

REVIEW ARTICLE

Platyhelminthes ou apenas semelhantes a Platyhelminthes? Relações filogenéticas dos principais grupos de turbelários

Platyhelminthes or just Platyhelminth-like? Phylogenetic relationships of the main turbellarian groups

Piter Kehoma Boll^{1,2}
piterkeo@gmail.com

Ilana Rossi¹
ilanarossi@hotmail.com

Silvana Vargas do Amaral^{1,2}
sil_amaral@hotmail.com

Simone Machado de Oliveira^{1,2}
monibiouni@yahoo.com.br

Eliara Solange Müller²
eliarasm@gmail.com

Virgínia Silva Lemos^{1,2}
virginalemos@ig.com.br

Ana Maria Leal-Zanchet^{1,2*}
zanchet@unisinos.br

Resumo

Tradicionalmente, o filo Platyhelminthes era subdividido em quatro classes, Turbellaria, Trematoda, Monogenea e Cestoda, mas estudos filogenéticos apontaram que a classe Turbellaria não estava bem definida devido à ausência de sinapomorfias claras. Tais estudos, inicialmente realizados considerando dados morfológicos, indicaram que o filo Platyhelminthes apresenta-se constituído por três grupos monofiléticos: Acoelomorpha, Catenuclida e Rhabditophora. Análises moleculares, bem como estudos combinando dados morfológicos e moleculares, têm indicado que os acelomorfos não são integrantes do filo Platyhelminthes. O presente artigo de revisão tem como objetivo discutir as relações filogenéticas dos principais grupos que integram os turbelários, com base em caracteres morfológicos e moleculares, bem como a posição dos acelomorfos em relação aos demais invertebrados.

Palavras-chave: acelos, catenulidos, rhabditóforos, filogenia, invertebrados.

Abstract

The phylum Platyhelminthes has been traditionally subdivided into four classes, viz. Turbellaria, Trematoda, Monogenea and Cestoda. However, phylogenetic analyses indicated that the class Turbellaria was not well defined due to the lack of clear synapomorphies. Those studies were initially performed on the basis of morphological data. They indicated that the phylum Platyhelminthes encompasses three monophyletic groups: Acoelomorpha, Catenuclida and Rhabditophora. Molecular analyses, as well as studies combining morphological and molecular data, have indicated that the acelomorphs are not members of the Platyhelminthes. This article is intended to discuss the phylogenetic relationships of the main groups comprising the turbellarians based on morphological and molecular characters, as well as the position of acelomorphs in relation to other invertebrates.

Key words: acoels, catenulids, rhabditophorans, phylogeny, invertebrates.

Introdução

O filo Platyhelminthes inclui espécies de vida livre e parasitas, as quais tradicionalmente eram subdivididas em quatro classes: Turbellaria, Trematoda, Monogenea e Cestoda. As classes Trematoda, Monogenea e Cestoda

formam o clado Neodermata, apresentando exclusivamente espécies parasitas. “Turbellaria” possui representantes de vida livre (marinhos, de água doce ou terrestres), sendo alguns ecto ou endossimbiontes.

Os platelmintos são acelomados, triploblásticos, de simetria bilateral,

¹ Instituto de Pesquisa de Planárias Universidade do Vale do Rio dos Sinos. Av. Unisinos, 950, Cristo Rei, 93022-000 São Leopoldo, RS, Brasil.

² Programa de Pós-Graduação em Biologia. Universidade do Vale do Rio dos Sinos. Av. Unisinos, 950, Cristo Rei, 93022-000 São Leopoldo, RS, Brasil.

*Autor para correspondência.

apresentando, portanto, cefalização, com sistema nervoso constituído por uma rede simples de nervos formando cordões nervosos longitudinais, apresentando na região anterior uma concentração nervosa que pode variar de bastante simples a um complexo arranjo bilateral de gânglios (Brusca e Brusca, 2007; Rieger *et al.*, 1991). A maioria é hermafrodita, com sistema reprodutor complexo. Tipicamente, apresentam epiderme constituída por epitélio cilíndrico simples ciliado em pelo menos uma fase da vida e sistema digestório incompleto, sem ânus. Devido à ausência de celoma, o corpo é preenchido, entre a epiderme e os órgãos internos, por tecido conjuntivo frouxo contendo células totipotentes (neoblastos), comumente denominado parênquima ou mesênquima. Alojados nesse tecido conjuntivo encontram-se estruturas de origem epitelial (glândulas unicelulares), muscular (musculaturas subepidérmica e mesenquimática) e nervosa (órgãos sensoriais e gânglios e cordões nervosos) (Rieger *et al.*, 1991). De acordo com Ehlers (1985a), o filo Platyhelminthes apresenta-se constituído por três grupos monofiléticos: o primeiro contém Acoela e Nemertodermatida (Acoelomorpha), o segundo, Catenulida, e o terceiro, denominado Rhabditophora, agrupando todas as outras ordens de “Turbellaria” juntamente com os grupos de platelmintos parasitas Trematoda, Monogenea e Cestoda. No entanto, a relação existente entre tais grupos não está bem definida devido à ausência de sinapomorfias claras unindo Acoelomorpha, Catenulida e Rhabditophora (Smith *et al.*, 1986; Norén e Jondelius, 2002). “Turbellaria” compreende 12 ordens ou clados: Acoela, Nemertodermatida, Catenulida, Haplopharyngida, Lecithoepitheliata, Macrostomida, Polycladida, Prolecithophora, Proseriata, Rhabdocoela, Temnocephalida e Tricladida (Rieger *et al.*, 1991).

A posição dos táxons do filo Platyhelminthes sempre foi controversa, sendo que os primeiros estudos filogenéticos, com base em caracteres morfo-

lógicos, já haviam indicado “Turbellaria” como um grupo não natural (Ehlers, 1984). Os caracteres considerados primitivos, como a ausência de celoma e um intestino incompleto, eram vistos como indícios de uma posição basal do filo, colocando-o como provável ancestral de todos os metazoários “superiores” (Rohde *et al.*, 1993). De fato, evidências morfológicas e/ou moleculares têm indicado que os turbelários não são monofiléticos (Zrzavý *et al.*, 1998; Ruiz-Trillo *et al.*, 1999; Jondelius *et al.*, 2002; Bañuã e Riutort, 2004).

Apesar de inúmeros estudos indicando a não monofilia dos turbelários, muitos livros didáticos e, consequentemente, a abordagem do grupo em atividades didáticas, continuam considerando “Turbellaria” como integrante do filo Platyhelminthes. Muitas vezes, apesar da existência de artigos de revisão, a bibliografia especializada não é amplamente acessível. A presente revisão tem como objetivo reunir informações e discutir as relações filogenéticas dos principais grupos que integram “Turbellaria” com base em estudos que utilizaram caracteres morfológicos e moleculares.

Características morfológicas gerais de Acoelomorpha, Catenulida e Rhabditophora

Acoelomorpha compreende vermes pequenos, usualmente com menos de 1 mm de comprimento, marinhos ou de águas salobras, de vida livre, mas com alguns representantes simbióticos (Cannon, 1986; Brusca e Brusca, 2007). Os integrantes de Acoela são desprovidos de cavidade intestinal, de forma que a boca desemboca diretamente no parênquima, enquanto em Nemertodermatida há um intestino saculiforme (Cannon, 1986). Muitos acelos e nemertodermatidos não possuem faringe, mas diferentes tipos de faringe simples se desenvolveram em algumas espécies de Nemertoderma-

tida e Acoela (Rieger *et al.*, 1991). A superfície corporal de Acoelomorpha é revestida por epitélio simples ciliado contendo células cilíndricas ou cúbicas apoiadas sobre uma membrana basal. Os cílios das células epidérmicas de Acoela e Nemertodermatida possuem raízes ciliares interconectadas num padrão hexagonal (Rieger *et al.*, 1991), diferentemente dos demais platelmintos, nos quais os cílios são independentes (Rieger *et al.*, 1991; Tyler e Hooge, 2004). Os acelomorfos são animais hermafroditas, com gônadas livres no parênquima; possuem ovos endolécitos e espermatozoides biflagelados. Em Acoelomorpha, não ocorrem protonefrídios, e seus estatocistos (órgão sensorial, com função de orientar a posição do animal) apresentam um ou mais estatólitos (Cannon, 1986).

Catenulida inclui vermes alongados, com poucos milímetros de comprimento, que habitam ambientes de água doce e marinhos, ou, em alguns casos, terrestres úmidos (Kolasa e Young, 1974; Brusca e Brusca, 2007; Larsson e Jondelius, 2008). Esses organismos se caracterizam pela faringe do tipo simples, intestino saculiforme e pouco diferenciado do parênquima (Cannon, 1986; Brusca e Brusca, 2007), presença de um único protonefrídio longo e bem visível localizado no centro da região dorsal. Um estatocisto pode estar presente ou não (Cannon, 1986). Nesse grupo, há uma forma de reprodução assexuada característica, na qual o organismo realiza fissões transversais múltiplas, mas não há separação imediata dos novos indivíduos, de maneira que esses vermes passam um período de suas vidas unidos em uma cadeia de indivíduos (Cannon, 1986; Brusca e Brusca, 2007). Além da reprodução assexuada, reproduzem-se sexualmente, sendo hermafroditas e apresentando um testículo na região dorsal e anterior do corpo, um poro genital, ovos endolécitos e espermatozoides aciliados (Ehlers, 1985b; Cannon, 1986; Larsson e Jondelius, 2008).

O clado Rhabditophora compreende uma grande variedade de platelmintos,

incluindo espécies de vida livre, de água doce, marinhas ou terrestres, até organismos parasitos, entre os quais o grupo Neodermata, o qual não é integrante de Turbellaria. Os rabditóforos incluem organismos de alguns milímetros de comprimento (Macrostomida, Haplopharyngida e muitas espécies de Rhabdocoela, dentre outros) até aqueles com vários centímetros de comprimento (especialmente Tricladida e Polycladida). O grupo apresenta como características principais: (i) presença de rabditos com lamelas concêntricas; (ii) sistema adesivo duo-glandular (conjunto de dois diferentes tipos de glândulas que desembocam na superfície corporal por meio de células epidérmicas modificadas) e (iii) protonefrídios, com canal formado por duas células apresentando projeções citoplasmáticas entrelaçadas numa estrutura denominada “*weir*” e células terminais multiciliadas (Ax, 1985; Ehlers, 1985b; Rieger *et al.*, 1991).

Uma divisão comum dos turbelários é relativa às gônadas femininas, compreendendo os chamados Archoophora e Neophora. Em Archoophora, estão incluídos Catenulida, Acoela e Nemertodermatida, além dos rabditóforos Macrostomida, Polycladida e Haplopharyngida. Esses platelmintos produzem ovos endolécitos (ovócitos contendo vitelo no citoplasma) e apresentam gônadas femininas homocelulares, representadas pelos ovários. O grupo Neophora compreende os rabditóforos Lecitoeptitheliata, Prolecithophora, Tricladida, Proseriata, Rhabdocoela e Temnocephalida. Nesse grupo, encontram-se os platelmintos que produzem ovos ectolécitos (ovócitos e células vitelinas) e apresentam gônadas femininas heterocelulares, subdivididas em ovários e glândulas vitelogênicas (Rieger *et al.*, 1991).

O sistema filogenético de Ehlers a partir de dados morfológicos

Quando consideramos a filogenia dos platelmintos baseada unicamente em

caracteres morfológicos, o sistema de Ehlers (1984, 1985a, 1985b) é, sem dúvida, o mais detalhado, sendo que em grande parte concorda com o sistema de Ax (1985) sobre a posição dos platelmintos em relação aos demais organismos bilaterais, considerando-os monofiléticos e agrupando-os com Gnathostomulida, constituindo o grupo Platyhelminthomorpha (Ax, 1985; Littlewood *et al.*, 1999b). A relação dos dois táxons seria sustentada em especial por caracteres reprodutivos, como hermafroditismo, modificações nos espermatozoides e a presença de fecundação interna e cruzada.

A posição dos táxons do filo Platyhelminthes sempre foi controversa. Ehlers (1984) foi um dos primeiros a sugerir que Turbellaria não é um grupo natural, mas sim um grupo parafilético, em que os platelmintos parasitos representam clados mais terminais da árvore (Figura 1). Esse autor considerou Catenulida o grupo mais basal dos platelmintos, tendo sua monofilia suportada principalmente por características como o protonefrídio ímpar e espermatozoides aciliados, posicionando-se como grupo irmão de todos

os outros táxons. O grupo de táxons restantes, denominado Euplatyhelminthes, foi agrupado por características relacionadas a um aumento na densidade de cílios epidérmicos para 3–6 cílios/ μm^2 e presença de glândulas frontais. Essas últimas são representadas por um conjunto de diversos tipos de células secretoras desembocando terminal ou subterminalmente na região anterior do corpo (Rieger *et al.*, 1991). Euplatyhelminthes inclui, portanto, Acoela, Nemertodermatida e Rhabditophora. Com a proposta deste clado, Ehlers (1984) assumiu uma posição menos basal para Acoela, unindo-os a Nemertodermatida, formando o táxon Acoelomorpha, principalmente com base na estrutura dos cílios locomotores epidérmicos, e assumindo também que a ausência de protonefrídios representava uma reversão.

As sinapomorfias de Rhabditophora incluem a presença de rabditos lamelados, sistema adesivo duo-glandular, além de protonefrídios constituídos por células terminais multiciliadas e uma estrutura (*weir*) formada pela sobreposição de extensões da célula terminal e da célula do canal (Ehlers, 1985b).

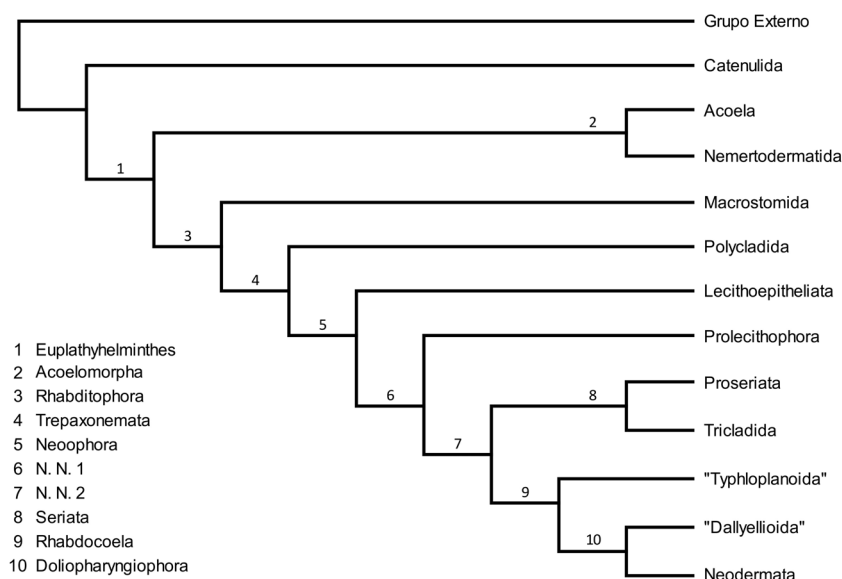


Figura 1. Relações filogenéticas entre os táxons de Platyhelminthes de acordo com a proposta de Ehlers (1985b).

Figure 1. Phylogenetic relationships between platyhelminth taxa according to Ehlers (1985b).

Rhabditophora é formado pelos grupos Macrostomida, Polycladida, Lecithoepitheliata, Prolecithophora, Seriata e Rhabdocoela. Desses, Macrostomida aparece como o mais basal, separando-se do restante principalmente pela ausência de cílios nos espermatozoides. Os outros cinco grupos formam o táxon Trepaxonemata, caracterizado pelo peculiar padrão axonemal 9+1' dos cílios dos espermatozoides, diferenciando-o, em nível de microscopia eletrônica, do padrão 9+1 encontrado em Acoela. Axonemas de padrão 9+1, como em Acoela, são constituídos por um conjunto de nove pares de microtúbulos periféricos com um microtúbulo único central. Já no padrão 9+1', o microtúbulo central é mais complexo, formado por um elemento interno eletrodenso, uma zona transparente intermediária e um invólucro eletrodenso, com nove raios partindo desse invólucro em direção aos pares de microtúbulos periféricos (Ehlers, 1985b).

Em Trepaxonemata, Polycladida representa o grupo mais basal, separando-se do restante dos grupos, que juntos formam o táxon Neophora. Os polycladidos se caracterizam pelo intestino com muitos divertículos altamente ramificados e por faringe do tipo *plicatus*, podendo apresentar-se altamente pregueada (*"ruffled"*). A monofilia de Neophora é justificada pela presença de gônadas femininas heterocelulares e ovos ectolécitos. Esse estado de caráter é considerado apomórfico em relação à condição de gônadas femininas homocelulares e ovos endolécitos.

Lecithoepitheliata, o táxon mais basal de Neophora, possui autapomorfias relacionadas à redução total do sistema adesivo duoglandular e à estrutura da gônada feminina, que apresenta ovócito envolvido por vitelócitos. Dessa forma, separa-se dos demais integrantes de Neophora, que formam um táxon nomeado por Ehlers (1985b) de N.N.1, cujas sinapomorfias também estão relacionadas à gônada feminina, que nesses táxons se apresenta na forma de um ovovitelá-

rio, além da presença de ovovitelodutos com glândulas de casca.

Prolecithophora é o grupo mais basal dentro do táxon N.N.1, apresentando espermatozoides aciliados, mas altamente especializados em relação às mitocôndrias. Os grupos restantes, Seriata e Rhabdocoela, se unem formando um táxon denominado N.N.2 (Ehlers, 1985b), suportado pela anatomia dos cílios de receptores epidérmicos, em especial pela posição de seus corpos basais.

Para Ehlers (1985b), Seriata, composto por Proseriata e Tricladida, caracteriza-se por uma faringe tubular (*plicatus*) e pelo arranjo serial das gônadas foliculares. A monofilia de Proseriata é sustentada por características das raízes craniais dos cílios epidérmicos, enquanto Tricladida é caracterizado pelo intestino com três ramificações principais e pelos ovários localizados próximos ao cérebro.

Rhabdocoela se mostra um grupo controverso inclusive no sistema de Ehlers, com a anatomia da faringe, do tipo bulbosa, sendo a única sinapomorfia que o sustenta. Seus dois táxons considerados mais basais, Typhloplanoida e Dalyellioida, não possuem autapomorfias que os suportem. Os restantes, agrupados como Neodermata, se caracterizam principalmente pela substituição, nos adultos, da epiderme celular por uma nova, sincicial, denominada neodermis ou tegumento (Ehlers, 1985b; Brusca e Brusca, 2007), cujas partes nucleadas se encontram aprofundadas na musculatura (Tyler e Hooge, 2004). Esse táxon é formado pelos grupos parasitos Trematoda, Monogenea e Cestoda.

Reconhecidamente um grande esforço para resolver as questões pendentes sobre a filogenia de platelmintos, o trabalho de Ehlers, no entanto, constitui um misto de caracteres de alto e baixo valor filogenético (Littlewood *et al.*, 1999b). Todas as supostas autapomorfias para Platyhelminthomorpha são encontradas em muitos táxons não relacionados e provavelmente não são homólogas (hermafroditismo, fer-

tilização interna etc.). Já as apomorfias apontadas em grupos dentro dos platelmintos em sua maioria são pouco convincentes, aparecendo diversas vezes (Littlewood *et al.*, 1999b), como a ausência dos órgãos duoglandulares, por reversão, ou, então, se referem a estruturas muito simples e generalizadas, como a anatomia da faringe. Outras características propostas como autapomorfias, incluindo a convergência das raízes dos cílios epidérmicos em Proseriata, foram encontradas também em Macrostomida (Ehlers, 1985a). Entre os caracteres que parecem apresentar maior confiabilidade no sistema de Ehlers estão as estruturas complexas encontradas nos axonemas de Trepaxonemata e nos protonefrídios, que suportam os grupos Catenulida e Rhabditophora (Littlewood *et al.*, 1999b).

A posição controversa de Acoela e Nemertodermatida

Várias teorias consideravam Acoela como um possível grupo basal dos metazoários ou bilaterais, inicialmente a partir de observações de microscopia óptica. Por meio de estudos ultraestruturais, Smith e Tyler (1985) consideraram mais provável que sua simplicidade fosse devido a reversões, tais como ausência de celoma, intestino e protonefrídios.

Em uma das primeiras análises moleculares dos turbelários, usando sequências completas do gene 18S do rDNA de 18 espécies de Acoela, Ruiz-Trillo *et al.* (1999) confirmaram a monofilia do grupo e sua posição basal, indicando-o como grupo irmão dos demais grupos de Bilateria, mas Nemertodermatida apareceu unido aos outros platelmintos. Em outros estudos, Nemertodermatida foi separado de Acoela e agrupado com Rhabditophora, mas somente uma sequência gênica de 18S do rDNA de uma única espécie de Nemertodermatida havia sido utilizada (Carranza *et al.*, 1997, Littlewood *et al.*, 1999b).

Para testar a posição de Nemertodermatida, Jondelius *et al.* (2002) utilizaram o gene 18S do rDNA de três espécies de Nemertodermatida e uma espécie de Acoela e sequências de genes mitocondriais COI e Cytb de uma espécie de Nemertodermatida e outra de Rhabditophora. Comparando com outras sequências do GenBank, esse estudo indicou que Acoela apresentaria uma posição mais basal em relação a todos os bilaterais, enquanto Nemertodermatida representaria o grupo irmão dos demais bilaterais (exceto Acoela). Assim, o clado Acoelomorpha não foi validado. Já os platelmintos restantes (Catenulida+Rhabditophora) foram agrupados como integrantes

dos Lophotrochozoa (Figura 2). Esse grupo abrange animais protostômios, incluindo moluscos, anelídeos, braquiópodes, nemertinos, entre outros. No entanto, Baguña e Riutort (2004), utilizando caracteres morfológicos, genes ribossômicos e genes Hox, propuseram que Acoelomorpha compreenderia o clado mais basal de Bilateria, aparecendo como grupo irmão dos restantes, e representando uma linhagem remanescente dos primeiros animais de simetria bilateral (Figura 3). De acordo com esses autores, com base exclusivamente nos dados morfológicos analisados, Acoela seria o grupo mais basal dos platelmintos. Algumas das características que indi-

cam essa posição incluem a geração embrionária de apenas endomesoderma, enquanto platelmintos e todos os protostômios apresentam endomesoderma e ectomesoderma, além de ausência de protonefrídios e presença de cordões nervosos distribuídos radialmente ao longo do comprimento do corpo, diferente de todos os outros bilaterais, em que eles são unicamente ventrais ou dorsais (Baguña e Riutort, 2008). Além disso, o intestino incompleto (sem ânus), comum a todos os platelmintos, provavelmente é uma simplesiomorfia compartilhada com os cnidários, que são diploblásticos. Essa posição ajuda a entender a transição entre os radiais e bilaterais. Nas análises morfológicas e moleculares combinadas, um grande conjunto de genes (Hox) forneceu suporte aos grupos Deuterostomia, Lophotrochozoa e Ecdysozoa (Figura 3). Porém, deve-se salientar que as sequências gênicas foram retiradas de apenas uma espécie de cada táxon utilizado (Baguña e Riutort, 2004).

Uma análise filogenética da sequência do gene de miosina II suportou a posição basal de Acoelomorpha entre os bilaterais, separados dos platelmintos restantes, que se mantiveram dentro de Lophotrochozoa (Ruiz-Trillo *et al.*, 2002). Para tentar reforçar essas respostas, Ruiz-Trillo *et al.* (2004) compararam a sequência de nucleotídeos do DNA mitocondrial em uma espécie de Acoela e uma de Nemertodermatida com a sequência de aminoácidos nas proteínas correspondentes e notaram que esses grupos não apresentam a substituição nos aminoácidos codificados pelos códons AAA e ATA que ocorre com os outros grupos de platelmintos, evidenciando mais uma vez a posição basal desses dois clados. A árvore filogenética obtida neste estudo também corroborou a posição basal de Acoela e Nemertodermatida, mas não conseguiu determinar se ambos formam o clado Acoelomorpha ou se ramificam separadamente a partir de Bilateria. A ausência, em Acoela, de muitas sequências de microRNAs

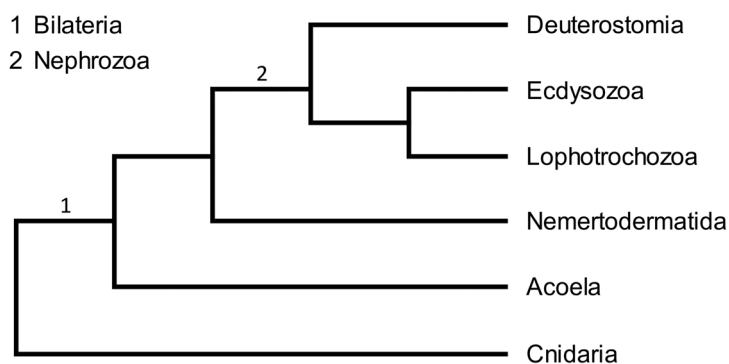


Figura 2. Proposta de Jondelius *et al.* (2002) para as relações filogenéticas de Acoela e Nemertodermatida com outros invertebrados, baseada nos resultados da análise molecular do gene 18 S do rDNA e dos genes mitocondriais COI e Cytb de exemplares de Acoela, Nemertodermatida e Rhabditophora, comparadas com sequências do GenBank.

Figure 2. Proposed phylogeny for Acoela and Nemertodermatida in relation to other invertebrates after Jondelius *et al.* (2002) based on molecular results from the analysis of the gene 18S rDNA and mitochondrial genes COI and Cytb of samples from Acoela, Nemertodermatida and Rhabditophora compared to sequences from GenBank.

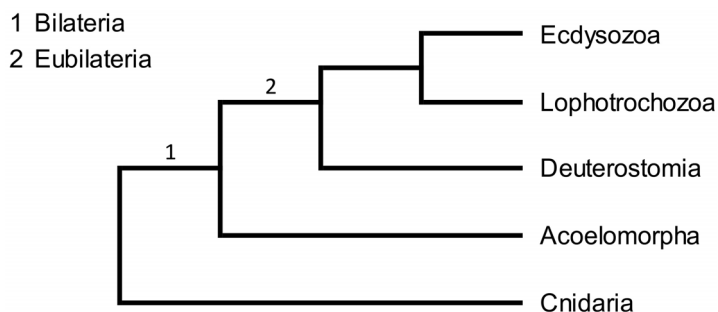


Figura 3. Proposta para as relações filogenéticas de Acoelomorpha com outros invertebrados de acordo com Baguña e Riutort (2004).

Figure 3. Proposed phylogeny for Acoelomorpha in relation to other invertebrates according to Baguña and Riutort (2004).

importantes para o desenvolvimento de órgãos como o coração foi outro aspecto encontrado que suportou sua posição basal dentro dos bilatérios (Sempere *et al.*, 2007).

Uma característica única entre todos os platelmintos é a substituição de células diferenciadas dos tecidos, ocorrente em Acoela e Rhabditophora. Na fase adulta, nenhuma célula especializada é capaz de sofrer mitose, sendo substituída a partir de células indiferenciadas (neoblastos) oriundas do mesênquima (Tyler e Hooze, 2004; Egger *et al.*, 2009). Os neoblastos são encontrados em Acoelomorpha, Catenulida e Rhabditophora e em nenhum outro grupo de animais bilaterais. De fato essa incapacidade de células diferenciadas sofrerem mitose, precisando ser substituídas a partir de neoblastos do mesênquima, é o ponto mais importante na sustentação de um filo Platyhelminthes monofilético incluindo Acoelomorpha (Tyler e Hooze, 2004). Em razão da incongruência entre as análises morfológicas e moleculares, foram sugeridas duas alternativas: as características anteriormente citadas evoluíram paralelamente em Acoela e em Rhabditophora ou são características plesiomórficas (Egger *et al.*, 2009).

Uma análise do genoma mitocondrial completo de *Symsagittifera roscoffensis* (Graff, 1891), integrante de Acoela, reafirma a posição basal do grupo dentro dos bilatérios (Mwinyi *et al.*, 2010), rejeitando mais uma vez a monofilia de Acoela+Rhabditophora e suportando o pequeno conjunto de genes Hox do grupo como característica ancestral em Bilateria e não uma redução posterior a partir de um conjunto maior (Moreno *et al.*, 2009).

Com o uso de marcadores de sequência expressa (ESTs) de dois integrantes de Nemertodermatida e quatro de Acoela, Hejnal *et al.* (2009) encontraram suporte para o clado Acoelomorpha, tendo como grupo irmão o gênero *Xenoturbella*, de posição duvidosa, recentemente classificado como integrante de Deuterostomia.

A proximidade desses dois grupos já havia sido proposta anteriormente e diversas sinapomorfias podem ser propostas, incluindo a reabsorção de células epidérmicas degenerantes para a gastroderme, o sistema nervoso simples, a ausência de um sistema estomatógástrico e a estrutura dos cílios epidérmicos (Lundin, 2001; Hejnal *et al.* 2009).

Contudo, mais recentemente, análises filogenômicas usando sequências proteicas mitocondrais, dados filogenômicos de diversos aminoácidos e microRNA, indicaram que acelomorfos e *Xenoturbella* constituiriam o clado Xenacoelomorpha e seriam deuterostômios, representando o grupo irmão dos hemicordados e equinodermados (Philippe *et al.*, 2011) (Figura 4). A posição basal de Acoelomorpha encontrada em todos os outros estudos seria explicada pelo efeito de atração de ramos longos e pela rápida taxa de evolução de Acoela (Philippe *et al.*, 2011). A principal sinapomorfia sustentando essa posição de Acoela seria a presença de um microRNA (miR-103/107/2013) exclusivo de Deuterostomia, o qual foi encontrado tanto em *Xenoturbella* quanto Acoelomorpha.

Clado Catenulida e suas relações filogenéticas com os demais platelmintos

O clado Catenulida tem sido considerado monofilético em função de três sinapomorfias: tipo e posição do protonefrídio, posição do testículo e do poro genital e imobilidade dos espermatozoides (Ehlers, 1985a). Contudo, a posição de Catenulida em relação aos demais platelmintos permaneceu uma questão em aberto por longo tempo, mostrando-se basal em diversos estudos moleculares (Littlewood *et al.*, 1999b).

Com o intuito de esclarecer a posição desse grupo, Larsson e Jondelius (2008) analisaram aproximadamente 12 espécies de Catenulida, utilizando os genes 18S e 28S do rDNA, além de sequências genéticas de Catenulida do Genbank, totalizando 125 sequências 18S rDNA e 110 sequências 28S rDNA. Os resultados reforçaram a hipótese de que Catenulida é um grupo monofilético e grupo irmão do clado Rhabditophora, também monofilético (Figura 5). Embora ainda não sejam conhecidas sinapomorfias mor-

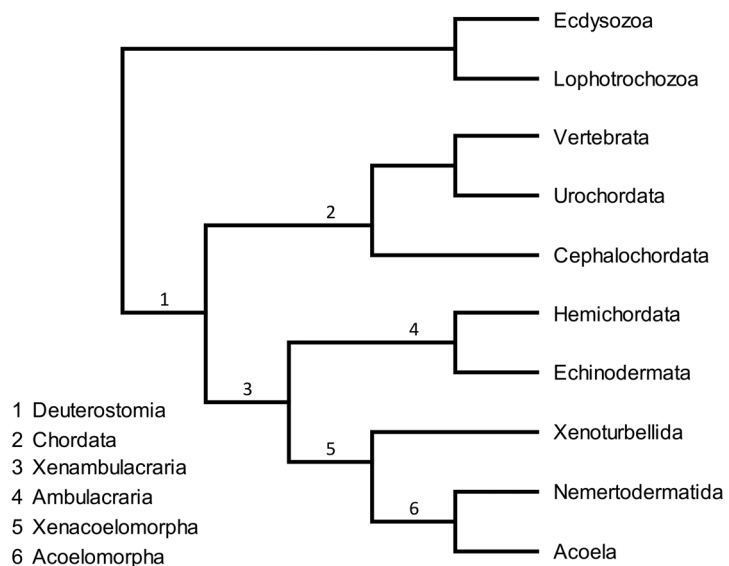


Figura 4. Acoelomorpha como deuterostômios formando o clado Xenacoelomorpha juntamente com Xenoturbellida, conforme Philippe *et al.* (2011).

Figure 4. Acoelomorpha as deuterostoms forming the clade Xenacoelomorpha with Xenoturbellida, according to Philippe *et al.* (2011).

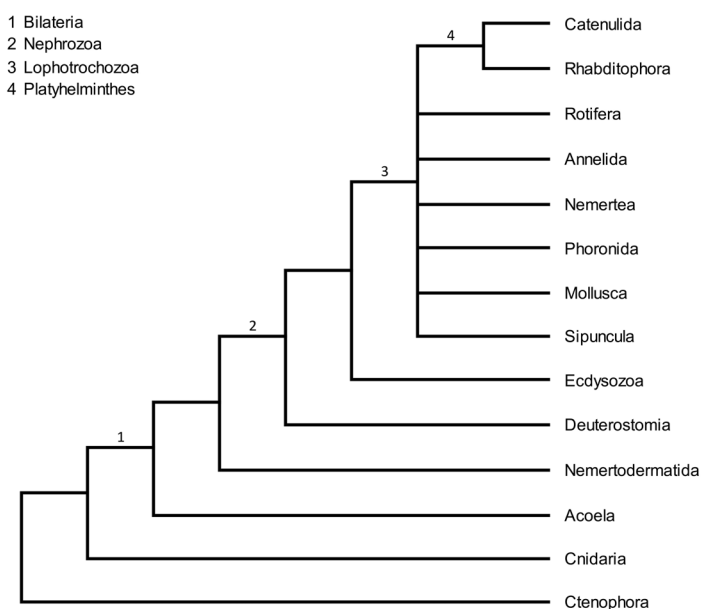


Figura 5. Posição de Catenulida e Rhabditophora como grupos irmãos dentro de Lophotrochozoa (Larsson e Jondelius, 2008).

Figure 5. Position of Catenulida and Rhabditophora as sister groups inside Lophotrochozoa (Larsson and Jondelius, 2008).

fológicas que unam Rhabditophora e Catenulida, esses dados reforçam sua relação de grupos-irmãos, já anteriormente proposta por Peterson e Eernisse (2001).

Em relação à origem e à evolução de determinados caracteres morfológicos, há ainda várias dúvidas. Alguns catenulidos e alguns rhabditóforos possuem estatocistos, os quais provavelmente evoluíram independentemente, já que sua morfologia difere nos dois grupos. Em Catenulida, os estatocistos apresentam algumas células parietais e um ou vários estatólitos móveis (Ehlers, 1991), aspectos não encontrados em Rhabditophora. Já o protonefrídio biflagelado em Catenulida provavelmente é uma autapomorfia desse grupo. Todos os catenulidos apresentam boca anterior, característica incomum em Rhabditophora, embora possa ocorrer em Macrostomida e Neophora. Essa característica poderia representar uma apomorfia com os bilaterais não-rhabditóforos ou uma condição plesiomórfica sob a hipótese Catenulida-Rhabditophora (Larsson e Jondelius, 2008). Uma autapomorfia

de Rhabditophora, a qual não é compartilhada com Catenulida, é uma modificação do código genético mitocondrial (códon AAA para o aminoácido Asn) (Telford *et al.*, 2000).

Clado Rhabditophora e as relações filogenéticas dos grupos que o compõem

As sinapomorfias que sustentariam o clado Rhabditophora são a presença de rhabditos lamelados, um sistema adesivo duoglandular e protonefrídios com células terminais multiciliadas (Ehlers, 1985a, 1985b). Porém, a validade desse táxon ainda é controversa. Análises morfológicas e moleculares realizadas por Littlewood *et al.* (1999b) não indicaram que esse táxon seria válido, mas Larsson e Jondelius (2008), com base em estudos moleculares, propuseram a validade de Rhabditophora. Esse clado é tradicionalmente dividido em dois subclados, Macrostomida e Trepaxonemata. No entanto, as sinapomorfias comumente atribuídas a Trepaxonemata têm valor

filogenético limitado, não tendo sido constatadas evidências para validá-lo, a partir de análises morfológicas e moleculares (Littlewood *et al.*, 1999b). Macrostomida e Haplopharyngida formam um clado suportado por estudos moleculares (Littlewood *et al.*, 1999b), apresentando como sinapomorfias a presença de estruturas semelhantes a ganchos nos espermatozoides, um sincício no estilete copulatório e a ultraestrutura do complexo terminal dos protonefrídios (Littlewood *et al.*, 1999b). Polycladida aparece em alguns estudos como grupo irmão de Macrostomida+Haplopharyngida (Littlewood *et al.*, 1999b; Lockyer *et al.*, 2003) ou unido aos demais membros de Rhabditophora como o clado mais basal (Campos *et al.*, 1998).

Diversos estudos apoiam a monofilia de Lecithoepitheliata (Littlewood *et al.*, 1999a, b), mas sua posição dentro de Rhabditophora ainda é controversa. Sua posição varia de mais basal dentro de Neophora (Campos *et al.*, 1998) a mais terminal (Littlewood *et al.*, 1999b). Ainda, em alguns estudos, Lecithoepitheliata forma um clado com Macrostomida, Haplopharyngida e Polycladida (Littlewood *et al.*, 1999a; Norén e Jondelius, 2002; Lockyer *et al.*, 2003) (Figura 6). Embora as relações entre esses grupos ainda sejam incertas, as relações de grupo irmão de Macrostomida, Haplopharyngida, Polycladida e Lecithoepitheliata em relação aos demais Rhabditophora fornece suporte para a condição derivada das gônadas de Neophora, suportando a monofilia desse grupo (Riutort *et al.*, 2012).

Prolecithophora *sensu stricto*, excluindo Urastomatidae e Genostomatidae, parece ser monofilético (Norén e Jondelius, 1999). Alguns grupos de posição incerta dentro de Rhabditophora, como Urastomatidae, tradicionalmente considerado como integrante de Prolecithophora (Cannon, 1986), Genostomatidae, que oscilava entre Prolecithophora e Rhabdocoela (Cannon, 1986; Kornakova e Joffe, 1999) e *Notentera*, sugerido como próximo

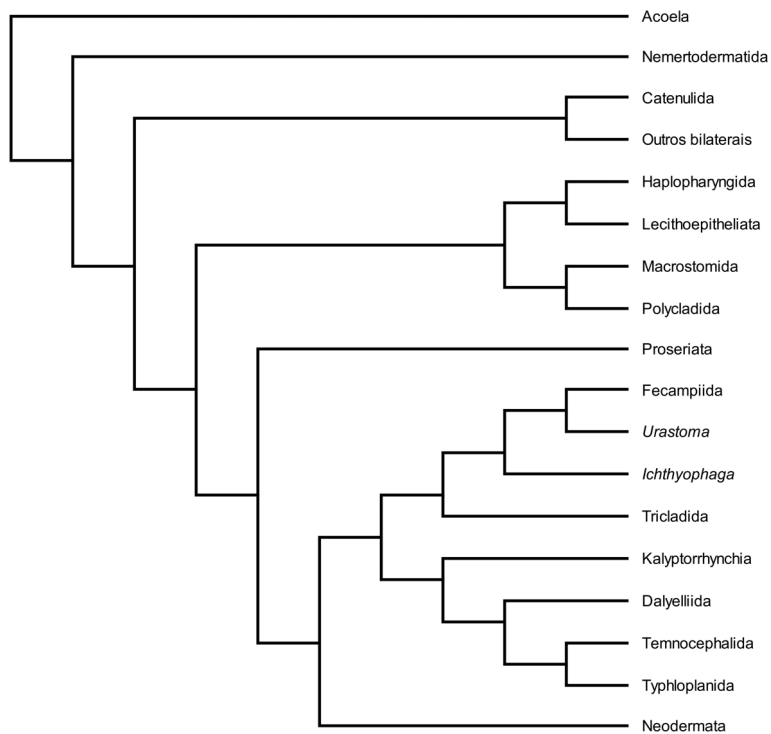


Figura 6. Árvore filogenética de Platyhelminthes baseada em caracteres morfológicos e de 18S rDNA segundo Littlewood *et al.* (1999a).

Figure 6. Phylogenetic tree of Platyhelminthes based on morphological and 18S rDNA characters according to Littlewood *et al.* (1999a).

de Fecampiidae (Joffe e Kornakova, 1998), parecem formar um clado juntamente com Fecampiidae (Littlewood *et al.*, 1999a; Norén e Jondelius, 2002; Lockyer *et al.*, 2003). Esta última era tradicionalmente incluída no grupo Dalyelliida (Ehlers, 1985a; Cannon, 1986). Assim, Norén e Jondelius (2002) sugeriram que o clado Fecampiida, inicialmente definido para incluir apenas Fecampiidae + *Notentera* (Kornakova e Joffe, 1999), seja expandido para englobar também Urastomatidae e Genostomatidae.

De acordo com diversos estudos moleculares (Littlewood *et al.*, 1999b; Norén e Jondelius, 2002), Tricladida e Proseriata não formam um grupo monofilético como sugerido inicialmente por Ehlers (1984), de forma que o clado Seriata foi rejeitado. A monofilia de Tricladida é suportada pelas seguintes sinapomorfias: intestino subdividido em três ramos principais, camadas musculares da faringe entre-

cruzadas, desenvolvimento embrionário característico, nefridióporos dispostos seriadamente e zona marginal adesiva (Sluys *et al.*, 2009; Riutort *et al.*, 2012). Tricladida mostrou-se mais próximo de Fecampiida e Prolecithophora (Norén e Jondelius, 2002). O nome *Adiaphanida* foi proposto para o clado formado por esses três grupos (Norén e Jondelius, 2002) (Figura 7). De acordo com Larsson e Jondelius (2008), os clados Proseriata, *Adiaphanida*, Rhabdocoela e Neodermata são monofiléticos, mas a relação entre eles ainda é incerta. Alguns estudos consideraram *Adiaphanida* como grupo irmão de Rhabdocoela (Littlewood *et al.*, 1999a, b; Norén e Jondelius 2002; Lockyer *et al.*, 2003), porém Willems *et al.* (2006) não encontraram suporte molecular para tal conclusão, tendo-os como grupo irmão de Neodermata. Rhabdocoela, tradicionalmente subdividido em Dalyelliida (Dalyelliida + Temnocephalida) e Typhloplanida

(Typhloplanida + Kalyptorhynchia) parece ser monofilético com a exclusão de Fecampiida (Littlewood *et al.*, 1999b), mas a inclusão de Neodermata como grupo derivado de Rhabdocoela, sugerida por Ehlers (1984), não é suportada por estudos moleculares (Littlewood *et al.*, 1999b). Os grupos Kalyptorhynchia, Typhloplanida, Dalyelliida e Temnocephalida formam um clado monofilético tendo como apomorfia a presença de microtúbulos suportando as estrias (*ribs*) das células-flama (Littlewood *et al.*, 1999b). Adicionalmente, os três últimos grupos formam outro monofilo, suportado pela presença de espermatozoides com centro denso, rotação de flagelos, esporão e uma característica linha de grânulos densos (Littlewood *et al.*, 1999b).

A posição de Platyhelminthes (Catenulida + Rhabditophora) dentro de Bilateria

Os platelmintos (incluindo Acoelomorpha) foram inicialmente considerados bilaterais basais pela sua organização simples, como a presença de intestino incompleto e ausência de celoma, tendo sido muitas vezes agrupados com Gnathostomulida no táxon Platyhelminthomorpha, considerado grupo irmão de todos os outros bilaterais (Ax, 1985). Estudos moleculares, no entanto, indicaram a inclusão de Platyhelminthes em Lophotrochozoa, apesar de sua posição em relação aos outros filos desse clado não ter ficado bem esclarecida (Jondelius *et al.*, 2002; Ruiz-Trillo *et al.*, 2002; Larsson e Jondelius, 2008; Telford e Copley, 2011; Mallat *et al.*, 2012; Riutort *et al.*, 2012).

Cavalier-Smith (1998) propôs um clado Platyzoa, que inclui os grupos Rotifera, Acanthocephala, Gastrotricha, Gnathostomulida e Platyhelminthes, compreendendo animais acelomados ou pseudocelomados ciliados e não-segmentados, sem sistema vascular.

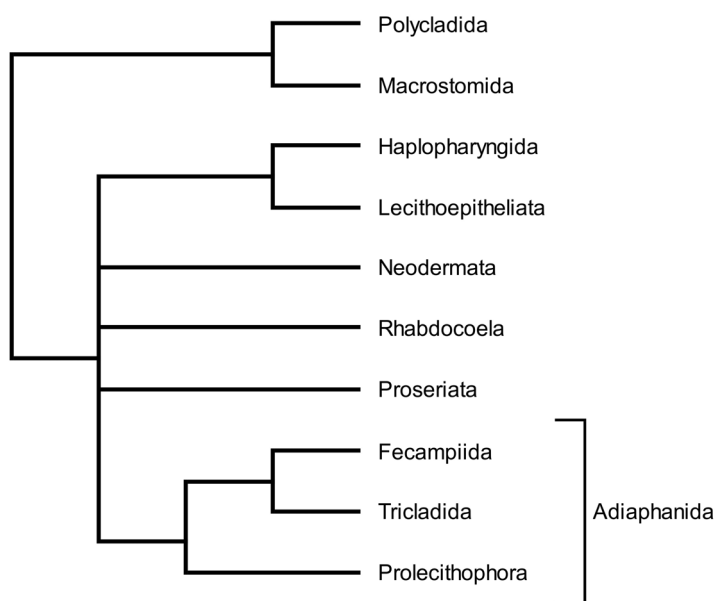


Figura 7. Filogenia de platelmintos com o clado Adiaphanida proposto por Norén e Jondelius (2002).

Figure 7. Phylogeny of platyhelminths including the clade Adiaphanida suggested by Norén and Jondelius (2002).

Este grupo foi suportado por estudos moleculares de sequências de diversos genes, individualmente ou combinados (Winnepenninckx *et al.*, 1995; Giribet *et al.*, 2000; Passamaneck e Halanych, 2006; Dunn *et al.*, 2008). No entanto, Platyzoa é difícil de ser definido morfológicamente (Giribet, 2008) e pode ser oriundo de atração de ramos longos. A única sinapomorfia morfológica capaz de definir Platyzoa, a ausência de celoma, é duvidosa e depende em grande parte da posição do grupo dentro de Lophotrochozoa (Giribet *et al.*, 2000). Dentro de Platyzoa, Platyhelminthes costuma aparecer como grupo irmão de Syndermata, composto de Rotifera + Acanthocephala, ou de Syndermata + Gastrotricha (Carranza *et al.*, 1997; Littlewood *et al.*, 1998; Passamaneck e Halanych, 2006; Mallat *et al.*, 2012). Outro cenário possível para os platelmintos é como grupo irmão dos Spiralia, o qual inclui Lophotrochozoa, celomados com clivagem espiral e larva trocófora, tais como anelídeos, moluscos e nemertinos (Paps *et al.*, 2009a, b; Riutort *et al.*, 2012).

Tratando-se de um grupo de evolução rápida, especialmente em relação às espécies parasitas, o filo Platyhelminthes é bastante sujeito, em estudos moleculares, ao fenômeno de atração de ramos longos, o que pode levar a uma relação errônea com outros grupos (Philippe *et al.*, 2005; Dunn *et al.*, 2008), tornando sua posição dentre os bilaterais ainda incerta.

Conclusões

Diversos estudos têm procurado resolver as relações filogenéticas dos acelomorfos em relação aos platelmintos e demais invertebrados. No entanto, a posição dos acelomorfos continua sendo objeto de controvérsia. Embora a maioria dos estudos recentes indique que os acelomorfos não são integrantes dos platelmintos, Egger *et al.* (2009) propuseram que tanto a inclusão de Acoela nos Platyhelminthes como sua posição como bilaterais basais são alternativas bem suportadas. Os aspectos que apontam para a inclusão de Acoelomorpha dentro dos platelmintos, porém, se referem todos

a caracteres morfológicos, alguns dos quais apresentam validade ambígua, como a capacidade de regeneração e a presença de células totipotentes (Egger *et al.*, 2007). Mesmo características mais complexas, como a forma de substituição das células epidérmicas (Egger *et al.*, 2009), não são indubitavelmente sinapomorfias. Estudos moleculares, incluindo genes ribossomais, Hox, mitocondriais, de miosina II e micro-RNAs, todos apontam para um cenário com Acoela e Nemertodermatida como clados basais em Bilateria e não integrantes de Platyhelminthes. A subunidade 5 da enzima mitocondrial NADH desidrogenase apresenta uma variação complexa comum a todos os protostômios, incluindo Catenulida e Rhabditophora, mas em Acoela e Nemertodermatida aparece na forma típica dos outros grupos animais (Telford e Copley, 2011). Dessa maneira, a inclusão desses dois grupos dentro de Platyhelminthes é rejeitada também sob esse aspecto.

A controvérsia mais recente se refere à posição dos acelomorfos como integrante dos deuterostômios (Philippe *et al.*, 2011), com base na presença de uma sequência de microRNA nesse grupo, a qual é exclusiva de deuterostômios (incluindo o problemático gênero *Xenoturbella*). Essa posição, porém, implica que o número reduzido de microRNAs de Acoelomorpha seria produto de perdas em grande escala (Philippe *et al.*, 2011), um argumento que já era utilizado para manter esse grupo dentro de Platyhelminthes (Sempere *et al.*, 2007).

Diversos estudos suportam o clado Protostomia formado por Ecdysozoa + Lophotrochozoa (Philippe *et al.*, 2005; Bagnall *et al.*, 2008; Dunn *et al.*, 2008; Egger *et al.*, 2009; Hejnol *et al.*, 2009). Em vista desta perspectiva, e tendo Deuterostomia como grupo irmão deste clado, a presença da sequência miR-103/107/2013 em Acoelomorpha e *Xenoturbella* pode indicar que este é um estado de caráter plesiomórfico e a sua perda seria uma

sinapomorfia de Protostomia. Sob este ponto de vista, a ausência desta sequência em Protostomia indicaria uma reversão nesse clado. Assim, mesmo presente em Acoelomorpha e Deuterostomia, a sequência de microRNA sustentaria a posição basal de Acoela, Nemertodermatida e provavelmente *Xenoturbella* dentro de Bilateria (Figura 8). Outra possibilidade para explicar a presença deste microRNA em todos os grupos seria por evolução independente ou transferência lateral de genes, dessa forma não representando uma apomorfia verdadeira.

Caso estudos posteriores confirmem a posição dos acelomorfos como grupo basal em relação aos bilaterais, haveria outras implicações filogenéticas. Se os acelomorfos derivaram de um ancestral diploblástico semelhante a um cnidário, as características dos acelomorfos semelhantes às de uma larva plânula apontam que esses po-

dem ter derivado desse tipo de larva por meio de progênese. Assim, esses resultados sugerem que os acelomorfos constituem o grupo externo mais relevante para estudos comparativos dos protostômios e deuterostômios (Jondelius *et al.*, 2002). Já a posição dos acelomorfos como possíveis membros dos deuterostômios, caso confirmada por estudos posteriores, implicaria que a ausência de cavidade celômica, de intestino completo e de fendas branquiais nos acelomorfos teriam ocorrido por reversão (Philippe *et al.*, 2011). Entretanto, a presença de cordões nervosos radiais em Acoelomorpha, diferente de outros grupos de Bilateria, os quais são unicamente ventrais ou dorsais, parece apontar fortemente para uma posição basal do grupo (Baguña e Riutort, 2008), já que esse aspecto dificilmente surgiria como reversão a partir do estado de cordões nervosos concentrados dor-

salmente, o que caracteriza o clado Deuterostomia.

A posição filogenética de Catenulida em relação aos platelmintos e demais bilaterais permaneceu incerta após alguns estudos moleculares, mas recentemente verificou-se que esse clado representa o grupo irmão dos Rhabditophora (Larsson e Jondelius, 2008). Postulou-se que o ancestral comum do clado Platyhelminthes (incluindo apenas Catenulida e Rhabditophora) teria sido provavelmente um animal hermafrodita com fertilização interna e de hábitos bentônicos, com locomoção ciliar. Dependendo da posição dos platelmintos dentre os protostômios, o hermafroditismo e a fertilização interna poderiam representar estados apomórficos nos platelmintos. Já o gânglio cerebral anterior, o desenvolvimento direto e a ausência de ânus representariam estados plesiomórficos por estarem presentes no ancestral mais recente dos platelmintos (Larsson e Jondelius, 2008).

Para entender as relações filogenéticas de “Turbellaria”, muitos pesquisadores têm realizado, ao longo dos tempos, estudos baseados em dados morfológicos, utilizando principalmente ultraestrutura, além de dados moleculares de genes mitocondriais e nucleares (Baguña e Riutort, 2004; Egger *et al.*, 2009). Littlewood *et al.* (1999b) ressaltam a importância de serem realizados, em conjunto, estudos mais robustos sobre dados morfológicos e moleculares baseados em evidências totais acrescentando novos caracteres aos já contemplados, com o intuito de interpretar comparativamente dados biológicos ao longo dos processos evolutivos. Tais informações servirão para verificar se homologias consideradas válidas para “Turbellaria” são sinapomórficas, plesiomórficas ou resultado de evolução convergente (Egger *et al.*, 2009).

Ainda que a posição filogenética dos acelomorfos seja controversa, é necessário rever a utilização do termo Platyhelminthes, conforme sugerido anteriormente por Littlewood (2006) e

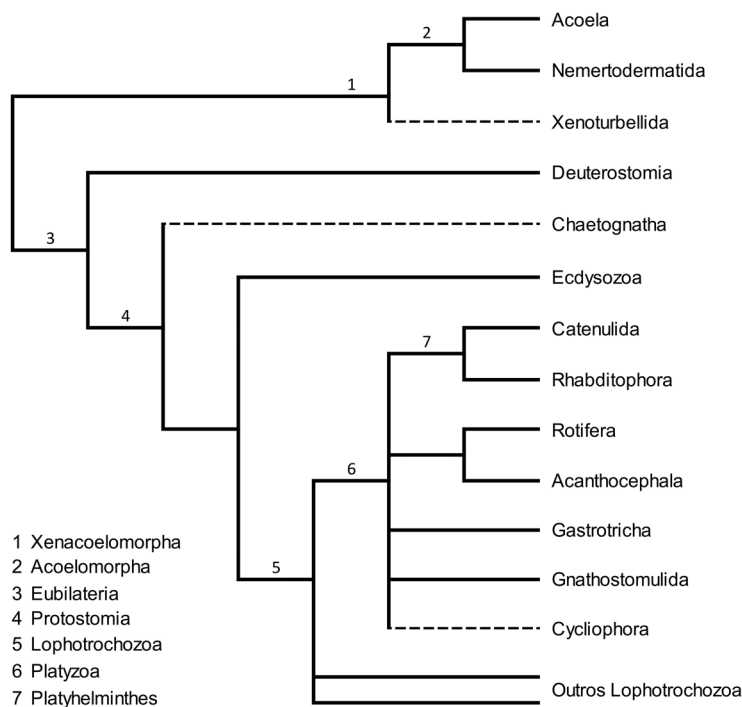


Figura 8. Proposta para a posição filogenética de Acoelomorpha e Platyhelminthes (Catenulida + Rhabditophora) com base em diversos estudos filogenéticos. Linhas tracejadas indicam grupos de posição incerta.

Figura 8. Proposed phylogenetic position of Acoelomorpha and Platyhelminthes (Catenulida + Rhabditophora) based on several phylogenetic studies. Dashed lines indicate groups of uncertain position.

Larsson e Jondelius (2008). Com base nessas e em diversos outros estudos, reforçamos, com a presente revisão, a necessidade de que a abordagem dos platelmintos se restrinja aos integrantes de Catenulida e Rhabditophora. Dessa forma, Acoela e Nemertodermatida não devem ser incluídos em Platyhelminthes, sendo sua posição como bilaterais basais o cenário mais provável. Contudo, para confirmação dessa hipótese, são necessários mais estudos moleculares e morfológicos, especialmente estudos comparativos sobre o desenvolvimento embrionário e a fisiologia de órgãos e sistemas. Já a posição de Catenulida e Rhabditophora como grupos irmãos dentro de Lophotrochozoa está bem estabelecida, mas sua relação com outros filos, bem como as relações dentro de Rhabditophora necessitam de maior número de estudos incluindo a ampliação do universo amostral (Dunn *et al.*, 2008) e análises moleculares mais amplas.

Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), as bolsas de iniciação científica concedidas a PKB e IR, a bolsa de Mestrado, a SMO, e o auxílio à pesquisa e a bolsa de produtividade, a AMLZ. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), as bolsas de Doutorado concedidas a ESM e VSL e a bolsa de Mestrado, a SVA. À Dra. Carolina Noreña e aos dois revisores anônimos pelos comentários e sugestões a uma versão preliminar do manuscrito.

Referências

- AX, P. 1985. The position of the Gnathostomulida and Platyhelminthes in the phylogenetic system of the Bilateria. In: S. CONWAY MORRIS; J.D. GEORGE; R. GIBSON; H.M. PLATT (eds.), *The origins and relationships of lower invertebrates*. Oxford, Clarendon Press, p. 168-180.
- BAGUÑÀ, J.; RIUTORT, M. 2004. The dawn of bilaterian animals: the case of the acoelomorph flatworms. *BioEssays*, **26**:1046-1057. <http://dx.doi.org/10.1002/bies.20113>
- BAGUÑÀ, J.; MARTINEZ, P.; PAPS, J.; RIUTORT, M. 2008. Back in time: a new systematic proposal for the Bilateria. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **363**:1481-1491. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2007.2238>
- BRUSCA, J.G.; BRUSCA, R.C. 2007. *Invertebrados*. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 936 p.
- CAMPOS, A.; CUMMINGS, M.P.; REYES, J.L.; LACLETTE, J.P. 1998. Phylogenetic Relationships of Platyhelminthes Based on 18S Ribosomal Gene Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **10**:1-10. <http://dx.doi.org/10.1006/mpev.1997.0483>
- CANNON, L.R.G. 1986. *Turbellaria of the World. A guide to families and genera*. Brisbane, Queensland Museum, 136 p.
- CARRANZA, S.; BAGUÑÀ, J.; RIUTORT, M. 1997. Are the Platyhelminthes a monophyletic primitive group? An assessment using 18S rDNA sequences. *Molecular Biology and Evolution*, **14**:485-497. <http://dx.doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025785>
- CAVALIER-SMITH, T. 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biological Reviews*, **73**:203-266. <http://dx.doi.org/10.1017/S0006323198005167>
- DUNN, C. W.; HEJNOL, A.; MATUS, D. Q.; PANG, K.; BROWNE, W. E. *et al.* 2008. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. *Nature*, **453**:745-750. <http://dx.doi.org/10.1038/nature06614>
- EGGER, B.; GSCHWENTNER, R.; RIEGER, R. 2007. Free-living flatworms under the knife: past and present. *Development Genes and Evolution*, **217**:89-104. <http://dx.doi.org/10.1007/s00427-006-0120-5>
- EGGER, B.; STEINKE, D.; TARUI, H.; DE MULDER, K.; ARENDT, D. 2009. To Be or Not to Be a Flatworm: The Acoel Controversy. *PLoS ONE*, **4**:e5502. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0005502>
- EHLERS, U. 1984. Phylogenetisches System der Plathelminthes. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Hamburg*, **27**:291-294.
- EHLERS, U. 1985a. Das Phylogenetische System der Plathelminthes. Stuttgart, New York, Gustav Fischer, 317 p.
- EHLERS, U. 1985b. Phylogenetic relationships within the Platyhelminthes. In: S. CONWAY MORRIS; J.D. GEORGE; R. GIBSON; H.M. PLATT (eds.), *The origins and relationships of lower invertebrates*. Oxford, Clarendon Press, p. 143-158.
- EHLERS, U. 1991. Comparative morphology of statocysts in the Plathelminthes and the Xenoturbellida. *Hydrobiologia*, **227**:263-271. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00027611>
- GIRIBET, G.; DISTEL, D.L.; POLZ, M.; STERRER, W.; WHEELER, W.C. 2000. Triploblastic Relationships with Emphasis on the Acoelomates and the Position of Gnathostomulida, Cycliophora, Plathelminthes, and Chaetognatha: A Combined Approach of 18S rDNA Sequences and Morphology. *Systematic Biology*, **49**:539-562. <http://dx.doi.org/10.1080/10635159950127385>
- GIRIBET, G. 2008. Assembling the lophotrochozoan (=spiralian) tree of life. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **363**:1513-1522. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2007.2241>
- HEJNOL, A.; OBST, M.; STAMATAKIS, A.; OTT, M.; ROUSE, G. W. *et al.* 2009. Assessing the root of bilaterian animals with scalable phylogenomic methods. *Proceedings of the Royal Society B*, **276**:4261-4270. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2009.0896>
- JOFFE, B.I.; KORNAKOVA, E.E. 1998. *Notentera ivanovi* Joffe *et al.* 1997: a contribution to the question of phylogenetic relationships between 'turbellarians' and the parasitic Plathelminthes (Neodermata). *Hydrobiologia*, **383**:245-250. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1003486232038>
- JONDELIUS, U.; RUIZ-TRILLO, I.; BAGUÑÀ, J.; RIUTORT, M. 2002. The Nemertodermatida are basal bilaterians and not members of the Platyhelminthes. *Zoologica Scripta*, **31**:201-215. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1463-6409.2002.00090.x>
- KOLASA, J.; YOUNG, J.O. 1974. Studies on the genus *Stenostomum* O. Schmidt (Turbellaria: Catenulida). *Freshwater Biology*, **4**:149-156. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.1974.tb00084.x>
- KORNAKOVA, E.E.; JOFFE, B.I. 1999. A new variant of the neodermatan-type spermiogenesis in a parasitic 'turbellarian', *Notentera ivanovi* (Platyhelminthes) and the origin of Neodermata. *Acta Zoologica*, **80**:135-152. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1463-6395.1999.80220012.x>
- LARSSON, K.; JONDELIUS, U. 2008. Phylogeny of Catenulida and support for Platyhelminthes. *Organisms, Diversity & Evolution*, **8**:378-387. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ode.2008.09.002>
- LITTLEWOOD, D.T.J.; TELFORD, M.J.; CLOUGH, K.A.; ROHDE, K. 1998. Gnathostomulida – An Enigmatic Metazoan Phylum from both Morphological and Molecular Perspectives. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **9**:72-79. <http://dx.doi.org/10.1006/mpev.1997.0448>
- LITTLEWOOD, D.T.J.; ROHDE, K.; BRAY, R.A.; HERNIOU, E.A. 1999a. Phylogeny of the Platyhelminthes and the evolution of parasitism. *Biological Journal of the Linnean Society*, **68**:257-287. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.1999.tb01169.x>
- LITTLEWOOD, D.T.J.; ROHDE, K.; CLOUGH, K.A. 1999b. The interrelationships of all major groups of Platyhelminthes: phylogenetic evidence from morphology and molecules. *Biological Journal of the Linnean Society*, **66**:75-114. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.1999.tb01918.x>
- LITTLEWOOD, D.T.J. 2006. The Evolution of Parasitism in Flatworms. In: A.G. MAULE; N.J. MARKS (eds.), *Parasitic Flatworms: Molecular Biology, Biochemistry, Immunology and Physiology*. Wallingford, CAB International, p. 1-36.

- LOCKYER, A.E.; OLSON, P.D.; LITTLEWOOD, D.T.J. 2003. Utility of complete large and small subunit rRNA genes in resolving the phylogeny of the Neodermata (Platyhelminthes): implications and a review of the cercomer theory. *Biological Journal of the Linnean Society*, **78**:155-171.
<http://dx.doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00141.x>
- LUNDIN, K. 2001. Degenerating epidermal cells in *Xenoturbella bocki* (phylum uncertain), Nemertodermatida and Acoela (Platyhelminthes). *Belgian Journal of Zoology*, **131**:153-157.
- MALLATT, J.; CRAIG, C.W.; YODER, M.J. 2012. Nearly complete rRNA from 371 Animalia: Updated structure-based alignment and detailed phylogenetic analysis. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **64**:603-617.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2012.05.016>
- MORENO, E.; NADAL, M.; BAGUÑA, J.; MARTÍNEZ, P. 2009. Tracking the origins of the bilaterian Hox patterning system: insights from the acoel flatworm *Symsagittifera roscoffensis*. *Evolution and Development*, **11**:574-581.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1525-142X.2009.00363.x>
- MWINYI, A.; BAILLY, X.; BOURLAT, J.S.; JONDELIUS, U.; LITTLEWOOD, D.T.J.; PODSIADLOWSKI, L. 2010. The Phylogenetic position of Acoela as revealed by the complete mitochondrial genome of *Symsagittifera roscoffensis*. *BMC Evolutionary Biology*, **10**:309.
<http://dx.doi.org/10.1186/1471-2148-10-309>
- NORÉN, M.; JONDELIUS, U. 1999. Phylogeny of the Prolecithophora (Platyhelminthes) Inferred from 18S rDNA Sequences. *Cladistics*, **15**:103-112.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-0031.1999.tb00252.x>
- NORÉN, M.; JONDELIUS, U. 2002. The phylogenetic position of the Prolecithophora (Rhabditophora, 'Platyhelminthes'). *Zoologica Scripta*, **31**:403-414.
<http://dx.doi.org/10.1046/j.1463-6409.2002.00082.x>
- PAPS, J.; BAGUÑA, J.; RIUTORT, M. 2009a. Bilateralian Phylogeny: A Broad Sampling of 13 Nuclear Genes Provides a New Lophotrochozoa Phylogeny and Supports a Paraphyletic Basal Acoelomorpha. *Molecular Biology and Evolution*, **26**:2397-2406.
<http://dx.doi.org/10.1093/molbev/msp150>
- PAPS, J.; BAGUÑA, J.; RIUTORT, M. 2009b. Lophotrochozoa internal phylogeny: new insights from an up-to-date analysis of nuclear ribosomal genes. *Proceedings of the Royal Society B*, **276**:1245-1254.
<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2008.1574>
- PASSAMANECK, Y.; HALANYCH, K.M. 2006. Lophotrochozoan phylogeny assessed with LSU and SSU data: Evidence of lophophorate polyphyly. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **40**:20-28.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2006.02.001>
- PETERSON, K.J.; EERNISSE, D.J. 2001. Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences. *Evolution & Development*, **3**:170-205.
<http://dx.doi.org/10.1046/j.1525-142X.2001.003003170.x>
- PHILIPPE, H.; LARTILLOT, N.; BRINKMANN, H. 2005. Multigene Analyses of Bilateralian Animals Corroborate the Monophyly of Ecdysozoa, Lophotrochozoa and Protostomia. *Molecular Biology and Evolution*, **22**:1246-1253.
<http://dx.doi.org/10.1093/molbev/msi111>
- PHILIPPE, H.; BRINKMANN, H.; COPLEY, R.R.; MOROZ, L.L.; NAKANO, H.; POUSTKA, A.J.; WALLBERG, A.; PETERSON, K.J.; TELFORD, M.J. 2011. Acoelomorph flatworms are deuterostomes related to *Xenoturbella*. *Nature*, **470**:255-258.
<http://dx.doi.org/10.1038/nature09676>
- RIEGER, R.M.S.; TYLER, S.; SMITH J.P.S.; RIEGER, G.E. 1991. Platyhelminthes: Turbellaria. In: F.E. HARRISON; B.J. BOGITSH (eds.), *Microscopic Anatomy of Invertebrates, Vol.3, Platyhelminthes and Nemertinea*. New York, Wiley-Liss, p. 7-140.
- RIUTORT, M.; ÁLVAREZ-PRESAS, M.; LÁZARO, E.; SOLÀ, E.; PAPS, J. 2012. Evolutionary history of the Tricladida and the Platyhelminthes: an up-to-date phylogenetic and systematic account. *The International Journal of Developmental Biology*, **56**:5-17.
<http://dx.doi.org/10.1387/ijdb.113441mr>
- ROHDE, K.; HEFFORD, C.; ELLIS, J.T.; BAVERSTOCK, P.R.; JONSON, A.M.; WATSON, N.A.; DITTMANN, S. 1993. Contributions to the phylogeny of Platyhelminthes based on partial sequencing of 18S Ribosomal DNA. *International Journal for Parasitology*, **23**:705-724.
[http://dx.doi.org/10.1016/0020-7519\(93\)90067-9](http://dx.doi.org/10.1016/0020-7519(93)90067-9)
- RUIZ-TRILLO, I.; RIUTORT, M.; LITTLEWOOD, D.T.J.; HERNIOU, E.A.; BAGUÑA, J. 1999. Acoel flatworms: earliest extant bilaterian metazoans, not members of Platyhelminthes. *Science*, **283**:1919-1923.
<http://dx.doi.org/10.1126/science.283.5409.1919>
- RUIZ-TRILLO, I.; PAPS, J.; LOUKOTA, M.; RIBERA, C.; JONDELIUS, U.; BAGUÑA, J.; RIUTORT, M. 2002. A phylogenetic analysis of myosin heavy chain type II sequences corroborates that Acoela and Nemertodermatida are basal bilaterians. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**:11246-11251.
<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.172390199>
- RUIZ-TRILLO, I.; RIUTORT, M.; FOURCADE, H.M.; BAGUÑA, J.; BOORE, J.L. 2004. Mitochondrial genome data support the basal position of Acoelomorpha and the polyphyly of the Platyhelminthes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **33**:321-332.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2004.06.002>
- SEMPERE, L.F.; MARTINEZ, P.; COLE, C.; BAGUÑA, J.; PETERSON, K.J. 2007. Phylogenetic distribution of microRNAs supports the basal position of acoel flatworms and the polyphyly of Platyhelminthes. *Evolution & Development*, **9**:409-415.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1525-142X.2007.00180.x>
- SLUYS, R.; KAWAKATSU, M.; RIUTORT, M.; BAGUÑA, J. 2009. A new higher classification for planarian flatworms (Platyhelminthes, Tricladida). *Journal of Natural History*, **43**:1763-1777.
<http://dx.doi.org/10.1080/00222930902741669>
- SMITH, J.P.S.; TYLER, S. 1985. The acoel turbellarians: kingpins of metazoan evolution or a specialized offshoot? In: S. CONWAY MORRIS; J.D. GEORGE; R. GIBSON; H.M. PLATT (eds.), *The origins and relationships of lower invertebrates*. Oxford, Clarendon Press, p. 123-142.
- SMITH, J.P.S.; TYLER, S.; RIEGER, R.M. 1986. Is the Turbellaria polyphyletic? *Hydrobiologia*, **132**:13-21.
<http://dx.doi.org/10.1007/BF00046223>
- TELFORD, M.J.; HERNIOU, E.A.; RUSSEL, R.B.; LITTLEWOOD, D.T.J. 2000. Changes in mitochondrial genetic codes as phylogenetic characters: two examples from the flatworms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**:11359-11364.
<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.97.21.11359>
- TELFORD, M.J.; COPLEY, R.R. 2011. Improving animal phylogenies with genomic data. *Trends in Genetics*, **27**:186-195.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.tig.2011.02.003>
- TYLER, S.; HOOGE, M. 2004. Comparative morphology of the body wall in flatworms (Platyhelminthes). *Canadian Journal of Zoology*, **82**:194-210.
<http://dx.doi.org/10.1139/z03-222>
- WILLEMS, W.R.; WALLBERG, A.; JONDELIUS, U.; LITTLEWOOD, D.T.J.; BACKELJAU, T.; SCHOCKAERT, E.R.; ARTOIS, T.J. 2006. Filling a gap in the phylogeny of flatworms: relationships within the Rhabdocoela (Platyhelminthes), inferred from 18S ribosomal DNA sequences. *Zoologica Scripta*, **35**:1-17.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1463-6409.2005.00216.x>
- WINNEPENINCKX, B.; BACKELJAU, T.; MACKEY, L.Y.; BROOKS, J.M.; DE WACHTER, R.; KUMAR, S.; GAREY, J.R. 1995. 18S rRNA Data Indicate That Aschelminthes Are Polyphyletic in Origin and Consist of at Least Three Distinct Clades. *Molecular Biology and Evolution*, **12**:1132-1137.
- 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**:249-285.

Submitted on August 6, 2012
 Accepted on January 22, 2013