

Um panorama atual sobre a filogenia de Metazoa: conflitos e concordâncias

A current overview of the Metazoa phylogeny: conflicts and agreements

Michaella Pereira Andrade^{1*}, Flávio da Silva Ferreira², Tainá Constância de França Pinto¹, Stephanie Sampronha¹, Daubian Santos¹, Paula Keshia Rosa Silva¹, Tiago Fernandes Carrijo¹, Fabiana Rodrigues Costa Nunes¹ e Otto Muller Patrão de Oliveira¹

¹ Universidade Federal do ABC

² Pesquisador independente

* Autor correspondente: Michaella Pereira Andrade

E-mail: michaella.andrade@ufabc.edu.br

Citação: Andrade, MP; Ferreira, FS; Pinto, TCF; Sampronha, S; Santos, D; Silva, PKR; Carrigo, TF; Nunes, FRC; e Oliveira, OMPde. Um panorama atual sobre a filogenia de Metazoa: conflitos e convergências. *Revista da Biologia*. 2021. vol. p x-y <https://doi.org/10.7594/revbio.21.07.10.2021>

Editores: Karen dos Santos Toledo e Tiago Leite Pezzuti
Diagramador: Henrique Rodrigues Vieira

Recebido: 23 Julho 2020
Aceito: 08 Junho 2021

Resumo: As relações evolutivas dentro de Metazoa são alvos de debates há décadas. As raízes da compreensão de seus relacionamentos filogenéticos surgiram através da análise de características morfológicas, seguidas de técnicas moleculares cada vez mais sofisticadas, como a filogenômica. Estudos provenientes de dados moleculares trouxeram grandes contribuições propondo novas hipóteses, mas neste momento ainda existem incertezas advindas de problemas de amostragem e técnicas moleculares, resultando em lacunas de conhecimento. No presente trabalho discutimos hipóteses da literatura sobre o posicionamento de alguns táxons chave na evolução dos animais, como Porifera, Ctenophora, Placozoa e Chaetognatha, além de discutir relações internas de grupos mais diversos, como Ecdysozoa, Spiralia e Deuterostomia. Por fim, discutimos suas implicações e consequências para o entendimento das relações entre os metazoários e suas trajetórias evolutivas.

Palavras-chave: Animais; Evolução; Morfologia; Posicionamento filogenético.

Abstract: The evolutionary relationships of Metazoa are subject of debates for decades. The understanding of the phylogenetic relationships in this group arose through the analysis of morphological characteristics, followed by increasingly sophisticated molecular techniques, such as phylogenomics. Studies from molecular data have brought great contributions, but there are still uncertainties arising from sampling problems and molecular techniques, resulting in knowledge gaps. In the present paper, we discuss hypotheses from the literature about the positioning of some key taxa in the evolution of animals, such as Porifera, Ctenophora, Placozoa and Chaetognatha, and discuss internal relationships of more diverse groups, such as Ecdysozoa, Spiralia and Deuterostomia. Finally, we discuss their implications and consequences for understanding the relationships between metazoans and their evolutionary trajectories.

Keywords: Animals; Evolution; Morphology; Phylogenetic positioning.



Copyright: © 2021. É permitido copiar, distribuir e modificar o material disponível, desde que seja dado crédito (link para o material original). Licença Creative Commons Attribution (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)

1. INTRODUÇÃO

Os animais (Metazoa) constituem um grupo monofilético suportado pelas seguintes sinapomorfias morfológicas: multicelularidade, colágeno na matriz extracelular, junções celulares como junções ocludentes e desmossomos, células somáticas diplóides, células gaméticas haplóides e filamentos intermediários (Nielsen, 2012; Dunn et al., 2014). Apesar de Metazoa ser

consistentemente corroborado pela literatura como monofilético, bem como sua relação de grupo irmão com Choanoflagellata (King et al., 2008; Carr et al., 2008; Simion et al., 2017; Giribet e Edgecombe, 2020), muitas das suas relações internas entre os 31 filos animais, representadas na **Fig. 1**, ainda são debatidas. Isso ocorre porque o posicionamento de alguns clados permanece instável, variando consideravelmente em diferentes

hipóteses (Dunn et al., 2014; Erwin, 2015; Littlewood, 2017; Laumer et al., 2019).

Nos últimos 100 anos, o entendimento das relações entre os grandes grupos de animais pode ser dividido em três fases distintas. A primeira delas é conhecida como a visão tradicional da filogenia dos animais, baseada principalmente nas ideias de Libbie Hyman (1940). Até a década de 1990, as hipóteses de relação de parentesco eram suportadas principalmente por características do desenvolvimento embrionário, como padrões de clivagem, destino do blastóporo e formação de celoma, além de características gerais do plano corpóreo dos animais, como tipo de celoma e segmentação (Halanych, 2004).

A segunda fase é caracterizada pela utilização dos primeiros marcadores moleculares para inferências filogenéticas. Até o final da década de 2000, caracteres morfológicos considerados importantes para explicar a evolução dos animais, quando otimizados em análises moleculares com poucos marcadores (principalmente ribossomais: 18S rRNA e 28S rRNA), apareceram como homoplasias, uma vez que o uso de poucos marcadores pode resultar em uma baixa resolução ao amplificar a história evolutiva de genes específicos. Essa segunda fase foi responsável pela proposição de grupos como Ecdysozoa (Aguinaldo et al., 1997) e Lophotrochozoa (Halanych et al., 1995), e também contestar o monofiletismo de grupos tradicionalmente aceitos, como Articulata (clado constituído por Annelida e Arthropoda) e até mesmo Porifera (Halanych et al., 2004).

A terceira fase, na qual nos encontramos atualmente (em 2021) começou há pouco mais de 10 anos, com a “era da filogenômica”. Nessa fase, algumas hipóteses filogenéticas vêm sendo corroboradas e se tornando mais robustas, como aquelas que recuperam Xenacoelomorpha e algumas relações internas de Panarthropoda (Giribet e Edgecombe, 2017). Por outro lado, outras hipóteses estão sendo questionadas, como aquelas que recuperam Porifera como grupo irmão de todos os demais animais (e.g. Wallberg et al., 2004; Dunn et al., 2014; Ryan, 2014; Giribet e Edgecombe, 2019; Laumer et al., 2019; Giribet e Edgecombe, 2020).

Longe de discutir exaustivamente toda filogenia de Metazoa, no presente trabalho discutimos brevemente as alterações de posicionamentos internos de algumas linhagens de Metazoa, apresentando uma visão resumida da literatura, principalmente nas duas últimas fases do nosso entendimento da evolução dos animais, como apresentado na **Fig. 1**. Nosso principal foco são grupos com relacionamentos conflituosos e quais são as consequências para o entendimento das relações entre os metazoários, quanto para otimizações de diferentes caracteres e suas trajetórias evolutivas. A hipótese apresentada nessa figura consiste em uma compilação de sinapomorfias, tanto morfológicas quanto moleculares, propostas por muitos autores durante as últimas décadas (**Tabela 1**).

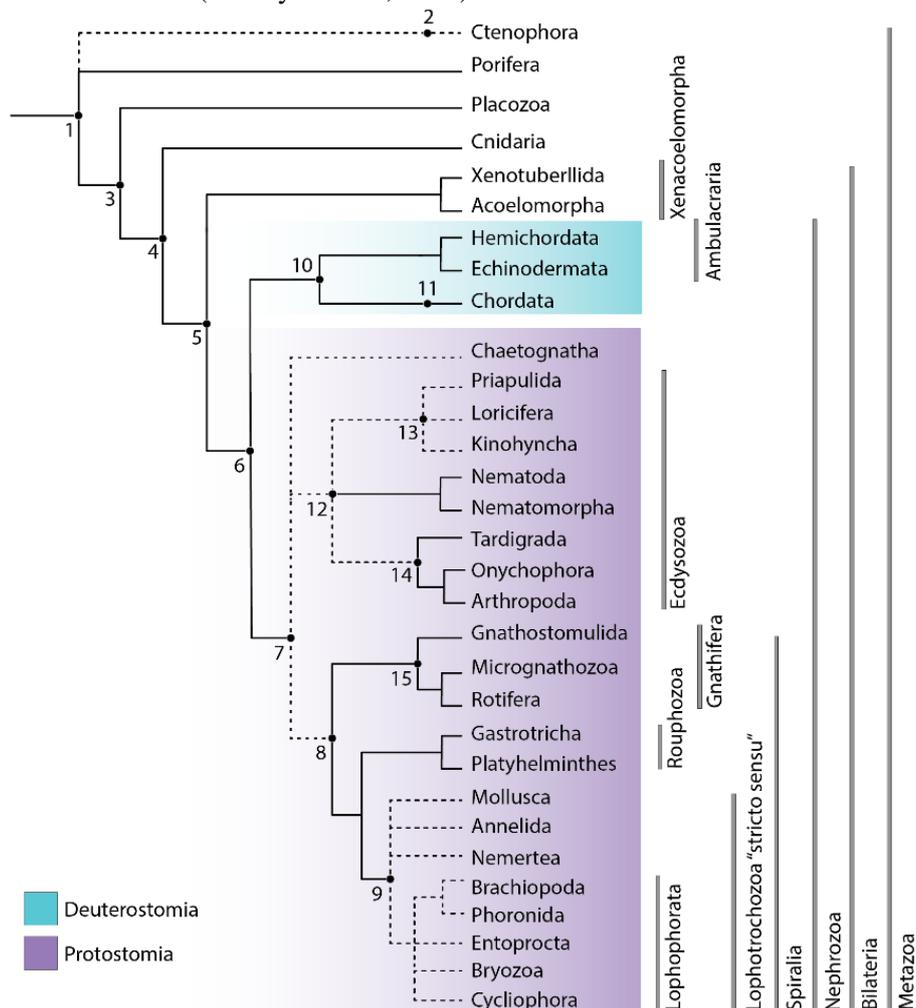


Fig. 1: Hipótese filogenética de Metazoa criada a partir da compilação de dados morfológicos e moleculares (referências na **Tabela 1**). Táxons com posicionamentos incertos estão representados em linhas pontilhadas. Os círculos numerados correspondem a conjuntos de sinapomorfias que sustentam cada clado: **1)** Multicelularidade, colágeno, filamentos intermediários e junções septadas; **2)** Colágeno, filamentos intermediários, tecidos verdadeiros, gônadas organizadas, junções comunicantes, gastrulação, lâmina basal, junções GAP, miofibrilas estriadas e sistema nervoso sináptico; **3)** Tecidos verdadeiros e presença de genes Hox; **4)** Gônadas organizadas, junções comunicantes, gastrulação, lâmina basal, miofibrilas estriadas, sistema nervoso sináptico e junções GAP; **5)** Simetria bilateral e mesoderme ventral; **6)** Ânus, nefrídios e sistema circulatório; **7)** Endomesoderme derivada a partir do mesentoblasto; **8)** Clivagem espiral; **9)** Larva trocófora e sacos laterais celômicos desenvolvidos a partir do celoma esquizocélico; **10)** Celoma enterocélico e fendas branquiais faríngeas; **11)** Presença da notocorda em pelo menos alguma fase do desenvolvimento com origem a partir das células mesodérmicas, tubo nervoso dorsal oco, cauda muscular pós-anal segmentada e endóstilo; **12)** Quitina na cutícula e ecdise mediada pela ecdisona; **13)** Introverte com escálides e dois anéis de músculos retratores; **14)** Metameria com tagmatização; **15)** Mástax com estruturas quitinosas complexas.

Tabela 1. Conjunto de caracteres recuperados na Fig. 1 com suas respectivas referências.

Conjunto de caracteres	Número na Fig. 1	Referências
Multicelularidade, colágeno, filamentos intermediários e junções septadas	1	Nielsen (2001); Valentine (2004); Nielsen (2012); Dunn et al., (2014); Giribet e Edgecombe (2020)
Colágeno, filamentos intermediários, tecidos verdadeiros, gônadas organizadas, junções comunicantes, gastrulação, lâmina basal, junções GAP, miofibrilas estriadas e sistema nervoso sináptico	2	Nielsen (2001); Valentine (2004); Nielsen (2012); Dunn et al., (2014); Giribet e Edgecombe (2020)
Tecidos verdadeiros e presença de genes <i>Hox</i> ;	3	Valentine (2004); Nielsen (2012); Dunn et al., (2014); Giribet e Edgecombe (2020)
Gônadas organizadas, junções comunicantes, gastrulação, lâmina basal, miofibrilas estriadas, sistema nervoso sináptico e junções GAP	4	Valentine (2004); Nielsen (2012); Dunn et al., (2014); Giribet e Edgecombe (2020)
Simetria bilateral e mesoderme ventral	5	Salvini-Plawen (1989); Peterson e Eernisse (2001); Dominguez et al., (2002); Freeman e Martindale (2002); Valentine (2004); Smith (2005); Nielsen (2012); Zamora et al., (2012); Ryan et al., (2013); Dunn et al., (2014); Hejnlol e Pang (2016); Giribet e Edgecombe (2020); Martinez e Sprecher (2020)
Ânus, nefrídios e sistema circulatório	6	Valentine (2004); Nielsen (2012); Cannon et al., (2016); Martín-Durán et al., (2017); Nielsen (2017)
Endomesoderme derivada a partir do mesentoblasto	7	Valentine (2004); Giribet e Edgecombe (2020)
Clivagem espiral	8	Wilson (1898); Valentine (2004); Nielsen (2012); Dunn et al., (2014); Luo et al., (2018); Giribet e Edgecombe (2020)
Larva trocófora e sacos laterais celômicos desenvolvidos a partir do celoma esquizocélico	9	Valentine (2004); Hejnlol (2010); Nielsen (2012); Dunn et al., (2014); Giribet e Edgecombe (2020)
Celoma enterocélico e fendas branquiais faríngeas	10	Valentine (2004); Ruppert (2005); Delsuc et al., (2006); Bourlat et al. (2006); Pough et al., (2008); Nielsen (2012); Dunn et al., (2014); Satoh et al., (2014); Satoh et al., (2016); Giribet e Edgecombe (2020)
Presença da notocorda em pelo menos alguma fase do desenvolvimento com origem a partir das células mesodérmicas, tubo nervoso dorsal oco, cauda muscular pós-anal segmentada e endóstilo	11	Ruppert (2005); Pough et al., (2008); Nielsen (2012); Satoh et al., (2014)
Quitina na cutícula e ecdise mediada pela ecdisona	12	Valentine (2004); Nielsen (2012); Dunn et al., (2014); Giribet e Edgecombe (2020)
Introverte com escálides e dois anéis de músculos retratores	13	Nielsen (2012)
Metameria com tagmatização	14	Valentine (2004); Nielsen (2012)
Mástax com estruturas quitinosas complexas	15	Nielsen (2012); Giribet e Edgecombe (2020)

2.1 CTENOPHORA

Ctenóforos são animais marinhos gelatinosos, caracterizados por possuírem oito fileiras longitudinais de placas de pentes ciliados entre os dois pólos de seu eixo oral-aboral (Giribet & Edgecombe, 2020). Embora o grupo seja amplamente considerado monofilético (Podar et al.,

2001; Simion et al., 2015), seu posicionamento dentro de Metazoa permanece rodeado de incertezas (Ryan et al., 2013; Dunn et al., 2014). Três hipóteses são consideradas (Dohrmann e Worheide, 2013): Coelenterata (Ctenophora como grupo irmão de Cnidaria) (Hyman, 1940, Philippe et al., 2009), Acrosomata (Ctenophora como grupo irmão de Bilateria) (Ax, 1996; Nielsen, 2012) e Ctenophora como

grupo irmão de todos os outros animais (Dunn et al., 2008; Nielsen, 2012; Dunn et al., 2014).

As sinapomorfias propostas para Coelenterata incluem simetria radial (Philippe et al., 2009; Nosenko et al., 2013), presença de 2 folhetos embrionários (Hyman, 1940) e gastrulação dos embriões através do mesmo pólo (Jager e Manuel, 2016). Porém, esta hipótese foi questionada através de comparações morfológicas mais detalhadas e estudos embrionários, os quais mostram que os ctenóforos possuem uma combinação complexa e única de padrões de simetria (octoradial, tetradial ou birradial juntamente com elementos assimétricos) (Jager e Manuel, 2016), bem como um tipo de clivagem exclusiva (Martindale e Henry, 2015; Jager e Manuel, 2016). Além disso, as células musculares e mesenquimais da mesogléia de ctenóforos são oriundas de uma linhagem de células embrionárias, o que estaria de acordo com a definição de uma mesoderme (Martindale e Henry, 1998; Jager e Manuel, 2016). Porém, isso não implica em uma homologia da mesoderme de Ctenophora com a de Bilateria, ou ainda com os tecidos de Cnidaria, interpretados por alguns autores como mesoderme (Seipel e Schmid, 2006).

A hipótese Acrosomata (ou Triploblastica) foi sugerida com base na presença de acrossomos nas células espermáticas e a presença de células musculares verdadeiras, diferente das células musculares epiteliais encontradas em Cnidaria (Ax, 1996). Entretanto, os caracteres que apoiam essa hipótese são considerados atualmente como convergências (Martindale e Henry, 1998; Ryan et al., 2013; Moroz et al., 2014; Jager e Manuel, 2016), visto que os acrossomos também foram encontrados em espermátócitos de poríferos (Riesgo e Maldonado, 2009), e as células musculares podem ter evoluído de forma independente em Ctenophora e Bilateria (Dayraud et al., 2012).

Análises genômicas e de RNA ribossomal mostram pouco suporte para Coelenterata (Ryan et al., 2013; Jager e Manuel, 2016), e trabalhos com base em dados filogenômicos recuperaram Ctenophora como grupo-irmão de todos os outros animais (Dunn et al., 2008; Hejnol et al., 2009; Dunn et al., 2014). Apesar dos próprios autores afirmarem que estes resultados deveriam ser corroborados por mais evidências (principalmente através de uma amostragem maior de táxons originados nos primeiros eventos de cladogênese nos animais), essa hipótese ganhou grande atenção da comunidade científica (Dohrmann e Worheide, 2013).

Evidências moleculares de análises genômicas e RNA ribossomal confrontam a proposta de uma única origem do sistema nervoso e possuem potencial de descaracterizar diversas hipóteses sobre a evolução de outros caracteres, tais como: células musculares, genes *Hox* e *ParaHox* (Dohrmann e Worheide, 2013; Dunn et al., 2014; Giribet e Edgecombe, 2020). Dessa maneira, a hipótese proposta de Ctenophora como grupo irmão dos demais Metazoa implicaria no parafiletismo de Eumetazoa (grupo formado por todos os animais exceto Porifera) e na mudança na proposta de homologia dos caracteres tidos como sinapomórficos desse grupo (e.g. células nervosas e

junções septadas). Assim, duas hipóteses de evolução destes caracteres são possíveis, uma que teriam evoluído de forma convergente em Ctenophora e nos outros animais (com exceção de Porifera), enquanto na outra estes caracteres estariam presentes no ancestral comum de todos os animais e teriam sido secundariamente perdidos em Porifera, e, parcialmente no caso de Placozoa (Dohrmann e Worheide, 2013).

Devido ao posicionamento incerto desse grupo, são necessárias análises comparativas mais aprofundadas para resolver de forma mais robusta seu posicionamento, como por exemplo maior quantidade de sequenciamentos dos genomas de diferentes espécies do grupo (e.g. Moreland et al., 2020) e mais trabalhos taxonômicos (e.g. Oliveira et al., 2007). Na **Fig. 1**, a posição de Ctenophora está representada através de uma linha pontilhada indicando um táxon *incertae sedis*.

2.2 PORIFERA

Até a década de 1990, o monofiletismo de Porifera raramente foi questionado (Becerro et al., 2012). Os caracteres morfológicos que corroboram essa hipótese incluem ciclo de vida bifásico com larvas planctônicas e adultos sésseis, plano corpóreo único, modo de alimentação por filtração no adulto com um sistema de canais condutores de água, e um mesênquima em meio a uma camada externa de pinacócitos e camada interna de coanócitos (Dohrmann e Worheide, 2013).

Entretanto, as relações internas do grupo foram muito discutidas nos últimos 20 anos (Botting e Muir, 2018). Filogenias com dados moleculares, que incluíam apenas alguns genes ribossomais sugeriram que Porifera poderia ser um grupo parafilético (Halanych et al., 2004; Dohrmann et al., 2008; Sperling et al., 2007; Dohrmann e Worheide, 2013). Alguns caracteres morfológicos também foram utilizados para suportar tal hipótese, como membrana basal com colágeno IV e larva com uma camada de células com junções aderentes nas esponjas Homoscleromopha e nos demais animais, mas não em Calcarea e Silicea (Nielsen, 2012).

Mesmo com um baixo suporte estatístico e/ou amostragem insuficiente, esta hipótese rapidamente tomou força dentro da comunidade científica (e.g., Halanych et al., 2004; Minelli, 2009). Se as esponjas forem, de fato, parafiléticas, o plano corpóreo único previamente interpretado como apomórfico para o grupo deveria estar presente no último ancestral comum de Metazoa. Assim, todos os outros metazoários seriam nada mais do que esponjas modificadas (Dohrmann e Worheide, 2013).

Estudos filogenômicos mais atuais recuperam Porifera tanto como grupo monofilético quanto parafilético. Segundo Nosenko et al. (2013), o conjunto de dados e suas partições influenciam diretamente no sinal filogenético e, portanto, no resultado. Esse estudo demonstrou que o monofiletismo de Porifera é recuperado principalmente por uma evolução lenta de proteínas envolvidas na tradução, enquanto o parafiletismo vem de proteínas que não estão envolvidas na tradução. Assim, os autores concluíram que o parafiletismo pode ser um

artefato causado por sequências supersaturadas. Curiosamente, outro estudo (Sperling et al., 2009) chegou à conclusão oposta alegando que o monofiletismo é causado por sequências supersaturadas. Entretanto, o monofiletismo de Porifera vem novamente sendo proposta (Philippe et al., 2009; Pick et al., 2010; Dorhmann e Worheide, 2013; Giribet e Edgecombe, 2020).

Da mesma forma, até recentemente Porifera sempre foi considerado como grupo irmão dos outros animais, hipótese tratada como uma questão independente da posição de Ctenophora. Porém, como visto acima, pesquisas recentes apresentaram Ctenophora como grupo irmão de todos os outros metazoários (Dunn et al., 2014; Botting e Muir, 2018; Giribet e Edgecombe, 2020). Para a compreensão em conjunto da posição filogenética de Porifera e Ctenophora, é necessária a inclusão de mais e melhores genomas sequenciados de ambos os grupos, além de avanços dos métodos filogenéticos (Dunn et al., 2014; Dunn et al., 2015; Botting e Muir, 2018; Giribet e Edgecombe, 2020).

2.3 PLACOZOA

Placozoa constitui um grupo de animais marinhos anatomicamente simples que se aderem a substratos e se movimentam através de deslizamento ciliar (Giribet e Edgecombe, 2020). Esse grupo tem desempenhado um papel fundamental nas discussões sobre a evolução dos primeiros animais, visto que sua posição filogenética varia consideravelmente em diferentes hipóteses. Os primeiros estudos moleculares indicam Placozoa dentro de Cnidaria, porém esta hipótese não foi suportada após a inclusão de dados morfológicos mais detalhados e de observações do desenvolvimento, além de não aparecer em análises moleculares recentes (Ender e Schierwater, 2003; Dohrmann et al., 2013). Alguns autores sugeriram Placozoa como sendo grupo-irmão de todos os animais (Syed e Schierwater, 2002), hipótese raramente recuperada em análises cladísticas tanto morfológicas quanto moleculares (Giribet e Edgecombe, 2020).

Análises filogenômicas recentes, incluindo uma diversidade de linhagens de metazoários não bilaterais, sugerem que os placozoários não são primitivamente simples, constituindo um possível grupo com Bilateria e Cnidaria, chamado Planulozoa (Wallberg et al., 2004) ou Parahoxozoa (Ryan et al., 2010). Um trabalho utilizando genomas de diferentes placozoários encontrou alto suporte para Placozoa como grupo irmão de Cnidaria (Laumer et al., 2018). Poucos estudos filogenômicos contradizem a hipótese Planulozoa (Ryan et al., 2013; Pisani et al., 2015; Whelan et al., 2015), e aqueles que o fazem propõem um único clado abrangendo Cnidaria, Ctenophora, Porifera e Placozoa como grupo irmão de Bilateria (Schierwater et al., 2009; Nosenko et al., 2013) ou até mesmo Placozoa + Bilateria (Giribet e Edgecombe, 2020).

Esse ainda é um grupo de posicionamento enigmático, e segundo Laumer et al. (2018), dependendo da escolha dos genes ortólogos na construção da matriz, as análises podem gerar grande suporte para relação tanto entre Placozoa + Cnidaria quanto entre Cnidaria +

Bilateria. A relação espúria entre Cnidaria + Placozoa pode ser resultado da atração de ramos longos devido à heterogeneidade dos genomas e diferentes taxas de variação (Littlewood, 2017). A hipótese que mostramos na **Fig. 1** é condizente com a maioria dos estudos que recupera Placozoa como grupo irmão de Cnidaria + Bilateria (Hejnol et al., 2009; Pisani et al., 2015; Whelan et al., 2017).

2.4 XENACOELOMORPHA

Este clado compreende os grupos Acoelomorpha (incluindo Acoela e Nemertodermatida) e Xenoturbellida (= *Xenoturbella*), animais bilaterais com hábitos de vida marinho (Hejnol e Pang, 2016). Inicialmente, esses grupos foram considerados como pertencentes aos Platyhelminthes, mas ao longo dos últimos 20 anos, diferentes relacionamentos foram propostos para esses grupos entre os Bilateria (Giribet e Edgecombe, 2020). Evidências da clivagem e alguns dados filogenômicos de Xenoturbellida, por exemplo, levaram cientistas a considerarem este táxon como um grupo de Deuterostomia (Bourlat et al., 2006; Phillippe et al., 2011).

Mais recentemente, entretanto, as principais hipóteses filogenéticas apontam para Xenoturbellida e Acoelomorpha formando um grupo monofilético dentro de Bilateria e grupo irmão de Nephrozoa (Deuterostomia + Protostomia) (Giribet e Edgecombe, 2020; Hejnol et al., 2009; Ryan et al., 2013; Cannon et al., 2016). Com isso, tem ganhado força a hipótese de que o ancestral comum de todos os Bilateria tenha sido um animal bentônico, ciliado, acelomado, vermiforme e sem uma centralização do sistema nervoso (Baguna e Riutort, 2004; Cannon et al., 2016; Jondelius et al., 2019).

Um importante ponto levantado com o monofiletismo e posicionamento filogenético de Xenacoelomorpha dentro de Bilateria é a origem do sistema nervoso central (Gavilán et al., 2016; Perea-Atienza et al., 2015). Xenoturbellida apresenta uma rede neural simples, enquanto alguns Acoela possuem gânglios neurais compactos (Wanninger, 2015). A homologia desta característica com Nephrozoa implicaria em uma condição presente no ancestral comum de Bilateria, enquanto uma origem independente dessa estrutura, resultaria em novos modelos de estudo da formação do sistema nervoso central (Wolff e Strausfeld, 2016). Há indícios genéticos tanto para convergência na centralização (Gavilán et al., 2016; Perea-Atienza et al., 2015) quanto para uma origem única (Northcutt, 2012). Mesmo com novos dados, o debate segue em aberto com grandes implicações para o posicionamento de Xenacoelomorpha e na caracterização de um ancestral hipotético de Bilateria (Martinez e Sprecher, 2020).

Outras características de Xenacoelomorpha levaram a debates parecidos, principalmente porque o grupo não tem características comuns na maioria dos bilaterais. Estes animais não possuem ânus, gônadas, sistema circulatório e nefrídeos (Cannon et al., 2016). Aparentemente estas ausências não são perdas secundárias, mas sim simplisimorfias (Baguna e Riutort, 2004). Algumas

estruturas são semelhantes às características de Cnidaria, como a abertura única e simplificada do trato digestivo, nervos difusos basiepidermicos (embora algumas espécies tenham cérebros ganglionares, como discutido acima), estruturas ciliares semelhantes às encontradas nas larvas plânulas de Cnidaria e uma boca como a única abertura corpórea (Gavilán et al., 2016). Entretanto, eles também compartilham características com os Bilateria como a simetria bilateral, a presença de mesoderme separada após a gastrulação e musculatura longitudinal (Hejnol e Pang, 2016).

A diversidade deste grupo revelou diversos caracteres que, ou evoluíram independentemente, ou estavam presentes no ancestral comum de Bilateria, como cordões nervosos sub-epidermicos e estruturas fotorreceptoras (Hejnol e Pang, 2016). Embora existam hipóteses conflitantes para o posicionamento deste clado, nós preferimos ilustrar na **Fig. 1** a hipótese de Xenacoelomorpha como grupo irmão de Nephrozoa, que vem sendo recuperada em diferentes análises atualmente (Dunn et al., 2014; Hejnol e Pang, 2016; Fernández e Gabaldón, 2020; Giribet e Edgecombe, 2020).

2.5 CHAETOGNATHA

Os chaetognatos são animais marinhos bilaterais de corpo alongado, celomados, possuindo como característica marcante suas peças bucais com espinhos, sendo exclusivamente predadores planctônicos (Giribet e Edgecombe, 2020). Atualmente permanecem como um agrupamento de difícil classificação sistemática entre os animais devido a seus caracteres serem uma combinação de características típicas de protostômios e deuterostômios (Marlétaz et al., 2006; Giribet e Edgecombe, 2020). Inicialmente, Chaetognatha foi posicionado dentro de Deuterostomia devido à sua ontogenia, com a formação da boca de maneira secundária, formação da mesoderme intestinal de forma enterocélica e clivagem radial (Marlétaz et al., 2006; Minelli, 2009; Giribet e Edgecombe, 2020).

Já análises filogenéticas com caracteres moleculares indicaram sua relação com diferentes grupos: como grupo irmão de Nematoda (Halanych, 1996), em uma politomia em Ecdysozoa (Littlewood et al., 1998), como integrante de Spiralia (Dunn et al., 2008), ou ainda como grupo irmão de todos os outros protostômios (Marlétaz et al., 2006). Nielsen (2012) incluiu os Chaetognatha em uma tricotomia com Ecdysozoa e Spiralia, formando Protostomia (**Fig. 1**), assim como o compilado de hipóteses filogenéticas apresentado por Dunn et al. (2014). Já Giribet e Edgecombe (2020) indicam Chaetognatha como grupo irmão de Gnathifera, dentro de Protostomia.

O debate a respeito de seu posicionamento permanece em fluxo (Giribet e Edgecombe, 2020), e este é um dos desafios sistemáticos latentes que deve ser priorizado em estudos futuros, pois a posição filogenética de Chaetognatha pode modificar nossa visão a respeito do padrão evolutivo de diferentes características durante a evolução dos animais (Marlétaz et al., 2006).

2.6 ECDYSOZOA

Os Ecdysozoa são animais que possuem crescimento através de ecdise/muda e uma cutícula quitinosa trilaminar revestindo parte ou todo corpo (Laumer et al., 2019; Giribet e Edgecombe, 2020). Eles incluem os grupos Nematoida (Nematoda e Nematomorpha), Scalidophora (Kinorhyncha, Priapulida e Loricifera) e Panarthropoda (Onychophora, Tardigrada e Arthropoda). Algumas características, como cutícula anulada e a posição terminal da boca também são consideradas sinapomorfias de Ecdysozoa, mesmo não estando presentes em todos os grupos (Giribet e Edgecombe, 2017). Isso ocorre porque elas estão presentes em muitos fósseis do Período Cambriano, e são então interpretadas como estados ancestrais modificados secundariamente (Ortega-Hernández et al., 2019; Giribet e Edgecombe, 2020).

O monofiletismo de Ecdysozoa é corroborado por análises morfológicas e moleculares (e.g. Wagele et al., 1999; Wagele e Misof, 2001; Philippe et al., 2005; Lartillot et al., 2007), contradizendo a hipótese tradicional de Articulata em que Panarthropoda e Annelida são grupos irmãos (Giribet e Edgecombe, 2017). Apesar do rico registro fóssil e da grande disponibilidade de informações genômicas para o estudo dos Ecdysozoa, as hipóteses de suas relações de parentesco internas são problemáticas. O grupo Scalidophora, por exemplo, é corroborado como grupo monofilético apenas em análises morfológicas (Giribet e Edgecombe, 2017). Além disso, o relacionamento de Scalidophora ainda é controverso, com duas hipóteses principais: grupo irmão de Nematoida (hipótese Cycloneuralia) ou grupo irmão de Nematoida + Panarthropoda.

O relacionamento de Loricifera talvez seja um dos mais problemáticos (Park et al., 2006), sendo recuperado em alguns estudos como grupo irmão de todos os outros Ecdysozoa (Hejnol et al., 2009) ou como mais próximo de Nematomorpha do que Kinorhyncha e Priapulida, contradizendo a hipótese Scalidophora (Sørensen et al., 2008). Em trabalhos em que Loricifera foi excluído das análises, Scalidophora é recuperado como grupo irmão de Nematoida + Panarthropoda (Mallatt e Giribet, 2006; Campbell et al., 2011; Rota-Stabelli et al., 2013; Borner et al., 2014).

Dentro de Panarthropoda, a maioria dos estudos recupera Onychophora como grupo irmão de Arthropoda, e Tardigrada como grupo irmão de Onychophora + Arthropoda (e.g., Hejnol et al., 2009; Campbell et al., 2011; Borner et al., 2014). Tardigrada, entretanto apresenta um posicionamento instável em várias hipóteses. Alguns trabalhos utilizando dados moleculares e morfológicos, incluindo fósseis, apontam Tardigrada como grupo irmão dos artrópodes (hipótese “Tactopoda”), devido a semelhanças no sistema nervoso periférico ganglionar (Budd, 2001; Mayer et al., 2013; Smith e Caron, 2015; Yang et al., 2015). Algumas análises filogenômicas, no entanto, recuperam Tardigrada como grupo irmão de Nematoida (Dunn et al., 2008).

Embora grandes avanços tenham surgido com o sequenciamento dos genomas completos de muitos

ecdisozoários (e.g. *Drosophila melanogaster* e *C. elegans*), táxons como Loricifera, Kinorhyncha e Nematomorpha permanecem negligenciados, dificultando o estabelecimento de hipóteses mais robustas acerca do posicionamento desses grupos dentro de Ecdysozoa (Giribet e Edgecombe, 2020). Grandes esforços devem ser direcionados para a resolução das questões envolvendo Cycloneuralia e Scalidophora, que atualmente são responsáveis pelas ambiguidades mais profundas no grupo.

2.7 SPIRALIA

Spiralia é um grupo que vem sendo muito debatido na literatura científica, e a maioria dos autores incluem nesse grupo os táxons Gnathifera, Mollusca, Annelida, Nemertea, Brachiopoda, Phoronida, Entoprocta, Bryozoa e Rousphozoa (Giribet, 2008; Hejnol, 2010; Giribet e Edgecombe, 2020). Este agrupamento reúne animais com uma ampla diversidade de planos corpóreos, sendo a clivagem espiral considerada uma de suas principais sinapomorfias (Wilson, 1898; Luo et al., 2018; Giribet e Edgecombe, 2020). Entretanto, grupos dentro de Spiralia apresentam tipos de clivagens distintos e essa sinapomorfia passou a ser questionada (Edgecombe, et al, 2011; Giribet, 2008; Hejnol, 2010; Giribet e Edgecombe, 2020).

Gnathifera é conhecido como o grupo que contém Gnathostomulida, Micrognathozoa e Rotifera (incluindo Acanthocephala) sustentado pela presença de mandíbulas constituídas de cutícula (Nielsen, 2012; Giribet e Edgecombe, 2020), caracteres neuroanatômicos (Sørensen, 2003) e transformações moleculares (Witek et al, 2009). Já no grupo Rousphozoa, dados moleculares apontam Platyhelminthes como grupo irmão de Gastrotricha (Giribet e Edgecombe, 2019), que permanece sem sinapomorfias morfológicas até o momento (Giribet e Edgecombe, 2020).

O grupo Lophotrochozoa foi proposto após as primeiras filogenias com dados moleculares recuperarem um grupo incluindo Lophophorata, Mollusca e Annelida (Halanych et al., 1995). Mais tarde, o nome Lophotrochozoa foi utilizado em um sentido mais amplo, abrangendo também os Platyhelminthes, Gnathifera, dentre outros (Halanych et al., 2004). Nesse último caso, considerando o grupo mais abrangente, Lophotrochozoa (“*lato sensu*”) é sinônimo de Spiralia. Mas em algumas filogenias, os grupos Annelida, Brachiopoda, Bryozoa (Ectoprocta), Entoprocta (Kamptozoa), Mollusca, Nemertea e Phoronida são recuperados como um grupo monofilético dentro desse clado mais amplo. Nesse caso, Lophotrochozoa (“*strito sensu*”) é um grupo interno de Spiralia (**Fig. 1**). Para evitar confusões, o grupo mais abrangente vem sendo preferencialmente chamado de Spiralia por alguns autores (Giribet & Edgecombe, 2020).

Lophotrochozoa “*strito sensu*” é um grupo suportado por sinapomorfias como a presença de larva trocófora (Hejnol, 2010), sacos laterais celômicos a partir de um celoma esquizocélico e protonefrídeos (Valentine, 2004; Nielsen, 2018; Giribet e Edgecombe, 2020). Além disso,

análises utilizando dados moleculares também apontam seu monofilismo (Hejnol, 2010; Kocot et al., 2017). Quanto a suas relações internas estudos moleculares têm apoiado um clado composto por Brachiopoda como grupo irmão de Phoronida (formando assim, Brachiozoa ou Phoronozoa) (Edgecombe et al., 2011; Kocot, 2016; Giribet e Edgecombe, 2020), este como grupo irmão de Entoprocta e Bryozoa, surgindo então o agrupamento denominado Lophophorata (Giribet e Edgecombe, 2020).

Lophophorata (Bryozoa, Entoprocta e Brachiozoa) foi inicialmente proposto a partir da presença de lofóforo nestes animais (Giribet e Edgecombe, 2020). Embora dados moleculares já tenham apontado este agrupamento como parafilético (Passamanek e Halanych, 2006), algumas hipóteses filogenéticas com dados genômicos suportam Lophophorata como grupo natural (Nesnidal et al., 2013; Giribet e Edgecombe, 2020).

O grupo Polyzoa (Cavalier-Smith, 1998) foi proposto como Bryozoa + Entoprocta + Cycliophora (Funch & Kristensen, 1995; Hejnol et al. 2009; Nielsen, 2012; Kocot, 2016), porém tal relacionamento filogenético permanece incerto (Giribet, 2020). Há diferentes possibilidades de posicionamento de Polyzoa recuperadas por caracteres distintos (e.g. conjunto diferentes de genes ou genomas), por exemplo, como grupo irmão de Mollusca + Annelida + Nemertea, ou de Platyzoa.

Platyzoa foi proposto como agrupamento de Rousphozoa e Gnathifera, incluindo também Cycliophora (Hejnol, 2009; 2010). Embora dados moleculares recentes o indiquem como grupo parafilético (Giribet & Edgecombe, 2019), algumas evidências apontaram o posicionamento de Cycliophora próximo à Gnathifera devido a semelhanças morfológicas entre estes animais e Rotifera e também em reconstruções filogenéticas nutridas de sequências moleculares (18S) (Winnepenninckx et al., 1998; Giribet, 2000). Ainda, outras análises (e.g. rRNA) apoiam relação próxima entre Entoprocta e Cycliophora (Hejnol, 2010). Devido a essas problemáticas alguns autores atualmente preferem apontar Entoprocta, Bryozoa e Cycliophora como posicionamentos não resolvidos, ou seja, como politomias dentro de Lophophorata (Giribet & Edgecombe, 2020), hipótese essa representada na **Fig. 1**.

Nemertea é um filo com posicionamento muito oscilante, sendo agravado pelo fato destes animais possuírem estágios larvais com várias modificações (Giribet, 2016). Segundo análises moleculares de Luo et al. (2018) este táxon aparece intimamente relacionado a Phoronida + Brachiopoda. Já Giribet e Edgecombe (2020) mantêm esse grupo em uma politomia juntamente com Annelida, Mollusca e Lophophorata.

Annelida é um filo de animais bilaterais, celomados (maioria), com aspecto vermiforme segmentado (Struck et al., 2007), mas bastante heterogêneo. Alguns de seus integrantes aparentemente perderam secundariamente a larva trocófora (Struck et al., 2007; Giribet e Edgecombe, 2020). Vários táxons internos de Annelida já foram considerados filos independentes, mas hoje são incluídos dentro de Annelida, como Pogonophora, Sipuncula e Vestimentifera. Da mesma forma, alguns que já foram considerados Annelida hoje são considerados grupos

distintos, como os Gnathostomulida (Giribet e Edgecombe, 2020). Embora alguns táxons permaneçam com posicionamentos duvidosos, análises recentes com base em dados genômicos consideram Annelida como sendo um grupo monofilético (Struck et al., 2007; Kocot et al., 2011; Giribet e Edgecombe, 2020).

2.8 DEUTEROSTOMIA

Deuterostomia é um dos agrupamentos de Bilateria contendo os táxons Echinodermata, Hemichordata e Chordata (Stach, 2014), sendo grupo irmão dos Protostomia (Swalla e Smith, 2008). Além destes, alguns clados como Ectoprocta (Zrzavý et al., 1998; Brusca e Brusca, 2003), Chaetognatha (Brusca e Brusca, 2003; Glenner et al., 2004), Phoronida, Xenoturbellida e Brachiopoda (Nielsen et al. 1996; Zrzavý et al., 1998; Nielsen, 2012; Glenner et al., 2004) já foram eventualmente associados à Deuterostomia.

Identificados inicialmente por Grobбен (1908), são caracterizados pelo seu desenvolvimento embrionário no qual o blastóporo origina primeiramente o ânus, e a boca se forma posteriormente, apresentando clivagem radial (Nielsen, 2012). Embora homólogo para o grupo, este tipo de desenvolvimento embrionário já foi relatado em algumas linhagens de protostômios conforme relatado anteriormente (Nielsen, 1991, Marlétaz et al., 2006; Freeman e Martindale 2002; Martín-Durán et al., 2012).

O clado apresenta dentre suas sinapomorfias as fendas branquiais faríngeas e um celoma corpóreo trimérico que se origina através de enterocelia (Brusca et al., 2018; Simakov et al., 2015). A presença do gene *Nodal* já foi considerada como uma característica única do grupo, até ser identificado em outras linhagens de Bilateria (Chea et al, 2005; Swalla e Smith, 2008; Grande et al., 2014). Características compartilhadas entre Chordata e Hemichordata tais como fendas branquiais, sugerem que as mesmas estiveram presentes no ancestral destas linhagens, mas foram perdidas em Echinodermata (Dominguez et al., 2002; Smith, 2005).

Recentemente evidências a respeito da evolução de Deuterostomia têm sido fornecidas por diferentes áreas, como a biologia do desenvolvimento e genômica (Lowe et al., 2015). Estudos comparados do desenvolvimento embrionário por exemplo, têm apontado diferenças entre Hemichordata e Chordata, e a genômica tem começado a elucidar o conteúdo molecular e a organização cromossômica dos deuterostômios 'invertebrados' (Lowe et al., 2015). Porém, algumas relações de linhagens deste grupo permanecem em aberto (Swalla e Smith, 2008).

2.9 AMBULACRARIA

Ambulacraria é conhecido como agrupamento de Echinodermata e Hemichordata, que compartilham um desenvolvimento com estágio larval natante e um adulto bentônico (Metschnikoff, 1881). Atualmente este grupo é sustentado por dados moleculares de sequências do 18S rDNA (Wada e Satoh, 1994; Cameron et al., 2000; Swalla e Smith, 2008; Lowe et al., 2015), DNA mitocondrial,

rRNA 12S (Castresana et al., 1998; Bromhan e Degnan, 1999), determinados conjuntos de genes *Hox* (Mooi e David, 1998; Peterson, 2004) e sequências de proteínas codificadoras (Blair e Hedges, 2005; Cameron et al., 2000). Apesar da morfologia consideravelmente distinta, há registros de equinodermos do Cambriano Inferior com simetria bilateral e fendas branquiais faríngeas (Dominguez et al., 2002; Smith, 2005; Zamora et al., 2012).

Hemichordata é composto por Pterobranchia e Enteropneusta (Swalla e Smith, 2008; Cameron 2005; Brusca et al., 2018). Dados morfológicos (Cameron, 2005) e filogenômicos (Simakov et al., 2015) apontam Pterobranchia como grupo irmão de Enteropneusta, enquanto alguns dados moleculares apoiam os Enteropneusta como um agrupamento parafilético em relação à Pterobranchia (Halanych, 1995). Hemichordata também já foi posicionado em Chordata devido à alguns membros deste clado - como protocordados - possuírem semelhanças em seu desenvolvimento embrionário (Lambert, 2005).

Echinodermata é um grupo de animais marinhos que habitam desde águas rasas até regiões abissais (Glenner et al., 2004). Algumas hipóteses que questionam o monofiletismo de Hemichordata têm implicações com o posicionamento de Echinodermata. Hipóteses que seguem Hemichordata parafilético posicionam os Echinodermata em uma tricotomia com Pterobranchia e Enteropneusta + Chordata (Nielsen, 2012; Glenner et al., 2004), um clado com os Pterobranchia (Nielsen et al., 1996) ou como grupo irmão de Enteropneusta + Chordata (Zrzavý et al., 1998). Entretanto, a posição mais reforçada é de Hemichordata monofilético e grupo-irmão de Echinodermata formando o clado Ambulacraria (Grobбен, 1908; Peterson & Eernisse, 2001; Giribet, 2020).

2.10 CHORDATA

A origem e evolução de Chordata têm sido investigadas e muito debatidas por mais de 150 anos (Gee, 1996), com muitos cenários propostos (Holland et al., 2015; Lowe et al., 2015; Diogo et al., 2015; Green et al., 2015) que permanecem em fluxo (Satoh et al., 2016). Chordata é composto por Cephalochordata, Urochordata e Vertebrata (Holland, 2000; Pough, 2008; Satoh et al., 2014). Caracteres moleculares oferecem suporte para o grupo (Swalla et al., 2000; Satoh et al., 2014; Zeng e Swalla, 2005), bem como diversas sinapomorfias morfológicas que estão presentes em alguma fase de seu desenvolvimento embrionário, como presença da notocorda com origem a partir das células mesodérmicas, tubo nervoso dorsal oco, cauda muscular pós-anal segmentada e endóstilo (Ruppert, 2005; Pough et al., 2008; Satoh et al., 2014).

Urochordata foi recuperado por algumas análises como linhagem que divergiu antes de Cephalochordata e Vertebrata (Satoh et al, 2014). Já outras pesquisas envolvendo análises moleculares mostraram evidências de Urochordata como grupo irmão de Vertebrata, sendo estes denominados Olfactores, proposta inicialmente realizada

por Jefferies (1991) (Nielsen, 2012). O grupo Olfactores se sustenta com base em semelhanças na remodelação faríngea que teria levado à formação de estruturas novas (Jefferies et al., 1996) não encontradas em Cephalochordata (Delsuc et al., 2006; Bourlat et al., 2006; Putnam et al., 2008; Satoh et al., 2016). De maneira geral Urochordata é o grupo com o posicionamento mais controverso em Chordata (Cameron et al., 2000), incluindo as relações internas entre seus grupos: Ascidiacea, Appendicularia e Thaliacea (Satoh et al., 2014, 2016).

A partir de dados morfológicos, Urochordata é recuperado como grupo irmão de Cephalochordata + Vertebrata (Maisey, 1986; Schaeffer, 1987; Turbeville et al., 1994; Cameron et al., 2000; Winchell et al., 2002; Tsagkogeorga et al., 2009; Tátian et al., 2011), também chamado de cordados somíticos por Schaeffer (1987), Holochordata por Salvini-Plawen (1989) e Notochordata por Nielsen (1995). Enquanto grupo monofilético (Swalla et al., 2000; Tsagkogeorga et al., 2009), o posicionamento de Urochordata dentro dos deuterostômios constitui um desafio também em análises baseadas em dados moleculares (Swalla e Smith, 2008), com alguns destes estudos propondo uma relação mais próxima entre este grupo e os vertebrados, ao invés de Cephalochordata (Blair e Hedges, 2005; Phillippe et al., 2005; Bourlat et al., 2006; Delsuc et al., 2006).

Os Cephalochordata são animais marinhos bentônicos conhecidos por alguns autores como 'Acraniata' devido ao seu tubo neural com vesícula anterior não se desenvolver em um cérebro tri-partido presente em larvas de Urochordata e Vertebrata (Wada, 1998; Bertrand e Escrive, 2011).

2.11 VERTEBRATA

Vertebrata é amplamente conhecido por suas características únicas (Gee, 1996; Pough, 2008; Kardong, 2009) como crista neural, segmentação do cérebro axial e esqueleto interno (Gans e Northcutt, 1983; Shimeld e Holland, 2000; Shigetani et al., 2005; Satoh et al., 2014; Venkatesh et al., 2014). A primeira proposta para este agrupamento foi realizada por Lamarck (1794), posteriormente revisitada por Haeckel (1866) que chamou Vertebrata de Craniata e Cephalochordata de Acraniata (Irie et al., 2018). Posteriormente, Vertebrata foi proposto como grupo que abrange Craniata, Cephalochordata e Urochordata (Irie et al., 2018) devido à presença da notocorda em larvas de ascídias e em anfioxos adultos, confirmando as afinidades destes 'invertebrados' com os vertebrados.

Este grupo vem sendo subdividido em duas linhagens principais, Cyclostomata e Gnathostomata (Gans e Northcutt, 1983; Shimeld e Holland, 2000; Winchell et al., 2002; Shigetani et al., 2005; Pough, 2008; Kardong, 2009). Cyclostomata é um agrupamento que inclui as lampreias (classe Petromyzontida) e os peixes-bruxas (classe Myxini), sustentado por sinapomorfias relacionadas a sua forma corporal alongada e de 1 a 16 pares de bolsas

branquiais, além da ausência de mandíbulas e olhos (Song e Kim, 2020).

Os Gnathostomata viventes subdividem-se também em duas linhagens principais, que divergiram há cerca de 450 milhões de anos: Chondrichthyes e os Osteichthyes, este último incluindo Tetrapoda (Pough, 2008; Kardong, 2009; Zhu et al., 2012; Venkatesh et al., 2014). O surgimento dos gnatostomados é marcado pela presença de inovações morfológicas como mandíbulas articuladas, apêndices emparelhados e esqueleto mineralizado (Shigetani et al., 2005; Cooper e Alder, 2006; Pough, 2008; Kardong, 2009; Satoh et al., 2014; Venkatesh et al., 2014).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Embora seja um dos temas mais antigos da Zoologia, os relacionamentos filogenéticos entre os filos animais, ainda são instáveis, controversos e debatidos nas mais diversas escalas. Nas últimas décadas surgiram novas fontes de informações e metodologias que ajudaram na melhor compreensão de alguns posicionamentos até então duvidosos, embora tenham também gerado novas hipóteses conflitantes. Todas essas problemáticas e cenários evolutivos conflituosos poderão ser parcialmente solucionados no futuro, através do desenvolvimento de mais pesquisas voltadas à melhoria de amostragens tanto taxonômicas quanto de caracteres de diferentes naturezas, maiores incentivos à especialistas de grupos negligenciados, assim como a exploração de diferentes métodos de reconstrução filogenética e abordagens transdisciplinares. A partir de uma filogenia com agrupamentos mais bem resolvidos de Metazoa, associada à uma visão sistêmica, poderemos realizar a reconstrução de diversos padrões e processos evolutivos de maneira mais confiável.

Conflito de interesse

Os autores declaram nenhum conflito de interesse.

Financiadores

Agências de fomento: UFABC, CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Brazil - Finance Code 001), CNPq e FAPESP (2018/16305-6).

Agradecimentos

Este trabalho foi resultado da disciplina Biologia comparada e filogenia de Metazoa do Programa de pós-graduação em Evolução e Diversidade da Universidade Federal do ABC. Agradecemos aos avaliadores anônimos por todas as considerações pertinentes a respeito do presente trabalho.

REFERENCIAS

Aguinaldo AMA, Turbeville JM, Linford LS, Rivera MC, Garey JR, Raff RA, Lake JA. 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods, and other moulting animals. *Nature* 387:489-492.

Ax P. 1996. Multicellular animals: a new approach to the phylogenetic order in nature, vol. 1. Berlin: Springer-Verlag, 225pp.

- Baguna J, Riutort M. 2004. The dawn of bilaterian animals: the case of acoelomorph flatworms. *Bioessays*, 26(10): 1046-1057.
- Becerro MA, Uriz MJ, Maldonado M, Turon X. 2012. Advances in sponge science: Phylogeny, systematics, ecology. Amsterdam: Academic Press, 432 pp.
- Blair JE, Hedges, SB. 2005. Molecular Phylogeny and Divergence Times of Deuterostome Animals. *Molecular Biology and Evolution*, 22(11): 2275-2284.
- Borner J, Rehm P, Schill RO, Ebersberger I, Burmester T. 2014. A transcriptome approach to ecdysozoan phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 80: 79-87
- Botting JP, Muir LA. 2018. Early sponge evolution: a review and phylogenetic framework. *Palaeoworld*, 27(1): 1-29.
- Bourlat SJ, Juliusdottir T, Lowe CJ, Freeman R, Aronowicz J, Kirschner M, Lander ES, Thorndyke M, Nakano H, Kohn AB, Heyland A, Moroz LL, Copley RR, Telford MJ, Heyland A. (2006). Deuterostome phylogeny reveals monophyletic chordates and the new phylum Xenoturbellida. *Nature*, 444(7115), 85-88.
- Bromhan LD, Degnan BM. 1999. Hemichordates and Deuterostome evolution: robust molecular phylogenetic support for a hemichordate + echinoderm clade. *Evolution e Development*, 1(3): 166-171.
- Brusca RC, Brusca GJ. 2003. Invertebrates. 2ª Edição. Sunderland: Sinauer Associates, 936 pp.
- Brusca RC, Brusca, GJ. 2018. Invertebrates. 3ª Edição. Sunderland: Sinauer Associates, 1032 pp.
- Budd GE. 2001. Tardigrades as 'stem-group arthropods': the evidence from the Cambrian fauna. *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 240(3): 265-279.
- Cameron CB, Garey JR, Swalla BJ. 2000. Evolution of the chordate body plan: new insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(9): 4469-4474.
- Cameron CB. 2005. A phylogeny of the hemichordates based on morphological characters. *Canadian Journal of Zoology*, 83(1): 196-215.
- Campbell LI, Rota-Stabelli O, Edgecombe GD, Marchioro T, Longhorn SJ, Telford MJ, Philippe H, Rebecchi L, Peterson KJ, Pisani D. 2011. MicroRNAs and phylogenomics resolve the relationships of Tardigrada and suggest that velvet worms are the sister group of Arthropoda. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108: 15920-4.
- Cannon JT, Vellutini BC, Smith JRF, Jondelius U, Hejnol A. 2016. Xenacoelomorpha is the sister group to Nephrozoa. *Nature*, 530(7588): 89-93.
- Carr M, Leadbeater BS, Hassan R, Nelson M, Baldauf SL. 2008. Molecular phylogeny of choanoflagellates, the sister group to Metazoa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(43): 16641-16646.
- Castresana J, Feldmaier-Fuchs G, Yokobori S, Satoh N, Pääbo S. 1998. The Mitochondrial Genome of the Hemichordate *Balanglossus carnosus* and the Evolution of Deuterostome Mitochondria. *Genetics*, 150: 115-123.
- Cavalier-Smith T. 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biological Reviews*, 73(3): 203-266.
- Chea HK, Wright CV, Swalla BJ. 2005. Nodal signaling and the evolution of deuterostome Dayraudgastrulation. *Developmental dynamics*, 234: 269-278.
- Cooper MD, Alder MN. 2006. The evolution of adaptive immune systems. *Cell*, 124(4): 815-822.
- Dayraud C, Alié A, Jager M, Chang P, Le Guyader H, Manuel M, Queinnee E. 2012. Independent specialisation of myosin II paralogues in muscle vs. non-muscle functions during early animal evolution: a ctenophore perspective. *BMC Evolutionary Biology*, 12:107.
- Delsuc F, Brinkmann H, Chourrout D, Philippe H. 2006. Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates. *Nature*, 439: 965-968.
- Diogo R, Kelly RG, Christiaen L, Levine M, Ziermann JM, Molnar JL, Noden DM, Tzahor E. 2015. A new heart for a new head in vertebrate cardiopharyngeal evolution. *Nature*, 520(7548): 466-473.
- Dohrmann M, Janussen D, Reitner J, Collins AG, Wörheide G. 2008. Phylogeny and evolution of glass sponges (Porifera, Hexactinellida). *Systematic Biology*, 57(3), 388-405.
- Dohrmann M, Worheide G. 2013. Novel scenarios of early animal evolution— is it time to rewrite textbooks? *Integrative and Comparative Biology*, 53(3): 503-511.
- Dominguez P, Jacobson AG, Jefferies RPS. 2002. Paired gill slits in a fossil with calcite skeleton. *Nature*, 417: 841-844.
- Dunn CW, Giribet G, Edgecombe GD, Hejnol A. 2014. Animal phylogeny and its evolutionary implications. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 371-395.
- Dunn CW, Hejnol A, Matus DQ, Pang K, Browne WE, Smith SA, Seaver E, Rouse GW, Obst M, Edgecombe GD, Sørensen MV, Haddock SHD, Schmidt-Rhaesa A, Okusu A, Kristensen RM, Wheeler WC, Martindale MQ, Giribet G. 2008. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. *Nature*, 452(7188): 745-749.
- Dunn CW, Sally PL, Haddock SHD. 2015. The hidden biology of sponges and ctenophores. *Trends in Ecology & Evolution*, 30: 282-290.
- Edgecombe GD, Giribet G, Dunn CW, Hejnol A, Kristensen RM, Neves RC, Rouse MGW, Worsaae K, Sørensen MV. 2011. Higher-level metazoan relationships: recent progress and remaining questions. *Organisms Diversity e Evolution*, 11(2): 151-172.
- Ender A, Schierwater B. 2003. Placozoa are not derived cnidarians: evidence from molecular morphology. *Molecular Biology and Evolution*, 20:130-4.
- Erwin DH. 2015. Early metazoan life: divergence, environment and ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1684): p. 20150036.
- Fernández R, Gabaldón T. 2020. Gene gain and loss across the metazoan tree of life. *Nature Ecology & Evolution*, 4(4): 524-533.
- Freeman G, Martindale MQ. 2002. The origin of mesoderm in phoronids. *Developmental Biology*, 252(2): 301-311.
- Funch, P, Kristensen, RM. 1995. Cycliophora is a new phylum with affinities to Entoprocta and Ectoprocta. *Nature*, 378(6558), 711-714.
- Gans C, Northcutt RG. 1983. Neural crest and the origin of vertebrates: a new head. *Science*, 220(4594): 268-273.
- Gavilán B, Perea-Atienza E, Martínez P. 2016. Xenacoelomorpha: a case of independent nervous system centralization? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1685): 20150039.
- Gee H. 1996. Before the backbone: views on the origin of the vertebrates. London: Chapman e Hall, 372 pp.
- Giribet G. 2016. New animal phylogeny: future challenges for animal phylogeny in the age of phylogenomics. *Organisms Diversity e Evolution*, 16(2): 419-426.
- Giribet G, Edgecombe GD. 2017. Current understanding of Ecdysozoa and its internal phylogenetic relationships. *Integrative and Comparative Biology*, 57(3), 455-466.
- Giribet G, Edgecombe GD. 2019. "Perspectives in Animal Phylogeny and Evolution": A decade later. In: Fusco G, editores. Perspectives on Evolutionary and Developmental Biology Essays. Padova: Padova University Press p. 167-178.
- Giribet G., Edgecombe GD. 2020. The invertebrate tree of life. Princeton: Princeton University Press, 589 pp.
- Glenner H, Hansen A, Sørensen MV, Ronquis F, Huelsenbeck JP, Willerslev E. 2004. Bayesian Inference of the Metazoan Phylogeny: A Combined Molecular and Morphological Approach. *Current Biology*, 14(18): 1644-1649.
- Grande C, Martín-Dúran JM, Kenny NJ, Truchado-García M, Hejnol A. 2014. Evolution divergence and loss of Nodal signalling pathway: new data and synthesis across the Bilateria. *International Journal of Developmental Biology*, 58: 521-532.
- Green SA, Simoes-Costa M, Bronner ME. 2015. Evolution of vertebrates as viewed from the crest. *Nature*, 520(7548): 474-482.

- Grobben K. 1908. Die systematische einteilung des tierreichs. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*, 58(49): 1-5.
- Haeckel E. 1866. *Generelle morphologie der organismen*. Berlin: Verlag von Georg Reimer, 612 pp.
- Halanych KM. 1995. The phylogenetic position of the pterobranch hemichordates based on 18S rDNA sequence data. *Molecular phylogenetics and Evolution*, 4(1): 72-76.
- Halanych KM. 1996. Testing hypotheses of chaetognath origins: long branches revealed by 18S ribosomal DNA. *Systematic Biology*, 45(2): 223-246.
- Halanych KM. 2004. The new view of animal phylogeny. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35: 229-256.
- Halanych KM, Bacheller JD, Aguinaldo AM, Liva SM, Hillis DM, Lake JA. 1995. Evidence from 18S ribosomal DNA that the lophophorates are protostome animals. *Science*, 267(5204): 1641-1643.
- Hejnol A. 2010. A twist in time—the evolution of spiral cleavage in the light of animal phylogeny. *Integrative and Comparative Biology*, 50(5): 695-706.
- Hejnol A, Obst M, Stamatakis A, Ott M, Rouse GW, Edgecombe GD, Martinez P, Bagnall J, Bailly X, Jondelius U, Wiens M, Müller WEG, Seaver E, Wheeler WC, Martindale MQ, Giribet G, Dunn CW. 2009. Assessing the root of bilaterian animals with scalable phylogenomic methods. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1677): 4261-4270.
- Hejnol A, Pang K. 2016. Xenacoelomorpha's significance for understanding bilaterian evolution. *Current opinion in genetics e development*, 39: 48-54.
- Holland PW. 2000. Embryonic development of heads, skeletons and amphioxus: *Edwin S. International Journal of Developmental Biology*. 44(1): 29-34.
- Holland ND, Holland LZ, Holland PWH. 2015. Scenarios for the making of vertebrates. *Nature*, 520(7548): 450-455.
- Hyman LH. 1940. *The invertebrates: Protozoa through Ctenophora*, vol. 1. New York: McGraw-Hill. 726 pp.
- Irie N, Satoh N, Kuratani S. 2018. The phylum Vertebrata: a case for zoological recognition. *Zoological Letters*, 4(1): 1-20.
- Jager M, Manuel M. 2016. Ctenophores: an evolutionary-developmental perspective. *Current opinion in genetics e development*, 39: 85-92.
- Jefferies RPS. 1991. Two types of bilateral symmetry in the Metazoa: chordate and bilaterian. In: Bock GR, Marsh J, editores. *Ciba Foundation Symposium 162-Biological Asymmetry and Handedness*, Chichester: John Wiley & Sons, p. 94-127.
- Jefferies RP, Brown NA, Daley PE. 1996. The early phylogeny of chordates and echinoderms and the origin of chordate left-right asymmetry and bilateral symmetry. *Acta Zoologica*, 77(2): 101-122.
- Jondelius U, Raikova OI, Martinez P. 2019. Xenacoelomorpha, a Key Group to Understand Bilaterian Evolution: Morphological and Molecular Perspectives. In: Pontarotti, P, editor. *Evolution, Origin of Life, Concepts and Methods*, Cham: Springer, p. 287-315.
- Kardong KV. 2009 *Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution*, 5ª edição. Boston: McGraw-Hill Higher Education, 794 pp.
- King N, Westbrook MJ, Young SL, Kuo A, Abedin M, Chapman J, Fairclough S, Hellsten U, Isogai Y, Letunic I, Marr M, Pincus D, Putnam N, Rokas A, Wright KJ, Zuzow R, Dirks W, Good M, Goodstein D, Lemons D, Li W, Lyons JB, Morris A, Nichols S, Richter DJ, Salamov A, Sequencing JGI, Bork P, Lim WA, Manning G, Miller WT, McGinnis W, Shapiro H, Tjian R, Grigoriev IV, Rokhsar D. 2008. The genome of the choanoflagellate *Monosiga brevicollis* and the origin of metazoans. *Nature*, 451(7180): 783-788.
- Kocot KM. 2016. On 20 years of Lophotrochozoa. *Organisms Diversity e Evolution*, 2(16): 329-343.
- Kocot KM, Cannon JT, Todt C, Citarella MR, Kohn AB, Meyer A, Santos SR, Schander C, Moroz LL, Lieb B, Halanych KM. 2011. Phylogenomics reveals deep molluscan relationships. *Nature*, 477(7365): 452-456.
- Kocot KM, Struck TH, Merkel J, Waits DS, Todt C, Brannock PM, Halanych KM. 2017. Phylogenomics of Lophotrochozoa with consideration of systematic error. *Systematic Biology*, 66(2): 256-282.
- Lambert CC. 2005. Historical introduction, overview, and reproductive biology of the protochordates. *Canadian Journal of Zoology*, 83(1): 1-7.
- Lartillot N, Brinkmann H, Philippe H. 2007. Suppression of long-branch attraction artefacts in the animal phylogeny using a site-heterogeneous model. *BMC Evolutionary Biology*, 7:S4.
- Laumer CE, Fernández R, Lemer S, Combosch D, Kocot KM, Riesgo A, Andrade SCS, Sterrer W, Sørensen MV, Giribet G. 2019. Revisiting metazoan phylogeny with genomic sampling of all phyla. *Proceedings of the royal society B*, 286(1906): 20190831.
- Laumer CE, Gruber-Vodicka H, Hadfield MG, Pearse VB, Riesgo A, Marioni JC, Giribet G. 2018. Support for a clade of Placozoa and Cnidaria in genes with minimal compositional bias. *eLife*, 7: e36278.
- Littlewood DTJ. 2017. Animal evolution: Last word on sponges-first?. *Current Biology*, 27(7), R259-R261.
- Littlewood DTJ, Telford MJ, Clough KA, Rohde K. 1998. Gnathostomulida—an enigmatic metazoan phylum from both morphological and molecular perspectives. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9(1): 72-79.
- Lowe CJ, Clarke DN, Medeiros DM, Rokhsar DS, Gehart J. 2015. The deuterostome context of chordate origins. *Nature*, 520(7548): 456-465.
- Luo YJ, Kanda M, Koyanagi R, Hisata K, Akiyama T, Sakamoto H, Satoh N. 2018. Nemertean and phoronid genomes reveal lophotrochozoan evolution and the origin of bilaterian heads. *Nature ecology and evolution*, 2(1): 141-151.
- Maisey JG. 1986. Heads and tails: a chordate phylogeny. *Cladistics*, 2(4): 201-256.
- Mallatt J, Giribet G. 2006. Further use of nearly complete 28S and 18S rRNA genes to classify Ecdysozoa: 37 more arthropods and a kinorhynch. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40: 772-94.
- Marlétaz F, Martin E, Perez Y, Papillon D, Caubit X, Lowe CJ, Freeman B, Fasano L, Dossat C, Wincker P, Weissenbach J, Le Parco Y. 2006. Chaetognath phylogenomics: a protostome with deuterostome-like development. *Current Biology*, 16(15): 577-578.
- Martindale MQ, Henry JQ. 1998. The development of radial and biradial symmetry: the evolution of bilaterality. *American Zoologist*, 38(4): 672-684.
- Martindale MQ, Henry JQ. 2015. Ctenophora. In: Wanninger A, editor. *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates 1*. Vienna: Springer, 179-201.
- Martinez P, Sprecher, SG. 2020. Of Circuits and Brains: The Origin and Diversification of Neural Architectures. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8(82).
- Martín-Durán JM, Janssen R, Wennberg S, Budd GE, Hejnol A. 2012. Deuterostomic development in the protostome *Priapulid caudatus*. *Current Biology*, 22(22): 2161-2166.
- Martín-Durán JM, Ryan JF, Vellutini BC, Pang K, Hejnol A. 2017. Increased taxon sampling reveals thousands of hidden orthologs in flatworms. *Genome research*, 27(7): 1263-1272.
- Mayer G, Martin C, Rudiger J, Kauschke S, Stevenson PA, Poprawa I, Hohberg K, Schill RO, Pfluger H-J, Schlegel M. 2013. Selective neuronal staining in tardigrades and onychophorans provides insights into the evolution of segmental ganglia in panarthropods. *BMC Evolutionary Biology*, 13:230.
- Metschnikoff VE. 1869. *Über die systematische Stellung von Balanoglossus*. *Zool Anzeiger*, 4: 153-157.
- Minelli A. 2009. *Perspectives in animal phylogeny and evolution*. Oxford: University Press, 360 pp.
- Mooi R, David B. 1998. Evolution Within a Bizarre Phylum: Homologies of the first echinoderms. *American Zoologist*, 38(6): 965-974.
- Moroz LL, Kocot KM, Citarella MR, Dosung S, Norekian TP, Povolotskaya IS, Pitsyn A. 2014. The ctenophore genome and the evolutionary origins of neural systems. *Nature*, 510(7503): 109-114.
- Nesnidal MP, Helmkampf M, Meyer A, Witek A, Bruchhaus I, Ebersberger I, Hankeln T, Lieb B, Struck TH, Hausdorf B. 2013. New phylogenomic data support the monophyly of Lophophorata and an Ectoproct-Phoronid clade and indicate that Polyzoa and Kryptotrochozoa are caused by systematic bias. *BMC Evolutionary Biology*, 13(1): 1-13.

- Nielsen C, Scharff N, Eibye-Jacobsen D. 1996. Cladistic analyses of the animal kingdom. *Biological Journal of the Linnean Society*, 57: 385-410.
- Nielsen C. 1991. The development of the brachiopod *Crania* (Neocrania) anomala (OF Müller) and its phylogenetic significance. *Acta Zoologica*, 72(1): 7-28.
- Nielsen C. 1995. Animal evolution: interrelationships of the living phyla. Oxford: Oxford University Press, 402 pp.
- Nielsen C. 2012. Animal evolution: interrelationships of the living phyla. 3rd edition. Oxford: Oxford University Press, 402 pp.
- Nielsen C. 2018. Origin of the trochophora larva. *Royal Society open science*, 5(7): 180042.
- Northcutt, RG. 2012. Evolution of centralized nervous systems: two schools of evolutionary thought. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(1), 10626-10633.
- Nosenko T, Schreiber F, Adamska M, Adamski M, Eitel M, Hammel J, Maldonado M, Muller WEG, Nickel M, Schierwater B, Vacelet J, Wiens M, Wörheide, G. 2013. Deep metazoan phylogeny: when different genes tell different stories. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 67:223-233.
- Oliveira OMP, et al. 2007. Chave de identificação dos Ctenophora da costa brasileira. *Biota Neotropica*, 7(3), 341-350.
- Paps, J, Baguna, J, Riutort, M. 2009. Lophotrochozoa internal phylogeny: new insights from an up-to-date analysis of nuclear ribosomal genes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1660): 1245-1254.
- Park J-K, Rho HS, Kristensen RM, Kim W, Giribet G. 2006. First molecular data on the phylum Loricifera – an investigation into the phylogeny of Ecdysozoa with emphasis on the positions of Loricifera and Priapulida. *Zoological Science*, 23: 943-54.
- Perea-Atienza E, Gavilán B, Chiodin M, Abril JF, Hoff KJ, Poustka AJ, Martínez P. 2015. The nervous system of Xenacoelomorpha: a genomic perspective. *Journal of Experimental Biology*, 218(4): 618-628.
- Peterson KJ. 2004. Isolation of Hox and Pharaoh genes in the hemichordate *Ptychodera flava* and the evolution of deuterostome Hox genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31(3): 1208-1215.
- Peterson KJ, Eernisse DJ. 2001. Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences. *Evolution e development*, 3(3): 170-205.
- Philippe H, Derelle R, Lopez P, Pick K, Borchiellini C, Boury-Esnault N, Vacelet J, Renard E, Houlston E, Quéinnec E, Da Silva C, Wincker P, Le Guyader H, Leys S, Jackson DJ, Schreiber F, Erpenbeck D, Morgenstern B, Wörheide G, Manuel M. 2009. Phylogenomics revives traditional views on deep animal relationships. *Current Biology*, 19(8), 706-712.
- Philippe H, Lartillot N, Brinkmann H. 2005. Multigene analyses of bilaterian animals corroborate the monophyly of Ecdysozoa, Lophotrochozoa, and Protostomia. *Molecular biology and evolution*, 22(5): 1246-1253.
- Pick KS, Philippe H, Schreiber F, Erpenbeck D, Jackson DJ, Wrede P, Wiens M, Alie' A, Morgenstern B, Manuel M, Wörheide G. 2010. Improved phylogenomic taxon sampling noticeably affects non-bilaterian relationships. *Molecular biology and evolution*, 27:1983-1987.
- Pisani D, Pett W, Dohrmann M, Feuda R, Rota-Stabelli O, Philippe H, Lartillot N, Wörheide G. 2015. Genomic data do not support comb jellies as the sister group to all other animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 112: 15402-15407
- Podar, M et al. 2001. A molecular phylogenetic framework for the phylum Ctenophora using 18S rRNA genes. *Molecular phylogenetics and evolution*, 21(2), 218-230.
- Pough FH, Janis CM, Heiser JB. 2008. A Vida dos Vertebrados. 4ª edição. São Paulo: Athene, 684pp.
- Putnam NH, Butts T, Ferrier DE, Furlong R F, Hellsten U, Kawashima T, Robinson-Rechavi M, Shoguchi E, Terry A, Yu J, Benito-Gutiérrez E, Dubchak I, Garcia-Fernández J, Gibson-Brown JJ, Grigoriev IV, Horton AC, de Jong PJ, Jurka J, Kapitonov VV, Kohara Y, Kuroki Y, Lindquist E, Lucas S, Osoegawa K, Pennacchio LA, Salamov AA, Satou Y, Sauka-Spengler T, Schmutz J, Shin-I T, Toyoda A, Bronner-Fraser M, Fujiyama A, Holland LZ, Holland PWH, Satoh N, Rokhsar DS. 2008. The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype. *Nature*, 453(7198): 1064-1071.
- Riesgo A, Maldonado M. 2009. An unexpectedly sophisticated, V-shaped spermatozoon in Demospongiae (Porifera): reproductive and evolutionary implications. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97: 413–426.
- Ruppert EE. 2005. Key characters uniting hemichordates and chordates: homologies or homoplasies? *Canadian journal of zoology*, 83(1): 8-23.
- Ryan JF. 2014. Did the ctenophore nervous system evolve independently? *Zoology*, 117(4), 225-226.
- Ryan JF, Pang K, Program NCS, Mullikin JC, Martindale MQ, Baxeavanis AD. 2010. The homeodomain complement of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* suggests that Ctenophora and Porifera diverged prior to the ParaHoxozoa. *EvoDevo*, 1(9).
- Ryan JF, Pang K, Schnitzler CE, Nguyen A, Moreland RT, Simmons DK, Koch BJ, Francis WR, Haviak P, Smith SA, Putnam NH, Haddock SHD, Dunn CW, Wolfsberg TG, Mullikin JC, Martindale MQ, Baxeavanis AD. 2013. The genome of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its implications for cell type evolution. *Science*, 342(6164): 1336–1344.
- Salvini-Plawen LV. 1989. Mesoderm heterochrony and metamerism in Chordata. *Fortschritte der Zoologie*, 35: 213-219.
- Satoh N, Rokhsar D, Nishikawa T. 2014. Chordate evolution and the three-phylum system. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1794): 20141729.
- Satoh N. 2016. Chordate origins and evolution: the molecular evolutionary road to vertebrates. Cambridge: Academic Press, 220 pp.
- Schaeffer B. 1987. Deuterostome monophyly and phylogeny. In: Evolutionary Biology, MA, Springer: Boston p179-235.
- Schierwater B, de Jong D, DeSalle R. 2009. Placozoa and the evolution of Metazoa and intrasomatic cell differentiation. *The international journal of biochemistry e cell biology*, 41(2): 370-379.
- Seipel K, Schmid V. 2006 Mesodermal anatomies in cnidarian polyps and medusae. *The International Journal of Developmental Biology*, 50: 589-599.
- Shigetani Y, Sugahara F, Kuratani S. 2005. A new evolutionary scenario for the vertebrate jaw. *Bioessays*, 27(3): 331-338.
- Shimeld SM, Holland PW. 2000. Vertebrate innovations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(9): 4449-4452.
- Simakov O, Kawashima T, Marletáz F, Jenkins J, Koyanagi R, Mitros T, Hisata K, Bredeson J, Shoguchi E, Gyoja F, Yue J, Chen Y, Freeman Jr RM, Sasaki A, Hikosaka-Katayama T, Sato A, Fujie M, Baughman KW, Levine J, Gonzalez P, Cameron C, Fritzenwanker JH, Pani AM, Goto H, Kanda M, Arakaki N, Yamasaki S, Qu J, Cree A, Ding Y, Dinh HH, Dugan S, Holder M, Jhangiani SN, Kovar CL, Lee SL, Lewis LR, Morton D, Nazareth LV, Okwuonu G, Santibanez J, Chen R, Richards S, Muzny DM, Gillis A, Peshkin L, Wu M, Humphreys T, Su Y, Putnam NH, Schmutz J, Fujiyama A, Yu J, Tagawa K, Worley KC, Gibbs RA, Kirschner MW, Lowe CJ, Satoh N, Rokhsar DS, Gerhart J. 2015. Hemichordate genomes and deuterostome origins. *Nature*, 527(7579): 459-465.
- Simion, P et al. 2015. Exploring the potential of small RNA subunit and ITS sequences for resolving phylogenetic relationships within the phylum Ctenophora. *Zoology*, 118(2), 102-114.
- Simion P, Philippe H, Baurain D, Jager M, Richter DJ, Di Franco A, Roure B, Satoh N, Queinnec E, Ereskovsky A, Lapebie P, Corre E, Delsuc F, King N, Wörheide G, Manuel M. 2017. A large and consistent phylogenomic dataset supports sponges as the sister group to all other animals. *Current Biology*, 27(7): 958-967.
- Smith AB. 2005. The pre-radial history of echinoderms. *Geological Journal*, 40(3): 255-280.
- Smith MR, Caron J-B. 2015. Hallucigenia's head and the pharyngeal armature of early ecdysozoans. *Nature*, 523: 75-78.
- Song YS, Kim JK. Molecular phylogeny of the myxinid (Cyclostomata: Myxiniformes) using supermatrix method, with revision on the classification of the family. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 2020.
- Sørensen MV. 2003. Further structures in the jaw apparatus of Limnognathia maerski (Micrognathozoa), with notes on the phylogeny of the Gnathifera. *Journal of Morphology* 255(2): 131-145.

- Sørensen MV, Hebsgaard MB, Heiner I, Glenner H, Willerslev E, Kristensen RM. 2008. New data from an enigmatic phylum: evidence from molecular sequence data supports a sister-group relationship between Loricifera and Nematomorpha. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 46: 231-9.
- Sperling EA, Peterson KJ. 2009. MicroRNAs and metazoan phylogeny: big trees from little genes. In: Telford MJ, Littlewood DTJ, editores. *Animal evolution: genomes, fossils, and trees*. Oxford: Oxford University Press p. 157-70.
- Sperling EA, Pisani D, Peterson KJ. 2007. Poriferan paraphyly and its implications for Precambrian palaeobiology. *Geological Society, London, Special Publications*, 286(1): 355-368.
- Stach T. 2014. Deuterostome phylogeny – a morphological perspective. In: Wagele W, editores. *Deep Metazoan Phylogeny: The Backbone of the Tree of Life*. Berlin: De Gruyter, 425-457.
- Struck TH, Schult N, Kusen T, Hickman E, Bleidorn C, McHugh D, Halanych KM. 2007. Annelid phylogeny and the status of Sipuncula and Echiura. *BMC Evolutionary Biology*, 7: 57.
- Swalla BJ, Cameron CB, Corley LS, Garey JR. 2000. Urochordates are monophyletic within the deuterostomes. *Systematic Biology*, 49(1): 52-64.
- Swalla BJ, Smith AB. 2008. Deciphering deuterostome phylogeny: molecular, morphological and palaeontological perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1496): 1557-1568.
- Syed T, Schierwater B. 2002. The evolution of the Placozoa: a new morphological model. *Senckenbergiana lethaea*, 82(1): 315-324.
- Tatián M, Lager C, Demarchi M, Mattoni C. 2011. Molecular phylogeny endorses the relationship between carnivorous and filter-feeding tunicates (Tunicata, Ascidiacea). *Zoologica Scripta*, 40: 603-612.
- Tsagkogeorga G, Turon X, Hopcroft RR, Tilak MK, Feldstein T, Shenkar N, Loya Y, Huchon D, Douzery EJ, Delsuc F. 2009. An updated 18S rRNA phylogeny of tunicates based on mixture and secondary structure models. *BMC Evolutionary Biology*, 9: 187.
- Turbeville JM, Schulz JR, Raff RA. 1994. Deuterostome phylogeny and the sister group of the chordates: evidence from molecules and morphology. *Molecular biology and evolution*, 11(4): 648-655.
- Valentine JW. 2004. *On the origin of phyla*. London: University of Chicago Press, 614 pp.
- Venkatesh B, Lee AP, Ravi V, Maurya AK, Lian MM, Swann JB, Ohta Y, Flajnik MF, Sutoh Y, Kasahara M, Hoon S, Gangu V, Roy SW, Irimia M, Korzh V, Kondrychyn I, Lim ZW, Tay BH, Tohari S, Kong KW, Ho S, Lorente-Galdos B, Quilez J, Marques-Bonet T, Raney, BJ, Ingham PW, Tay A, Hillier LDW, Minx P, Boehm T, Wilson RK, Brenner S, Warren WC. 2014. Elephant shark genome provides unique insights into gnathostome evolution. *Nature*, 505(7482): 174-179.
- Wada H. 1998. Evolutionary history of free-swimming and sessile lifestyles in urochordates as deduced from 18S rDNA molecular phylogeny. *Molecular biology and evolution*, 15: 1189-1194.
- Wada H, Satoh N. 1994. Details of evolutionary history from invertebrates to vertebrates, as deduced from the sequences of 18S rDNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91(5): 1801-1804.
- Wagele JW, Erikson T, Lockhart PJ, Misof B. 1999. The Ecdysozoa: artifact or monophylum?. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 37: 211-23.
- Wagele JW, Misof B. 2001. On quality of evidence in phylogeny reconstruction: a reply to Zrzavy's defence of the 'Ecdysozoa' hypothesis. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 39: 165-76.
- Wallberg A, Thollesson M, Farris JS, Jondelius U. 2004. The phylogenetic position of the comb jellies (Ctenophora) and the importance of taxonomic sampling. *Cladistics*, 20(6): 558-578.
- Wanninger A. 2015. *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates*. Berlin: Springer, 251 pp.
- Whelan NV, Kocot KM, Moroz LL, Halanych KM. 2015. Error, signal, and the placement of Ctenophora sister to all other animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 112: 5773-5778.
- Whelan NV, Kocot KM, Moroz TP, Mukherjee K, Williams P, Paulay G, Moroz LL, Halanych KM. 2017. Ctenophore relationships and their placement as the sister group to all other animals. *Nature Ecology and Evolution*, 1: 1737-1746.
- Wilson EB. 1898. Considerations on Cell-lineage and Ancestral Reminiscence: Based on a Re-examination of Some Points in the Early Development of Annelids and Polyclades. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 11(1), 1-27.
- Winchell CJ, Sullivan J, Cameron CB, Swalla BJ, Mallatt J. 2002. Evaluating hypotheses of deuterostome phylogeny and chordate evolution with new LSU and SSU ribosomal DNA data. *Molecular Biology and Evolution*, 19(5): 762-776.
- Winnepenninckx, BMH., Bäckeljau, T., Kristensen, RM. 1998. Relations of the new phylum Cycliophora. *Nature*, 393(6686): 636-638.
- Witek A, Herlyn H, Ebersberger I, Welch DBM, Hankeln T. 2009. Support for the monophyletic origin of Gnathifera from phylogenomics. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(3): 1037-1041.
- Wolff GH, Strausfeld NJ. 2016. Genealogical correspondence of a forebrain centre implies an executive brain in the protostome-deuterostome bilaterian ancestor. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1685): 20150055.
- Yang J, Ortega-Hernandez J, Gerber S, Butterfield NJ, Hou JB, Lan T, Zhang X-g. 2015. A superarmored lobopodian from the Cambrian of China and early disparity in the evolution of Onychophora. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112: 8678-83.
- Zamora S, Rahman IA, Smith AB. 2012. Plated Cambrian Bilaterians Reveals the Earliest Stages of Echinoderm Evolution. *PLoS One*, 7(6): e38296.
- Zeng L, Swalla BJ. 2005. Molecular phylogeny of the protochordates: chordate evolution. *Canadian Journal of Zoology*, 83: 24-33.
- Zhu M, Yu X, Choo B, Qu Q, Jia L, Zhao W, Qiao T, Lu J. 2012. Fossil fishes from China provide first evidence of dermal pelvic girdles in osteichthyans. *PLoS One*, 7(4): e35103.
- Zrzavý J, Mihulka S, Kepka P, Bezděk A, Tietz D. 1998. Phylogeny of the Metazoa based on morphological and 18S ribosomal DNA evidence. *Cladistics*, 14(3): 249-285.