo em tal estado pode viver indefinidamente até o retorno das condições ideais. Além dos nematódeos, apenas rotíferos e tardígrados realizam criptobiose.

Nas espécies parasitas, o ciclo de vida é bastante complexo. Alguns grupos apresentam alternância entre fases de vida-livre sexuada e parasitária; em outros casos, a larva de vida-livre, que geralmente consome matéria orgânica, penetra ativamente nos hospedeiros pelo tegumento ou passivamente, podendo ser engolida. Muitos possuem apenas um hospedeiro definitivo (monoxênicos), mas algumas espécies necessitam de um hospedeiro intermediário antes de parasitar o hospedeiro final (heteroxênicos). Da mesma forma, a infestação do hospedeiro final pode ocorrer de forma ativa, como quando se pisa em solo contaminado; ou passiva, quando se consome hospedeiros intermediários contaminados. A seguir, veremos o ciclo de vida de três dos principais nematódeos parasitas de humanos.

Nematódeos de importância médica

A maior parte das espécies parasitas ocorre em países tropicais, onde costumam ser bem mais abundantes. Entre as possíveis causas para essa predominância tropical estão:

- A pouca variação sazonal no clima, permitindo a abundância alta ao longo de todo o ano.
- A alta taxa de natalidade e grande diversidade de hospedeiros.
- A presença de ambientes favoráveis ao metabolismo do hospedeiro, minimizando os efeitos prejudiciais do parasitismo.

Atualmente, 115 espécies de nematódeos são conhecidas por parasitar humanos, seja tendo-os como hospedeiro definitivo, seja por infestação acidental, quando o homem não é o hospedeiro costumeiro (e.g., *Dipylidium caninum*, comumente encontrado em cães, parasitando humanos).

Entre as principais espécies, podemos destacar as lombrigas (*Ascaris lumbricoides*), filarias (*Wuchereria bancrofti* e outras espécies), vermes da estrogiloidíase (*Strongyloides stercoralis* e *S. fuelleborni*), ancilóstomos (*Ancylostoma duodenale*, *A. ceylanicum* e *Necator americanus*), oxiúros (*Enterobius vermicularis*) e vermes da tricuriase (*Trichuris trichuria*). A seguir, veremos alguns desses nematódeos e seus ciclos de vida especializados.

Ancilostomose

Também conhecida como amarelão no Brasil, é causada pelos vermes *Necator americanus* (mais comum em regiões tropicais) e *Ancylostoma duodenale* (originário do Velho Mundo, mas pode ocorrer em áreas tropicais), com estimativas de aproximadamente 740 milhões de pessoas infectadas no mundo. Os vermes adultos variam de 0,8 a 1,3 centímetro de comprimento, possuindo dentes e lâminas na cápsula bucal para alimentação de sangue via mucosa intestinal do hospedeiro, local final da infestação.



Extremidade anterior de *Ancylostoma duodenale*.

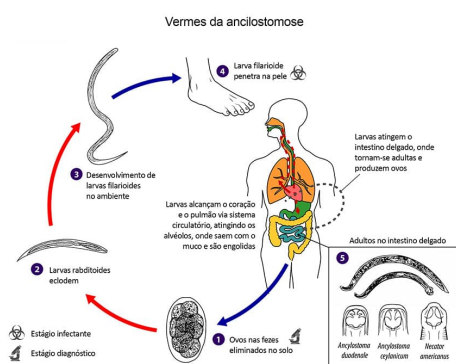


Extremidade anterior de *Necator americanus*.

Durante a fase aguda, os vermes podem causar dor epigástrica, anorexia, flatulência, diarreia, ulcerações, cansaço e perda de peso, bem como anemia aguda pela perda crônica de sangue, o que leva ao seu conhecido nome popular, já que a pessoa contaminada adquire uma cor amarelada. Os ovos eliminados nas

fezes humanas eclodem de um a dois dias, originando larvas rabditoides de vida-livre no solo. Entre cinco e dez dias, elas tornam-se larvas filarioides, que sobrevivem meses em condições de grande umidade. A infecção mais comum é por contato direto, com a penetração ativa da larva pela pele quando as pessoas andam descalças ou se sentam no solo contaminado.

As larvas entram na corrente circulatória, penetram nos alvéolos pulmonares (podendo causar síndrome de Löffer, com tosse seca característica) e ascendem até a faringe via árvore brônquica, onde são deglutidas, instalando-se preferencialmente no final do duodeno intestinal ou ocasionalmente no íleo ou ceco (em infecções maciças). Elas tornam-se adultas após um mês da infecção. Após a cópula no intestino, uma única fêmea pode produzir entre 9 mil e 30 mil ovos diariamente.



Ciclo de vida da ancilostomose.

Recomendação

Medidas preventivas incluem boas redes de saneamento básico, bem como o uso de calçados, hábitos de higiene corporal, fervura da água a ser ingerida e cuidados na preparação de alimentos.

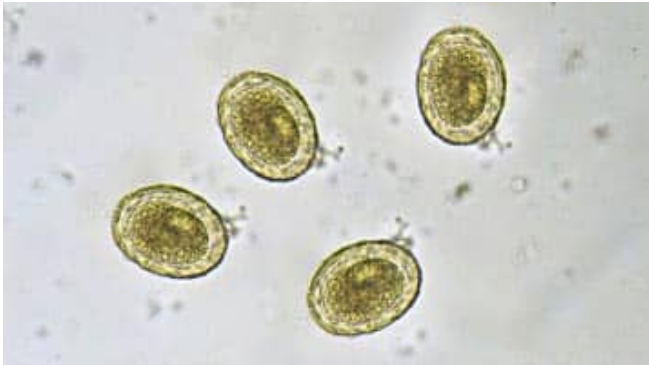
Ascaridíase

A ascaridíase, causada pela lombriga (*Ascaris lumbricoides*), é a helmintose mais frequente em humanos, ocorrendo em mais de um bilhão de pessoas no mundo, mas prevalece nos trópicos, especialmente em crianças, o que contribui para a desnutrição de muitas delas. Os adultos podem atingir até 30 centímetros de comprimento, com a boca contornada por três fortes lábios. Em infecções de baixa intensidade não se observa sintomas, mas em grandes quantidades pode haver obstrução intestinal, causando cólicas abdominais, dificuldade de evacuar, náuseas e vômitos, levando até mesmo à morte. Em infecções maciças, o verme pode migrar para outros órgãos, causando lesões hepáticas, pancreáticas e pulmonares.

A infecção é causada por ingestão dos ovos férteis, que podem permanecer no solo por vários meses, via água e alimentos contaminados ou por levar a mão contaminada à boca.

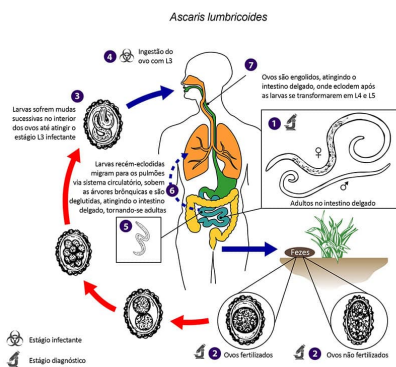


Extremidade anterior de *Ascaris lumbricoides* com três lábios.



Ovos fertilizados.

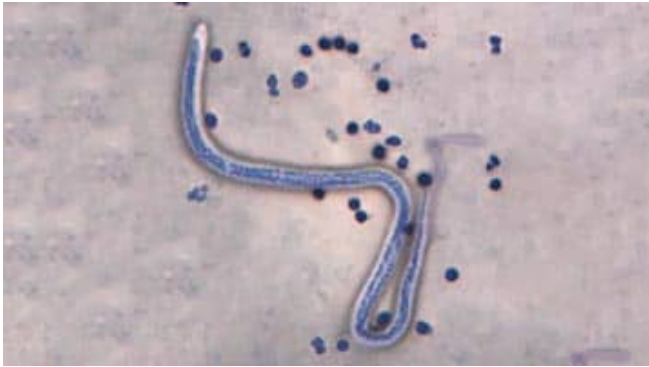
Ovos não fertilizados podem ser ingeridos, mas não são infecciosos. Os ovos eclodem no intestino delgado, onde penetram a parede e migram via corrente sanguínea para outros órgãos, como fígado, coração e pulmões. Ao atingirem os alvéolos pulmonares, as larvas ascendem à faringe, sendo deglutidas e alcançando novamente o intestino, onde se tornam adultas, acasalando-se e liberando ovos nas fezes (cada fêmea é capaz de gerar até 200 mil ovos diariamente). O ciclo se completa entre dois e três meses. As medidas preventivas são praticamente as mesmas relatadas para a ancilostomose.



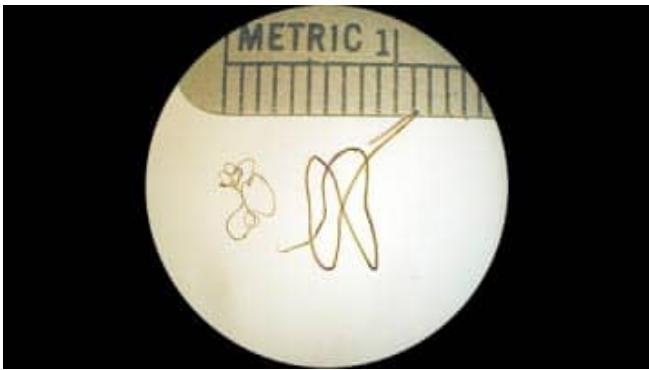
Ciclo de vida da ascaridíase.

Filariose linfática

A filariose linfática em humanos é causada por nove espécies de nematódeos, sendo duas delas encontradas no Brasil — *Wuchereria bancrofti* e *Mansonella ozzardi*. Atualmente, cerca de 120 milhões de pessoas se encontram infectadas no mundo. Os adultos podem atingir até 6 centímetros no caso das fêmeas, sendo extremamente delgados.

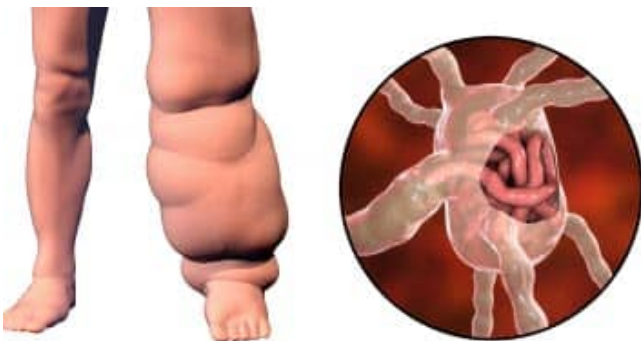


Microfilária de *Wuchereria bancrofti*.



Adultos de *Wuchereria bancrofti* (com macho menor à esquerda na imagem).

O quadro clínico pode ser assintomático, quando microfilárias (embriões envoltos em uma bainha) são encontradas nos vasos linfáticos humanos, especialmente no período noturno (durante o dia, ficam em capilares profundos, e à noite são mais ativas no sangue periférico, o que coincide com o período de alimentação do mosquito vetor).



Elefantíase provocada por obstrução dos linfonodos pelos vermes.

Já as formas adultas podem causar sintomas agudos, como inflamação dos vasos linfáticos (linfangite), mialgias e febre recorrente, ou sintomas crônicos, que surgem geralmente entre 10 e 15 anos de infecção, causando infiltrado pulmonar eosinofílico e linfedema progressivo crônico, que pode progredir para a obstrução linfática crônica de membros inferiores (elefantíase), mamas e saco escrotal (hidrocele). Nesse último estágio, não há cura, apenas tratamentos que reduzem o inchaço.

A transmissão, diferentemente das helmintoses citadas anteriormente, envolve um hospedeiro intermediário – a fêmea do mosquito hematóforo *Culex quinquefasciatus*.

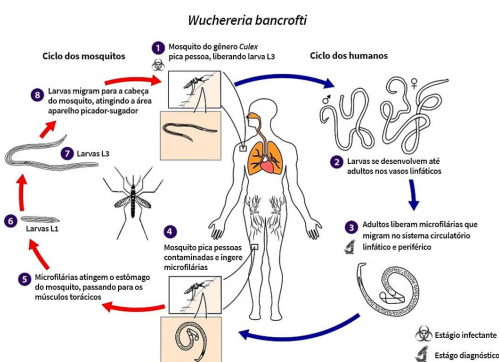
Ao picar uma pessoa infectada, as microfilárias caem no estômago do mosquito, perdem a bainha e atravessam a parede estomacal, alcançando a cavidade geral do inseto, onde se desenvolvem em larvas infecciosas. Esse ciclo leva em média 20 dias.



Culex quinquefasciatus, mosquito vetor da filariose.

Ao picar uma pessoa não contaminada, as larvas são transmitidas para o sistema linfático humano e entre 6 e 12 meses se tornam adultas, gerando até mil microfilárias diariamente.

A melhor forma de prevenção é evitar a picada do mosquito vetor em áreas endêmicas por meio do uso de repelentes e mosquiteiros.



Ciclo de vida da filariose.

Oncocercose

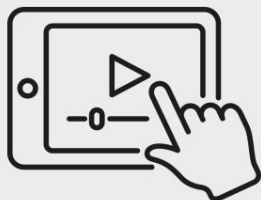
Também chamada cegueira-de-rio, é causada por *Onchocerca volvulus* e infecta cerca de 20 milhões de pessoas na América Latina e na África. O parasita é transmitido pela picada de certas espécies de borrachudos do gênero *Simulium* infectadas com microfilárias. Decorrido cerca de um ano, o verme se torna adulto e pode causar nódulos subcutâneos e, eventualmente, a cegueira, que ocorre quando as microfilárias atingem o corpo vítreo, a retina e o nervo ótico ocular, causando escarificação. O ciclo de vida se assemelha ao de outras filárias.



Hospedeiros acidentais – o caso das larvas migrans

Neste vídeo, abordamos o conceito de hospedeiros acidentais de parasitas, tendo o homem como exemplo para os casos das helmintoses típicas de animais domésticos.

Para assistir a um vídeo sobre o assunto, acesse a versão online deste conteúdo.



Evolução e classificação

Nematoda é considerado grupo-irmão do filo Nematomorpha, o que é corroborado por dados moleculares e morfológicos, como a cutícula com fibras cruzadas de colágeno, a presença apenas de camadas musculares longitudinais e os cordões nervosos epidérmicos, consideradas sinapomorfias do clado Nematoida, posicionado em Cycloneuralia. O monofiletismo de nematódeos é ratificado tanto em análises moleculares como morfológicas. Entretanto, caracteres morfológicos únicos são difíceis de serem levantados, uma vez que o conhecimento do grupo está mais restrito a certas espécies parasitas de importância médica e econômica, além do organismo modelo de vida-livre *Caenorhabditis elegans*.

Entre algumas sinapomorfias morfológicas dos nematódeos, destacam-se a presença dos anfídeos e do sistema secretor-excretor, estruturas únicas dentro dos metazoários (PECHENIK, 2005), além da presença de ao menos quatro mudas durante o desenvolvimento (em contraste com apenas uma em nematomorfos) e de músculos característicos dotados de um processo apical para os cordões nervosos – ausentes em nematomorfos (NIELSEN, 2012).

A falta de caracteres homólogos claros e de registros fósseis mais informativos dificulta traçar um cenário evolutivo consistente para os nematódeos. Com isso, a classificação do filo ainda se encontra em constante progresso, mesmo com o uso de dados moleculares. A sistemática morfológica tradicional dividia o filo em duas classes:

Adenophora

Sem a presença dos fasmídeos caudais e com órgão excretor simplificado.

Secernentea

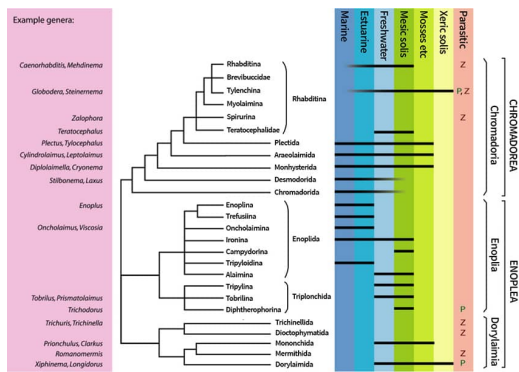
Com fasmídeos e sistema secretor-excretor complexo, na qual estava incluída a maioria das formas parasitas (subclasse Rhabditida).

No entanto, estudos moleculares mais recentes (DE LEY; BLAXTER, 2002) apontam para a presença de três linhagens principais, que corresponderiam às atuais subclasses – Enoplia, Dorylaimia e Chromadoria.

Comentário

O relacionamento entre essas subclasses ainda permanece instável, ora com as duas primeiras apontadas como grupos-irmãos, ora com as duas últimas mais relacionadas entre si, gerando incertezas sobre a biologia e a morfologia do ancestral comum dos nematódeos.

É possível observar que a evolução convergente é um dos fenômenos mais notáveis na árvore filogenética dos nematódeos, com várias características morfológicas, ecológicas e biológicas surgindo ao menos duas vezes durante a evolução do grupo. Uma das peculiaridades dos nematódeos é o surgimento múltiplo de estilos de vida parasitários, que evoluiu independentemente ao menos três vezes no caso fitoparasitas e seis vezes em zooparasitas.



Filogenia de Nematoda com base em análises da SSU rRNA e interpretação de relações dos táxons derivadas da morfologia; Z = zooparasitas, P = fitoparasitas.

Atualmente, o filo Nematoda está dividido em duas classes, Chromadorea e Enoplea. No entanto, como ressaltado acima, essa classificação pode refletir um agrupamento artificial no caso de Enoplea, que reúne as subclasses Enoplida e Dorylaimia, uma vez que ainda não há um consenso sobre a relação dessas linhagens. Veremos abaixo uma breve sinopse de cada uma dessas duas classes:

Classe Chromadorea

Anfídios em poros ou fendas; cutícula geralmente anelada, algumas vezes ornamentada; fasmídeos presentes ou ausentes, geralmente posteriores; esôfago dividido em bulbos com três a cinco glândulas esofágicas; sistema excretor glandular ou tubular; fêmea com um ou dois ovários; alas caudais podem estar presentes ou não. Uma subclasse, Chromadoria, composta majoritariamente por vermes de vida-livre que vivem no sedimento marinho e por grande parte das formas parasitas de animais e plantas incluídas na antiga classe Secernentea.

Classe Enoplea

Anfídios em bolsas não espiraladas, geralmente pós-labiais; cutícula lisa ou com estrias finas; fasmídeos presentes ou ausentes; esôfago cilíndrico ou em forma de garrafa, com três a cinco glândulas esofágicas; trofossomo pode estar presente; sistema excretor não tubular simples, geralmente em célula única; fêmea com dois ovários; alas caudais raras. Duas subclasses: Enoplida, que inclui formas de vida-livre marinhas, parasitas e vetores de vírus de plantas, e Dorylaimia, com formas que vivem no solo e em água-doce, e parasitas, principalmente de invertebrados.

Falta pouco para atingir seus objetivos.

Vamos praticar alguns conceitos?

Questão 1

Nematódeos ocuparam com sucesso praticamente todos os ambientes da Terra, alguns bastante extremos como as fontes termais, os desertos e o gelo polar. Foram levantadas três possíveis características desses animais que permitiram essa grande radiação adaptativa:

- I. A cutícula rígida aliada à alta pressão hidrostática interna.
- II. A cavidade interna formada por um pseudoceloma.
- III. O elevado potencial reprodutivo.

Está correto o que se afirma em

- A I e II.
- B II apenas.
- C I apenas.
- D II e III.
- E I e III.

Parabéns! A alternativa E está correta.

A cutícula rígida à base de colágeno conferiu enorme proteção aos nematódeos, permitindo a ocupação de ambientes extremos e o desenvolvimento de hábitos parasitas, pois promove a defesa contra ataques químicos dos hospedeiros. Ela também mantém a turgidez corporal resultante da alta pressão interna, primordial para o funcionamento dos órgãos e dos sistemas desses animais. O ciclo de vida rápido, com pequeno tempo geracional, e a elevada capacidade reprodutiva, com algumas espécies colocando até 200 mil ovos diariamente, também contribuíram para isso. A cavidade pseudocelomática, por sua vez, ocorre em muitos outros filos de animais vermiformes, mas nenhum deles chega perto da diversidade e diversificação de habitats alcançada pelos nematódeos.

Questão 2

São características únicas (sinapomorfias) dos nematódeos que os distinguem dos demais cicloneurálidos

- A sistema secretor-excretor e anfídeos.
- B cutícula colagenosa e cordões epidérmicos.
- C cérebro circum-oral e faringe cilíndrica trirradial.
- D capacidade de realizar muda e cutícula com três camadas.
- E introverte com escálides e cutícula com quitina.

Parabéns! A alternativa A está correta.

As sinapomorfias que definem o filo Nematoda são o sistema excretor-secretor, modificado em um sistema de túbulos oriundo das células glandulares em alguns grupos, e os anfídeos, órgãos quimiossensoriais em forma de fenda posicionados lateralmente na cabeça. As outras alternativas apresentam características compartilhadas pelos nematódeos com outros filos, como Nematomorpha,

Cycloneuralia e Ecdisoza, ou características do clado Scalidophora e, portanto, não compartilhada pelos nematódeos.



3 - As características morfofuncionais do filo Kinorhyncha

Ao final deste módulo, você será capaz de descrever as características morfofuncionais e os padrões evolutivos do filo Kinorhyncha.

Filo Kinorhyncha

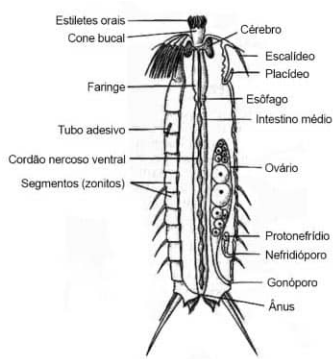
O filo Kinorhyncha (do grego *kineo*, móvel, *rhynchos*, focinho) é formado por animais bilaterais triploblásticos, protostomados, pseudocelomados e com corpo segmentado externamente. Atualmente, as aproximadamente 270 espécies presentes em todo mundo são pouco estudadas e essa diversidade possivelmente está subestimada.

Os quinorrincos são vermes de vida-livre pequenos, com menos de um milímetro, bentônicos intersticiais, vivendo em areia ou lodo de ambientes marinhos, desde a zona intermaré até grandes profundidades de até

7.800 metros. Algumas espécies ocorrem em ambientes estuarinos salobros e até mesmo como formas epizoicas de esponjas, hidroides, tubos de poliquetas e conchas de moluscos. São formas depositívoras, alimentando-se de bactérias, diatomáceas e detritos orgânicos retirados do substrato onde ocorrem. Como animais da meiofauna, os quinorrincos são um importante elo na cadeia alimentar como presas de animais maiores, caso de camarões, gastrópodes, entre outros.

Como reconhecer um quinorrinco e a curiosa segmentação corporal

O corpo é dividido em três regiões: a cabeça, um pescoço curto e um tronco segmentado. A cabeça é formada pela introverte retrátil na porção anterior do tronco; anteriormente na introverte está o cone oral, com 9 estiletos externos circundando a boca e 20 internos (visíveis apenas quando a peça é protraída), e na porção mediana há 7 anéis radialmente simétricos de escálides em forma de espinhos (espinoescálides), com função sensorial e locomotora.



Anatomia generalizada de quinorrincos.

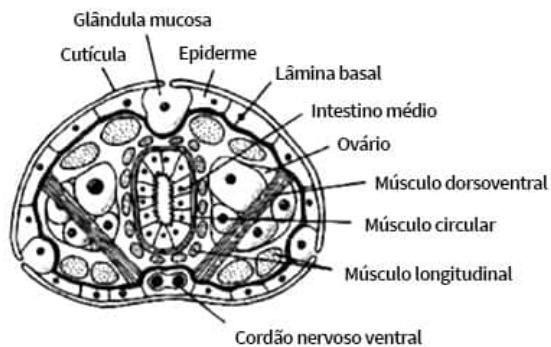
A introverte possui dois conjuntos de músculos retratores específicos, sendo um que vai do epitélio da introverte até o lado externo do cérebro e outro da base do cone oral até o lado interno cerebral. O pescoço é composto por 4–16 placas cuticulares (plácides), que atuam como um aparato de fechamento quando a introverte está retraída.

O tronco possui 11 segmentos anelares cuticulares, sendo cada um deles constituído por 4 placas subdivididas, com as dorsais (tergal) e ventrais (esternal) mais grossas, e abas cuticulares que sobrepõem parte do segmento seguinte, em um arranjo que se assemelha ao rígido exoesqueleto visto nos artrópodes.

Articulações entre os segmentos bem como cutícula mais flexível nas placas laterais (pleurais) ocorrem. Vários espinhos laterais móveis com glândulas associadas podem ocorrer nos segmentos (em Cyclorhagida), e o segmento terminal normalmente é ladeado por fortes extensões espiniformes ou laminares do esterno e do tergo.

Comentário

Os segmentos costumavam ser chamados de zonitos, mas essa nomenclatura não é mais utilizada atualmente.

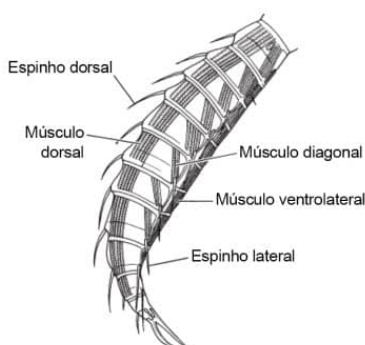


Corte transversal do tronco de quironríncos.

A cutícula é espessa e quitinosa (tipo de quitina desconhecido), posicionada sobre a epiderme de camada única e não ciliada que contém elementos do sistema nervoso. Abaixo da epiderme encontra-se o curioso sistema muscular, com músculos estriados cruzados com padrões segmentados e não segmentados. Ao redor do cone oral, encontram-se músculos circulares não segmentados.

No tronco, estão presentes músculos longitudinais pareados nas porções ventral e dorsal dos segmentos 1 a 10, e músculos diagonais e fibras dorsoventrais (transversais) em cada segmento. Também se estendem bandas contínuas de músculos longitudinais não segmentados nas bordas dos segmentos 1 a 6.

Os músculos do tronco são fixados a projeções internas da cutícula (apódemas). Internamente, o corpo possui uma pseudocela estreita anterior e preenchida por fluido, mas as placas cuticulares parecem ter papel primordial na sustentação do corpo em relação a um esqueleto hidrostático.



Músculos do tronco em quironríncos.



Superficial ou verdadeira? A enigmática segmentação corporal dos quinorrincos

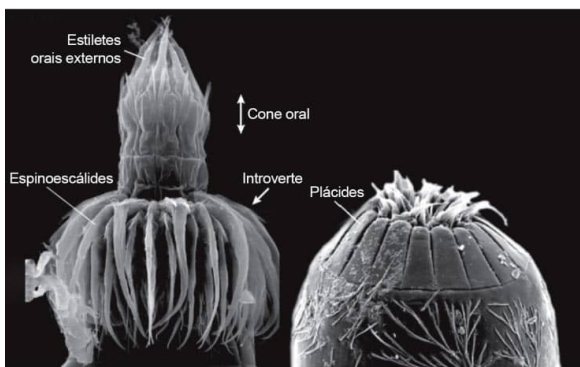
Neste vídeo, apresentamos o curioso padrão de segmentação externa e de alguns sistemas internos de quinorrincos, comparando-o a táxons com segmentação metamérica verdadeira, como anelídeos e artrópodes.

Para assistir a um vídeo sobre o assunto, acesse a versão online deste conteúdo.



Como os quinorrincos evertem a introverte e se locomovem

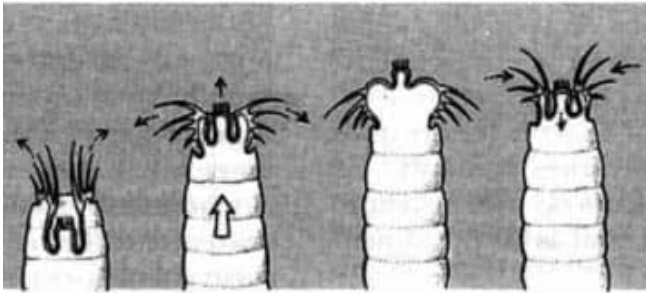
Uma das características dos quinorrincos é a capacidade de estender e retrain sua introverte.



Microscopia eletrônica mostrando a introverte estendida (esquerda) e retraída (direita).

Ao contrair os músculos dorsoventrais segmentares, o animal cria um aumento da pressão no fluido pseudocelomático, o que provoca a protração da introverte e do cone oral quando os músculos retratores estão relaxados. Com a contração dos músculos retratores, o cone oral é recolhido para dentro da introverte, seguido da internalização da própria introverte, que é puxada para dentro de forma invertida, como uma manga de camisa puxada com a mão.

Apesar da rigidez da cutícula, os quinorrincos conseguem flexionar o corpo (placas laterais mais flexíveis se “achatam” com a contração dos músculos dorsoventrais) e até mesmo torcê-lo e realizar movimentos laterais nas áreas de articulação entre os segmentos.



Eversão da introverte e deslocamento.

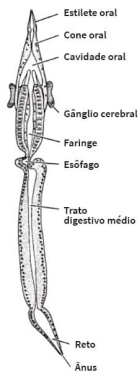
A natação é inviabilizada, com o deslocamento sendo feito por escavação no substrato pela extensão da introverte, que é ancorada pelas escálides; assim, o animal puxa o corpo no sentido do movimento durante a retração da introverte. Células glandulares numerosas se abrem ao longo do tronco e podem auxiliar no deslocamento por intermédio da secreção de líquido que auxilia no empuxo.

Sistema digestivo e estratégias alimentares

O sistema digestivo é completo. A porção anterior, revestida por cutícula, possui a boca terminal localizada no ápice do cone oral, que conduz a uma cavidade bucal curta, seguida de uma faringe muscular sugadora, com lúmen arredondado ou trirradiado, e de um esôfago curto. Diversas glândulas de função incerta estão associadas ao esôfago. O trato digestivo médio endodérmico é reto e estreito, com glândulas digestivas associadas e gastroderme com microvilosidades, sendo circundado por uma camada fina de células musculares longitudinais e circulares.

O reto posterior é forrado de cutícula e curto, com ânus terminal e ventral, localizado no último segmento do tronco. Pouco se sabe acerca da fisiologia digestiva desses animais.

Da mesma forma, os hábitos alimentares são pouco compreendidos, mesmo aparentemente não variando muito. Possivelmente, eles são detritívoros diretos, engolindo o substrato à medida que se deslocam. Eles ingerem diatomáceas e detritos orgânicos do substrato, abrindo a boca e sugando o material com auxílio do bulbo faringeal muscular.



Trato digestivo generalizado.

Circulação e trocas gasosas

Os quinorrincos não apresentam estruturas especializadas para trocas gasosas e circulação, feitas respectivamente pelo tegumento, por difusão, e pela cavidade corporal, com auxílio de movimentos corporais.

Sistema excretor e osmorregulação



Protonefrídeos.

Um par de protonefrídios complexos ocorre no segmento 8 do tronco, de onde parte um curto nefridioducto de cada, com os nefridióporos abrindo-se lateralmente no segmento 9. Cada protonefrídio é formado por até 25 células, com área de filtração comum constituída por células terminais biciliadas (condição derivada).

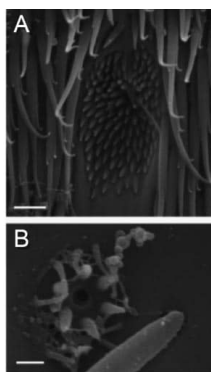
A osmorregulação e a fisiologia da excreção são pouco conhecidas, mas formas estuarinas e intermarés suportam grandes variações de salinidade.

Sistema nervoso e órgãos do sentido

O sistema nervoso segue o padrão de cicloneurálíios, com um cérebro anterior circum-oral ao redor da base do cone oral, de onde partem ventralmente dois cordões nervosos longitudinais ganglionares e seis nervos longitudinais pareados adicionais — médio-dorsais, laterais e lateroventrais, conectados por comissuras e com gânglios segmentares em alguns segmentos. O primeiro gânglio do cordão nervoso inerva o cone oral, que também possui um pequeno anel nervoso ganglionar ao seu redor.

Estruturas sensoriais incluem as escálides, cerdas e manchas sensoriais espalhadas principalmente pelo tronco. A primeira fileira de escálides é altamente inervada, podendo ter um número variável de células sensoriais monociliadas que se conectam ao exterior por meio de um poro distal, enquanto as demais escálides são menos inervadas, combinando funções secretoras e sensoriais.

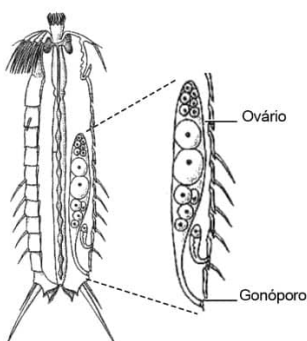
As manchas sensoriais do tronco possuem padrão espécie-específico, mas de forma geral são ovais, com um a três poros e uma célula monociliada, circundada por papilas cuticulares — a homologia com os flósculos de outros escalidóforos, que possuem um arranjo tipicamente em forma de flor, ainda é duvidosa.



Microscopia eletrônica de manchas sensoriais, sendo uma mais comum (A) e uma similar ao flósculo de outros escalidóforos (B).

Manchas pigmentadas com lentes ocorrem no nervo faríngeo, e ocelos pigmentados, de cor avermelhada e posicionados atrás do cone oral, podem ocorrer em algumas espécies.

Reprodução e desenvolvimento



Anatomia generalizada de quinorrincos, com ênfase para o sistema reprodutivo.

Quinorrincos são dioicos, com pouco dimorfismo sexual. No entanto, pouco se sabe acerca dos padrões reprodutivos do grupo. Ambos os sexos possuem gônadas saculares pareadas, que conduzem para gonodutos que se abrem separadamente em poros posteroventrais no segmento terminal do tronco.

Nas fêmeas, cada oviducto possui um receptáculo que atua como uma vesícula seminal. A fertilização é interna, e os machos possuem dois ou três espinhos cuticulares ocos associados aos espermoductos que podem funcionar como pênis durante a cópula.

Em muitos gêneros, entretanto, foi observada a presença de um espermatóforo, que é liberado pelo gonópore masculino e inserido na fêmea pelos espinhos cuticulares, os quais são pressionados diretamente contra as placas cuticulares que cobrem os gonóporos femininos. Os espermatozoides são liberados no receptáculo seminal, onde completam seu desenvolvimento e adquirem um aspecto aberrante de salsicha, dotados de um cílio curto. Os ovos fertilizados são liberados individualmente pela fêmea no substrato, sendo cobertos com detritos, o que os torna bastante camuflados.

O padrão de clivagem também é pouco compreendido, mas a clivagem parece ser uma modificação do padrão radial, com os blastômeros se organizando em “camadas”. A forma de gastrulação é desconhecida. O desenvolvimento é direto, originando formas juvenis similares aos adultos, mas com apenas nove segmentos. Após 5 ou 6 mudas, atingem a fase adulta, com 11 segmentos no tronco. Mudas cuticulares também foram observadas em alguns adultos, mas seus mecanismos regulatórios são incompreendidos.

Evolução e classificação

Como visto, os quinorrincos estão posicionados dentro dos cicloneurários na linhagem dos Scalidophora, junto com os filos Loricifera e Priapulida, mas o relacionamento entre eles ainda é inconstante nas distintas análises. O monofiletismo de Kinorhyncha é corroborado por dados moleculares e morfológicos, que apontam a presença de 9 estiletes orais externos, as estruturas da musculatura corporal e o tronco com 11 segmentos como as principais sinapomorfias. No entanto, as relações evolutivas dentro do filo permanecem sem muitos estudos e enigmáticas, principalmente pela escassez de dados moleculares (não há sequências genômicas publicadas) e de registros fósseis.

Curiosidade

Entre as linhagens de ecdisozoários basais, os quinorrincos são o único grupo que exhibe claramente segmentação morfológica de estruturas internas e externas derivadas de tecidos ectodérmicos (cutícula e espinhos) e mesodérmicos (nervos e músculos) ao longo do eixo anterior-posterior, o que o torna um táxon chave para nos guiar em direção a uma compreensão mais profunda da evolução inicial da segmentação dentro dos Ecdysozoa.

Segundo alguns autores, o padrão segmentado pode ter evoluído a partir de um ancestral não segmentado, como evidenciado por padrões contínuos da musculatura longitudinal entre os segmentos 1-6 do tronco e dos músculos retratores da introverte, bem como pela ausência de segmentação no trato digestivo. Contudo, o padrão dos músculos diagonais, dorsoventrais e longitudinais individualizados entre os segmentos e o padrão dos gânglios do cordão nervoso ventral contrariam esse argumento.

Tradicionalmente, os quinorrincos eram classificados em duas ordens:

- **Cyclorhagida**, na qual o primeiro segmento é protegido por placas grandes do segundo segmento.
- **Homalorhagida**, com os dois primeiros segmentos protegidos por placas do terceiro segmento.

No entanto, após alguns estudos filogenéticos moleculares, a ordem Homalorhagida foi considerada parafilética. Atualmente, duas classes são consideradas válidas, conforme sinopse a seguir.



Classe Cyclorhagida

Pescoço com 14-16 plácides, que funcionam como aparato de fechamento; numerosos espinhos cuticulares e tubos no tronco, normalmente com cobertura de cerdas ou dentículos.



Classe Allomalorhagida

Pescoço com nove plácides ou menos; adultos nunca possuem espinhos médios terminais.

Falta pouco para atingir seus objetivos.

Vamos praticar alguns conceitos?

Questão 1

Assinale a alternativa que apresenta alguma(s) das principais características que distinguem o filo Kinorhyncha dos demais ecdisozoários.

- A A introverte protrátil e com escálides.
- B A segmentação corporal do tronco e de parte da musculatura interna.
- C A capacidade de ecdise e a cutícula quitinosa.
- D O cérebro circum-oral e a boca terminal.
- E O cone bucal não eversível e com estiletes orais externos.

Parabéns! A alternativa B está correta.

Uma das características mais peculiares dos quinorrincos é o tronco dividido em 11 segmentos, com a musculatura interna dessa região (músculos diagonais, dorsoventrais e longitudinais) acompanhando essa segmentação. Todas as outras opções trazem características presentes em Kinorhyncha, porém nenhuma delas é exclusiva do filo, sendo sempre compartilhada com outros filos como Scalidophora, Ecdysozoa, exceto pela cutícula quitinosa que em Nematoida é colagenosa, Cycloneuralia e Loricifera.

Questão 2

As escálides dos quinorrincos têm como principais funções

- A proteção contra predadores e natação..
- B captura de alimento e escavação no substrato.
- C suporte esquelético e proteção contra predadores.
- D escavação no substrato e função sensorial.
- E natação e captura de alimentos.

Parabéns! A alternativa D está correta.

As escálides na introverte dos quinorrincos são inervadas e estão associadas a manchas com função sensorial. Além disso, elas são responsáveis pelo ancoramento do animal no substrato durante o movimento de escavação em areia ou lodo marinho – quinorrincos não são capazes de nadar, sendo exclusivamente intersticiais. A captura de alimento é realizada pela introverte e pela faringe sugadora. A proteção e a sustentação do corpo são conferidas pela cutícula quitinosa rígida.

Considerações finais

Nos anos 1990, após a inclusão de dados moleculares em análises filogenéticas, a classificação dos metazoários protostomados sofreu grande remodelação com a criação do superfilo Ecdysozoa, que inclui animais capazes de realizar ecdise da cutícula, como artrópodes, nematódeos e quinorrincos. Assim, a até então bem estabelecida relação entre artrópodes e anelídeos, baseada principalmente na presença de um corpo com segmentação metamérica, foi deixada de lado.

Uma das linhagens de ecdisozoários reúne cinco filos de animais vermiformes com cérebros anelares ao redor da faringe, que, por essa característica, foram batizados de Cycloneuralia. Entre os principais representantes, destacam-se os quinorrincos e, principalmente, os nematódeos.

Como vimos, nematódeos apresentam uma grande diversidade de hábitos, incluindo formas de vida-livre e parasitas de milhares de plantas e de virtualmente todos os tipos de animais, incluindo o homem, o que faz deles um filo de extrema importância.

Entre os responsáveis por tamanha radiação adaptativa, está sua cutícula colagenosa rígida, que se diferencia dos outros ecdisozoários com cutícula quitinosa, à exceção de nematomorfos. Já os quinorrincos são animais diminutos, bem menos diversos em número de espécies e hábitos que os nematódeos. Não há formas parasitas e eles vivem no interstício de substratos marinhos, sendo uma das principais características desses animais a intrigante segmentação corporal externa e do sistema muscular.

Podcast

Neste podcast, o especialista fala um pouco mais sobre os ciclos de vida, os danos e o manejo de alguns nematódeos considerados pragas de diversas culturas agrícolas, como café, soja e algodão, vermes esses responsáveis por gerar bilhões em prejuízo anual na agricultura.

Para ouvir o *áudio*, acesse a versão online deste conteúdo.



Referências

- AGUINALDO, A. M. A. *et al.* **Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals.** *Nature*, v. 387, n. 6632, p. 489–493, 29 mai. 1997.
- BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. **Invertebrates**. 2nd ed. Sunderland, USA: Sinauer, 2003.
- BRUSCA, R. C.; MOORE, W.; SHUSTER, S. M. **Invertebrados**. 3. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2018.
- DE LEY, P. A. **A quick tour of Nematode diversity and the backbone of Nematode phylogeny.** *WormBook: The online review of C. elegans biology*, v. 25, p. 1–8, 2006.
- DE LEY, P. A.; BLAXTER, M. L. **Systematic position and phylogeny.** *In: LEE, D. L. The biology of Nematodes.* London, UK: Taylor and Francis, 2002, p. 1–30.
- GIRIBET, G.; EDGECOMBE, G. D. **The invertebrate tree of life.** Princeton, USA: Princeton University Press, 2020.
- HALANYCH, K. M. *et al.* **Evidence from 18S ribosomal DNA that the lophophorates are protostome animals.** *Science*, v. 267, n. 5204, p. 1641–1643, 17 mar. 1995.
- HICKMAN, C. P.; ROBERTS, L. S.; LARSON, A. **Princípios integrados de Zoologia**. 11. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004.
- NIELSEN, C. **Animal evolution: interrelationships of the living phyla**. 3rd. ed. Oxford, UK: Oxford University Press, 2012.
- PECHENIK, J. A. **Biology of the invertebrates**. 5th. ed. New York, USA: McGraw-Hill, 2005.
- RUPPERT, E. E.; BARNES, R. D. **Zoologia dos invertebrados**. 6. ed. São Paulo: Roca, 1996.
- SCHMIDT-RHAESA, A. **The evolution of organ systems.** Oxford, UK: Oxford University Press, 2007.

Explore +

- Visite o portal ***WormBook***, com uma coletânea de textos constantemente atualizada sobre todos os aspectos evolutivos, ecológicos e biológicos dos nematódeos.
- Pesquise o *Manual MSD – versão para profissionais de saúde*, sobre outros nematódeos que parasitam humanos, como oxiúros, larvas migrans (bicho-geográfico) e triquinoses.
- Conheça o portal do *Centers for Disease Control and Prevention* (CDC) e busque por *Parasites A-Z Index*.