

UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
DEPARTAMENTO DE SISTEMÁTICA E ECOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

JOSÉ ERIBERTO DE ASSIS

ANÁLISE FILOGENÉTICA DOS POLIQUETAS PORTADORES DE
TORI: A LINHAGEM DOS ENTEROCOELA

João Pessoa - PB

2013

JOSÉ ERIBERTO DE ASSIS

**ANÁLISE FILOGENÉTICA DOS POLIQUETAS PORTADORES DE
TORI: A LINHAGEM DOS ENTEROCOELA**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Área de Concentração em Zoologia) do departamento de Sistemática e Ecologia CCEN/UFPB, como critério básico para obtenção do título de doutor em ciências.

Orientador: Prof. Dr. Martin Lindsey Christoffersen

João Pessoa - PB

2013

JOSÉ ERIBERTO DE ASSIS

ANÁLISE FILOGENÉTICA DOS POLIQUETAS PORTADORES DE TORI: A
LINHAGEM DOS ENTEROCOELA

Tese

Universidade Federal da Paraíba

Banca examinadora

Prof. Dr. Martin Lindsey Christoffersen - UFPB (Orientador)

Prof (a). Dr (a). Elineí Araújo-de-Almeida – UFRN (Examinador externo - titular)

Prof. Dr. Gustavo Sene Silva – UFPR (Examinador externo - titular)

Prof. Dr. Antônio Creão-Duarte – UFPB (Examinador interno - titular)

Prof. Dr. Márcio Bernardino Da-Silva – UFPB (Examinador interno - titular)

Prof. Dr. Douglas Zeppelini – UEPB (Examinador externo - suplente)

Prof. Dr. Ricardo de Souza Rosa – UFPB (Examinador interno - suplente)

A848a de Assis, José Eriberto.

Análise filogenética dos poliquetas portadores de tori: a linhagem dos Enterocoela / José Eriberto de Assis.-- João Pessoa, 2013.

163f.

Orientador: Martin Lindsey Christoffersen

Tese (Doutorado) – UFPB/CCEN

1. Filogenia. 2. Protostomia. 3. Annelida. 4. Análise filogenética. 5. Deuterostomia.

“Aos meus familiares queridos, especialmente aos meus pais, Maria Trajano de Assis e Antônio Francisco *in memoriam.*”

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Martin Lindsey Christoffersen pela orientação durante um bom tempo em seu Laboratório de Filogenia, pelas discussões e coproduções nos trabalhos científicos publicados em revistas nacionais e internacionais. Agradeço também pela amizade e pelo bom relacionamento que tivemos durante todo o processo de estudo.

À Profa. Dra. Carmen Alonso por ter me orientado desde a época de graduação, e por ter me ensinado muito sobre poliquetas. Agradeço pela amizade, de maneira particular, e pela participação nos projetos de pesquisa do laboratório. Também agradeço pela dedicação que ela tem oferecido ao Laboratório de Invertebrado Paulo Young, nos propiciando sempre o melhor para o desenvolvimento de nossa pesquisa. Agradeço ainda pela coautoria nos trabalhos de pesquisa.

À Profa. Dra. Elineí Araújo-de-Almeida (UFRN) pela amizade e pelas discussões acirradas sobre métodos de análise filogenética e pela coautoria de alguns trabalhos científicos. Agradeço ainda por ter me aceitado como estagiário voluntário mesmo quando eu não era do curso de ciências biológicas. Agradeço pela amizade e pela dedicação.

Ao Dr. Paulo da Cunha Lana (UFPR), Dr. José Roberto Botelho (UFPE), Dr. Sergio Salazar-Vallejo (ECOSUR) e Dr. André Garraffoni (UFMG), pelo envio de material biológico depositado em suas instituições. Em particular agradeço ao Paulo Lana por compartilhar a coautoria de trabalhos científicos, e envios de bibliografias.

À Profa. Dra. Ierecê Rosa Lucena (UFPB) pela nossa amizade e pela grande confiança em mim, tanto como pessoa quanto como profissional. Agradeço também por ser para mim, uma pessoa muito especial.

Ao pessoal do Laboratório de Invertebrados Dr. Paulo Young, Joafrâncio Araújo, Daniela Grangeiro, Anne Isabelley, André Santos, e aos que foram para outras instituições.

Aos amigos Pâmela Gusmão e a Emerson Bezerra pela aprendizagem juntos os programas computacionais para análises moleculares e concatenadas.

Aos amigos de pós-graduação Washington Vieira, Kleber Vieira, Cristiane Wanderley, Rudes Nunes, Taciana, Tatiane Ponce, Irane Gonçalves, Josias Xavier, Cesar Cordeiro, pelas discussões produtivas sobre trabalhos científicos em todos os campos das ciências biológicas.

A CAPES fornecimento da bolsa de estudos.

“Muitas vezes, as coisas que me pareceram verdadeiras quando comecei a concebê-las, tornaram-se falsas quando quis colocá-las sobre o papel.”

René Descartes

“A ignorância gera confiança com mais frequência do que o conhecimento: são aqueles que sabem pouco e não aqueles que sabem muito, que tão positivamente afirmam que esse ou aquele problema jamais será resolvido pela ciência.”

Charles Darwin

“There are many reasons why a phylogenetic study may be badly done. Taxon sampling may be inadequate. The characters may be poorly chosen. Hypotheses of homology may be erroneous. The analysis may be performed incorrectly. The results may be misinterpreted or over-interpreted. These are all human errors – by the authors, and perhaps by the reviewers and editors as well – and are all deserving of criticism”

Andrew V.Z. Brower

RESUMO

As primeiras classificações para os anelídeos foram representadas para um grupo peculiar de vermes que formavam as primeiras famílias de poliquetas, agrupadas dentro da Classe Vermes. O grupo foi dividido inicialmente em Annélides Errantes, Annélides tubícolas ou Sédentaires, Annélides Terrícolas e Annélides souceuses. Essas classificações não refletiam ancestralidade comum. Com o surgimento da sistemática filogenética, muitas propostas foram apresentadas para vários outros grupos de organismos, buscando refletir as relações de parentescos. A partir da década de 90 surgiram os primeiros trabalhos de filogenia com dados morfológicos para os anelídeos e poliquetas, com objetivo de confirmar a monofilia dos dois grupos. Nestas análises, Pogonophora foi reduzido a uma família de Polychaeta, os Siboglinidae. Os resultados permaneceram incongruentes quando comparados os dados morfológicos com os dados moleculares, que surgiram posteriormente. Outras propostas filogenéticas apresentaram os Pogonophora como grupo próximo aos poliquetas sedentários, relacionados com os *Owenia*. Nessa proposta, foi estabelecido o clado Metameria para agrupar anelídeos, Enterocoela e Deuterostomia. Pogonophora como uma família de Polychaeta quebra a relação de paradigma evolutivo que este táxon compartilha com os Deuterostômios. Neste trabalho, se usou como grupo interno poliquetas com tori, Pogonophora, Phoronida e Pterobranchia, a fim de estabelecer relações genealógicas entre eles. Desta forma, se usou para análise de parcimônia dados moleculares 18S rRNA, dados morfológicos codificados como binário e multiestados, e dados combinados (moleculares e morfológicos multiestados). Os resultados mostraram várias hipóteses que se diferenciaram um pouco nas topologias, quando foram comparados os cladogramas de caracteres moleculares com os cladogramas de caracteres morfológicos. Embora, a topologia de caracteres combinadas se mostrou igual à topologia de caracteres morfológicos multiestados. Dessa maneira, hipotetiza-se a partir das análises aqui obtidas, que os poliquetas sedentários portadores de tori (incluindo Pogonophora) estão estritamente relacionados aos Phoronida e Deuterostomia, principalmente quando se ressalta o processo de tagmatização. Finalmente, enaltece-se a parafilía de Protostomia, Spiralia, Trochozoa e Lophotrochozoa, ressaltando o monofiletismo de Metameria.

Palavras-chave: Filogenia, Protostomia, Annelida, Análise filogenética, Deuterostomia.

ABSTRACT

The first classifications for the annelids were presented within a peculiar group of worms grouped within Class Vermes. The group was initially divided into Errant Annelides, Tubicolous or Sedentary Annelides, Terricolous Annelids, and Freshwater Annelids. These classifications did not reflect common ancestry. With the advent of phylogenetic systematics, many proposals were made for other organisms, attempting to reflect true relationships. The first proposals for annelids and polychaetes appeared in the 90s, based on morphology, and attempted to confirm the monophyly of these two groups. In these analyses, the Pogonophora were reduced to a family of Polychaeta, the Siboglinidae. These results remained incongruent when compared to results obtained later from molecular data. Another phylogenetic proposal presented the Pogonophora as being close to the sedentary polychaetes, closely related to *Owenia*. In this proposal, the clade Metameria was established to group the annelids, Enterocoela and Deuterostomia. Pogonophora as a family of Polychaeta disregards the evolutionary relationships that this taxon shares with the deuterostomes. In the present work, polychaetes with tori were selected as the ingroups of the analysis, together with Pogonophora, and including Phoronida and Pterobranchia, in order to establish genealogical relationships among these taxa. For parsimony analyses molecular data from 18S rRNA, morphological data coded as binary (a/p), multistate, and combined data (multistate molecular and morphological data) were used. Several slightly different topologies appeared in our results on morphology and molecules. On the other hand, the combined data was similar to the topology obtained from multistate morphology. From these analyses, we hypothesize that sedentary polychaetes with tori (including Pogonophora) are strictly related to Phoronida and Deuterostomia, their tagmatization being considered a particularly important synapomorphy. Finally, we emphasize the paraphyletic nature of Protostomia, Spiralia, Trochozoa and Lophotrochozoa, which are contrasted to the monophyletic Metameria.

Keywords: Phylogeny, Protostomia, Annelida, Phylogenetic analysis, Deuterostomia.

ÍNDICE

1. Introdução	01
1.1. Aspectos históricos	01
1.2. Aspectos gerais dos grupos em estudo	19
2. Objetivos	31
2.1. Geral	31
2.2. Específicos	31
3. Material e Métodos	32
3.1. Metodologia filogenética	32
3.2. Seleção dos caracteres morfológicos	33
3.3. Seleção dos caracteres moleculares e métodos	37
3.4. Caráter, homologia e codificação	40
3.5. Polarização dos caracteres	48
3.6. Análise de parcimônia	49
3.7. Escolha do grupo externo	55
4. Resultados	56
4.1. Análise filogenética com dados moleculares completos	56
4.2. Análise filogenética com dados moleculares com sequências cortadas	61
4.3. Análise filogenética de caracteres morfológicos (binários)	67
4.4. Análise filogenética de caracteres morfológicos (multiestados)	70
4.5. Análise filogenética de caracteres concatenados (moleculares e morfológicos)	73
4.6. O sistema dos poliquetas portadores tori	80
5. Discussão	81
5.1. Discussão dos caracteres	81
5.2. Discussão geral	129
6. Conclusões	137
7. Referências	138

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	06
Figura 2	08
Figura 3	09
Figura 4	10
Figura 5	12
Figura 6	13
Figura 7	14
Figura 8	15
Figura 9	16
Figura 10	17
Figura 11	22
Figura 12	25
Figura 13	27
Figura 14	30
Figura 15	37
Figura 16	57
Figura 17	58
Figura 18	59
Figura 19	60
Figura 20	61
Figura 21	63
Figura 22	64
Figura 23	66
Figura 24	68
Figura 25	25
Figura 26	71
Figura 27	72
Figura 28	74
Figura 29	75
Figura 30a	76
Figura 30b	76

Figura 30c	77
Figura 30d	77
Figura 30e	78
Figura 30f	78
Figura 31	79
Figura 32	88
Figura 33	95
Figura 34	110
Figura 35	112
Figura 36	113
Figura 37	118
Figura 38	120
Figura 39	122
Figura 40	125
Figura 41	127
Figura 42	130
Figura 43	131

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	02
Tabela 2	18
Tabela 3	33
Tabela 4	35
Tabela 5	38
Tabela 6	42
Tabela 7	44
Tabela 8a	51
Tabela 8b	52
Tabela 9a	53
Tabela 9b	53
Tabela 9c	54
Tabela 9d	54
Tabela 10	80

1. INTRODUÇÃO

1.1. Aspectos históricos

A primeira proposta de classificação taxonômica apresentada para os animais vermiformes incluiu um grupo peculiar de organismos que representava o que na época eram compreendidos como “animais de corpo mole”. Com base nessa essência, esses animais foram reunidos na Classe Vermes (Linné, 1758). Atualmente, esses organismos são reconhecidos como grupos distintos, tais como Clitellata, que reúne minhocas e sanguessugas, Polychaeta, Mollusca, Crustacea, Nematoda, Echinodermata que inclui Echinoidea – ouriços-do-mar, Asteroidea – estrelas-do-mar e Cnidaria. Muitas espécies foram descritas em paralelo ao avanço do sistema de classificação binominal, que foi idealizado e aceito nessa mesma época pela comunidade científica, e contribuiu para as primeiras propostas de classificação. Assim, Lamarck (1801) classificou os vermes da seguinte maneira: Vers extérieurs, avec des organes extérieurs (polychaetes, earthworms, echiurans); sans organes extérieurs (*Gordius*, *Hirudo*, *Planaria*); intestins (parasitic worms).

Outras propostas de classificação também foram apresentadas para formar as primeiras famílias de poliquetas (Blainville, 1816; Cuvier, 1816; Lamarck, 1818; Savigny, 1818). Estes autores ainda reconheciam estes organismos entre a Classe Vermes. Nestas propostas de classificações, também se incluíram os vermes Platyhelminthes, Nematoda, Acanthocephala, Mollusca e alguns Crustacea. Audouin & Milne Edwards (1834) sistematizaram o grupo de anelídeos em Annélides: Annélides Errantes (Aphrodisiens, Amphinomiens, Euniciens, Néréidiens, Ariciens, Péripatiens, Chétopteriens, Arénicoliens); Annélides tubicoles ou sédentaires – Serpulids, Flabelligerids; Annélides terricoles – que incluíram Capitellids e minhocas, e Annélides Souceuses, especificamente para as sanguessugas.

Posteriormente, Grube (1850) cunhou o termo Polychaeta, que agrupou grande parte das famílias de vermes anelídeos, embora tenha desconsiderado uma grande parte da classificação realizada por Audouin & Milne Edwards (1834). Grube (1850) atribuiu novos grupos a esse sistema de classificação para os Annelida: Annullata (Appendiculata, Polychaeta) que reuniu grande parte das famílias de Polychaeta. Assim, foi estabelecida a

Ordem Rapacia para reunir poliquetas errantes, de comportamento raptorial, a Ordem Limivora para poliquetas sedentários, escavadores e construtores de tubo, a Ordem Gymnocopa para agrupar Tomopteridea, a Ordem Onychophora para os Peripatea, a Ordem Oligochaeta, que agrupou Naidea e Lumbricina e, por fim, a Ordem Discophora, que agrupou Hirudinacea, Clepsinea, Branchiobdellea, Achantobdella.

Quatrefages (1866) dividiu os Annelida em dois grupos morfológicos básicos: Erraticae, que reuniu poliquetas errantes – Erraticae aberrantes e Erraticae propriae, depois os Sedentariae, que agrupou as formas sedentárias (tubícolas e escavadores) – Sedentariae aberrantes e Sedentariae propriae. Levinsen (1883) criou várias ordens para agrupar as mais diversas famílias de poliquetas. Esse sistema de classificação também foi adotado por Benham (1896). Dales (1963) elaborou a classificação mais detalhada, com base na morfologia faringiana, a qual foi posteriormente aceita por Fauchald (1977) e George in George & Hartmann-Schröder (1985). Portanto, George in George & Hartmann-Schröder (1985) modificou pouca coisa da classificação apresentada por Dales (1963), aceitou grande parte das contribuições atribuídas por Fauchald (1977) e Pettibone (1982), e propôs a última classificação para os Annelida baseada em essencialismo (Tab. 1).

Tabela 1. Última proposta de classificação taxonômica intuitiva tradicional para os Annelida baseada apenas em princípios essencialistas, extraída de George in George & Hartmann-Schröder (1985).

George in George & Hartmann-Schröder, 1985

Annelida

Polychaeta

Phyllodocida

Palmyroidea

Palmyridae (Incluindo Chrysopetalidae)

Pisionoidea

Pisionidae

Aphroditoidea

Aphroditidae, Polynoidae, Polyodontidae, Peisidicidae (= Pholoididae), Sigalionidae,

Eulepethidae

Phyllodocicoidea

Phyllodocidae, Lacydonidae, Alciopidae, Lopadorrhynchidae, Pontodoridae

Iospiloidea

Iospilidae

Typhloscolecicoidea

Typhloscolecidae

-
- Tomopteroidea
 - Tomopteridae
 - Glyceroidea
 - Glyceridae, Goniadidae
 - Sphaerodoroidea
 - Sphaerodontidae
 - Neridoidea
 - Hesionidae, Helmeotphoridae, Pilargidae, Antonbruunidae, Syllidae, Calamyzidae, Nereididae (= Nereidae)
 - Nephtyoidea
 - Nephtyidae, Paraladocydoniidae
 - Amphinomida
 - Amphinomidae, Euphrosionidae
 - Spintherida
 - Spintheridae
 - Eunicida
 - Eunicoidea
 - Onuphidae, Eunicidae, Hartmaniellidae, Lumbrineridae, Arabellidae, Lysaretidae, Dorvilleidae, Iphitimidae
 - Ichthyotomoidea
 - Ichthyotomidae
 - Histriobdelloidea
 - Histriobdellidae
 - Orbiniida
 - Orbiniidae, Paraonidae
 - Questida
 - Questidae
 - Spionida
 - Spionoidea
 - Apistobranchidae, Trochochetidae (= Disomidae), Poecilochaetidae, Spionidae, Heterospionidae
 - Magelonoidea
 - Magelonidae
 - Chaetopteroidea
 - Chaetopteridae
 - Cirratuloidea
 - Cirratullidae
 - Ctenodrilida
 - Ctenodrilidae, Parergodrilidae
-

Psammodrilida	
Psammodrilidae	
Cossurida	
Cossuridae	
Flabelligerida	
Flabelligeridae, Acrocirridae, Fauveliopsidae	
Poeobiida	
Poeobiidae	
Sternaspida	
Sternaspidae	
Capitellida	
Capitellidae, Arenicolidae, Maldanidae (Incluindo Bogueidae)	
Opheliida	
Opheliidae, Scalibregmatidae	
Nerillida	
Nerillidae	
Dinophilida	
Dinophilidae (includi Diurodrilidae)	
Polygordida	
Polygordidae	
Protodrilida	
Protodrilidae, Saccocirridae	
Oweniida	
Oweniidae	
Terebellida	
Pectinariidae (= Amphictenidae), Sabellariidae, Ampharetidae, Trichobranchidae, Terebellidae,	
Sabellida	
Sabellidae (incluindo Sabellongidae), Coabangiidae, Serpulidae, Spirobidae	

Rouse & Fauchald (1995, 1997), por meio de análise filogenética baseada em dados morfológicos, foram os primeiros a estabelecer esquemas filogenéticos para os Annelida, incluindo os Pogonophora como um táxon de Polychaeta – os Siboglinidae. Este novo táxon, tratado como monofilético por Rouse (2001), é interpretado como grupo irmão do ancestral da linhagem que inclui Oweniidae, Sabellariidae, Sabellidae e Serpulidae, todos fazendo parte do táxon Sabellida.

A proposta foi pouco aceita por grande parte dos pesquisadores em todo mundo, pois visualizaram a fragilidade dos caracteres propostos para suporte dos táxons, porque muitos deles eram caracteres homoplásticos (Almeida & Christoffersen, 2001; Salvini-Plawen, 2000; Purschke, 2002; Almeida *et al.*, 2003; Bartolomaeus *et al.*, 2005). Inclusive Rouse & Fauchald (1997) colocaram alguns grupos e explicitaram a ausência de apomorfias.

Para Rouse & Fauchald (1997), o tori – que compreende um cinturão de cerdas modificadas denominadas de ganchos rostrados e uncini, localizado nos neuropódios dos setíferos medianos, foi considerado como um caráter homoplástico, surgindo em vários grupos independentemente (Fig. 1). Porém, a base morfológica para esta classificação foi especialmente a presença de palpos, que já foi homologizada anteriormente por Orrhange (1991). Assim, estabeleceu-se o grupo Palpata, o maior clado constituinte da proposta, que foi dividido em Aciculata (que reuniu Phyllodocida e Eunicida), e Canalipalpata (que agrupou os Terebellida, Spionida e Sabellida). Para os poliquetas desprovidos de palpos, inclusive mais basais na análise, criou-se o grupo Scolecida, semelhante aos helmintos, por reunir muitas famílias escavadoras e tubícolas, tal como Maldanidae, Capitellidae e Arenicolidae (Fig. 1).

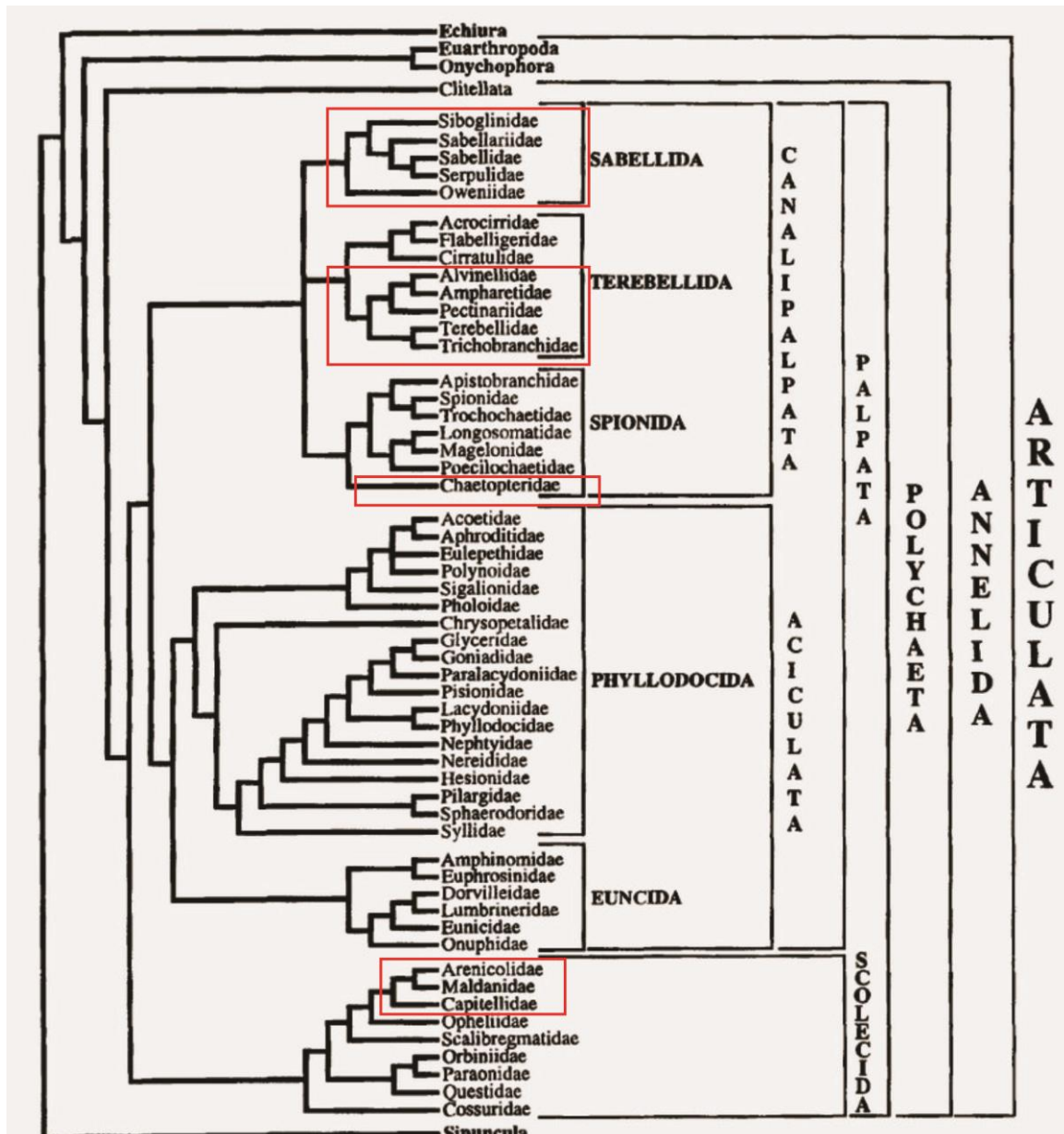


Figura 1. Primeira proposta filogenética para os Annelida baseada em dados morfológicos. Note que os tori surgiram várias vezes entre os poliquetas, cujas famílias estão entre dos quadrados vermelhos. Pogonophora agora chamado de Siboglinidae está entre os Sabellida (modificados de Rouse & Fauchald, 1997).

Muitos trabalhos de filogenia de Annelida e Polychaeta foram desenvolvidos com o propósito de questionar o monofiletismo dos dois grupos. Os resultados foram favoráveis à parafilia dos dois táxons, que permaneceram incongruentes quando trabalhos tanto de cunho morfológico como molecular foram comparados (Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994; Nielsen, 1995; Eibye-Jacobsen & Nielsen, 1996; Westheide, 1997; McHugh, 1997, 2000; Almeida & Christoffersen, 2001; Almeida *et al.*, 2003; Purschke *et*

al., 2000; Jennings & Halanych, 2005). Para trabalhos de biologia molecular foram usados os seguintes genes: 18S rRNA (Bleidorn *et al.*, 2003a, b; Hall *et al.*, 2004); EF1 α (McHugh, 1997, 2000; Kojima, 1998), Histona H3, U2, snRNA e fragmentos de genes (Jennings & Halanych, 2005; Bleidorn *et al.*, 2005, 2006), 18S rRNA em combinação com outros fragmentos de genes como 28S rRNA, 16S rRNA, histona H3 ou *cox1* (Colgan *et al.*, 2006; Rousset *et al.*, 2007). Rousset *et al.* (2007) propuseram uma filogenia para os Annelida com base na maior fonte de dados moleculares combinados, apresentando duas árvores filogenéticas: uma para um conjunto de dados completos, e outra para um conjunto de dados restritos. Entretanto, os grupos permaneceram parafiléticos quando comparados com a proposta de Rouse & Fauchald (1997). Apenas uma única ordem de Polychaeta foi suportada neste trabalho de filogenia molecular – os Amphinomida (Figs. 2-3).

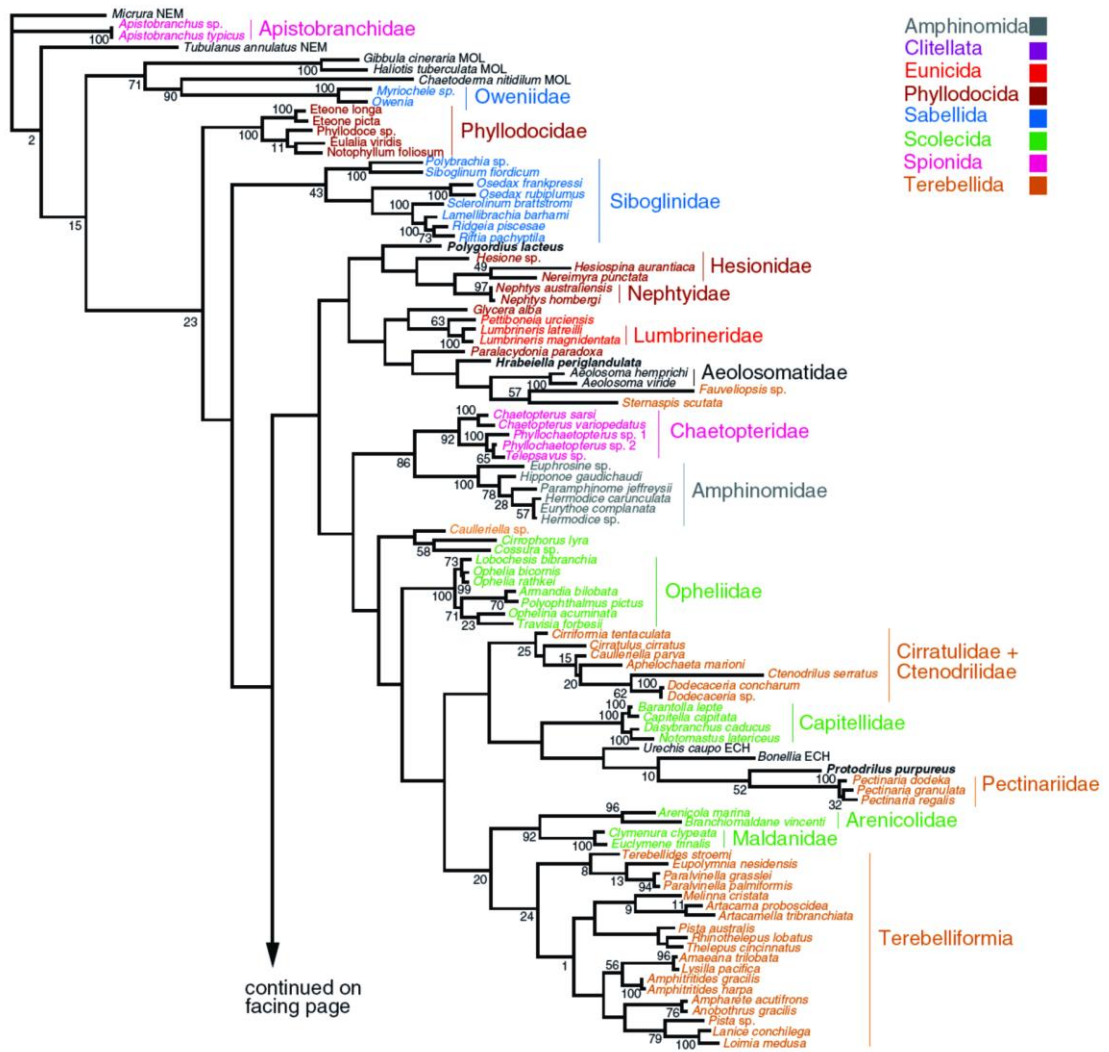


Figura 2. Esquema filogenético proposto para os Annelida com dados moleculares combinando diversos fragmentos de DNA. Nesta hipótese muitos táxons permaneceram parafiléticos. Pogonophora (Siboglinidae) surge como grupo irmão da maior parte dos grupos de poliquetas (Modificado de Rousset *et al.*, 2007). Continuação do cladograma na página seguinte. Note que as cores servem para os dois cladogramas.

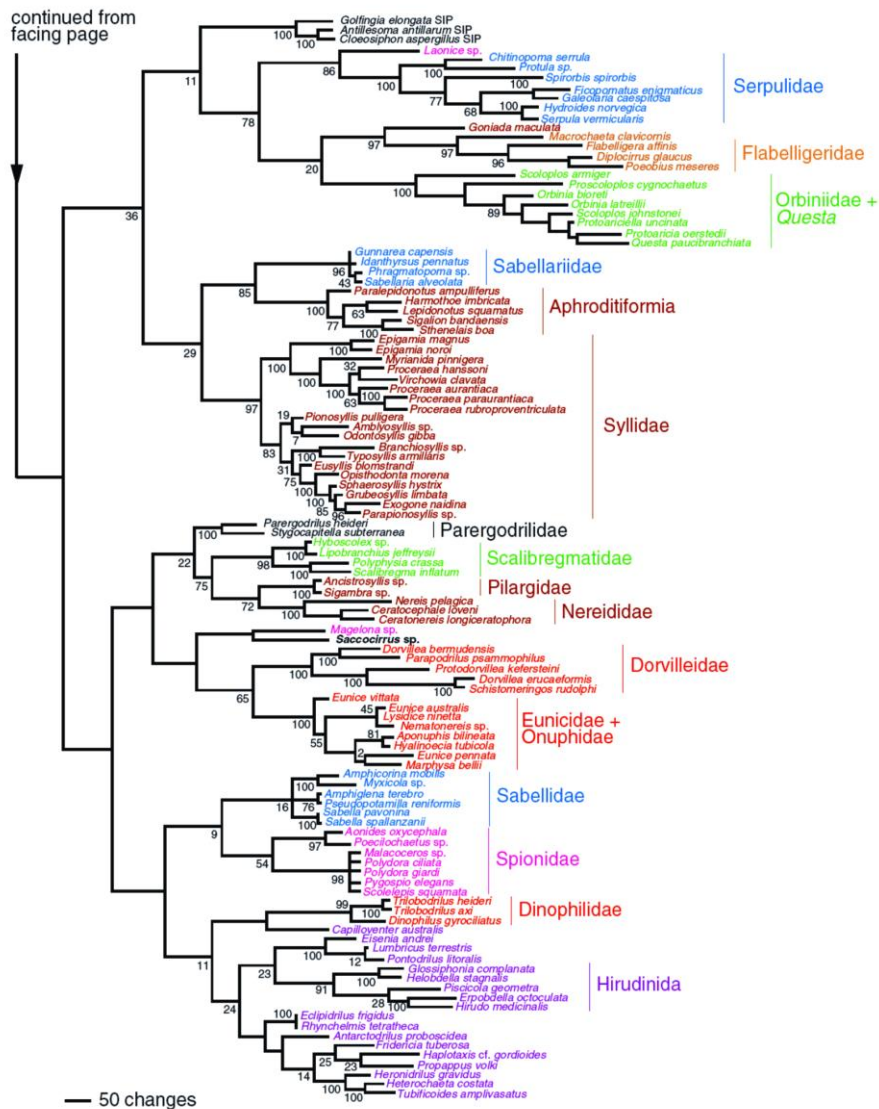


Figura 3. (Continuação da figura 2). Esquema filogenético proposto para os Annelida com dados moleculares combinando diversos fragmentos de DNA. Nesta hipótese muitos táxons permaneceram parafiléticos. Note que Clitellata representado por Hirudinida surge como táxon interno entre os poliquetas (Modificado de Rousset *et al.*, 2007).

Trabalhos de filogenômica buscam representar os Annelida numa filogenia entre os Metazoa, ressaltando que clados como “Lophotrochozoa” e “Protostomia” devem ser tratados como grupos naturais (Halanych, 2004; Bleidorn, 2008; Dunn *et al.*, 2008; Helmkampf *et al.*, 2008; Arendt, 2011; Struck, 2011; Struck *et al.*, 2011).

Christoffersen & Araújo-de-Almeida (1994) apresentaram um esquema filogenético para os Enterocoela destacando um parentesco íntimo com táxon pertencente ao grupo de Polychaeta. Nesta proposta, estes autores questionaram o monofiletismo de Annelida e

Polychaeta, inferindo que estes, juntamente com os Enterocoela, deveriam ser incluídos em um clado monofilético mais abrangente, os Metameria. Assim, os Pogonophora são colocados como grupo-irmão dos Radialia, sendo uma linhagem basal dos Enterocoela, e que os Oweniidae é grupo irmão ancestral dos Enterocoela. Este trabalho foi ressaltado filogeneticamente por Almeida & Christoffersen (2001) e Almeida *et al.* (2003) (Fig. 4A-B).

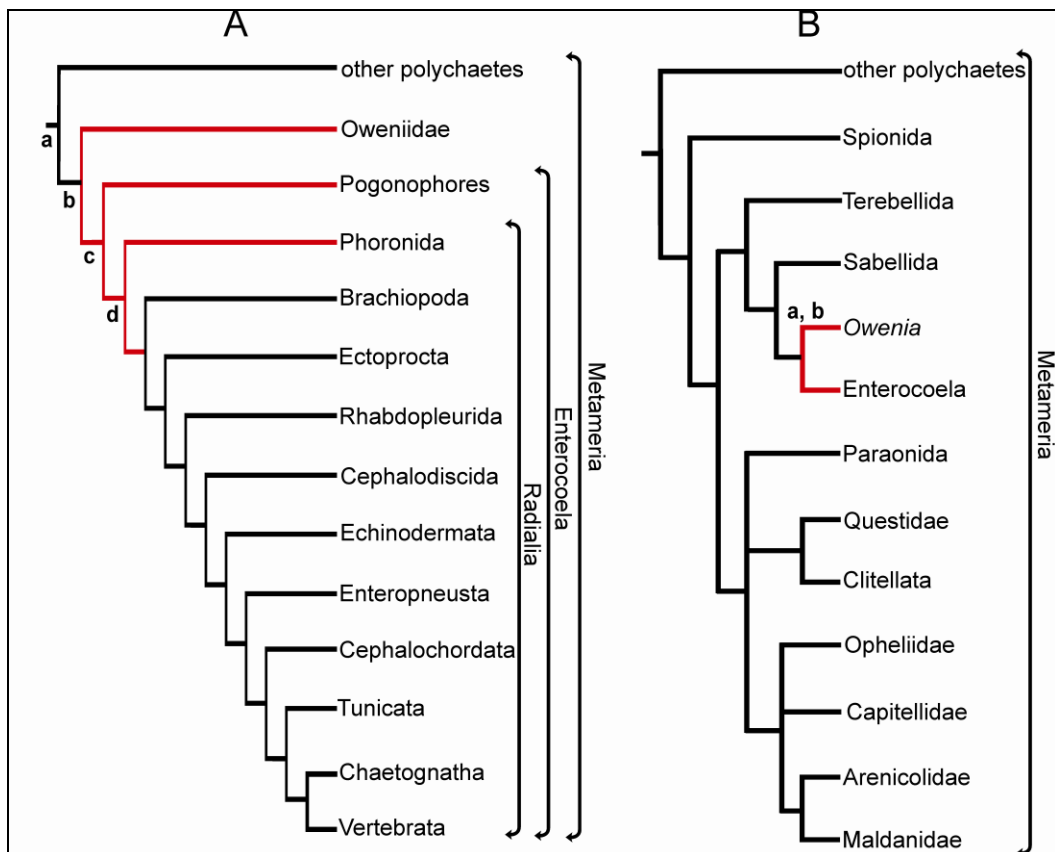


Figura 4A–B. A, Esquema filogenético de para os Enterocoela evidenciando a parafilia dos Annelida e Polychaeta. Nesta hipótese, Oweniidae é grupo irmão de Pogonophora + Radialia e Deuterostomia (Modificado de Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994) (a) outros poliquetas incluindo Ecdysozoa, Echiura, Sipuncula, e Clitellata, multimetameria, esquizocélico com corpo dividido em segmentos similares; (b) multimetameria, esquizocélico, com segmentos fundidos em quatro tagmas: 1) região anterior (cabeça) prostômio e peristômio; 2) um colar; 3) um tronco com muitos segmentos reduzidos e alongado; 4) um pigídio, com segmento reduzido ou vestigial; (c) metamerismo com três tagmas enterocélicos (triméricos), similar aos deuterostômios: 1) cabeça, lóbulo cefálico ou protossomo; 2) região do colar, o mesossomo; 3) um tronco alongado, o metassomo; 4) o opistossoma, com múltiplos segmentos similares; (d) Radialia (Phoronida + Deuterostomia), com um padrão arqui-mérico. B) Fragmento do esquema filogenético para os grupos basais de Metameria, reforçando *Owenia* + Enterocoela (modificado de Almeida *et al.*, 2003) (a) larva com múltipla bandas ciliares, (b) tagmatização.

Desta forma, o táxon Metameria inclui quatro linhagens principais derivadas dos Annelida: 1 – o táxon Echiura, cuja posição entre os Annelida (Metameria) ainda está

incerta (Nielsen, 1995; Eibye-Jacobsen & Nielsen, 1996; McHugh, 1997). Porém, trabalhos mais recentes com dados morfológicos e moleculares sugeriram que Sternaspidae seria o grupo-irmão mais próximo dos equiúros (McHugh, 2000; Almeida & Christoffersen, 2001), enquanto outros autores indicaram a possível relação com Capitellida (Colgan *et al.*, 2006; Dunn *et al.*, 2008) (Fig. 5); 2 – Ecdysozoa como um grupo derivado de uma linhagem ancestral dos poliquetas com élitros ou escamas. Esta hipótese propõe que a origem dos artropódios é a partir de parapódios de poliquetas basais, em especial *Aphrodita* (Walton, 1927; Manton, 1977; Almeida & Christoffersen, 2001; Almeida *et al.*, 2008), por causa da hipótese de homologia entre os élitros de Aphroditiformia e as placas dorsais dos lobopodados marinhos (Dzik & Krumbiegel, 1989). Estas ideias são mais explicitadas em Almeida & Christoffersen (2001) e Almeida *et al.* (2003, 2008). 3 – Clitellata, um grupo monofilético no qual ocorreu a perda dos parapódios, encontra-se estritamente relacionado com os Questidae (Almeida & Christoffersen, 2001; Almeida *et al.*, 2003; Garraffoni & Amorim, 2003; Christoffersen, 2007, 2012), 4 – Pogonophora que foi indicado como um grupo pertencentes aos “poliquetas sedentários” tubícolas, estando relacionados com Oweniidae, em especial com *Owenia*, cuja larva mitrária foi considerada uma trocófora modificada que possui bandas ciliares múltiplas, e com os animais oligoméricos (Radialia), que apresentam redução no número de segmentos corporais para formação de tagmas (Gardiner, 1978, 1979; Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994; Salvini-Plawen, 2000; Almeida & Christoffersen, 2001; Almeida *et al.*, 2003; Brown *et al.*, 2008; De Assis & Christoffersen, 2010).

Na proposta de Colgan *et al.* (2006) os Myzostomida, Echiura, Clitellata e Phoronida surgem entre os poliquetas, e foram bem suportados com valores de suporte de bootstraps (Fig. 5).

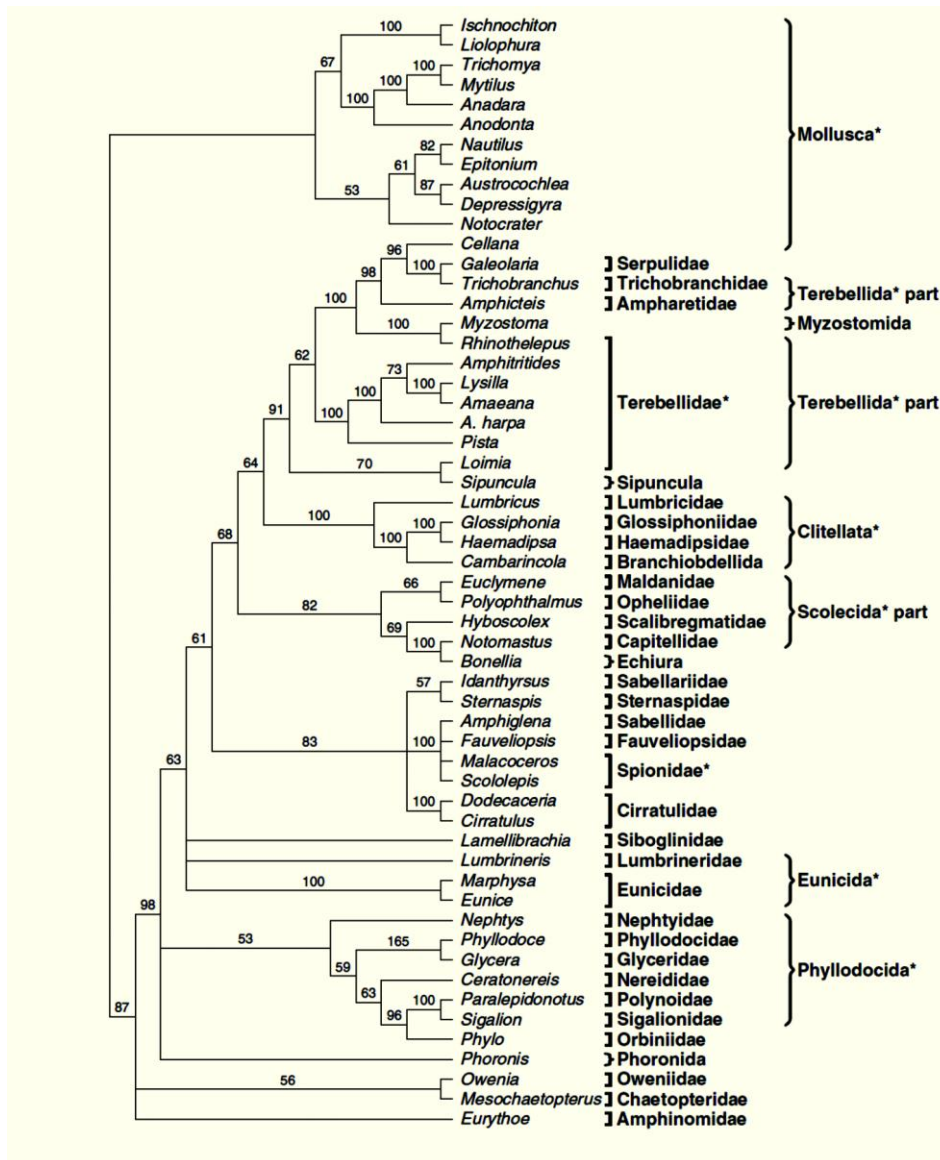


Figura 5. Esquema filogenético para os Annelida a partir de dados moleculares combinados. Note que os valores de bootstraps suportaram os Phoronida, Clitellata, Sipuncula e Echiura entre os poliquetas. (Modificado de Colgan *et al.*, 2006).

Estas propostas também são confirmadas por dados paleontológicos, nos quais pesquisas indicaram que a origem dos vertebrados foi a partir de vermes segmentados (Conway Morris, 2003a, b). Entretanto, a visão mais recente de filogenia dos Metazoa estabelece Annelida como táxon interno entre os Lophotrochozoa, embora o seu posicionamento ainda permaneça incerto entre os táxons internos desse grande grupo. Isso se deve às incongruências causadas pela enorme quantificação de caracteres combinados (moleculares e morfológicos) (Halanych, 2004) (Fig. 6).

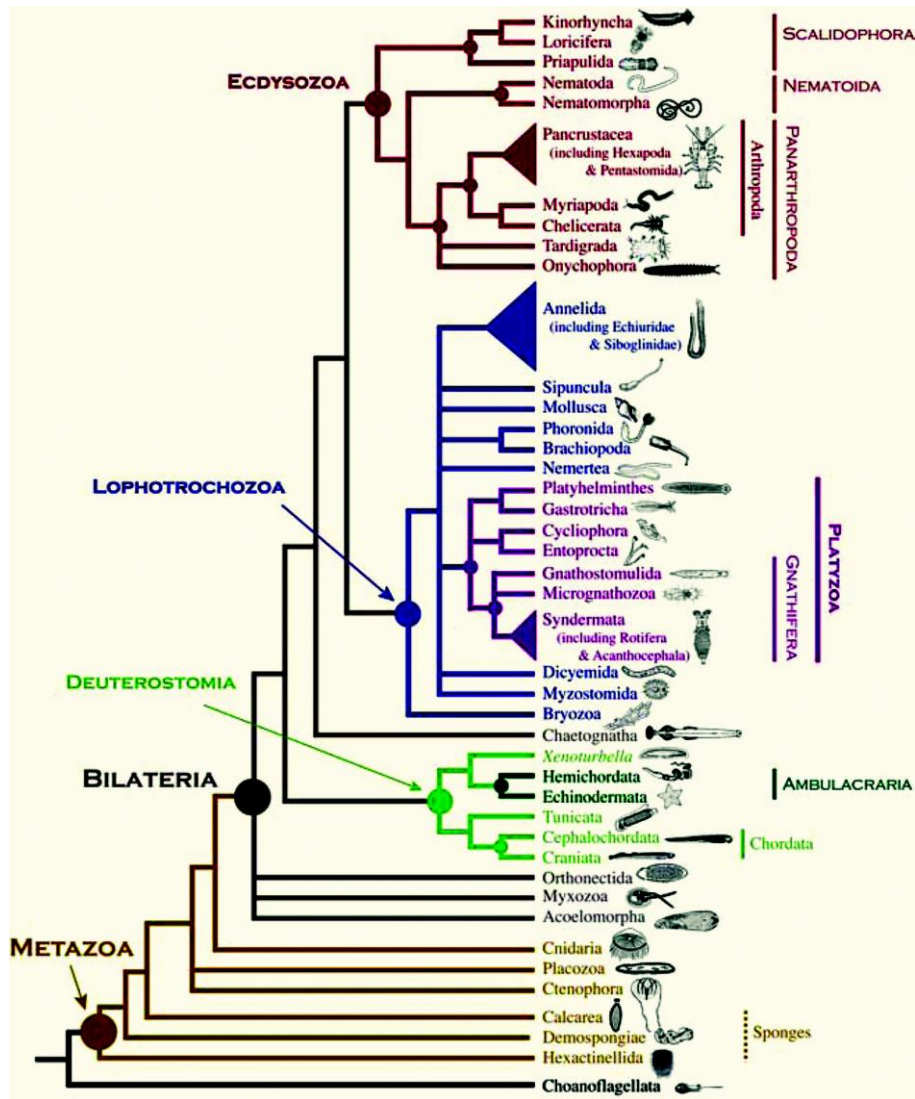


Figura 6. Esquema filogenético mostrando a síntese de consenso atual sobre a evolução dos Metazoa. Protostomia não foi indicado no cladograma, pois estes autores evitam usar esse termo. Como táxons mais inclusivos surgem os Lophotrochozoa e Ecdysozoa (Modificado de Halanych, 2004).

Uma importante série de trabalhos sobre ontogenia de cerdas neuropodiais foi publicado por Bartolomaeus (1995, 1996), Mayer & Bartolomaeus (1996, 1997), e Bartolomaeus *et al.* (2005). Estes autores compararam os uncini de vários poliquetas com as cerdas (uncini) de pogonóforas, e esquematizaram uma filogenia que incluiu os Oweniida, Terebellida, Pogonophora e Sabellida como táxons estritamente relacionados. No entanto, eles não destacam que os anelídeos poliquetas estejam relacionados com os deuterostômios (Fig. 7).

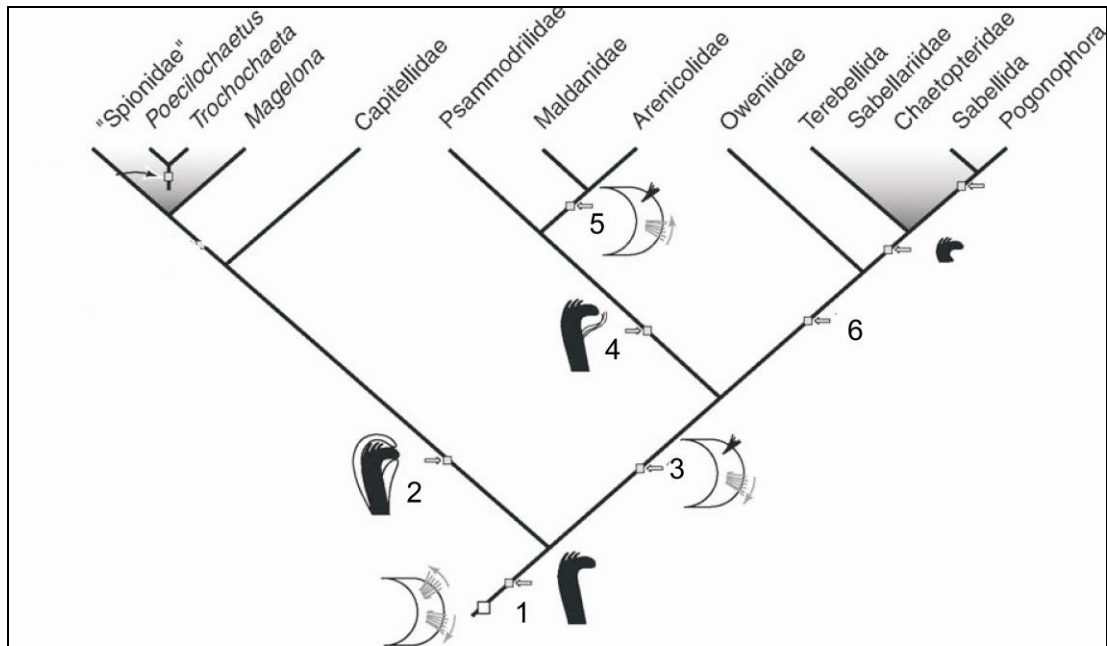


Figura 7. Esquema filogenético dos poliquetas portadores de uncini (modificado de Bartolomaeus *et al.*, 2005). 1) modo formação especial dos ganchos envolvendo as linhagens de Spionidiformia; 2) capuz rodeando o ápice dos uncini; 3) fileira de cerdas notopodiais modificadas em bolsas; 4) uncini com barbas, desenvolvimento lecitotrófico; 5) local de formação dos cerdas neuropodiais invertido, comedores de depósitos; 6) redução dos ganchos neuropodiais nos setígero 1.

Struck *et al.* (2011) apresentaram uma filogenia baseada em dados moleculares, na qual foram usadas 47.953 posições de aminoácidos derivados de 231 fragmentos de genes, sendo denominada de análise filogenômica. Nessa análise, os autores utilizaram vinte famílias de poliquetas, Siboglinidae ou Pogonophora, Myzostomida, Echiura, Clitellata e Sipuncula. Como resultado, eles sistematizaram os grupos da seguinte forma: Annelida, Clado 1, que agrupou Errantia e Sedentaria, como base no modo de vida, como estabelecido em trabalhos prévios, e ainda hipotetizaram a evolução dos parapódios (Figs. 8-9).

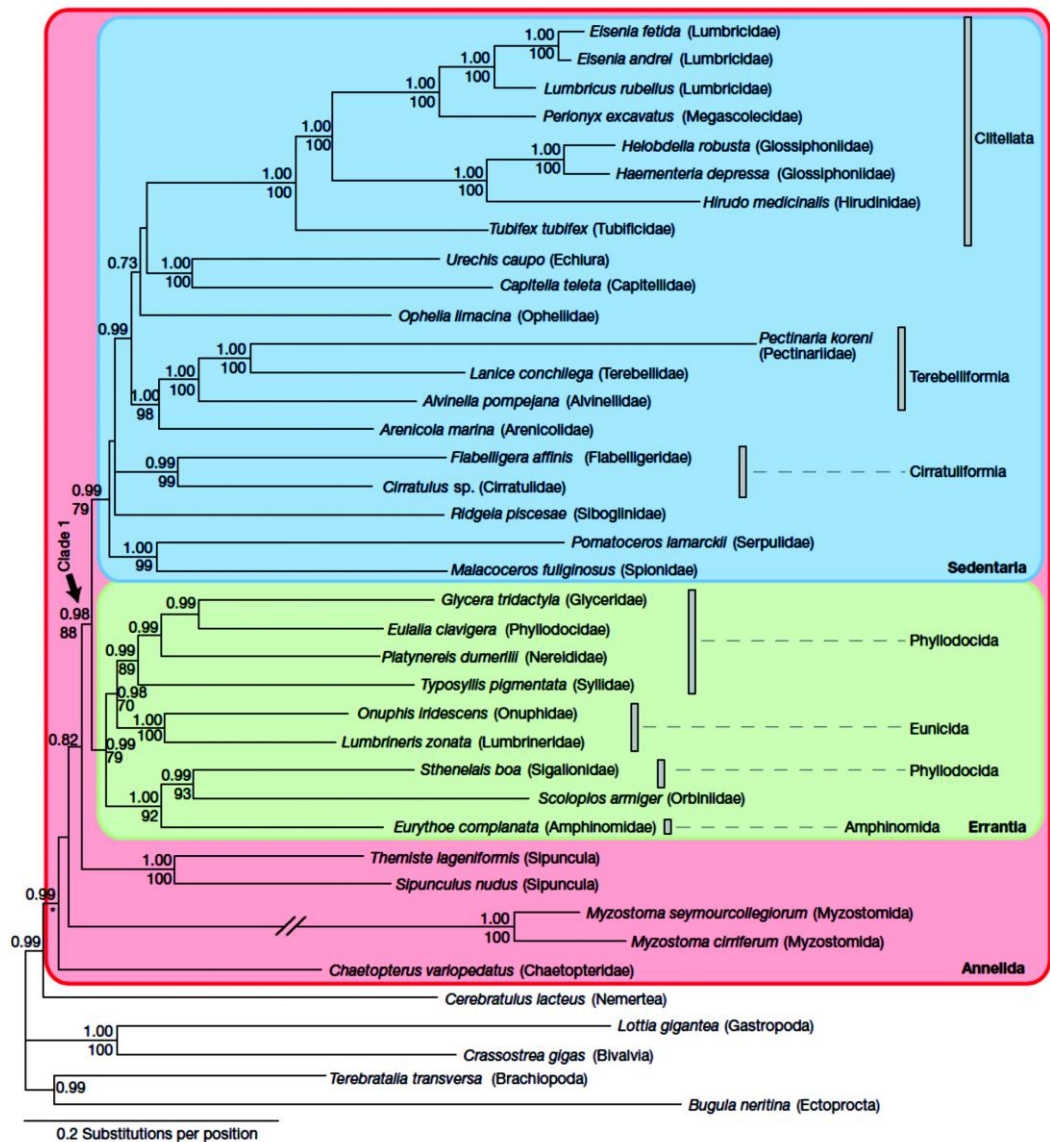


Figura 8. Esquema filogenético para Annelida baseado em todo o genoma dos exemplares. Note que Chaetopteridae é grupo-irmão de poliquetas sedentários (inclui Clitellata e Echiura) e poliquetas errantes (Modificado de Struck *et al.*, 2011).

Embora muitos trabalhos tenham buscado justificar o monofiletismo de Annelida e Polychaeta através de análises filogenéticas, tanto de cunho morfológico como de cunho molecular, os resultados permaneceram ainda mais incongruentes ao confrontar as duas ferramentas para hipóteses de homologia secundária (Rouse & Fauchald, 1995; 1997; Rousset *et al.*, 2007). As hipóteses de relacionamento filogenético propostas por Rouse & Fauchald (1995, 1997) não foram satisfatórias, nem representam um consenso entre os pesquisadores, como foi demonstrado anteriormente. Mesmo assim, foram convincentes para alguns cientistas que adotaram esse sistema de classificação (Rousset *et al.*, 2007; Rouse & Pleijel, 2007).

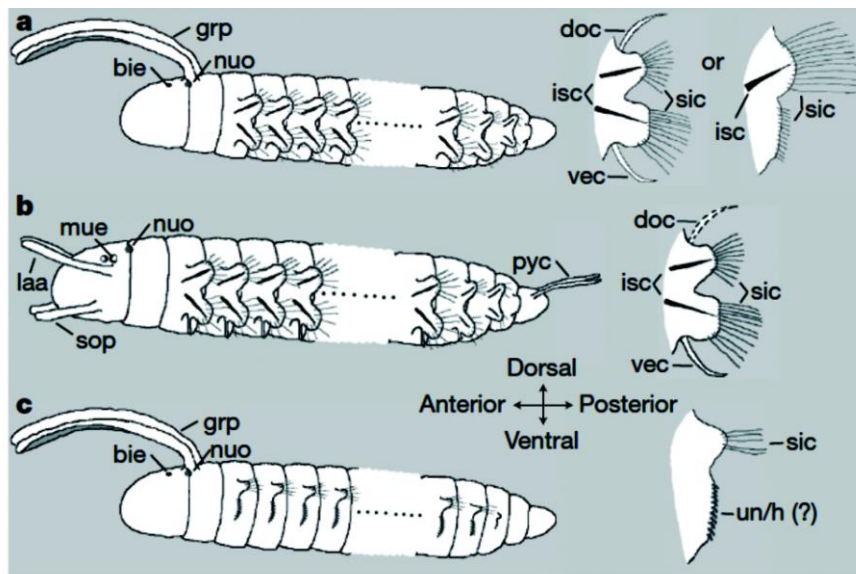


Figura 9. Esquema evolutivo para poliquetas anelídeos evidenciando a origem dos parapódios. Note a determinação da posição do eixo corporal em ventral e dorsal, anterior e posterior. Os poliquetas com tori é de um grupo mais derivado figura c (Modificado de Struck *et al.*, 2011). bie, olhos bicelulares; doc, cirrus dorsal; grp, palpos sulcados; isc, suporte de cerdas internas; laa, antenas laterais; mue, olhos multicelulares; nuo, órgão nugal; pyc, cirrus pigidial; sic, cerdas simples; sop, palpos sólidos; un/h, uncinus/ganchos; vec, cirros ventral.

A hipótese apresentada de Rouse & Fauchald (1997) quebra a compreensão da história evolutiva dos Metazoa, na qual os Annelida (Clitellata, Polychaeta e Pogonophora) e outros invertebrados ainda constituem os grupos menos resolvidos da história evolutiva dos Metazoa (Struck *et al.*, 2011). Por isso, a mudança de *status* de Filo Pogonophora para a Família Siboglinidae (Polychaeta) sugerida por Rouse & Fauchald (1995, 1997), quebra o paradigma de pensamento evolutivo que sustenta que este táxon possui parentesco com os Enterocoela, como hipotetizado previamente por muitos autores (Gardiner, 1978, 1979; Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994; Salvini-Plawen, 2000; Almeida & Christoffersen, 2001; Almeida *et al.*, 2003).

A partir dos anos de 1980, ocorreu um confronto entre os pesquisadores de diferentes países que defendem um posicionamento sistemático diferente para os Pogonophora: a) por um lado, que os pogonóforas devem ser tratados como um grupo independente entre os protostômios (Jones, 1985a, b; Southward, 1975, 1999, Southward *et al.*, 2002); b) por outro, que estes animais devem ser tratados como um agrupamento independente entre os Deuterostomia, relacionado aos hemicordados (Johansson, 1937; Hyman, 1959, Ax, 1987; Ivanov, 1955, 1960; Siewing, 1975; Malakhov *et al.*, 1997; Ivanova-Kazas, 2007); c) alternativamente, que eles devem ser colocados como a uma

família de poliquetas, os Siboglinidae (Rouse & Fauchald, 1995, 1997; Rouse, 2001; Schulze, 2003; Bartolomaeus *et al.*, 2005, Pleijel *et al.*, 2009); d) ainda, que estes táxons devem ser tratados como um grupo transicional que compartilha traços entre os “Protostomia” e os Deuterostomia, sendo que “Protostomia” deve ser tratado como grupo parafilético, enquanto os Deuterostomia devem ser tratados como um grupo derivado de ancestrais protostomados, e não como grupo irmão (ver Fig. 10) (Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994; Almeida & Christoffersen, 2001; Winchell *et al.*, 2002; Almeida *et al.*, 2003; De Assis & Christoffersen, 2010).

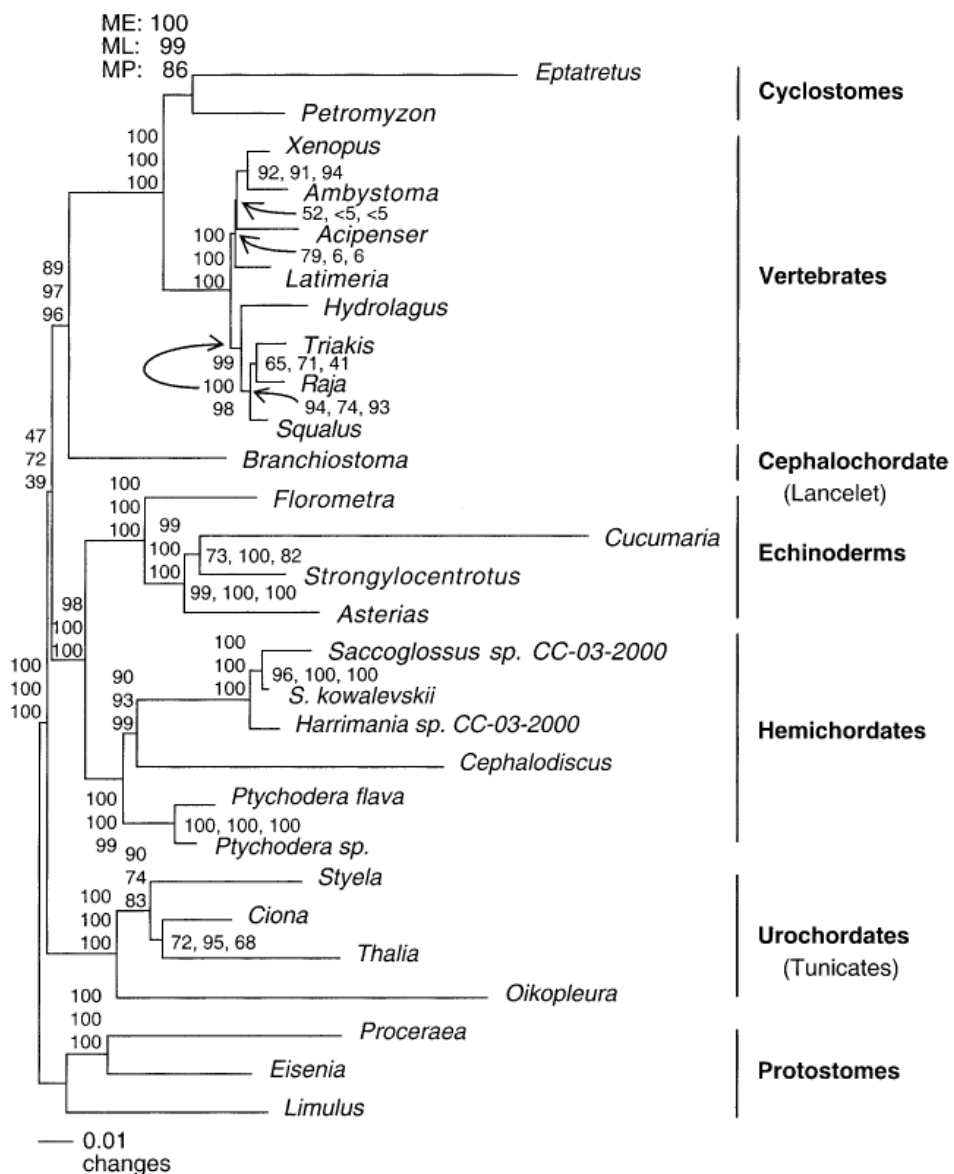


Figura 10. Esquema filogenético para Chordata baseado em grande e pequena subunidade ribossomal rRNA (28S rRNA e parcial 8S rRNA) e (18S rRNA) respectivamente. Note que os Deuterostomados são grupo irmão de “Protostomia” (Modificado de Winchell *et al.*, 2002). *Proceraea* (anelídeo poliqueta Syllidae); *Eisenia* (oligoqueta terrestre) e *Limulus* (artrópode aquático).

As sistematizações filogenéticas antagônicas foram resultados de propostas diferentes em relação à classificação dos anelídeos poliquetas, e podem ser observadas em Rouse & Fauchald (1997) e Almeida & Christoffersen (2001) (Tab. 2). Note que Rouse & Fauchald (1997) defendem o monofiletismo de Annelida e Polychaeta, enquanto Almeida & Christoffersen (2001) reforçaram o parafiletismo de ambos os grupos. Embora, a proposta inicial que aponta o parafiletismo de Annelida e Polychaeta encontra-se em Christoffersen & Araújo-de-Almeida (1994).

Tabela 2. Dois esquemas de sistematização para os anelídeos: A – Sistematização proposta para os anelídeos baseada em filogenia com dados morfológicos. Nessa proposta Annelida e Polychaeta são tratados como grupos monofiléticos (modificado de Rouse & Fauchald, 1997); B – Sistematização proposta para os anelídeos baseada em filogenia com dados morfológicos. Nessa outra sistematização, os Annelida são tratados como grupos parafiléticos dos quais derivam os Polychaeta, Clitellata, Ecdysozoa, Echiura e Enterocoela (modificado de Almeida & Christoffersen, 2001).

A	B
Articulata	Metameria
Arthropoda	Glyceriformia
Annelida	Paralacydonidae
Clitellata	Glyceridae+
Polychaeta	Glyceridae
Scolecida	Goniadidae
Palpata	Phanerocephala
Canalipalpata	Eunicida
Sabellida	Nephytidae
Spionida	Amphinomidae++
Terebellida	Amphinomidae+
Aciculata	Amphinomidae
Phyllodocida	Euphrosinidae
Eunicida	Eunicidae++
	Eunicidae+
	Eunicidae
	Onuphidae
	Dorvilleidae+
	Dorvilleidae
	Sedentaria
	Phyllodocida
	Aphroditiformia
	Pisionidae

Sigalionoidea+
Sigalionoidea
Polynoidea+
Polynoidea
Aphrodita+
Aphrodita
Ecdysozoa
Phyllodocidiformia
Lacydoniidae
Phyllodocidae+
Phyllodocidae
Syllidae*
Syllidae
Nereididae
Pilargidae

1.2. Aspectos gerais dos grupos em estudos

- Os poliquetas

Os poliquetas constituem um dos grupos de metazoários mais frequentes e abundantes na fauna marinha bentônica, independentemente da profundidade (Blake, 1997a; Martin & Britayev, 1998). Eles podem ocorrer em todas as regiões marinhas, mares tropicais e subtropicais, e regiões polares (Chamberlin, 1919), e ambientes estuarinos. Por fim, poucas espécies toleram águas continentais ou habitam ambientes terrestres (George & Hartmann-Schröder, 1985; Amaral & Nonato, 1996). Uma grande parte destes animais compreende formas rastejadoras de superfície, vagando sobre substrato, algas e corais. Outras formas são planctônicas, e interagem com larvas planctônicas e outras formas adultas (Rouse & Pleijel, 2001). Ainda podem ser escavadores formando galerias subterrâneas, ou são sedentários, vivendo em buracos escavados no substrato ou produzem os seus tubos de calcário (Day, 1967a, b; Fauchald, 1977). Em torno de 13 famílias de poliquetas foram registradas com algum modo especial de associação comensal (Clark, 1956; Martin & Britayev, 1998). Nas zonas recifais, os poliquetas constituem uma massa rica em diversidade que sustenta estes ecossistemas, sempre associados à riqueza de algas marinhas e outros invertebrados (Martin, 1987; Martin & Britayev, 1998).

Os poliquetas são animais metamerizados, cujo corpo consiste de três regiões básicas: a região pré-segmental, que é formada pelo prostômio e o peristômio, que em grande parte das espécies encontram-se presentes as estruturas sensoriais (Fauchald, 1977; Fauchald & Rouse, 1997); o tronco, e o pigídio, que porta o ânus.

O prostômio é um lóbulo pré-oral e não constitui um metâmero (Fauchald, 1977; Blake, 1997a). Esta estrutura possui um cérebro na porção anterior, podendo apresentar estruturas sensoriais tais como ocelos ou olhos, antenas e palpos (Pilgrim, 1966; Black, 1997a; Fauchald & Rouse, 1997). Pode ainda ser limitado por sulcos ciliados – as fendas nucais – que são órgãos quimiorreceptores. As fendas ciliadas foram consideradas por Rouse & Fauchald (1997) e Rouse & Pleijel (2007) como o caráter sinapomórfico mais importante que sustenta o monofiletismo dos Annelida. No entanto, estas estruturas não são observadas em alguns grupos de poliquetas, tal como *Diurodrilus*, *Parergodrillus* e *Hrabeiella*, Oweniidae, Sabellidae, Serpulidae, Sabellariidae, Siboglinidae ou Pogonophora, e Clitellata. Por outro lado, estão presentes em Sipuncula. Por isso, o monofiletismo de Annelida e Polychaeta tem sido questionado por muitos autores (Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994; Eibye-Jacobsen & Nielsen, 1996; McHugh, 1997; 2000; Purschke, 1997; Purschke *et al.*, 2000).

O peristômio é considerado o primeiro metâmero, onde muitas vezes se encontra diferentemente conectado e fundido com o prostômio em várias famílias (Day, 1967a, b; Imajima & Shiraki, 1982a; Fauchald & Rouse, 1997; De Assis *et al.*, 2010). No geral, o peristômio forma a boca, que está localizada no lado ventral do corpo. Forma também o teto da boca e os anéis após o prostômio, que são considerados como segmentos ápodos fusionados (Fauchald & Rouse, 1997). O peristômio ainda pode agrupar estruturas sensoriais como cirros ou tubérculos.

A próxima região é o tronco. Esta estrutura é limitada por septos do segmento vizinho, e pode ser mais ou menos complexo. Cada metâmero é homônimo e dotado de parapódios com sistema de sustentação por acículas e cerdas (Fauchald & Rouse, 1997; Almeida & Christoffersen, 2001). As cerdas e acículas podem ser ausentes ou modificadas em cerdas especiais de ancoragem, os ganchos (Knight-Jones, 1983). Os parapódios podem ser birremos, em grande maioria, com um lóbulo ventral e um lóbulo dorsal, ou unirremos com apenas o lóbulo ventral bem desenvolvido. Estas estruturas podem possuir cirros, papilas e brânquias (Blake, 1997a).

Em poliquetas sedentários, o tronco torna-se dividido em duas partes: uma anterior, o tórax, cujos segmentos são relativamente mais robustos, às vezes cobertos por membranas (Fauchald, 1977); e o abdômen, que não é muito diferenciado e os segmentos vão decrescendo em tamanhos até o pigídio (Fauvel, 1927; Fauchald, 1977).

A terceira região corresponde ao pigídio, que inclui a zona de crescimento onde os segmentos são multiplicados, e o ânus (Anderson, 1974; Schröder & Hermans, 1975). O pigídio pode se apresentar de muitas formas. Pode possuir placas e copo anal, como em maldanídeos, pode portar uma cauda longa e curvada para cima, como em sabellariídeos, ou pode ser cônico como em grande parte das famílias de poliquetas. O ânus é, geralmente, terminal e pode portar muitas estruturas sensoriais, como os cirros e as papilas (Blake, 1997a).

Durante muito tempo, os poliquetas têm sido divididos artificialmente em dois tipos morfológicos básicos: 1. Errantes – que se deslocam ativamente pelo substrato, sendo dotados de estruturas locomotoras e sensoriais bem desenvolvidas, como antenas, palpos, cirros e olhos. O seu corpo é uniforme, não dividido em regiões e com parapódios bem desenvolvidos. São animais predadores e possuem uma faringe eversível e mandíbulas quitinizadas, que lhe servem para predação (Fauchald & Jumar, 1979; Amaral & Nonato, 1996; Blake, 1997a (Fig. 11A-B); e 2. Sedentários – que geralmente são construtores de tubos ou vivem em buracos escavados na areia ou lama. Os tubos podem ser de calcário ou de partículas minerais juntamente com fragmentos de outros invertebrados (Fauchald, 1977; Day, 1967a, b; De Assis *et al.*, 2010). São animais filtradores ou comedores de depósitos, selecionando partículas em suspensão ou microplâncton. Outras espécies são detritívoras. Neste grupo, encontram-se os palpos longos e sulcados, cirros, tentáculos e radíolos, que servem para a busca do alimento e respiração. O corpo destes animais torna-se muito bem dividido em tórax, abdômen e uma terceira parte, a cauda ou pigídio (Fauchald, 1977; Day, 1967b). Os parapódios dos setígeros medianos são formados, em grande parte, por um cinturão de ganchos situados em cada lado ventral do corpo (Fig. 11C-D). Este par de estruturas forma os chamados tori, que ajudam a sustentar o animal dentro do tubo ou a se enterrar em galerias subterrâneas (Knight-Jones, 1983; Amaral & Nonato, 1996; Blake, 1997). Este caráter foi tratado como homoplástico nas propostas cladísticas de Rouse & Fauchald (1995, 1997).

Os poliquetas sedentários são caracterizados pela redução ou perda de metamerismo, com tendência para a diferenciação corporal (tagmose), para a formação da

cabeça, do tórax, do abdômen e da cauda (Blake, 1997a; Almeida & Christoffersen, 2001; Almeida *et al.*, 2003; De Assis & Christoffersen, 2010).

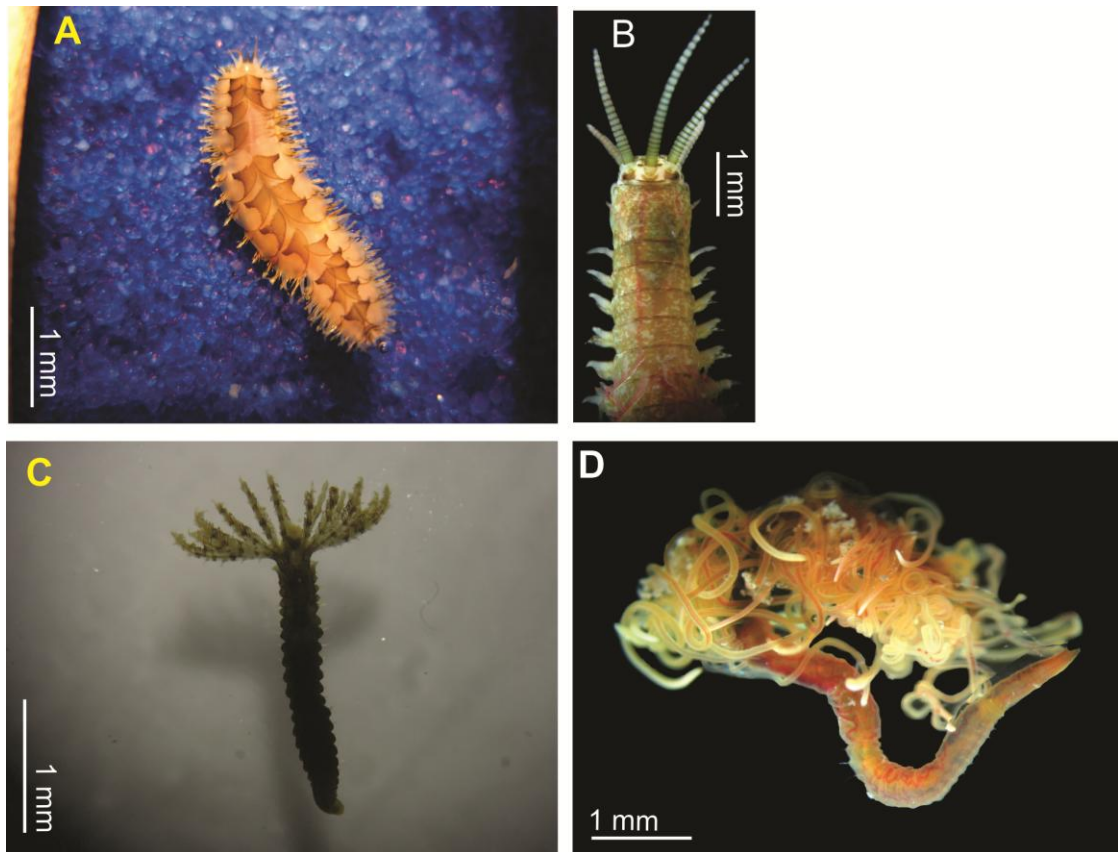


Figura 11A-D. A, Vista dorsal de um poliqueta escamoso da família Polynoidae, *Malmgreniella variegata*. Note o padrão basal de disposição dos segmentos; B, Outro exemplar errante da família Eunicidae, *Eunice* sp., mostrando os longos palpos sensoriais; C, Imagem de um poliqueta sedentário da família Sabellidae, *Branchiomma* sp. em vista dorsal mostrando a coroa branquial; D, Vista lateral de um poliqueta da família Cirratulidae, *Cirriformia* sp., mostrando o conjuntos de tentáculos sulcados. As fotos são do LIPY.

- Os pogonóforas

Os Pogonophora ou vermes-barba compreendem um grupo peculiar de vermes altamente modificados, que habitam exclusivamente regiões marinhas variando entre 100 a 6.400 metros de profundidade (Ivanov, 1963; Southward, 1999). Eles secretam tubos de quitina e podem suportar de 3^o a 10^oC de temperatura (Southward, 1999). O corpo dos pogonóforas consiste em quatro regiões básicas: a cabeça, região cefálica ou lóbulo cefálico, que é uma protuberância anterodorsal que se encerra com tentáculos, também chamado protossoma; o protossoma mais o mesossoma formam a parte dianteira (Ivanov,

1963); o mesossoma corresponde ao primeiro segmento (Fig. 12A-F). Em fremulatas, o primeiro segmento forma um colar com a presença de um freio em forma de V; enquanto nos vestimentíferos, o primeiro segmento apresenta-se com uma vestimenta. Entretanto, nos monilíferas não ocorre uma distinção clara entre estas partes anteriores, pois apresentam a cabeça muito reduzida (Southward, 1999); o tronco ou segundo segmento é a região mais alongada, possuindo numerosas papilas adesivas distribuídas longitudinalmente, e cinturões de uncini (cerdas) situados medianamente que dividi esta parte do corpo em região pré-anular e pós-anular (Ivanov, 1963). Esta parte mediana do corpo compreende o metassoma; a última parte é o opistossoma, que é o extremo posterior do tronco formado por muitos segmentos. Nesta região, encontram-se muitas cerdas em forma de prego em ambos os lados do corpo (Webb, 1964; Southward, 1980; George & Southward, 1973).

Durante muito tempo os pogonóforas foram considerados como animais que possuíam três partes corporais, uma cabeça com tentáculos, um colar, e uma parte posterior, o tronco, que correspondiam respectivamente ao prossoma, mesossoma e metassoma (Caullery, 1914, 1948; Ivanov, 1955, 1963). Por isso muitos pesquisadores os relacionaram aos deuterostômios. Entretanto, Webb (1964) foi o primeiro a descrever o animal completo, que apresentava uma quarta parte, a qual denominou de opistossoma. A partir desta descoberta, os pogonóforas vêm sofrendo inúmeras tentativas de classificação, mas ainda em tempos atuais não se chegou a um consenso em relação à sua posição sistemática.

Os pogonóforas são animais com desenvolvimento planctotrófico, de clivagem espiral modificada, mas com muita dúvida se seu celoma surge por esquizocelia ou enterocelia, pois muitos argumentos foram favoráveis aos dois modos de formação celômica, não havendo um consenso entre diversos pesquisadores (Gureeva & Ivanov, 1986; Nørrevang, 1970). Entretanto, Christoffersen & Araújo-de-Almeida (1994) e Ivanova-Kazas (2007) consideram os pogonóforas como Enterocoela. Eles possuem um sistema nervoso constituído por um plexo epidérmico formado por neurônios, que é característico de Epineuralia (Oligomera + Chordata) (Salvini-Plawen, 2000), com o cordão nervoso ventral estendendo-se da região anterior da cabeça até o opistossoma. Caracteristicamente, eles possuem um par de axônios gigantes (Ivanov, 1994; Jones & Gardiner, 1989; Sasayama *et al.*, 2003). Apresentam um único par de nefrídios localizado

no primeiro segmento, como em Sabellida, Oweniidae, Phoronida e Deuterostomia (Schulze, 2001; Bartolomaeus, 1995; Bartolomaeus *et al.*, 2005).

Os pogonóforas são animais de caracteres muito derivados, e seu modo de vida os limitou a viverem em regiões extremas. Embora esses animais tenham perdido todo o trato digestório na forma adulta durante a evolução (da boca ao ânus), eles apresentam tal caráter durante sua fase juvenil (Jones & Gardiner, 1988; Southward, 1988). Assim, eles possuem uma massa tecidual central chamada de trofossomo, o qual se torna ambiente para milhares de bactérias simbióticas (Southward, 1982). A sua alimentação fica restrita aos detritos provenientes da interação entre estas bactérias simbióticas (Nielsen, 1995, 2012). A larva dos pogonóforas foi considerada como uma trocófora modificada, especialmente por ser alongada, pois apresentam caracteres tanto de larvas trocoforais de poliquetas como de larvas tornárias (Southward, 1988; Gardiner & Jones, 1993; Young *et al.*, 1996; Miura *et al.*, 1997).

O grupo foi também considerado como família de Polychaeta, e comporta quatro principais táxons: Frenulata Webb, 1969; Vestimentifera Jones, 1981; Monilifera Ivanov, 1991; e recentemente *Osedax* Rouse *et al.*, 2004. Este último grupo foi descoberto recentemente habitando ossos de baleias em putrefação.

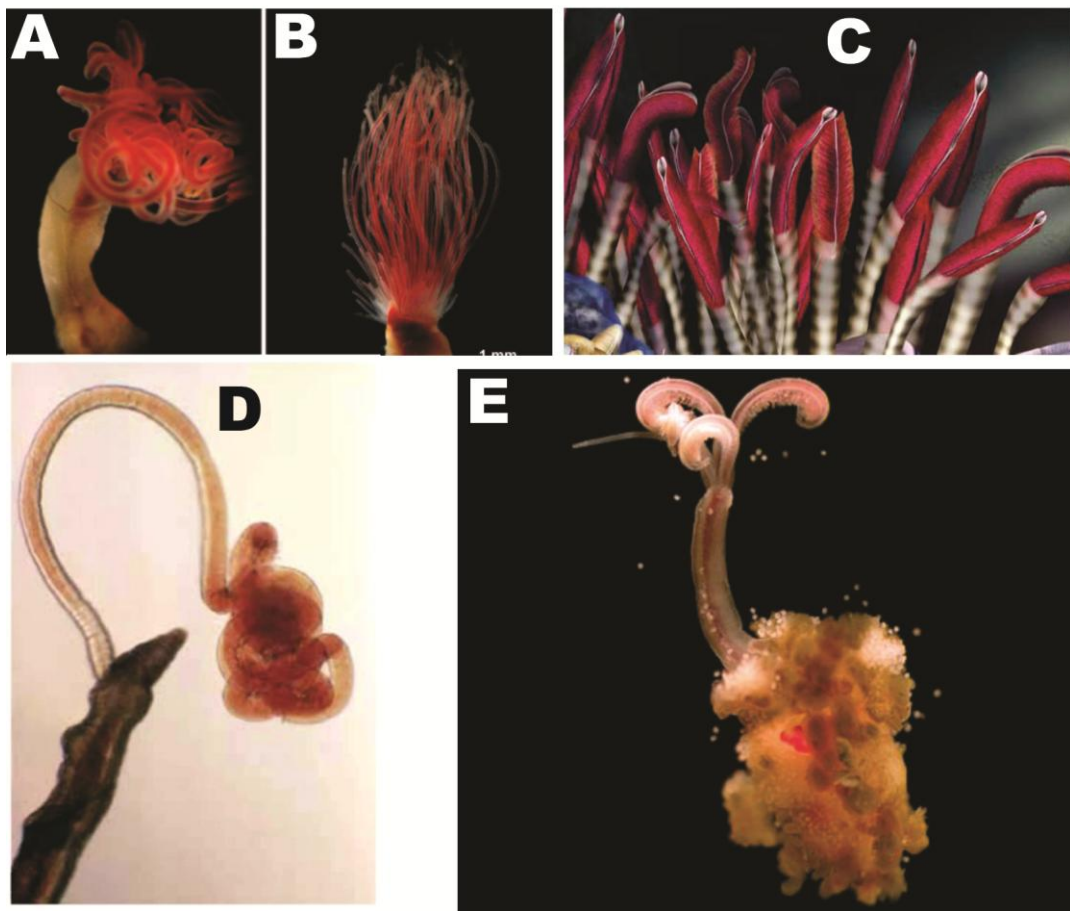


Figura 12A-E. A e B, representante de um pogonófora Monilifera, evidenciando os tentáculos (Monilifera) (http://lh3.ggpht.com/_1wtadqGaaPs/TAiCgQ0HNI/AAAAAAAAEFc/TeVdRj4AQIE/tmp3B2_thumb3.jpg); C, *Riftia* sp. um Vestimentífera: (http://www.nsf.gov/news/special_reports/sfs/images/tubeworms.jpg); D, um Frenulata: (http://www.cesam.ua.pt/images/081209-medusa-worm_big.jpg), E, o verme recentemente descrito *Osedax* (<http://www.nocleansinging.com/wp-content/uploads/2010/05/Osedax3.jpg>). Escala ignorada.

- Os foronídeos

Os foronídeos compreendem um grupo de animais habitantes de tubos, que são construídos por eles mesmos após o fim do estágio larval. Eles são exclusivamente marinhos, habitando muitas áreas oceânicas (Barnes & Conghlan, 1972; Emig, 1973, 1977; Holthe, 1973, 1977; Voigt, 1975;). Os indivíduos podem ser encontrados sozinhos ou em grupos de muitos indivíduos aglomerados, semienterrados entre diversos tipos de fundos, pois o lofóforo fica em grande parte exposto. Em fundo arenoso ou lodoso, eles se dispõem enterrados verticalmente, ou podem ser encontrados incrustados em ambientes rígidos, bem como dentro de tubos de cerianthídeos (Fig. 13A-C). Seus tubos são secretados por

células glandulares epidermiais que são distribuídas em todas as partes do corpo (Pourreau, 1979; Emig, 1982).

São animais de vida livre, solitários dentro de seus tubos cilíndricos. O seu corpo consiste em três partes: um pequeno prossoma, conhecido como epistoma, que forma uma lingueta pré-oral situada no lado dorsal da boca, e ao longo do lofóforo, esta lingueta também é denominado de protoceloma (Siewing, 1975). Uma segunda parte denominada de mesossoma, que é constituída por inúmeros tentáculos dispostos em forma de ferradura (Hyman, 1959; Emig, 1971). Esta região que soma esse conjunto de tentáculos variando em número de 10 a 100, dependendo do indivíduo, situa-se na porção anterior do corpo, e também é conhecida como lofóforo. Esta estrutura foi considerada um caráter importante para atribuir o nome ao grupo – os Lofoforados, que agrupou os táxons Bryozoa, Phoronida, Brachiopoda, embora alguns autores acreditem que foronídeos sejam um subtáxon de Brachiopoda (Cohen & Weydmann, 2005). Os tentáculos são cobertos por uma epiderme monociliada (Nielsen, 1995, 2012). O metassoma ou a terceira parte constitui uma região cilíndrica, separada do mesossoma por um septo conspícuo transversal, localizado na base do lofóforo. Esta estrutura foi denominada de diafragma. O metassoma encerra numa porção arredondada denominada de ampola, que possui uma função mecânica tanto para escavar o substrato como para ancorar o animal dentro do tubo (Emig, 1971, 1982; Pardos *et al.*, 1993). Internamente, os foronídeos possuem um sistema nervoso intraepitelial, com concentração no lado dorsal entre a boca e o ânus. Possuem um único par de metanefrídios, localizado dorsalmente abaixo do lofóforo, e os nefridióporos abrindo em cada lado da papila anal. A larva de foronídeos é chamada de actinotroca (Hyman, 1959; Emig, 1971, 1982; Nielsen, 1995, 2012). Cada cavidade corporal possui um celoma específico, o protoceloma, o mesoceloma e o metaceloma, sendo considerado por muitos autores como celoma enterocélico (Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994).

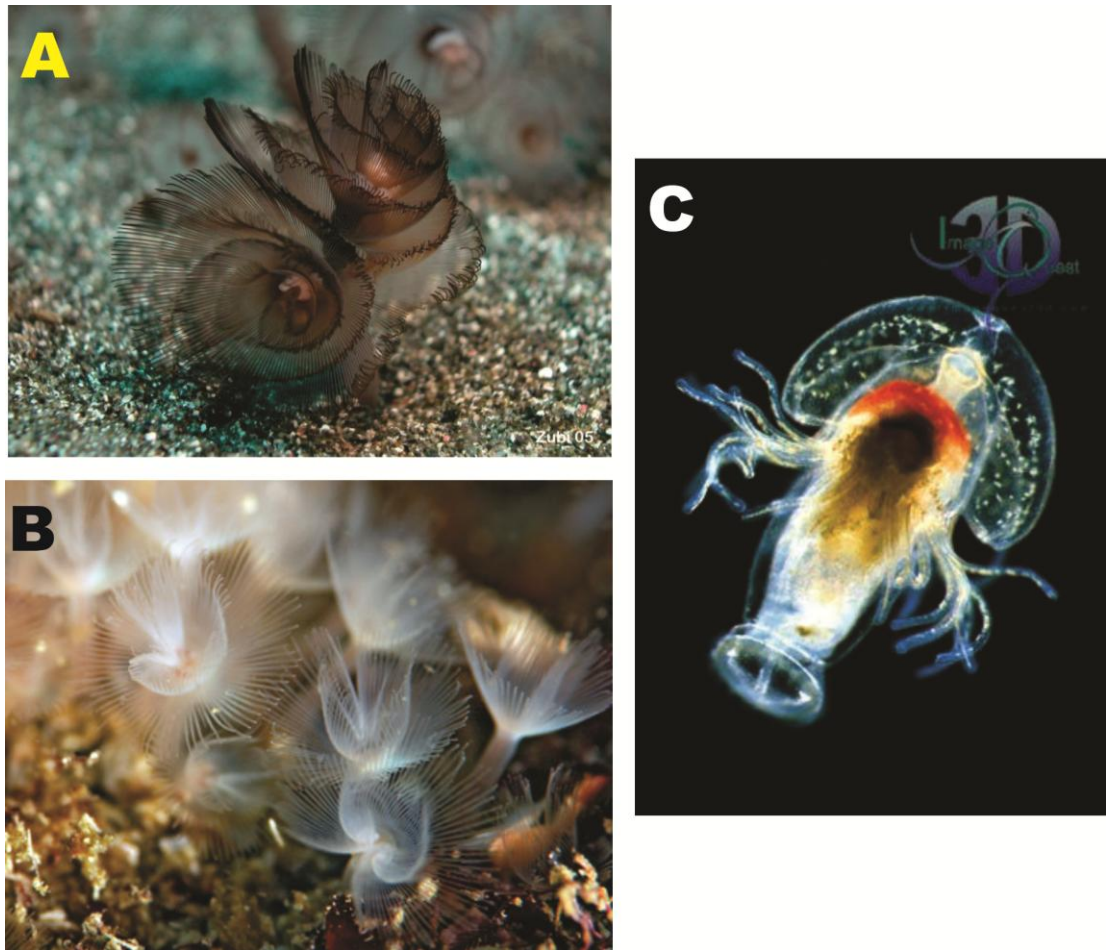


Figura 13A-C. A, *Phoronis* sp. evidenciando o lofóforo helicoidal Phoronida: (<http://www.starfish.ch/Fotos/worms-Wuermer/phoronida-Hufeisenwurm/phoronida-Hufeisenwurm3.jpg>); B, *Phoronis* sp. evidenciando o lofóforo em forma de ferradura Phoronida (2): (http://lading.smugmug.com/FieldGuide/Other-Invertebrates/phoronids/348380010_XNF7E-M.jpg); C, Larva de actinotroca de Foronida, evidenciando os tentáculos Larva de phorinidae: (http://www.imagequest3d.com/pages/current/pictureoftheweek/horseshoewormlarvae/d010_jpg.jpg). Escala ignorada.

- Os hemicordados (Pterobranchia)

Os hemicordados são animais exclusivamente marinhos, que habitam desde região entre marés até altas profundidades. Eles podem ser solitários, como os Enteropneusta, ou coloniais como os Pterobranchia. O corpo destes animais varia enormemente em estrutura morfológica, mas permanece dividido em três regiões básicas: um lóbulo pré-oral locomotor, um colar e um tronco. As espécies solitárias vivem em buracos escavados em formato de U ou sob rochas, enquanto as espécies coloniais vivem em seus tubos, produzidos logo após a fim do estágio larval. Estas formas coloniais vivem conectadas por uma estrutura de sustentação chamada estolho ou disco adesivo (Hyman, 1959; Nielsen,

1995; Rupert & Barnes, 1996; Brusca & Brusca, 2003). O sistema nervoso é intraepitelial, formando um gânglio no lado dorsal do mesossoma entre a coroa tentacular e o ânus. Nos enteropneustas, o sistema nervoso forma um plexo de células e fibras que se estende na base da epiderme externamente à membrana basal. Os nervos principais formam um cordão nervoso dorsal e ventral na região do tronco (Dawydoff, 1996).

Os pterobrânquios são hemicordados tubícolas, coloniais e epibentônicos que parecem superficialmente briozoários e hidróides. Seus zoóides são pequenos, não ultrapassando os 5 mm de comprimento, às vezes com apenas 1 mm de comprimento. Estes animais habitam regiões marinhas de águas profundas, raramente sendo encontrados em ambientes rasos. Muitos cientistas propuseram sua relação com os deuterostômios próximos dos equinodermos. Este táxon é formado por três grupos muito semelhantes entre si: *Cephalodiscus* McIntosh, 1882, *Rhabdopleura* Sars, 1873 e *Atubaria* Sato, 1936. O corpo é tripartido, apresentando um escudo oral anterior, um colar curto e um tronco sacular. O escudo oral é um disco achatado ciliado, glandular, no qual os zoóides deslizam sobre a superfície interna de seus tubos. A região do colar arqueia-se dorsalmente sobre o escudo oral e porta os braços ou tentáculos monociliados arranjados como penas (Rupert & Barnes, 1996; Brusca & Brusca, 2003). *Cephalodiscus* possui de 2 a 18 braços dependendo do tamanho do indivíduo, enquanto em *Rhabdopleura* encontram-se apenas 2 em forma de V. Um par de poros branquiais e poros mesocélicos abrem-se no limite do colar e do tronco, embora os poros branquiais estejam ausentes em *Rhabdopleura* (Dawydoff, 1996). O tronco possui uma haste evidente que reúne os zoóides da colônia. Cada colônia é uma rede tubular ramificada, conhecida como cenécio. As partes corporais dos pterobrânquios consistem em um prossoma (escudo oral), um mesossoma (colar e braços) e um metassoma (tronco) (Nielsen, 1995, 2012). O trato digestório é em forma de U, com as gônadas e o ânus localizado anterodorsalmente (Fig. 14A).

Os Enteropneustas ou vermes-bolota possuem o corpo alongado, variando entre 9 a 45 centímetros de comprimento. Estes animais são de vida livre, não apresentando indivíduos aglomerados em colônias. O corpo consiste em uma probóscide curta e mais ou menos cônica, cuja região é chamada de prossoma, conectada ao colar por uma haste delgada e firme (Rupert & Barnes, 1996; Brusca & Brusca, 2003). O tubo digestivo é reto, da boca que se torna ventral, ao ânus situado no extremo posterior do corpo (Hyman, 1959). A probóscide elástica possui uma face posterior ciliada, conhecida como órgão ciliar pré-oral, que produz um fluxo de muco em direção a abertura da boca, cujas

partículas são seccionadas e ingeridas, e as não selecionadas passarão para a porção dorsal e posterior do colar (Rupert & Barnes, 1996). Um colar cilíndrico curto que se sobrepõe anteriormente à haste da probóscide, envolvendo a extremidade posterior da probóscide e a boca no lado ventral. O tronco compreende a região mais longa do corpo, e possui uma região anterior contendo uma fileira de fendas branquiais a cada lado da linha média dorsal. Paralelamente a estes poros branquiais encontram-se as cristas genitais, e somente depois surge a região hepática, portando vários secos hepáticos projetados dorsalmente (Ruppert & Barnes, 1996; Brusca & Brusca, 2003). A próxima região chama-se de intestinal, que se encerra em um ânus terminal. A larva é tornaria, apresentando o sistema *upstream* de coleta de alimentos (Nielsen, 1995, 2012). As partes corporais dos enteropneustas correspondem ao prossoma (probóscide), mesossoma (colar) e metassoma (tronco) (Fig. 14B). Embora alguns autores tenham considerado o grupo monofilético por muito tempo (Hyman, 1959, Nielsen, 1995, 2012), outros os consideraram parafiléticos (Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994).

Christoffersen & Araújo-de-Almeida (1994) se apontaram insights filogenéticos sobre caracteres morfológicos que evidenciaram o parafiletismo de Annelida e Polychaeta, indicando a inserção dos Enterocoela a partir dos poliquetas sedentários, associados ao posicionamento dos Phoronida como um táxon de Radialia, e próximos aos hemicordados Pterobranchia. Nessa proposta eles apontam evidencia do parafiletismo de “Protostomia”.

Nesse trabalho, o grupo de poliquetas portadores de tori incluem 14 famílias de poliquetas sedentários e pogonóforas (Siboglinidae): Capitellidae, Arenicolidae, Psammodrillidae, Maldanidae, Trichobranchidae, Alvinellidae, Ampharetidae, Terebellidae, Chaetopteridae, Sabellidae, Serpulidae, Pectinariidae, Sabellariidae, Oweniidae, e Pogonophora (Frenulata, Vestimentifera, Monilifera e *Osedax*). Os outros grupos em estudo são os Phoronida e os hemicordados Pterobranchia.

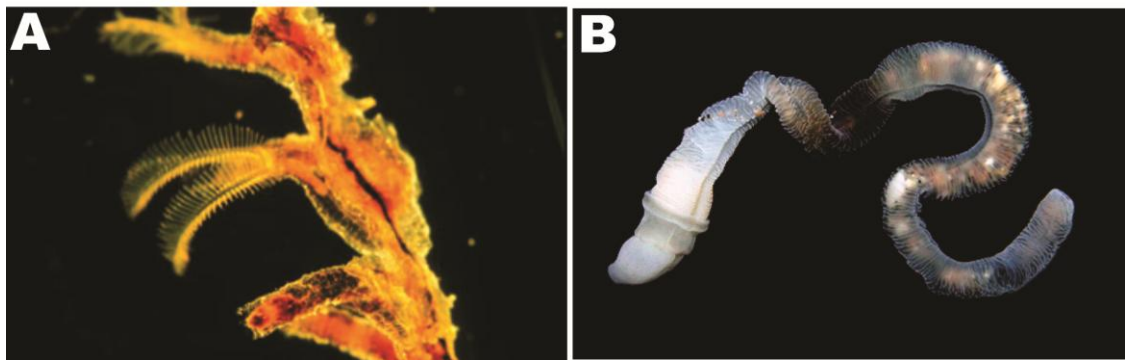


Figura 14A-B. A, Imagem de Pterobranchia evidenciando o lofóforo Pterobranchia: (<http://faculty.washington.edu/bjswalla/Hemichordata/Pterobranchia/rhabdopleura.jpg>); B, Imagem de um hemicordato Enteropneusta (Enteropneusta): (http://farm4.static.flickr.com/3421/3955325241_9c5542ac8a.jpg). Escala ignorada.

2. OBJETIVOS

2.1. Geral

Apresentar uma hipótese de relacionamento filogenético entre os poliquetas portadores de tori (que inclui pogonóforas), relacionando aos enterocelomados e radiális, buscando analisar as evidências de ancestralidade comum (genealógica), entre estes táxons, de acordo com princípios henniguianos clássicos.

2.2. Específicos

- Analisar os táxons por meio dos caracteres apresentados pelas famílias e gêneros de poliquetas portadores de tori, pogonóforas e grupos basais de Enterocoela (Phoronida e Pterobranchia);
- Testar hipóteses de homologia primária e secundária, com caracteres codificados como multiestados e a ausência como perda do caráter (apomorfia);
- Testar hipóteses de homologia com outros métodos de codificação (ausentes e presentes);
- Apresentar hipótese de homologia com caracteres moleculares, bem como análise combinada de dados morfológicos e moleculares;
- Confirmar o parafiletismo de Annelida e Polychaeta;
- Ilustrar os caracteres apomórficos principais e apresentá-los em séries de transformação;
- Discutir o tipo de codificação e a polaridade dos caracteres;
- Propor um cladograma geral com base na distribuição das homologias entre as famílias, testando o monofiletismo e a posição filogenética dos táxons em análise;
- Apresentar uma nova sistematização e nomear novos clados de acordo com os princípios do Código Filogenético de Nomenclatura Zoológica (PhyloCode), se necessário.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Metodologia filogenética

Este trabalho teve o intuito de analisar filogeneticamente os poliquetas sedentários e os pogonóforas que são portadores de tori, juntamente com os grupos basais de deuterostômios, que foram representados por Phoronida e Pterobranchia, através do método filogenético, cuja metodologia foi proposta inicialmente por Hennig (1950, 1966). Posteriormente, diversos autores contribuíram para o aperfeiçoamento dessa metodologia, principalmente em relação à análise de parcimônia, na qual se percebia a dificuldade de lidar com quantificação de caracteres, que gerava incongruências através produção de múltiplas árvores (Kluge & Farris, 1969; Farris, 1969; 1970; Goloboff, 1996; Carpenter, 1988; Goloboff *et al.*, 2008), a escolha do grupo externo para comparação com o grupo interno (Mickey, 1982; Donoghue & Cantino, 1984; Brooks & Wiley, 1985; de Queiroz, 1985; Kluge & Strauss, 1985; Nelson, 1985; Clark & Curran, 1986; O'Grady & Deets, 1987; Mickey & Lipscomb, 1991; Nixon & Carpenter, 1993; Grandcolas *et al.*, 2009), a codificação e polarização dos caracteres binários e multiestados (Nelson & Platnick, 1981; Mickey & Lipscomb, 1991; Zeppelini, 2001; Fitzhugh, 2006) e mais recentes, a inclusão de caracteres moleculares (Nixon & Carpenter, 2011).

O método filogenético clássico (Hennig, 1950, 1966) busca reunir grupos naturais (monofiléticos), através de novidades evolutivas compartilhadas (sinapomorfias), correspondendo a um conjunto de procedimentos deduzidos a partir do conhecimento empírico da evolução (Wiley, 1981; Amorim, 2002; Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994). A partir da década de 60, começaram a surgir os métodos computacionais, especialmente a partir dos trabalhos de Kluge & Farris (1969) e Farris (1969, 1970), que forneciam maior rigor aos procedimentos metodológicos para as construções das árvores filogenéticas, cujo objetivo principal era de resolver a incongruência de caracteres, buscando uma única árvore mais parcimoniosa (Amorim, 2002).

Nesse trabalho, as análises seguiram o método hennigiano clássico, sempre sob o princípio de iluminação recíproca de caracteres morfológicos que integra os vários aspectos desse tipo de método comparativo, abordando comparação entre os grupos internos e externos (Hennig, 1950; 1966; Watrous & Wheeler, 1981; Wiley, 1981;

Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994; Wägele, 1996; Amorim, 2002). A abordagem metodológica foi qualitativa, buscando encontrar caracteres mais informativos e abrangentes para a análise em questão. Caracteres polimórficos foram excluídos da análise para não provocar um aumento excessivo de incongruência. Posteriormente, os caracteres também foram plotados nas matrizes em programas específicos para análises computacionais. Por fim, foi utilizado o critério de parcimônia para a escolha da árvore mais curta através dos programas. A parcimônia é um critério utilizado para a escolha de uma hipótese na qual tenha ocorrido o menor número de homoplasias possível, ou seja, a busca da árvore mais econômica (Wiley, 1981; Amorim, 2002). Neste trabalho também se procurou fazer comparações com caracteres codificados como binários (Pleijel, 1995), e com caracteres moleculares, bem como foi testada a união de caracteres morfológicos e moleculares.

3.2. Seleção dos caracteres morfológicos

Os caracteres foram inicialmente coletados através da investigação dos espécimes depositados na Coleção de Invertebrados Paulo Young (UFPB), ou de outras instituições citadas sob códigos abaixo (Tab. 3).

Tabela 3. Lista de material examinado durante o trabalho, depositado no LIPY (Coleção de Invertebrados Paulo Young – UFPB).

Família	Espécie e número de registro no LIPY-UFPB
Capitellidae	<i>Capitella capitata</i> Fabricius, 1780 (UFPB-LIPY: 883, 890)
	<i>Dasybranchus caducus</i> (Grube, 1846) (UFPB-LIPY: 808)
Chaetopteridae	<i>Chaetopterus variopedatus</i> Reiner, 1804 (UFPB-LIPY: 191)
Maldanidae	<i>Nicomache Nicomache lanai</i> De Assis <i>et al.</i> , 2007 (UFPB-LIPY: 238, 255)
	<i>Clymenura zonalis</i> (de Saint Joseph, 1894) (UFPB-LIPY: 237)
	<i>Euclymene coronata</i> Verrill, 1900 (UFPB-LIPY: 1400)
Oweniidae	<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje, 1844 (UFPB-LIPY: 887, 954)
Pectinariidae	<i>Pectinaria regalis</i> Verrill, 1900 (UFPB-LIPY: 458)
Sabellidae	<i>Branchiomma nigromaculata</i> (Baird, 1865) (UFPB-LIPY: 188, 192)
	<i>Bispira melanostigma</i> (Schmard, 1861) (UFPB-LIPY: 1453)
	<i>Notaulax nudicollis</i> (Kroyer, 1856) (UFPB-LIPY: 975, 1530)
Sabellariidae	<i>Phragmatopoma caudata</i> Kroyen & Moech, 1863 (1413, 1416)
	<i>Sabellaria nanella</i> Chamberlain 1919 (1425, 1426)

	<i>Sabellaria wilsoni</i> Lana & Gruet, 1989 (1427, 1428)
Serpulidae	<i>Ficopomatus uschakovi</i> (Pillai, 1960) (UFPB-LIPY: 220, 223, 227) <i>Hidroides similoides</i> Bastida-Zavala & Ten Hove, 2002 (UFPB-LIPY: 175) <i>Spirobranchus giganteus</i> (Pallas, 1766) (UFPB-LIPY: 170)
Terebellidae	<i>Streblossoma longifilis</i> (UFPB-LIPY: 906) <i>Nicolea ceciliae</i> Santos <i>et al.</i> , 2009 (UFPB-LIPY 1392, 1393) <i>Terebella leslieae</i> Santos <i>et al.</i> , 2009 (UFPB-LIPY 1388, 1389)
Eunicidae	<i>Eunice</i> sp. (UFPB-LIPY: 897, 909) <i>Lysidice collaris</i> Grube, 1870 (UFPB-LIPY: 1562, 1578) <i>Marphysa escobarae</i> Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1997 (UFPB-LIPY: 1560) <i>Palolo brasiliensis</i> Zanol <i>et al.</i> , 2000 (UFPB-LIPY: 1570)
Dorvilleidae	<i>Dorvillea</i> sp. (UFPB-LIPY: 955) <i>Pettibonea</i> sp. (UFPB-LIPY: 952)
Cirratulidae	<i>Cirriformia punctata</i> (Grube, 1859) (UFPB-LIPY: 120, 122, 123) <i>Timarete filigera</i> (Delle Chiaje, 1828) (UFPB-LIPY: 224, 284, 285) <i>Timarete caribous</i> (Grube, 1858) (UFPB-LIPY: 216, 289).
Spionidae	<i>Dypolydora tetrabanchia</i> Hartman, 1945 (UFPB-LIPY: 1482, 1485, 1486) <i>Prionospio heterobanchia</i> Söderström, 1920 (UFPB-LIPY: 1481, 1483) <i>Microspio microcera</i> Söderström, 1920 (UFPB-LIPY: 1481, 1483)

Concomitantemente, foram montadas pranchas pictóricas contendo partes ou estruturas gerais descritas para as espécies e gêneros que compõem as famílias estudadas, buscando organizar os táxons hierarquicamente (Tab. 4). Foi realizada uma leitura cuidadosa das diagnoses e descrições de cada grupo, a fim de extrair os caracteres mais informativos e, assim, descrever, de maneira mais clara, os caracteres em séries de transformação. Também foram construídas pranchas pictóricas de algumas espécies dos grupos externos incluídos para comparação.

Os caracteres foram selecionados com base tanto nos dados da literatura primária especializada, como na observação dos espécimes das instituições citadas, para os quais foram anotadas as estruturas para a construção da lista de caracteres. Desta forma, pode-se facilitar o trabalho de descrição dos próprios caracteres, e depois realizar a comparação do grupo em análise em função dos caracteres plesiomórficos contidos nos grupos externos. Esta metodologia de análise filogenética, que busca fazer comparações através de pranchas pictóricas com caracteres desenhados ou fotografados, e que permite compreender melhor as séries de transformações do grupo em estudo, foi descrita e aplicada em Christoffersen

& Araújo-de-Almeida (1994).

Tabela 4. Lista em ordem alfabética representando famílias e espécies dos grupos para os quais foram feitas pranchas pictóricas durante a análise filogenética.

Táxon superior	Família	Espécie
Grupo interno		
Annelida, Polychaeta	Alvinellidae	<i>Paralvinella grasslei</i> Desbruyères & Laubier, 1982
		<i>Paralvinella palmiformis</i> Desbruyères & Laubier, 1982
		<i>Alvinella ponpejana</i> Desbruyères & Laubier, 1980
	Ampharetidae	<i>Melinna cristata</i> (Sars, 1851)
		<i>Ampharete acutifrons</i> (Grube, 1860)
		<i>Anobothrus gracilis</i> (Malmgren, 1966)
	Arenicolidae	<i>Arenicola marina</i> Linnaeus, 1758
		<i>Arenicola loveni</i> Kinberg, 1867
		<i>Branchiomaldane</i> Vicente (Langerhans, 1881)
	Capitellidae	<i>Capitella capitata</i> Fabricius, 1780
		<i>Notomastus latericerus</i> Sars, 1851
		<i>Dasybranchus caducus</i> (Grube, 1846)
	Chaetopteridae	<i>Chaetopterus variopedatus</i> Reiner, 1804
		<i>Chaetopterus sarsi</i> Boeck in Sars, 1851
<i>Phyllochaetopterus</i> Eliot Crossland, 1903		
Maldanidae	<i>Nicomache</i> <i>Nicomache lanai</i> De Assis <i>et al.</i> , 2007	
	<i>Clymenura clypeata</i> (de Saint Joseph, 1894)	
	<i>Euclymene trinalis</i> (Hutchings, 1974)	
Oweniidae	<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje, 1844	
	<i>Myriochele fragilis</i> Nilsen & Holthe, 1985.	
	<i>Myrioglobula japonica</i> Imajima & Morita, 1987	
Pectinariidae	<i>Pectinaria granulata</i> (Linnaeus, 1767)	
	<i>Pectinaria regalis</i> Verrill, 1900	
	<i>Pectinaria (Amphictene) capensis</i> (Pallas, 1776)	
Psammodrilidae	<i>Psammodrilus balanoglossoides</i> Swedmark, 1952	
	<i>Psammodrilus aedificater</i> Kristensen & Nørrevang, 1982	
Sabellidae	<i>Branchiomma nigromaculatum</i> (Baird, 1865)	
	<i>Amphicorina mobilis</i> (Rouse, 1990)	
	<i>Sabella spallanzonii</i> (Gmelin, 1791)	
Sabellariidae	<i>Phragmatopoma caudata</i> (Krøyer) Mörch, 1863	
	<i>Idanthysus pennatus</i> (Peters, 1855)	
	<i>Gunnarea capensis</i> Schmarda, 1861	

	Serpulidae	<i>Ficopomatus enigmaticus</i> (Stimpson, 1854) <i>Serpula vermicularis</i> (Linnaeus, 1767) <i>Spirobranchus giganteus</i> (Pallas, 1766)
	Spionidae	<i>Aonides axycephala</i> (M. Sars, 1872) <i>Pygospio elegans</i> Claparède, 1863 <i>Scolecopsis squamata</i> Müller, 1789
	Terebellidae	<i>Pista australis</i> Hutchings & Glasby, 1988 <i>Artacama proboscidea</i> Malmgren, 1866 <i>Lysylla pacifica</i> Hessle, 1917
Vestimentifera	Riftiidae	<i>Riftia pachyptila</i> Jones, 1980
	Lamellibranchidae	<i>Lamellibrachia barhami</i> Webb, 1969
	Scarpiidae	<i>Escarpia laminata</i> Jones, 1985
Frenulata	Siboglinidae	<i>Siboglinum fiordicum</i> Webb, 1963
	Oligobranchidae	<i>Oligobrachia dogiele</i> Ivanov, 1957
	Polybrachidae	<i>Polybrachia annulata</i> Ivanov, 1952
Phoronida	Phoronidae	<i>Phoronis vancouverensis</i> Pixell, 1912 <i>Phoronis murelli</i> Selys-Longchamps, 1903
Hemicordata	Pterobranchia	<i>Rhabdopleura normani</i> Allman, 1869 <i>Cephalodiscus gracilis</i> McIntosh, 1886 <i>Cephalodiscus agglutinans</i> Harmer & Ridewood, 1913
Grupo externo	Eunicidae	<i>Eunice marcusii</i> Zanol <i>et al.</i> , 2000 <i>Palolo brasiliensis</i> Zanol <i>et al.</i> , 2000 <i>Marphysa sebastiana</i> Steiner & Amaral, 2000
	Dorvilleidae	<i>Pettibonea wui</i> Carrasco & Palma, 2003 <i>Protodorvillea orensanzi</i> Carrasco & Palma, 2003 <i>Dorvillea (Schistomeringos) annulata</i> (Moore, 1906)
	Cirratulidae	<i>Cirriformia moorei</i> Blake, 1997 <i>Caulleriella hamata</i> (Hartman, 1948) <i>Chaetozone setosa</i> Malmgren, 1867
	Spionidae	<i>Spio maciolekae</i> Blake, 1997 <i>Laonice nuchala</i> Blake, 1997 <i>Prionospio (Prionospio) jubata</i> Blake, 1997

3.3. Seleção de caracteres moleculares e métodos

Inicialmente, buscou-se na literatura especializada toda a informação em relação aos dados moleculares para os quais foram propostas as primeiras filogenias envolvendo os Annelida. Assim, as propostas moleculares seguiram as sequências de acordo com a disponibilidade de dados no GeneBank (Tab. 5). Trabalhos com 18S rRNA (Bleidorn *et al.*, 2003a, b; Hall *et al.*, 2004); EF1 α (McHugh, 1997, 2000; Kojima, 1998), Histone H3, U2, snRNA e fragmentos de genes (Jennings & Halanych, 2005; Bleidorn *et al.*, 2005, 2006), 18S rRNA, em combinação com outros fragmentos de genes, como 28S rRNA, 16S rRNA, histone H3 or *cox1* (Colgan *et al.*, 2006; Rousset *et al.*, 2007).

Neste trabalho, utilizou-se apenas o fragmento de gene 18S rRNA (Fig. 15), que é a molécula mais disponível no GeneBank, e que tinha sido sequenciado para a maioria das espécies do grupo estudado, com exceção das espécies de Psammodrillidae, que foram excluídas dos dados moleculares e concatenados. Todas as sequências foram coletadas no GeneBank, salvos diretamente no bloco de notas do computador para uniformizar o nome das duas espécies que representaram a família do grupo estudado, com exceção do grupo externo, onde se usou apenas uma espécie. Posteriormente, usamos dois programas de alinhamento, o Clustalx2, e o Bioedit.

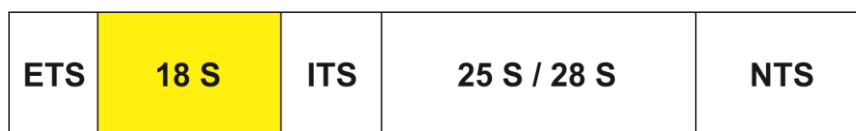


Figura 15. Exemplo do fragmento de DNA (18S rRNA) utilizado para fazer a análise de parcimônia. O material foi coletado do GeneBank (modificado de Gorab, 2001).

No Clustalx2 se realizou o modo de alinhamento múltiplo, para depois editar manualmente as sequências, onde se cortou de acordo com a menor sequência, salvando logo em seguida no formato FASTA (Gorab, 2001; Schneider, 2003 Larkin *et al.*, 2007). Usaram-se as sequências moleculares completas para todos os grupos e depois cortamos essas sequências de acordo com a menor encontrada entre elas. O arquivo nesse formato pode ser lido por programas como o Mesquite version 2.75 (Maddison & Maddison, 2011). Desta maneira, os seguintes parâmetros de alinhamento múltiplo foram estabelecidos (Larkin *et al.*, 2007):

A: Alignment → Alignment parameters → Multiple alignment parameters.

A janela visualizada possui valores básicos sugeridos para esse tipo de alinhamento:

Delay divergent sequences = 30%

Gap opening = 15.00

Gap extension = 0.30

Como as sequências muito divergentes são mais difíceis de analisar, o programa adia seu alinhamento até que os trechos mais conservados sejam alinhados. Delay divergent sequences = 30% - indica que as sequências com diferenças dessa ordem serão adicionadas posteriormente ao alinhamento (Schneider, 2003).

No Bioedit foi importado o arquivo FASTA, contendo as sequências coletadas do GeneBank. Utilizaram-se os seguintes parâmetros:

B: Accessory application → ClustalW Multiple Alignment → Run ClustalW.

Posteriormente, o arquivo foi salvo como NEXUS (Schneider, 2003).

Após alinhamento, usou-se o programa Mesquite 2.75 para montar todas as matrizes, sejam com dados moleculares, seja com dados morfológicos ou com ambos os dados. Depois foram salvos como TNT 1.1. (Goloboff *et al.*, 2008) e NONA (Goloboff, 1999). Posteriormente, foi concatenada uma matriz contendo 57 caracteres morfológicos multistados, e 540 caracteres moleculares da mesma maneira, seguindo trabalhos de Dunn *et al.* (2011).

Para análise de parcimônia, usaram-se os programas TNT 1.1. e WINCLADA (Nixon, 2002), após os arquivos terem sido exportados do Mesquite 2.75 como NONA e TNT.

Tabela 5. Lista de táxons incluídos na análise filogenética de poliquetas com tori, com número de acesso à sequência de fragmento de DNA de genes nucleares 18S rRNA disponíveis no GeneBank.

Táxon superior	Espécies	Número de acesso à sequência 18S rRNA do Genebank
Eunicidae (EUN)	<i>Eunice vittata</i> (Delle Chiaje, 1828)	AF412790
Dorvilleidae (DOR)	<i>Pettiboneia urciensis</i> Campoy & San Martin, 1980	AF412801
Spionidae (SPI)	<i>Polydora ciliata</i> (Johnston, 1838)	U50971
Cirratulidae (CIR)	<i>Cirriformia tentaculata</i> (Montagu, 1808)	AY611456
Alvinellidae (ALV)	<i>Paralvinella palmiformis</i> Desbruyères & Laubier,	AF168747

	1986	
	<i>Paralvinella grasslei</i> Desbruyères & Laubier, 1982	AY577886
Ampharetidae (AMP)	<i>Melinna</i> sp.	AY611459
	<i>Anobothrus gracilis</i> (Malmgren, 1866)	AY611458
Arenicolidae (ARE)	<i>Branchiomaldane vincenti</i> Langerhans, 1881	AF508117
	<i>Arenicola marina</i> (Linnaeus, 1758)	AJ310502
Capitellidae (CAP)	<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	U67323
	<i>Dasybranchus caducus</i> (Grube, 1846)	AF448153
Chaetopteridae (CHA)	<i>Chaetopterus variopedatus</i> (Renier, 1804)	U67324
	<i>Phyllochaetopterus</i> sp.	DQ779666
Maldanidae (MAL)	<i>Clymenura clypeata</i> (Saint-Joseph, 1894)	AY340423
	<i>Maldane sarsi</i> Malmgren, 1865	AY612617
Oweniidae (OWE)	<i>Owenia</i> sp.	AY611447
	<i>Myriochele</i> sp.	AY340437
Pectinariidae (PEC)	<i>Pectinaria koreni</i> (Malmgren, 1866)	JN936463
	<i>Pectinaria dodeka</i> Hutchings & Peart, 2002	AB106263
Sabellariidae (SAL)	<i>Gunnarea capensis</i> (Schmarda, 1861)	AY577892
	<i>Sabellaria alveolata</i> (Linnaeus, 1767)	AY340442
Sabellidae (SAB)	<i>Sabella spallanzanii</i> (Gmelin, 1791)	AY436350
	<i>Pseudopotamilla reniformis</i> (Bruguière, 1789)	AY611451
Serpulidae (SER)	<i>Serpula vermicularis</i> Linnaeus, 1767	AY395721
	<i>Hydroides norvegica</i> Gunnerus, 1768	AY611452
Terebellidae (TER)	<i>Amphitritides gracilis</i> (Grube, 1860)	AF508115
	<i>Loimia medusa</i> (Savigny in Lamarck, 1818)	AY040690
Trichobranchidae (TRI)	<i>Terebellides californica</i> Williams, 1984	JN936462
	<i>Terebellides stroemii</i> Sars, 1835	AY577893
Frenulata (FRE)	<i>Oligobrachia haakonmosbiensis</i> Smirnov, 2000	AM883186
	<i>Siboglinum fiordicum</i> Webb, 1963	AF315060
Vestimentifera (VES)	<i>Riftia pachyptila</i> Jones, 1981	AF168745
	<i>Lamellibrachia barhami</i> Webb, 1969	AF168742
Phoronida (PHO)	<i>Phoronopsis harmeri</i> Pixell, 1912	AF123308
	<i>Phoronis vancouverensis</i> Pixell, 1912	FJ196118
Pterobranchia (PTE)	<i>Cephalodiscus nigrescens</i> Lankester, 1905	EU728440
	<i>Rhabdopleura normani</i> Allman, 1869	U15664

3.4. Caráter, homologia e codificação

A definição de caráter foi amplamente discutida em toda a literatura filogenética (Platnick, 1982; Nelson & Platnick, 1981; Wiley, 1981; Pimentel & Riggins, 1987; Farris, 1970; Brooks & McLennan, 1991; Zeppelini, 2001; Amorim, 2002). Entretanto, esta discussão sobre a importância do conceito e escolha do tipo de codificação parece ter sido encerrada, especialmente a partir de filogenia com dados moleculares, cujos caracteres não são possíveis de ser investigados no contexto da evolução por causa da quantificação. As sequências genéticas permitem o agrupamento de sítios genéticos mais próximos, o que também foi chamado por alguns autores como “similaridade ontogenética” (Nixon & Carpenter, 2011). As diferenças nas concepções dos caracteres introduzem um nível adicional de ambiguidade em análise filogenética de dados morfológicos (Scotland *et al.*, 2003).

Neste trabalho, compreende-se a importância da definição de caráter dentro do contexto filogenético, que foi apresentada por Wiley (1981: p. 116):

“A character is a feature of an organism which is the product of an ontogenetic or cytogenetic sequence of previously existing features, or a feature of a previously existing parental organism(s). Such features arise in evolution by modification of a previously existing ontogenetic or cytogenetic or molecular sequence”.

Esta definição apresenta uma visão transformacional do caráter. Embora isto seja muito mais subjetivo, observa-se que os caracteres devem seguir uma série de transformação dos estados de um caráter num esquema filogenético (Wiley, 1981). Os estados de um caráter são as observações ou passos evolutivos de um traço, enquanto que o caráter em si constitui essa série particular de transformações unidas (Fitzhugh, 2006). Assim, Wiley (1981) considera que as visões recentes sobre a definição de caráter e os estados dos caracteres são meramente semânticas, mas não deixa de considerar a codificação de caracteres multiestados como o passo mais importante para uma hipótese de relação de parentesco.

Fitzhugh (2006) fez uma explanação histórica sobre a base filosófica da codificação dos caracteres e redefiniu caráter e estado do caráter como uma proposição sujeito-predicado, que se refere especificamente ao estado de essência de um objeto. Em outras

palavras, um caráter pode se apresentar de maneira modificada em um determinado grupo de organismos, constituindo para eles uma sinapomorfia, como atribuído por Hennig (1950, 1966). Para tal grupo, pode-se atribuir uma descrição das diferentes formas em que se encontra aquele caráter, dando-nos a possibilidade de atribuir a este uma série de transformação (Nelson & Platnick, 1981; Platnick, 1982; Zeppelini, 2001; Amorim, 2002).

A discriminação de um caráter com suas formas modificadas (série de transformação) torna-se muito complexa em uma hipótese filogenética, levando muitos pesquisadores a optarem por uma codificação denominada de binária, nas quais aparecem dois estados: (0) ausente – plesiomórfico; (1) presente – apomórfico, e às vezes misturados com caracteres multiestados (Rouse & Fauchald, 1995, 1997). A codificação binária também é conhecida como “codificação pobremente definida”, cujo caráter possui apenas um estado apomórfico que suporta tal táxon. Pleijel (1995) acredita que apenas esse tipo de codificação “ausente/ presente” seria suficiente resolver os problemas em uma proposta filogenética. Entretanto, esse tipo de codificação deixa de estabelecer relação de sinapomorfias e apomorfias (comparação de caracteres homólogos) como estabelecido por Hennig (1966). Nixon & Carpenter (2011) após revisão realizada sobre a base de homologia dos caracteres, esclarecem que tanto caracteres plesiomórficos como apomórficos devem ser tratados como homólogos, embora com *status* diferentes. Infelizmente, a codificação binária torna-se puramente fenética, porque tende a agrupar organismos por similaridade na quantificação de caracteres, sem fazer nenhuma inferência baseada na teoria da evolução (Wiley, 1981). Para Mooi & Gill (2010) esse tipo de codificação não estabelece nenhuma relação entre o que é plesiomórfico (estado mais ancestral de um caráter em uma série de transformação) e apomórfico (estado mais derivado de um caráter em uma série de transformação). Por esse motivo, ao longo do tempo, esse tipo de codificação tem causado uma enorme crise na sistemática de peixes, em especial quando se apresentaram as topologias com base em dados moleculares.

Por causa da falta de informação dos caracteres plesiomórficos, a ausência foi aplicada apenas quando representavam uma condição apomórfica (derivada) numa série de transformação, como uma perda secundária do caráter (De Assis & Christoffersen, 2011; Zeppelini, 2011). A codificação binária deve existir, mas apenas para descrever os dois estados de um caráter numa série de transformação curta, o (0) para uma forma plesiomórfica, e o (1) para uma forma apomórfica, caso este caráter não apresente outro estado ou o pesquisador não consiga descrevê-lo. Em suma, se utilizou a codificação de

caracteres multiestados para aqueles casos nos quais os caracteres possuem claramente mais de dois estados (Tab. 6), e a codificação com caracteres binários ausente e presente (a/p) (Tab. 7).

Tabela 6. Lista de caracteres multiestados utilizados na análise. O (0) foi indicado para representar para estado plesiomórfico; e os numerais (1-3) para estados apomórficos sucessivos. A ausência do caráter foi indicada como estado derivado, uma perda posterior do caráter de acordo com De Assis & Christoffersen (2011), Zeppelini (2011).

Caracteres morfológicos no adulto

- 01. Lóbulo pré-oral:** (0) formando um sulco anterior; (1) fundido ao peristômio, e distinto; (2) fundido ao peristômio, e indistinto; (4) formando o prossoma.
 - 02. Peristômio:** (0) formando anéis após o prostômio; (1) formando os lábios; (2) formando um colar ao redor da boca terminal; (3) fundido ao prostômio, indistintamente.
 - 03. Forma do prostômio fundido e distinto:** (0) uma leve inclinação em frente ao peristômio; (1) formando uma borda frontal dorsal.
 - 04. Órgãos nucais:** (0) formando fendas pareadas; (1) ausentes.
 - 05. Tamanho dos palpos:** (0) curtos; (1) longos; (2) ausentes.
 - 06. Natureza dos palpos:** (0) inteiros; (1) sulcados.
 - 07. Quantidade de palpos sulcados:** (0) pareados; (1) múltiplos.
 - 08. Posição dos palpos:** (0) látero-dorsais; (1) dorsais; (2) dorso-terminais; (3) terminais.
 - 09. Função dos palpos:** (0) sensoriais; (1) alimentação; (2) alimentação e respiração.
 - 10. Organização dos palpos:** (0) livres; (1) unidos por uma membrana.
 - 11. Órgão bucal ventral:** (0) eversível; (1) não eversível; (2) ausente.
 - 12. Tentáculos bucais:** (0) não retráteis à boca; (1) retráteis à boca.
 - 13. Septo anterior:** (0) similar aos demais do corpo; (1) diferenciado formando uma membrana gular ou diafragma.
 - 14. Primeiro segmento:** (0) similar aos demais, com parapódios; (1) similar aos demais, sem parapódios (2) fundido à cabeça; (3) formando mesossoma.
 - 15. Parapódios:** (0) com lóbulos similares; (1) sem lóbulos; (2) ausentes.
 - 16. Disposição das cerdas nos parapódios abdominais:** (0) notopódio com cerdas capilares e neuropódio com uncini; (1) notopódio com uncini e neuropódio com tufo de cerdas capilares (inversão de cerdas).
 - 17. Lóbulos parapodiais:** (0) portando acícula ventral e dorsal; (1) sem acículas.
 - 18. Notopódios:** (0) reduzido à base do cirro dorsal; (1) bem desenvolvido, sem cirro dorsal.
 - 19. Notopódio anterior:** (0) com cerdas capilares; (1) com um par espinho acicular.
 - 20. Cerdas notopodiais:** (0) em número reduzido; (1) distribuídas em duas fileiras; (2) agrupadas em feixes condensados.
 - 21. Neuropódio do primeiro segmento:** (0) com cerdas numerosas; (1) com número de cerdas reduzido;
-

(2) cerdas ausentes.

22. Disposição das cerdas neuropodiais: (0) agrupadas em tufo do lóbulo ventral; (1) dispostas transversalmente ao corpo.

23. Organização das cerdas neuropodiais: (0) livres no lóbulo ventral; (1) agrupadas em um cinturão globoso e glandular (tori).

24. Formação das cerdas neuropodiais: (0) do lado dorsal para o lado ventral; (1) do lado ventral para o lado dorsal.

25. Tipos de cerdas neuropodiais: (0) ganchos subaciculares; (1) ganchos bidentados sem capitium; (2) ganchos rostrados, com capitium; (3) uncinus.

26. Haste das cerdas neuropodiais: (0) com manúbrio longo; (1) com manúbrio reduzido.

27. Acessórios dos ganchos rostrados: (0) capuz; (1) com processo subrostrais.

28. Disposição dos dentes nos ganchos rostrados: (0) enfileirados; (1) paralelos ao outro.

29. Disposição dos dentes nos uncini: (0) enfileirados; (1) direção oposta.

30. Brânquias: (0) presentes; (1) perdidas.

31. Distribuição das brânquias: (0) dorsalmente ao longo dos segmentos do corpo; (1) dorsalmente, mas retidas aos três primeiros segmentos fundidos; (2) localizada terminalmente.

32. Forma das brânquias dorsais anteriores: (0) simples; (1) multiramificadas.

33. Sistema de ancoragem: (0) por cerdas modificadas; (1) por sistema muscular.

34. Tórax: (0) indistinto; (1) distinto, com poucos segmentos; (2) Com um único segmento (mesossoma).

35. Abdômen: (0) não separados do tórax; (1) separados do tórax, e com muitos segmentos; (2) formando único segmento (metassoma).

36. Epitélio: (0) com células multiciliares; (1) com células monociliares.

37. Sistema digestivo: (0) completo; (1) ocluído.

38. Tubo digestivo: (0) reto; (1) em forma U.

39. Sulco ciliado fecal anterior: (0) reto; (1) invertido entre o último notopódio torácico e o primeiro neuropódio abdominal.

40. Celoma: (0) multicompartimentalizado; (1) tetrapartido; (2) tripartido.

41. Corpo: (0) com numerosos segmentos similares; (1) com segmentos fundidos, formando tagmas.

42. Sistema nervoso: (0) ventral; (1) lateral; (2) dorsal.

43. Concentração do gânglio cerebral: (0) dorsal; (1) meio dorsal no mesossoma.

44. Localização do cordão nervoso anterior: (0) subepidérmico; (1) intraepidérmico.

45. Secreção do tubo: (0) por glândulas distribuídas em todo corpo; (1) por glândulas da epiderme ventral anterior.

46. Tubo: (0) composto de matéria orgânica e inorgânica; (1) apenas matéria orgânica (quitina).

47. Quantidade de nefrídios: (0) mais de um par; (1) um único par.

48. Nefridióporos: (0) ventrolaterais; (1) dorsais.

49. Organização dos cílios larvais: (0) formando um conjunto retilíneo de cílios; (1) formando bandas de cílios sinuosas.

50. Tipos de larvas: (0) trocófora; (1) trocófora modificada; (2) actinotroca, (3) tornária.

-
- 51. Sistema de batimentos ciliares:** (0) *downstream*; (1) *upstream*.
- 52. Padrão de clivagem:** (0) espiral; (1) espiral modificada; (1) radial.
- 53. Metamorfose:** (0) gradual; (1) catastrófica.
- 54. Blastóporo:** (0) originando a boca e ânus; (1) originando apenas o ânus.
- 55. Desenvolvimento corporal:** (0) com os lados simétricos; (1) com lado direito suprimido em fases larvais (assimétrico).
- 56. Origem do mesoderma:** (0) por esquizocelia; (1) por enterocelia.
- 57. Hemoglobina:** (0) extracelular; (1) intracelular.
-

Neste trabalho, também se utilizou a codificação binária com estados ausente/presente, como sugerido por Pleijel (1995), bem como caracteres multiestados, incluindo dois ou mais estados do caráter (Wilkinson, 1995). O intuito foi o de comparar os cladogramas resultantes para os dois tipos de codificação.

A busca dos caracteres num contexto evolutivo foi a partir de sua comparação múltipla, o que levou muitos autores a definir caracteres homólogos e o conceito mais essencial de homologia (de Pinna, 1991). Problemas de incongruências de caracteres surgem em análises filogenéticas quando não se consegue determinar certos padrões evolucionários através de hipóteses de séries de transformação.

Tabela 7. Lista de caracteres codificados como ausente/presente (apomórficos), de acordo com Pleijel (1995).

Caracteres morfológicos

01. Prostômio formando por um sulco distinto.
 02. Prostômio fundido ao peristômio, e distinto.
 03. Fundido ao peristômio, e indistinto.
 04. Prossoma.
 05. Prostômio distinto, formando uma borda dorsal.
 06. Peristômio formando por anéis.
 07. Peristômio formando os lábios.
 08. Peristômio formando um colar ao redor da boca terminal.
 09. Tentáculos bucais retráteis.
 10. Membrana gular.
 11. Órgãos nucais.
 12. Palpos.
 13. Palpos inteiros.
-

-
14. Palpos sulcados.
 15. Palpos sulcados pareados (quantidade).
 16. Palpos múltiplos (quantidade).
 17. Palpos laterodorsais (posição).
 18. Palpos dorsais (posição).
 19. Palpos dorso-terminais (posição).
 20. Palpos terminais (posição).
 21. Palpos sensoriais (função).
 22. Palpos para alimentação (função).
 23. Palpos para alimentação e respiração (função).
 24. Palpos livres (organização).
 25. Palpos unidos por uma membrana (organização).
 26. Faringe ventral eversível.
 27. Primeiro segmento similar aos demais, com parapódios.
 28. Primeiro segmento similar aos demais, sem parapódios.
 29. Primeiro segmento fundido à cabeça.
 30. Primeiro segmento formando o tronco (mesoceloma).
 31. Parapódios com ramo similar.
 32. Parapódios com ramos diferenciados.
 33. Cerdas abdominais formadas por ganchos rostrados.
 34. Inversão de cerdas.
 35. Parapódios com acícula dorsal e ventral.
 36. Cirros dorsais.
 37. Cerdas notopodiais em número reduzido.
 38. Notopódio anterior com um par de espinhos.
 39. Cerdas notopodiais distribuídas em duas fileiras.
 40. Cerdas notopodiais agrupadas em feixes condensados.
 41. Neuropódios do primeiro segmento com numerosas cerdas.
 42. Neuropódios do primeiro segmento com reduzido número de cerdas.
 43. Cerdas neuropodiais agrupadas em tufos do lóbulo ventral.
 44. Cerdas neuropodiais dispostas transversalmente ao corpo.
 45. Cerdas neuropodiais livres no lóbulo ventral.
 46. Cerdas neuropodiais formando um cinturão de uncinus (torus).
 47. Cerdas neuropodiais formadas do lado dorsal para o lado ventral.
 48. Cerdas neuropodiais formadas do lado ventral para o lado dorsal.
 49. Ganchos subaciculares.
 50. Ganchos bidentados.
 51. Ganchos rostrados, multidentados.
 52. Uncinus.
-

53. Cerdas neuropodiais com manúbrio longo.
 54. Cerdas neuropodiais com manúbrio reduzido.
 55. Ganchos rostrados com capuz.
 56. Ganchos rostrados com processo subrostrais (bárbulas).
 57. Ganchos rostrados com dentes enfileirados.
 58. Ganchos rostrados com paralelos.
 59. Uncinus com dentes enfileirados.
 60. Uncinus com dentes em direção oposta.
 61. Brânquias.
 62. Brânquias dorsais distribuídas ao longo do corpo.
 63. Brânquias dorso-terminais nos primeiros segmentos fundidos.
 64. Brânquias dorso-terminais multiramificadas.
 65. Brânquias terminais.
 66. Sistema de ancoragem por cerdas modificadas (ganchos e uncini).
 67. Sistema de ancoragem por ampola.
 68. Sistema de ancoragem por estolho.
 69. Tórax indistinto.
 70. Tórax distinto, com poucos segmentos.
 71. Tórax distinto, com único segmento.
 72. Abdômen indistinção do tórax.
 73. Abdômen com distinção do tórax, e com muitos segmentos.
 74. Abdômen formando único segmento alongado (metassoma).
 75. Sistema digestivo ocluído.
 76. Intestino em forma de U.
 77. Sulco ciliado fecal anterior invertido (real inversão de cerdas).
 78. Celoma multicompartimentalizado.
 79. Celoma tetrapartido.
 80. Celoma tripartido.
 81. Corpo com segmentos fundidos, formando tagmas.
 82. Cordão nervoso ventral.
 83. Cordão nervoso lateral.
 84. Cordão nervoso dorsal
 85. Gânglio cerebral meio-dorsal.
 86. Cordão nervoso anterior intraepidérmico.
 87. Tubo secretado por glândulas distribuídas em todo corpo.
 88. Tubo secretado por glândulas da epiderme ventral anterior.
 89. Tudo composto de matéria orgânica e inorgânica.
 90. Tubo composto apenas matéria orgânica (quitina).
 91. Um único par de nefrídios corporal.
-

-
92. Nefridióporos ventrais.
 93. Nefridióporos dorsais.
 94. Epitélio com células multiciliares.
 95. Epitélio com células monociliares.
 96. Cílios das larvais com distribuição retilínea.
 97. Cílios larvais formando múltiplas bandas ciliares.
 98. Larvas trocófora.
 99. Larva actinotroca.
 100. Larva tornária.
 101. Sistema de batimentos ciliares *downtream-collecting*.
 102. Sistema de batimentos ciliares *upstream-colleting*.
 103. Hemoglobina extracelular.
 104. Hemoglobina intracelular.
 105. Clivagem espiral.
 106. Clivagem radial.
 107. Metamorfose gradual.
 108. Metamorfose catastrófica.
 109. Blastóporo originando a boca e o ânus concomitantemente.
 110. Blastóporo originando apenas o ânus.
 111. Desenvolvimento corporal assimétrico na fase larval.
 112. Esquizocelia.
 113. Enterocelia.
-

Após a definição de caracteres homólogos, muitos cientistas têm repensado novas propostas de homologia que fossem voltadas para a base de comparação em série, sem a preocupação excessiva com a quantificação dos caracteres, e após uma adequada polarização (Mooi & Gill, 2010). O avanço na testabilidade dessas hipóteses de homologia que estabelece o que é sinapomórfico para um táxon, e caracteriza o monofiletismo desse táxon, deve-se ao fato que esse traço comum aos indivíduos é definido como uma estrutura homóloga (Patterson, 1982; de Pinna, 1991).

Embora, existam muitas concepções do conceito de homologia, apresenta-se uma definição recente que sumariza a importância na determinação de traços homólogos num contexto evolutivo, após uma busca do padrão de origem evolutiva comum, atribuído a Szucsich & Wirkner (2007, p. 283):

“A pattern corresponding in a set of compared traits is homologous, if after a common evolutionary origin, the pattern was maintained along diverging lineages by robust pattern transmission”.

Para Nixon & Carpenter (2011), o mais coerente numa análise filogenética é usar os termos de “hipótese de homologia” e “homologia”, no lugar de “homologia primária” e “homologia secundária” como estabelecidos em de Pinna (1991). Neste trabalho, isso é visto apenas como uma questão de uso habitual, sem muita relevância quando se trata da importância dos caracteres e sua aplicabilidade no cladograma. Nixon & Carpenter (2011) também preferem usar homologia filogenética para distinguir de homologia baseada em similaridade ontogenética. Estes autores explicitaram que homologia não é sinônimo de sinapomorfia, e isso inclui simplesiomorfia, sem base em critérios de enraizamentos nos cladogramas. Entretanto, Brower & de Pinna (2012, p. 9) discordam da visão conceitual aplicada por Nixon & Carpenter (2011), e oferecem um conceito alternativo para redefinir homologia:

“Homology is the relationship among parts of organisms that provides evidence for common ancestry.”

O fato mais interessante que instigou a investigação dos relacionamentos filogenéticos nesses grupos não partiu do tratamento de critérios, de concepções ou de definições de homologias, mas sim da necessidade de estabelecer padrões hierárquicos que traduzam o que de fato ocorreu na evolução do grupo. Porque a partir dos caracteres homólogos que foram bem selecionados para tal comparação, pode-se apresentar um cladograma que resume as relações genealógicas desse grupo. Procurou-se, a partir da conclusão desse trabalho, apresentar outra visão para a evolução de um dos grupos menos resolvidos na história de filogenia dos Metazoa, em concordância com Halanych (2004), e que foram taxados ao longo da história como grupos complexos e de baixo valor científico quando comparados aos vertebrados.

3.5. Polarização dos caracteres

Os caracteres foram analisados através do método de comparação com os grupos externos múltiplos, que nos permite obter um melhor nível de generalidade para os caracteres (Hennig, 1966; Wiley, 1981; Watrous & Wheeler, 1981; Maddison *et al.*, 1984; Nixon & Carpenter, 1993; Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994; Christoffersen,

1995; Moura & Christoffersen, 1996; von Sternberg, 1997; Amorim, 2002). Posteriormente, os caracteres foram inseridos em uma matriz, que foi rodada nos programas específicos para análise de parcimônia. Assim, o próprio programa se encarregou de realizar a polarização, ao mesmo tempo em que testou o monofiletismo do grupo interno (Nixon & Carpenter, 1993).

A determinação da direcionalidade dos estados de um caráter é considerada muito importante para a obtenção de bons resultados numa análise filogenética. Isto tem resultado em muitos debates em toda a literatura filogenética ao longo do tempo (Wiley, 1981; Zeppelini, 2001; Amorim, 2002). De uma forma geral, pode-se inferir a forma plesiomórfica de uma estrutura, bem como a sua forma apomórfica (Amorim, 2002). O caráter possui uma forma plesiomórfica e uma ou mais formas apomórficas derivadas, que se denominam de novidades evolutivas (apomorfias) em uma série de transformação. Entretanto, neste trabalho não se concorda com a ideia de que o caráter e estados de um caráter sejam sinônimos, pois apenas os estados de um caráter são características apomórficas, e são estas que deverão ser visualizadas em uma árvore filogenética. Esta visão torna-se mais coerente com as análises filogenéticas quando se atribui modelos de séries de transformação que geram hipóteses de homologia primária na matriz de caracteres (de Pinna, 1991), e que posteriormente deverão ser otimizados no cladograma final, seja ele único ou de consenso de muitos cladogramas, atribuindo homologia secundária (de Pinna, 1991; Zeppelini, 2001). Desta maneira, torna-se um método mais confiável quando se lida com biologia comparada, para determinar as sinapomorfias de um grupo em estudo através de série de transformação num contexto evolutivo. Isso auxilia na busca de hipóteses mais confiáveis numa proposta filogenética, podendo ser mais substanciada dentro de um contexto evolutivo. Assim, a regra para escolha do grupo externo, para Wiley (1981, p. 139):

“Given two characters that are homologous and found within a single monophyletic group, the character that is also found in the sister group is the plesiomorphic character whereas the character found only within the monophyletic group is the apomorphic character”.

3.6. Análise de parcimônia

Para a análise filogenética através do método computacional, as matrizes foram

construídas em Mesquite version 2.75 (Maddison & Maddison, 2011), tanto para caracteres multiestados como para binários (Tabs. 8a, b e 9a-d). Utilizaram-se os programas TNT (Goloboff *et al.*, 2008), e Winclada (Nixon (2002) associado ao NONA version 2.0 (Goloboff, 1999) para a construção dos cladogramas de todas as matrizes, na busca da árvore de parcimônia, e verificação dos parâmetros utilizados na análise.

No TNT se importou o arquivo, depois se seguiu os seguintes parâmetros: Traditional search: Wagner trees (random seed 10; number of additional sequences 100; TBR 100). Analysis: Bootstraps 1000 replicates/Jackknife 36% removal probability 1000 replicates e Symmetric Resampling 33% change probability 1000 replicates. Solicitou-se ainda consenso de regra de maioria de consenso estrito para mais de uma árvore após a análise de parcimônia. Por fim, se salvou o cladograma com os seguintes dados: Output – Open Metafile. Esse padrão foi realizado para todos dos dados.

No WINCLADA foi importada o arquivo NONA, depois se seguiram os seguintes parâmetros de análise: Open file – Chars – Select all characters – Make sel chars Nonadditive (Fitch); Search – Maximum trees to keeps 100 – Number of replications 100 – Starting trees per replications 100 – radom seed 10, TBT. Bootstraps 1.000 replicates, Jackknife 36% removal probability 1.000 replicates – File – Create a Corel Metafile. Nesse programa obteve-se o tamanho das árvores e os índices de consistência (CI) e índice de retenção (RI). Esse procedimento foi utilizado para todos os dados.

Tabela 8a. Matriz de caracteres multiestados utilizada em análise de parcimônia. Usou-se o “0” para estado plesiomórfico, 1-4 para estados apomórficos sucessivos e o (-) para caracteres inaplicáveis.

Táxons	Caracteres																														
	0 1	0 2	0 3	0 4	0 5	0 6	0 7	0 8	0 9	1 0	1 1	1 2	1 3	1 4	1 5	1 6	1 7	1 8	1 9	2 0	2 1	2 2	2 3	2 4	2 5	2 6	2 7	2 8	2 9		
Eunicidae	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
Dorvilleidae	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
Cirratulidae	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	-	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	-	-	-	-	
Spionidae	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	-	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	-	0	-	-	
Alvinellidae	1	1	0	0	1	1	1	2	1	0	1	1	2	1	0	1	1	1	2	2	1	1	0	3	1	-	-	0	-	-	
Ampharetidae	1	1	0	0	1	1	1	2	1	0	1	1	2	1	0	1	1	1	2	2	1	1	0	3	1	-	-	0	-	-	
Arenicolidae	0	1	0	0	2	-	-	-	-	-	0	-	1	1	1	0	1	1	0	2	1	1	1	1	2	0	1	0	-	-	
Capitellidae	0	1	0	0	2	-	-	-	-	-	0	-	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	2	0	0	0	-	-	
Chaetopteridae	1	1	0	0	1	1	0	2	1	0	0	-	0	1	1	0	1	1	1	2	2	1	1	0	3	0	-	0	-	-	
Maldanidae	1	1	0	0	2	-	-	-	-	-	0	-	1	1	1	0	1	1	0	2	1	1	1	1	2	0	1	0	-	-	
Oweniidae	2	2	0	1	1	1	1	3	2	1	0	-	0	2	1	0	1	1	0	2	2	1	1	0	1	0	-	1	-	-	
Pectinariidae	1	1	0	0	1	1	1	2	1	0	1	0	1	2	1	0	1	1	1	2	2	1	1	0	3	1	-	-	0	-	
Psammodrilidae	0	1	0	0	2	-	-	-	-	-	0	-	0	1	1	0	1	1	0	2	1	1	1	0	3	1	1	0	0	-	
Sabellariidae	2	2	0	0	1	1	1	2	2	0	2	-	0	2	1	1	1	1	0	2	2	1	1	0	3	1	-	-	0	-	
Sabellidae	2	2	0	0	1	1	1	3	2	1	2	-	0	2	1	1	1	1	0	2	2	1	1	0	3	1	-	-	0	-	
Serpulidae	2	2	0	0	1	1	1	3	2	1	2	-	0	2	1	1	1	1	0	2	2	1	1	0	3	1	-	-	0	-	
Terebellidae	1	1	1	0	1	1	1	2	1	0	1	0	1	2	1	0	1	1	0	2	2	1	1	0	3	1	-	-	0	-	
Tricobanchidae	1	1	1	0	1	1	1	2	1	0	1	0	1	2	1	0	1	1	0	2	2	1	1	0	3	1	-	-	0	-	
Frenulata	3	3	0	1	1	1	1	3	2	1	2	-	0	3	1	0	1	1	0	2	2	1	1	0	3	1	-	-	1	-	
Vestimentifera	3	3	0	1	1	1	1	3	2	1	2	-	0	3	1	0	1	1	0	2	2	1	1	0	3	1	-	-	1	-	
Phoronida	3	3	0	1	1	1	1	3	2	1	2	-	0	3	2	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Pterobranchia	3	3	0	1	1	1	1	3	2	1	2	-	0	3	2	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

Tabela 8b (Cont.). Matriz de caracteres multiestados utilizada em análise de parcimônia. Usou-se o “0” para estado plesiomórfico, 1-4 para estados apomórficos sucessivos e o (-) para caracteres inaplicados.

Táxons	Caracteres																													
	3 0	3 1	3 2	3 3	3 4	3 5	3 6	3 7	3 8	3 9	4 0	4 1	4 2	4 3	4 4	4 5	4 6	4 7	4 8	4 9	5 0	5 1	5 2	5 3	5 4	5 5	5 6	5 7		
Eunicidae	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Dorvilleidae	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Cirratulidae	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Spionidae	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Alvinellidae	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Ampharetidae	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Arenicolidae	0	-	-	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Capitellidae	1	-	-	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Chaetopteridae	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Maldanidae	1	-	-	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Oweniidae	0	-	-	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	
Pectinariidae	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Psammodrilidae	1	-	-	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Sabellariidae	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Sabellidae	0	2	-	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Serpulidae	0	2	-	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Terebellidae	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Tricobanchidae	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Frenulata	0	2	-	0	2	2	0	1	-	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0
Vestimentifera	0	2	-	0	2	2	0	1	-	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0
Phoronida	0	2	-	1	2	2	1	0	1	0	2	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	1	2	1	0	1	1	1	
Pterobranchia	0	2	-	1	2	2	1	0	1	0	2	1	2	1	1	1	0	1	1	1	1	3	1	2	0	1	1	1	1	

As árvores filogenéticas foram trabalhadas posteriormente no programa computacional CorelDraw X5. Foram utilizados os parâmetros padrões estabelecidos pelo TNT e Winclada. A pesquisa foi realizada de forma heurística, que garante todas as árvores ótimas para dados de tamanho moderado de dados na matriz (Swofford *et al.*, 1996; Schneider, 2003), e adição de sequência simples, com 100 réplicas. Utilizou-se o “**Stepwise addition**” que possibilita a colocação dos ramos passo a passo nas árvores, sendo armazenados os ramos que possuem menos escore (Schneider, 2003). O algoritmo utilizado foi o “**branch swapping**” ou permuta dos ramos, que envolve a mudança de ramos para novas partes da árvore, produzindo novas topologias, e o TBR (**tree bisection reconnection**), que quebra a árvore em dois ramos primeiramente, e reconecta os ramos resultantes. Os ramos de comprimento zero foram colapsados com MULPARS (salva todas as árvores mais curtas). Durante o processo, se buscou rodar os dados com otimização por aceleração da transformação do caráter ou ACCTRAN (Agnarsson & Miller, 2008).

Tabela 9c. Cont. Matriz de caracteres binários a/p utilizada em análise de parcimônia. Usou-se o "0" para estado plesiomórfico, 1 para estado apomórfico, e o (-) para caracteres inaplicáveis.

Táxons	Caracteres																												
	5 7	5 8	5 9	6 0	6 1	6 2	6 3	6 4	6 5	6 6	6 7	6 8	6 9	7 0	7 1	7 2	7 3	7 4	7 5	7 6	7 7	7 8	7 9	8 0	8 1	8 2	8 3	8 4	
Eunicidae	-	-	-	-	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
Dorvilleidae	-	-	-	-	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
Cirratulidae	-	-	-	-	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
Spionidae	-	-	-	-	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
Alvinellidae	1	0	-	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
Ampharetidae	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0
Arenicolidae	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
Capitellidae	1	0	-	-	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
Chaetopteridae	1	0	-	-	0	-	-	0	-	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
Maldanidae	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
Oweniidae	1	0	-	-	0	-	-	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
Pectinariidae	0	1	-	-	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
Psammodrillidae	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
Sabellariidae	1	0	-	-	0	-	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
Sabellidae	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
Serpulidae	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0
Terebellidae	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0
Tricobanchidae	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
Frenulata	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
Vestimentifera	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
Phoronida	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	-	1	1	1	0	0	0	1	1	-	1	-	
Pterobranchia	-	-	-	-	-	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	-	1	0	1	0	0	0	1	1	-	0	1	1

Tabela 9d. Cont. Matriz de caracteres binários a/p utilizada em análise de parcimônia. Usou-se o "0" para estado plesiomórfico, 1 para estado apomórfico, e o (-) para caracteres inaplicado.

Táxons	Caracteres																												
	8 5	8 6	8 7	8 8	9 8	9 8	9 0	9 1	9 2	9 3	9 4	9 5	9 6	9 7	9 8	9 9	1 0	1 0	1 0	1 0	1 0	1 0	1 0	1 0	1 0	1 0	1 0	1 0	1 0
Eunicidae	0	0	-	-	-	-	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0
Dorvilleidae	0	0	-	-	-	-	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0
Cirratulidae	0	0	-	-	-	-	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0
Spionidae	0	0	-	-	-	-	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0
Alvinellidae	0	0	0	1	-	-	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0
Ampharetidae	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0
Arenicolidae	0	0	-	-	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0
Capitellidae	0	0	-	-	-	-	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0
Chaetopteridae	0	0	0	1	-	-	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0
Maldanidae	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0
Oweniidae	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1
Pectinariidae	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1
Psammodrillidae	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0
Sabellariidae	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0
Sabellidae	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0
Serpulidae	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0
Terebellidae	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0
Tricobanchidae	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0
Frenulata	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
Vestimentifera	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
Phoronida	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
Pterobranchia	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1

3.7. Escolha do grupo externo

Alguns autores defendem que o grupo externo utilizado numa análise seja o grupo irmão do táxon em estudo (Donoghue & Cantino, 1984; Maddison *et al.*, 1984), com uma análise prévia e separada do grupo externo e a substituição de grupos externos múltiplos. No entanto, a polarização dos caracteres foi obtida por análise simultânea dos grupos externos e internos. Desta forma, o monofiletismo do grupo interno foi testado, e concomitantemente, foram polarizadas nas séries de transformações (Zeppelini, 2001).

Neste trabalho, buscou-se testar o grupo interno fazendo comparação com os grupos externos mais próximos, como já hipotetizado em trabalhos prévios. Eunicidae e Dorvilleidae, que são famílias de poliquetas errantes, constituíram os primeiros grupos que compreendem espécies com palpos reduzidos, e cerdas heretogonfas que são, na ótica desse trabalho, cerdas basais das quais teriam derivado em ganchos rostrados. Esta última família possui palpos de tamanhos variando entre médios e longos, porém com função sensorial (Fauchald, 1977; Fauchald & Rouse, 1997; Hartmann-Schröder, 1971). O segundo grupo consiste de Spionida e Cirratulida, que possuem palpos pareados ou múltiplos, porém com um sulco mediano por onde carrega o alimento, o que foi herdado por várias famílias do grupo interno em análise (Fauchald, 1977; Fauchald & Rouse, 1997; Hartmann-Schröder, 1971). Os Spionida também possuem ganchos neuropodiais com rostrum e capitium, que estabelecem relações entre os grupos internos (Bartolomaeus *et al.*, 2005; Hausen, 2005). Estes táxons já foram testados em trabalhos prévios de ontogenia ao nível de comparação superficial, o que agora tem sido realizado com mais consistência e para um conjunto maior de caracteres. Acredita-se que estes ganchos se organizaram ontogeneticamente para a formação do tori, o que está sendo testado nesta análise juntamente com outros caracteres (Bartolomaeus, 1998; Bartolomaeus *et al.*, 1997, 2005; Hausen, 2005).

4. RESULTADOS

Neste trabalho, os resultados foram divididos em cinco etapas:

- 4.1. Análise filogenética com dados moleculares completos (Figuras 16, 17, 18 e 19);
- 4.2. Análise filogenética de dados moleculares com sequências cortadas (Figuras 20, 21, 22 e 23);
- 4.3. Análise filogenética de caracteres morfológicos binários (a/p) (Figuras 24 e 25);
- 4.4. Análise filogenética de caracteres morfológicos multiestados (Figuras 26 e 27);
- 4.5. Análise filogenética de caracteres concatenados (morfológicos e moleculares) (Figuras 28, 29 e 30a-f).

4.1. Análise filogenética com dados moleculares completos

Os resultados foram divididos de acordo com os métodos estabelecidos durante a análise. Primeiramente, se utilizou as sequências moleculares completas de 18S rRNA disponíveis no Genbank. Foram utilizados em primeira análise sequências parciais completas, utilizando o método descrito anteriormente. Desta forma, foram obtidas duas árvores mais parcimoniosas para um conjunto completo de dados contendo 1.975 caracteres. As árvores filogenéticas apresentaram tamanhos de 4.425, CI 54, RI 47. A regra de maioria suportou com 100% de probabilidade os táxons internos (Fig. 16). Em relação aos grupos externos, *Pettiboneia urciensis*, *Cirriformia tentaculata* e *Polydora ciliata* foram incluídas dentro do grupo interno, e apenas *Eunice vittata* ficou em posição mais basal. Sabellariidae, Sabellidae e Serpulidae apareceram em posição mais basal e foram unidos, embora *Polydora ciliata* apareceu entre eles. Arenicolidae e Maldanidae foram unidos, e apareceu como grupo irmão de Terebellida. Grande parte dos Terebellida foi reunida, com exceção de Pectinariidae e *Terebellides stroemii* (Trichobranchidae), que aparecem em outras posições e como clado mais basal. *Amphitritides gracilis* e *Loimia medusa* (Terebellidae) foram unidas, e apareceu como grupo irmão de *Mellina* sp., *Anobothos gracilis* (Ampharetidae), *Terebellides californica* (Trichobranchidae) e *Paralvinella palmiformis* + *Paralvinella grassiei* (Alvinellidae), sequencialmente. Phoronida e Pterobranchia foram suportados, mas em posições diferentes. Os membros de

Oweniidae permaneceram como grupo irmão de Frenulata e Vestimentifera (Pogonophora). Toriida não foi suportado com nessa análise.

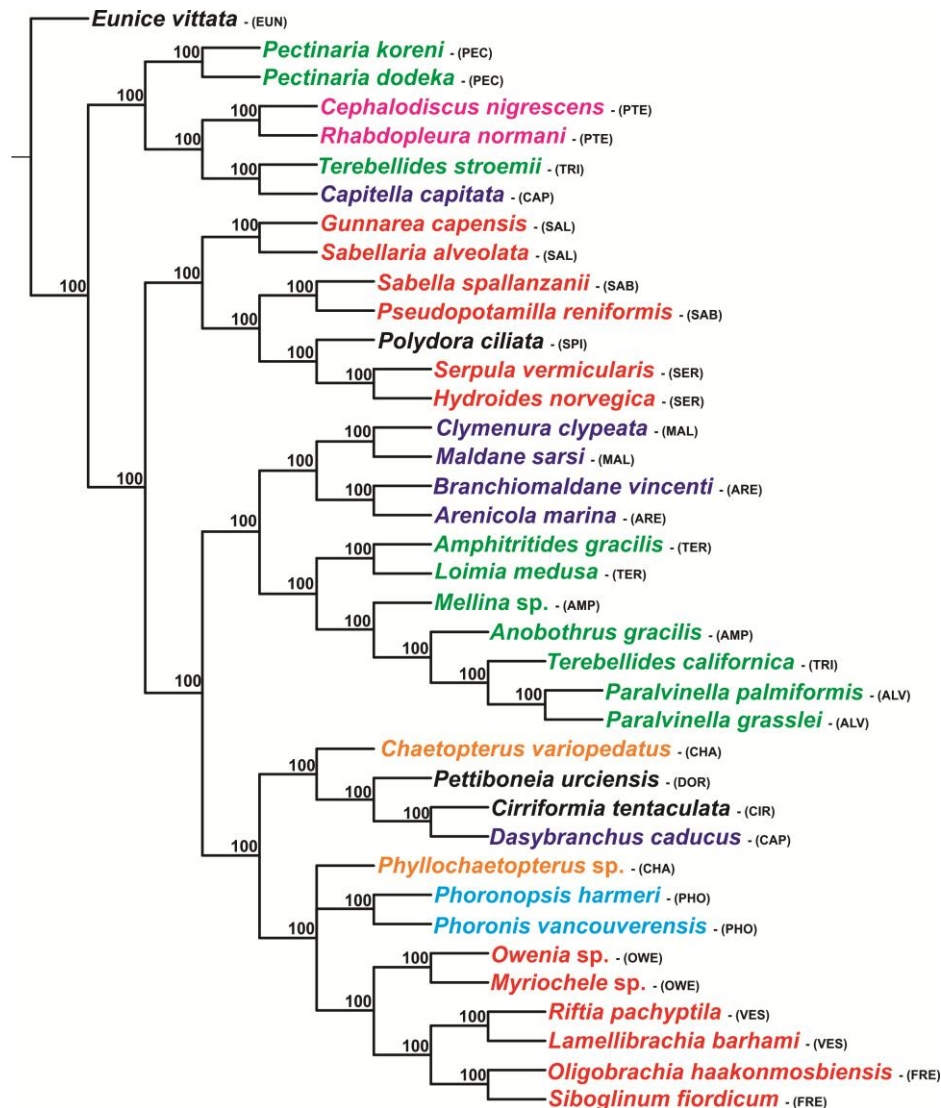


Figura 16. Regra de maioria de duas árvores filogenéticas mais parcimoniosas para o conjunto de dados moleculares completos da molécula parcial de 18S rRNA, com tamanho 4.425, CI 54, RI 57. Grupo externo letra preta; azul escuro para os Capitellida; verde para os Terebellida; laranja para os Chaetopteridae; vermelho para os Sabellida; azul turquesa para os Phoronida e magenta para os Pterobranchia. (EUN – Eunicidae, DOR – Dorvilleidae, SPI – Spionidae, CIR – Cirratulidae, CAP – Capitellidae, ARE – Arenicolidae, MAL – Maldanidae, CHA – Chaetopteridae, PEC – Pectinariidae, TER – Terebellidae, TRI – Trichobranchidae, AMP – Ampharetidae, ALV – Alvinellidae, SAL – Sabellariidae, SAB – Sabellidae, SER – Serpulidae, OWE – Oweniidae, FRE – Frenulata, VES – Vestimentifera, PHO – Phoronida, PTE – Pterobranchia).

Em relação ao cladograma com valores estatísticos de bootstraps com 50% de probabilidade, e com exemplo de reposição (Fig. 17), os grupos internos foram mais padronizados, e as famílias foram em grande maioria obtidas como monofiléticas, cujos valores de suporte foram relativamente altos. Sedentaria foi suportado com 100% de valor

de bootstraps, que incluiu *Pettiboneia urciensis*, *Cirriformia tentaculata* e *Polydora ciliata*. O táxon Terebellida, com exceção de Pectinariidae e *Terebellides stroemii* foi suportado com 72% de bootstraps. Oweniidae e Pogonophora (Frenulata e Vestimentifera) foram reunidos com 14% de suporte, ou seja, fracamente suportado. Entre as famílias investigadas, apenas Capitellidae, Trichobranchidae e Ampharetidae não foram suportadas, e as espécies que representaram essas as famílias apareceram junto a espécies de famílias diferentes.

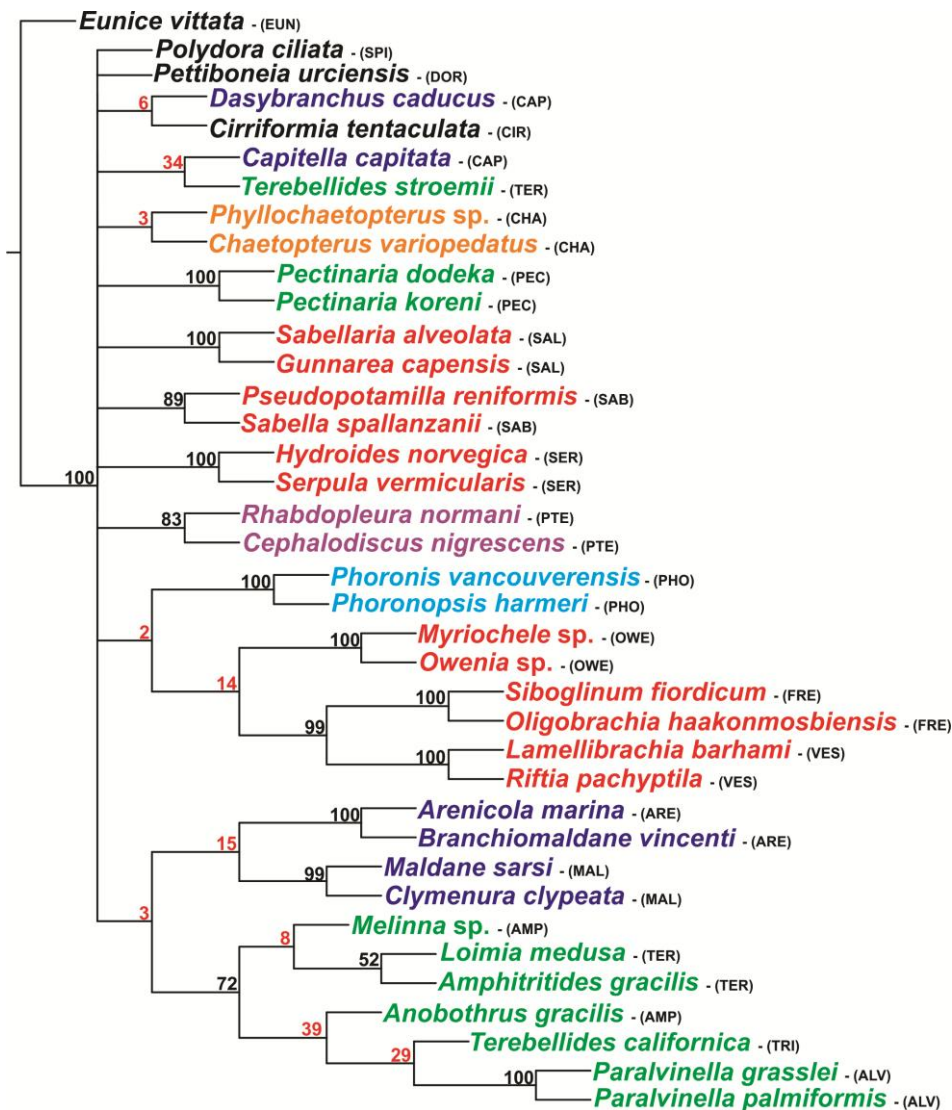


Figura 17. Valores de bootstraps de duas árvores filogenéticas mais parcimoniosas para o conjunto de dados moleculares completos da molécula parcial de 18S rRNA. Note que sedentária apresentou 100% probabilidade de suporte de bootstraps. Grupo externo letra preta; azul escuro para os Capitellidae; verde para os Terebellidae; laranja para os Chaetopteridae; vermelho para os Sabellidae; azul turquesa para os Phoronida e magenta para os Pterobranchia. (Indicação da família ao lado da espécie, ver tabela 00, no texto). (EUN – Eunicidae, DOR – Dorvilleidae, SPI – Spionidae, CIR – Cirratulidae, CAP – Capitellidae, ARE – Arenicolidae, MAL – Maldanidae, CHA – Chaetopteridae, PEC – Pectinariidae, TER – Terebellidae, TRI – Trichobranchidae, AMP – Ampharetidae, ALV – Alvinellidae, SAL – Sabellariidae, SAB – Sabellidae, SER – Serpulidae, OWE – Oweniidae, FRE – Frenulata, VES – Vestimentifera, PHO – Phoronida, PTE – Pterobranchia). Números vermelhos indicam abaixo de 50% de suporte.

O cladograma com valores de jackknife com 36% de remoção probabilidade se apresentou com a topologia semelhante ao cladograma de bootstraps, embora, seus valores tenham sido alterados (Fig. 18). Terebellida, com exceção de Pectinariidae e *Terebellides stroemii* foi suportado com 85% de jackknife, enquanto Oweniidae, Frenulata e Vestimentifera (Pogonophora) foram unidos com 18% de suporte.

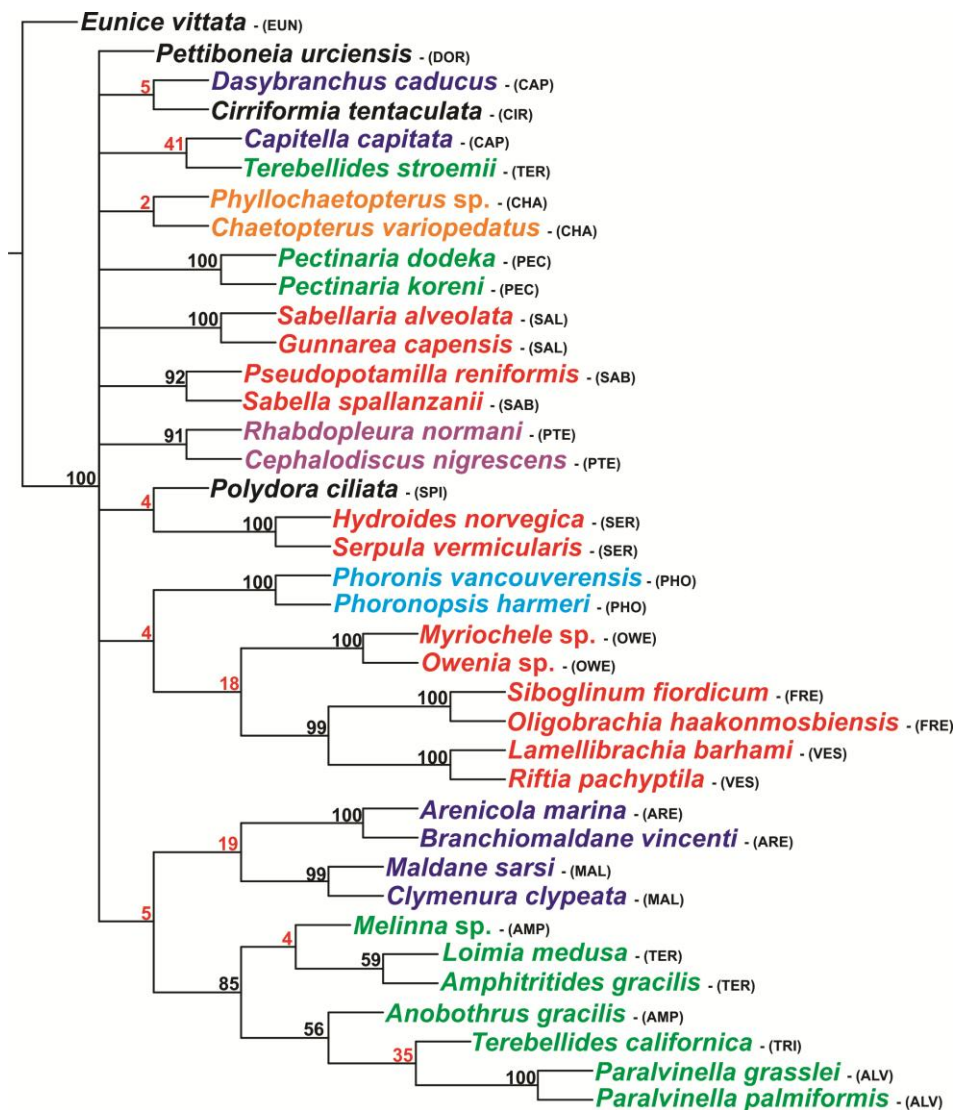


Figura 18. Valores de jackknife de duas árvores filogenéticas mais parcimoniosas para o conjunto de dados moleculares completos da molécula parcial de 18S rRNA. Note que sedentária apresentou 100% probabilidade de suporte de jackknife. Grupo externo letra preta; azul escuro para os Capitellida; verde para os Terebellida; laranja para os Chaetopteridae; vermelho para os Sabellida; azul turquesa para os Phoronida e magenta para os Pterobranchia. (Indicação da família ao lado da espécie, ver tabela 00, no texto). (EUN – Eunicidae, DOR – Dorvilleidae, SPI – Spionidae, CIR – Cirratulidae, CAP – Capitellidae, ARE – Arenicolidae, MAL – Maldanidae, CHA – Chaetopteridae, PEC – Pectinariidae, TER – Terebellidae, TRI – Trichobranchidae, AMP – Ampharetidae, ALV – Alvinellidae, SAL – Sabellariidae, SAB – Sabellidae, SER – Serpulidae, OWE – Oweniidae, FRE – Frenulata, VES – Vestimentifera, PHO – Phoronida, PTE – Pterobranchia). Números vermelhos indicam abaixo de 50% de suporte.

Para o cladograma com suporte de symmetric resampling com 33% com mudança de probabilidade, os valores também foram alterados, mas a sua topologia permaneceu semelhante à topologia apresentada nos dois anteriores (Fig. 19). Terebellida, com exceção de Pectinariidae e *Terebellides stroemii* foi suportado com 85% de symmetric resampling, e Oweniidae, Frenulata e Vestimentifera (Pogonophora) foram unidos com 18% de suporte. Todos os valores foram obtidos a partir de 1.000 repetições.

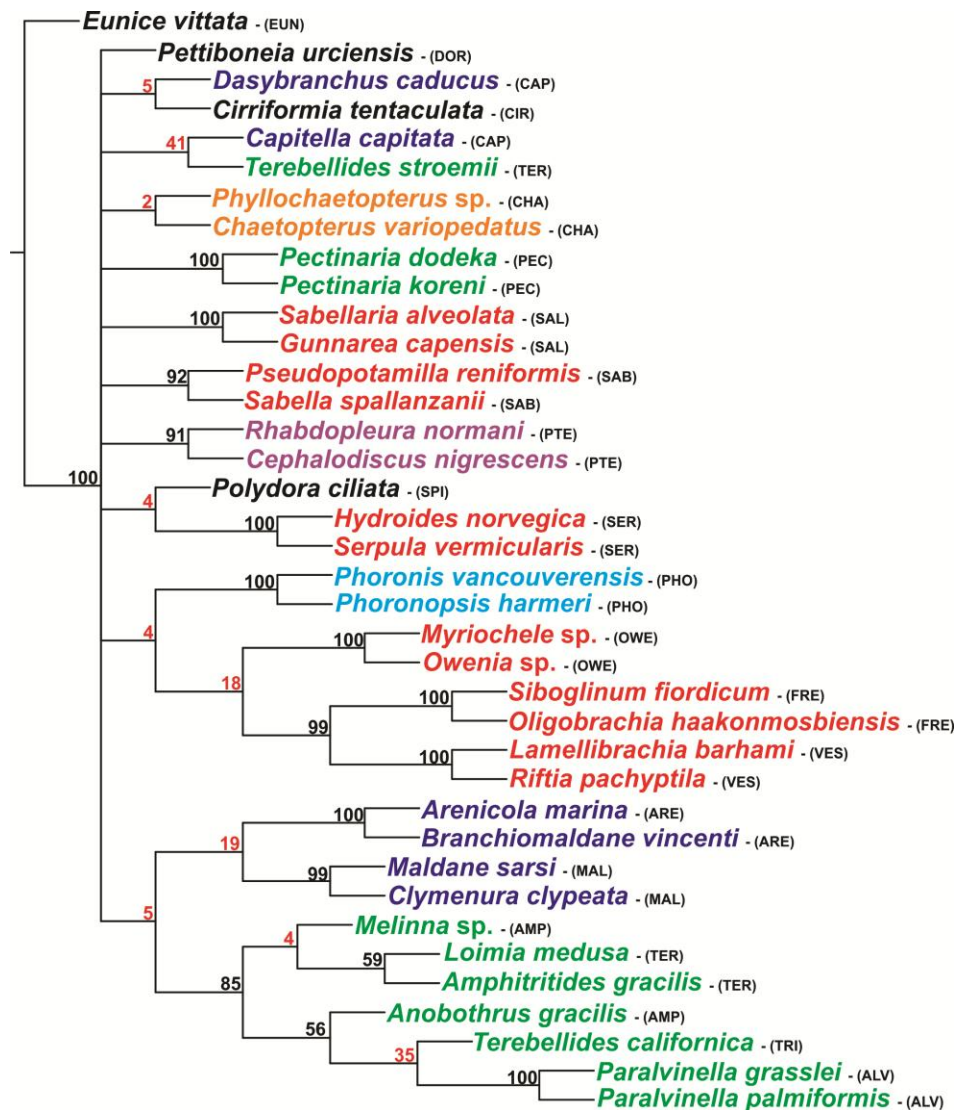


Figura 19. Valores de Symmetric Resampling de duas árvores filogenéticas mais parcimoniosas para o conjunto de dados moleculares completos da molécula parcial de 18S rRNA. Note que sedentária apresentou 100% probabilidade de suporte de Symmetric Resampling. Grupo externo letra preta; azul escuro para os Capitellida; verde para os Terebellida; laranja para os Chaetopteridae; vermelho para os Sabelliida; azul turquesa para os Phoronida e magenta para os Pterobranchia. (Indicação da família ao lado da espécie, ver tabela 00, no texto). (EUN – Eunicidae, DOR – Dorvilleidae, SPI – Spionidae, CIR – Cirratulidae, CAP – Capitellidae, ARE – Arenicolidae, MAL – Maldanidae, CHA – Chaetopteridae, PEC – Pectinariidae, TER – Terebellidae, TRI – Trichobranchidae, AMP – Ampharetidae, ALV – Alvinellidae, SAL – Sabelliidae, SAB – Sabellidae, SER – Serpulidae, OWE – Oweniidae, FRE – Frenulata, VES – Vestimentifera, PHO – Phoronida, PTE – Pterobranchia). Números vermelhos indicam abaixo de 50% de

4.2. Análise filogenética de dados moleculares com sequências cortadas

Para dados moleculares cujas sequências foram cortadas, se obteve uma matriz contendo 540 caracteres alinhados. Assim, após a análise, se obteve uma única árvore mais parcimoniosa para o conjunto de dados moleculares, com tamanho de 1.353, CI 50, e RI 50 (Fig. 20).

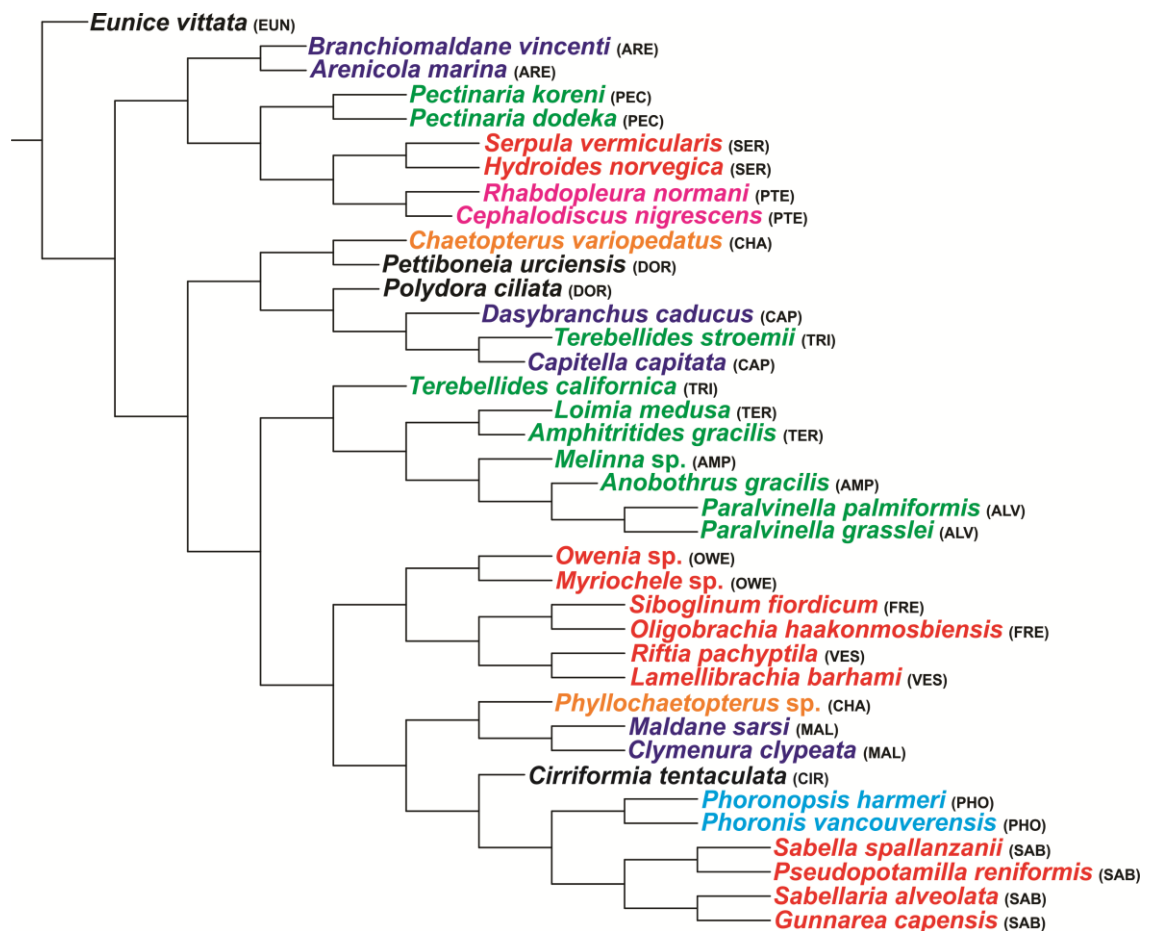


Figura 20. Árvore filogenética mais parcimoniosa para o conjunto de dados moleculares com cortes da molécula parcial de 18S rRNA. Note que algumas famílias surgiram como parafiléticas. Grupo externo letra preta; azul escuro para os Capitellida; verde para os Terebellida; laranja para os Chaetopteridae; vermelho para os Sabellida; azul turquesa para os Phoronida e magenta para os Pterobranchia. (Indicação da família ao lado da espécie, ver tabela 00, no texto). (EUN – Eunicidae, DOR – Dorvilleidae, SPI – Spionidae, CIR – Cirratulidae, CAP – Capitellidae, ARE – Arenicolidae, MAL – Maldanidae, CHA – Chaetopteridae, PEC – Pectinariidae, TER – Terebellidae, TRI – Trichobranchidae, AMP – Ampharetidae, ALV – Alvinellidae, SAL – Sabellariidae, SAB – Sabellidae, SER – Serpulidae, OWE – Oweniidae, FRE – Frenulata, VES – Vestimentifera, PHO – Phoronida, PTE – Pterobranchia).

Para esse único cladograma, os resultados mostraram que nenhum dos táxons superiores foi suportado. Nessa análise, as famílias Chaetopteridae, Capitellidae e Trichobranchidae não foram suportadas e suas espécies se uniram a espécies de diferentes famílias (Fig. 21). Em relação aos grupos externos, *Pettinoneia urciensis*, *Polydora ciliata* e *Cirriformia tentaculata* apareceram em diferentes posições. Para os grupos internos, as espécies de Serpulidae apareceram como grupo-irmão de Pterobranchia, enquanto que as espécies de Sabellidae e Sabellariidae surgiram como grupo-irmão derivados de Phoronida. Oweniidae surgiu como grupo-irmão de Frenulata e Vestimentifera.

Para valores de bootstraps com 50% de probabilidade, com exemplo de reposição, parte do grupo externo *Polydora ciliata* e *Cirriformia tentaculata* surgiram separadamente na parte superior do cladograma, enquanto que *Pettinoneia urciensis* ficou como grupo-irmão de *Chaetopterus variopedatus*, com 3% de bootstraps. Oweniidae surgiu como grupo-irmão de Frenulata e Vestimentifera com suporte de 15% desse valor. O táxon Terebellida foi fracamente suportado, mas com exceção da espécie de Tricobranchidae *Terebellides stroemii*, que apareceu em posição muito distante. As espécies de Pectinariidae apareceram em posição mais basal no clado, seguidos de *Terebellides californica* como grupo-irmão de Terebellidae (fracamente suportado), mais *Mellina* sp. e *Anobothrus gracilis* (Ampharetidae) e as espécies de *Paralvinella* (Alvinellidae), sequencialmente. A maioria das famílias foi sustentada com valores acima de 70% de bootstraps, enquanto que aquelas não sustentadas foram as mesmas citadas anteriormente. Toriida também não foi suportado.

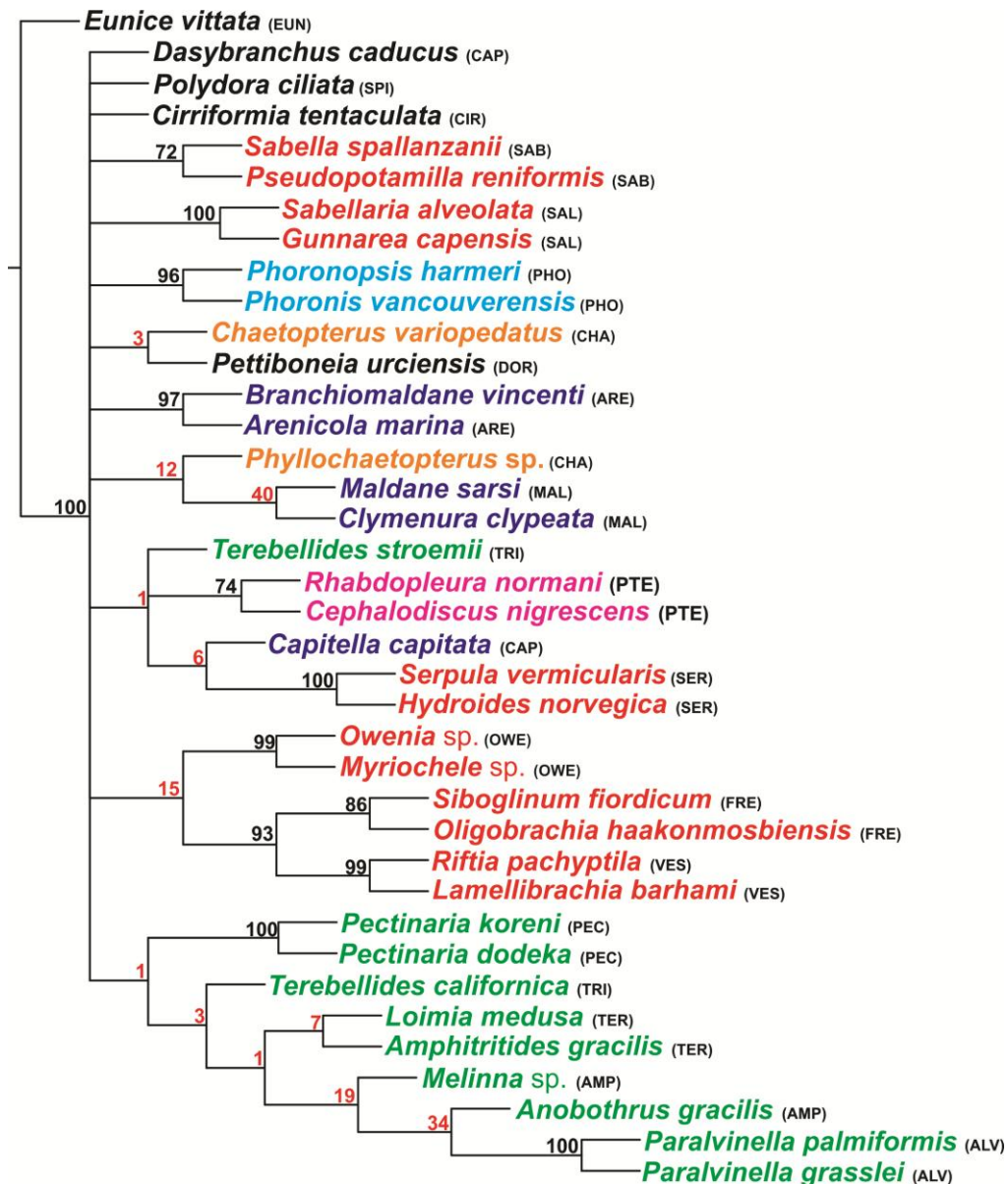


Figura 21. Árvore filogenética com valores de bootstraps para o conjunto de dados moleculares com cortes da molécula parcial de 18S rRNA. Note que algumas famílias surgiram como parafiléticas. Terebellida foi unida e apenas a espécie *Terebellides stroemii* ficou fora do grupo. Grupo externo letra preta; azul escuro para os Capitellida; verde para os Terebellida; laranja para os Chaetopteridae; vermelho para os Sabellida; azul turquesa para os Phoronida e magenta para os Pterobranchia. (Indicação da família ao lado da espécie, ver tabela 00, no texto). (EUN – Eunicidae, DOR – Dorvilleidae, SPI – Spionidae, CIR – Cirratulidae, CAP – Capitellidae, ARE – Arenicolidae, MAL – Maldanidae, CHA – Chaetopteridae, PEC – Pectinariidae, TER – Terebellidae, TRI – Trichobranchidae, AMP – Ampharetidae, ALV – Alvinellidae, SAL – Sabellariidae, SAB – Sabellidae, SER – Serpulidae, OWE – Oweniidae, FRE – Frenulata, VES – Vestimentifera, PHO – Phoronida, PTE – Pterobranchia). Números vermelhos indicam abaixo de 50% de suporte.

Para valores de jackknife com 36% de remoção de probabilidade (Fig. 22), os resultados mostraram topologias semelhantes, apenas com mudanças de posicionamento de algumas famílias e com valores de suporte diferentes. Nesse cladograma, Oweniidae surgiu como grupo-irmão de Frenulata e Vestimentifera com suporte de 19% de probabilidade. As

espécies de Pectinariidae ainda permaneceram como grupo basal entre os Terebellida, surgindo depois de *Terebellides californica* como grupo-irmão de Terebellidae (fracamente suportado), mais *Mellina* sp. e *Anobothrus gracilis* (Ampharetidae) e as espécies de *Paralvinella* (Alvinellidae). As famílias que foram sustentadas apresentaram acima de 80% de valor de jackknife.

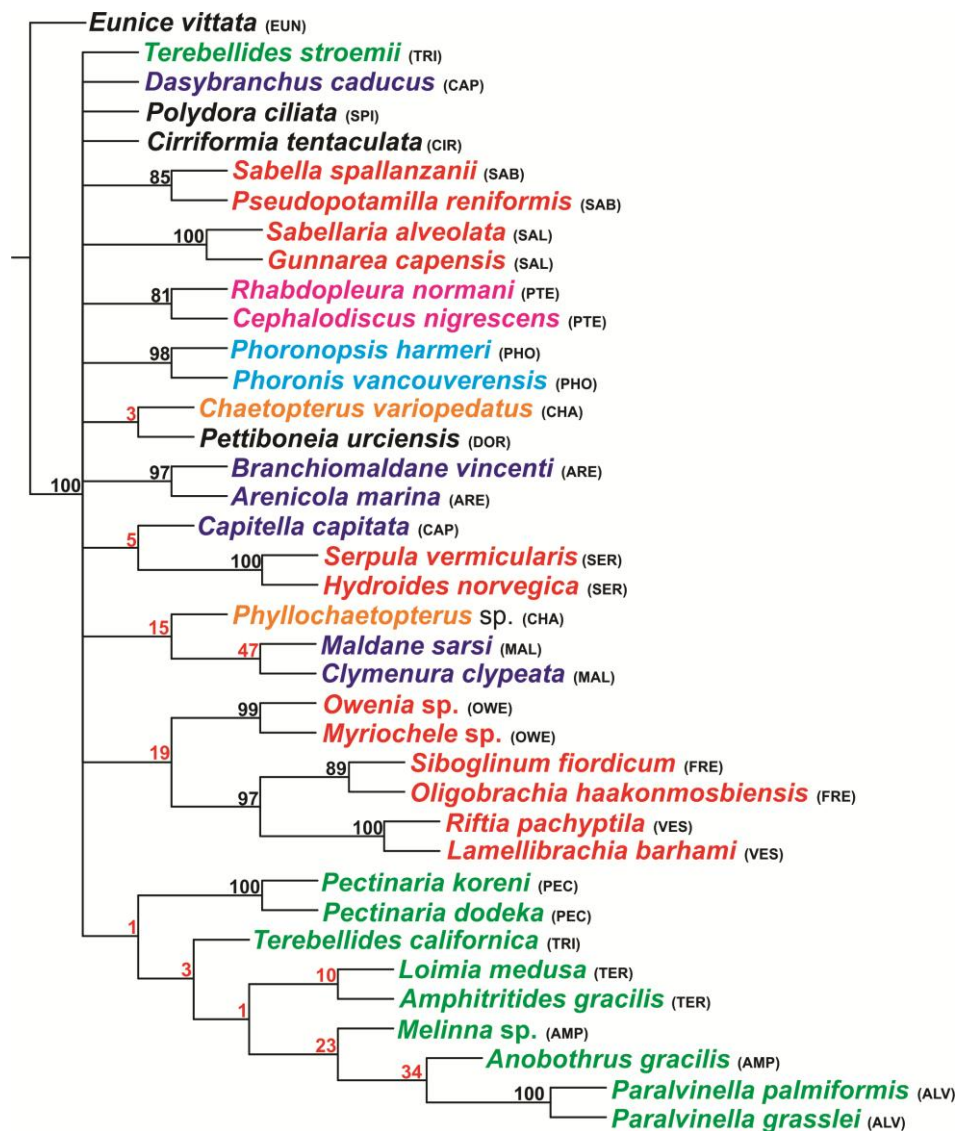


Figura 22. Árvore filogenética com valores de jackknife para o conjunto de dados moleculares com cortes da molécula parcial de 18S rRNA. Note que algumas famílias surgiram como parafiléticas. Novamente *Terebellides stroemii* ficou fora dos Terebellida. Grupo externo letra preta; azul escuro para os Capitellida; verde para os Terebellida; laranja para os Chaetopteridae; vermelho para os Sabellida; azul turquesa para os Phoronida e magenta para os Pterobranchia. (Indicação da família ao lado da espécie, ver tabela 00, no texto). (EUN – Eunicidae, DOR – Dorvilleidae, SPI – Spionidae, CIR – Cirratulidae, CAP – Capitellidae, ARE – Arenicolidae, MAL – Maldanidae, CHA – Chaetopteridae, PEC – Pectinariidae, TER – Terebellidae, TRI – Trichobranchidae, AMP – Ampharetidae, ALV – Alvinellidae, SAL – Sabellariidae, SAB – Sabellidae, SER – Serpulidae, OWE – Oweniidae, FRE – Frenulata, VES – Vestimentifera, PHO – Phoronida, PTE – Pterobranchia). Números vermelhos indicam abaixo de 50% de suporte.

O cladograma com valores de symmetric resampling foi diferente dos cladogramas apresentados com os métodos estatísticos acima, e sua principal mudança foi a retirada das espécies de Pectinariidae dos Terebellida. As espécies dessa família surgiram reunidas em outra posição. As famílias unidas em Terebellida foram suportadas com valores melhores. As famílias sustentadas nessa análise apresentaram valores acima de 80%, enquanto as não sustentadas foram as mesmas citadas anteriormente. Sedentaria foi sustentado com 100% de valor para as três ferramentas estatísticas (Fig. 23).

Nas análises filogenéticas com dados moleculares surgiram cladogramas com politomia geral, que possivelmente se deve grande quantidade de caracteres plesiomórficos.

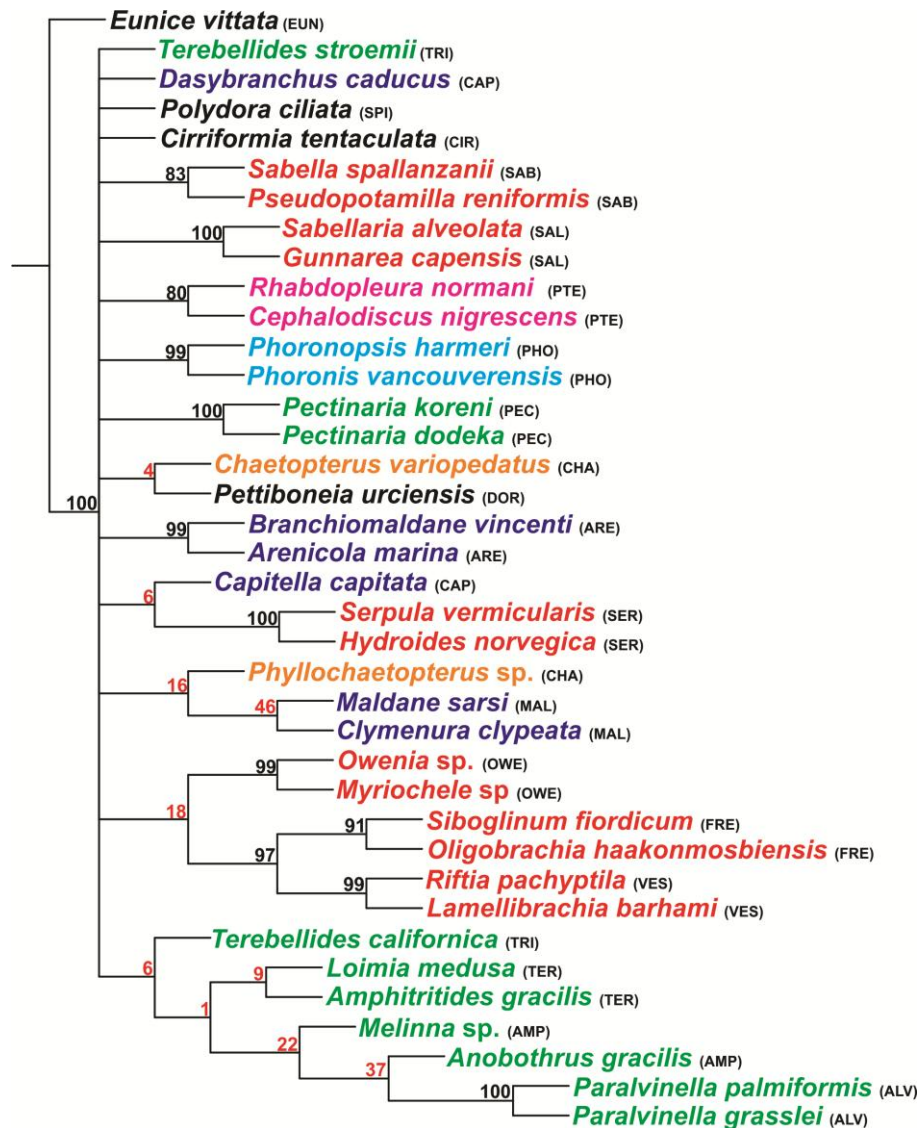


Figura 23. Árvore filogenética com valores de symmetric resampling para o conjunto de dados moleculares com cortes da molécula parcial de 18S rRNA. Note que algumas famílias surgiram como parafiléticas. Novamente *Terebellides stroemii* e Pectinariidae ficaram fora dos Terebellida. Grupo externo letra preta; azul escuro para os Capitellida; verde para os Terebellida; laranja para os Chaetopteridae; vermelho para os Sabellida; azul turquesa para os Phoronida e magenta para os Pterobranchia. (Indicação da família ao lado da espécie, ver tabela 00, no texto). (EUN – Eunicidae, DOR – Dorvilleidae, SPI – Spionidae, CIR – Cirratulidae, CAP – Capitellidae, ARE – Arenicolidae, MAL – Maldanidae, CHA – Chaetopteridae, PEC – Pectinariidae, TER – Terebellidae, TRI – Trichobranchidae, AMP – Ampharetidae, ALV – Alvinellidae, SAL – Sabellariidae, SAB – Sabellidae, SER – Serpulidae, OWE – Oweniidae, FRE – Frenulata, VES – Vestimentifera, PHO – Phoronida, PTE – Pterobranchia). Números vermelhos indicam abaixo de 50% de suporte.

4.3. Análise filogenética de caracteres morfológicos (binários)

Para caracteres morfológicos se utilizaram matrizes com caracteres binários, codificados como ausente e presente (a/p), e outras matrizes para caracteres multiestados. Em relação à matriz de caracteres binários, que somaram 113 caracteres, obteve-se como resultados uma única árvore mais parcimoniosa, com tamanho de 157, CI 71 e RI 86. Nesse cladograma, o grupo interno foi suportado com valores de 100% nos três métodos estatísticos (Fig. 24), e mapas de sinapomorfias (Fig. 25).

Eunicidae permaneceu na base, como grupo-irmão ancestral dos Dorvilleidae, Spionidae e Cirratulidae. Todos esses táxons foram indicados como grupo externo. Em relação ao grupo interno, Psammodrilidae, Capitellidae, Arenicolidae e Maldanidae foram os táxons mais basais. Esse grupo foi suportado apenas com 50% de valor de symmetric resampling. Este táxon apareceu como grupo-irmão Uncinifera, que apresentou em sua topologia dois grupos-irmãos maiores. Um dos grupos, fracamente suportado, apareceu o táxon Chaetopteridae como grupo-irmão de Terebellida (Pectinariidae (Terebellidae + Trichobranchidae) e (Ampharetidae + Alvinellidae). Sabellida apareceu (Sabellariidae (Serpulidae + Sabellidae), Oweniidae (Frenulata + Vestimentifera) e (Phoronida + Pterobranchia). Phoronida representa clivagem radial e Pterobranchia representa os Deuterostomia.

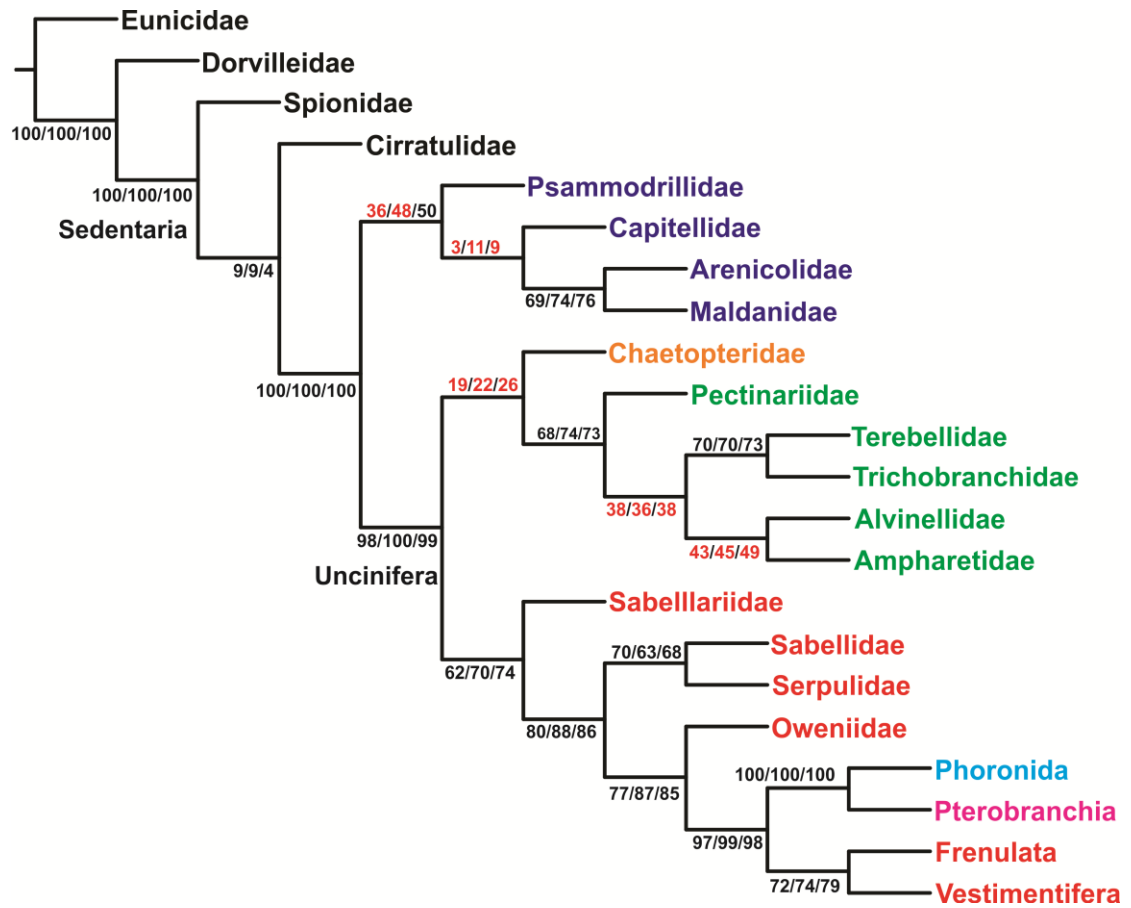


Figura 24. Árvore filogenética com valores de bootstraps, jackknife e symmetric resampling para o conjunto de dados morfológicos de caracteres binários. Sedentaria e Clado 1 foram suportados com 100% de valores estatísticos. Capitellida foi suportado apenas por symmetric resampling. Chaetopteridae apareceu como grupo-irmão de Terebellida. Grupo externo letra preta; azul escuro para os Capitellida; verde para os Terebellida; laranja para os Chaetopteridae; vermelho para os Sabellida; azul turquesa para os Phoronida e magenta para os Pterobranchia. (Indicação da família ao lado da espécie, ver tabela 5, no texto). Números vermelhos indicam abaixo de 50% de suporte.

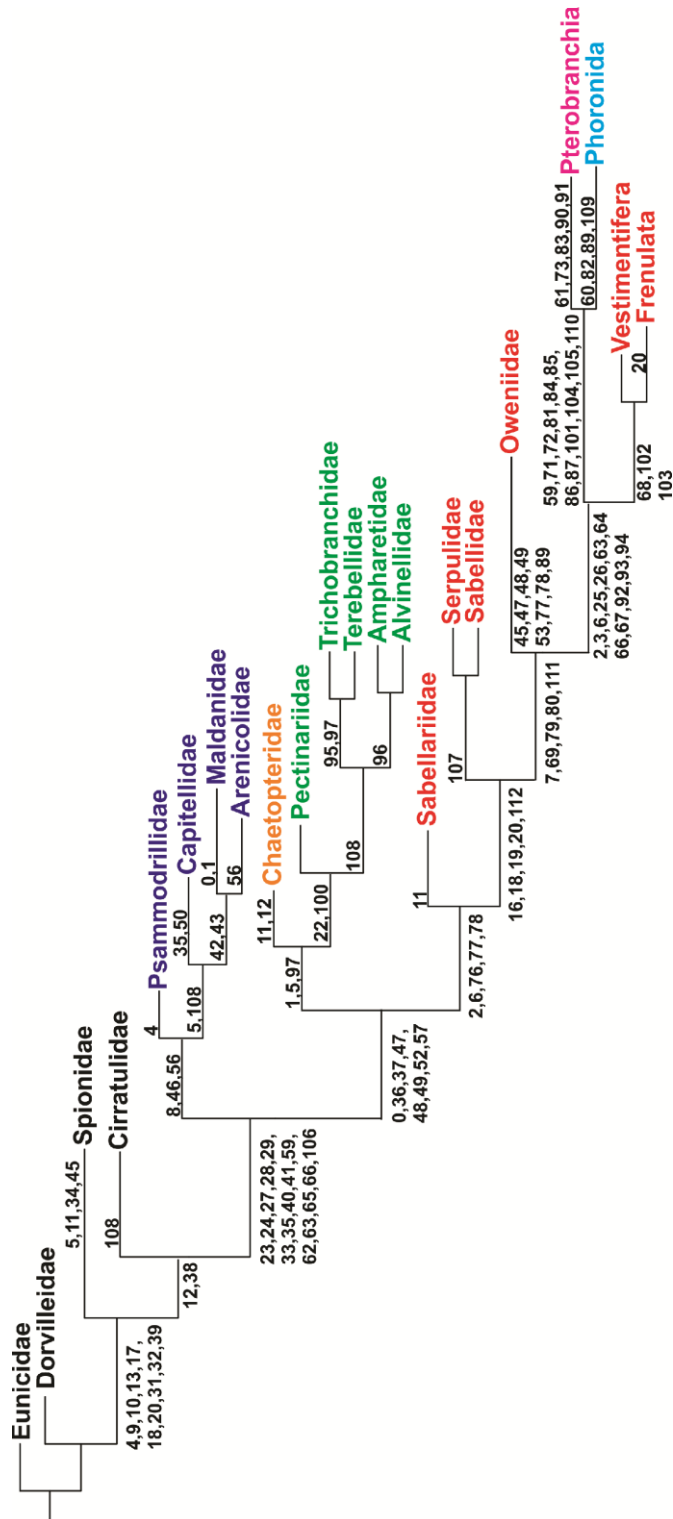


Figura 25. Mapa de sinapomorfias para matriz de caracteres binários cujo cladograma foi obtido no TNT após análise de parcimônia. O número dos caracteres que suportam cada ramo encontra-se indicado abaixo.

4.3. Análise filogenética de caracteres morfológicos multiestados

A matriz morfológica contendo 57 caracteres morfológicos codificados como multiestados, resultou uma única árvore mais parcimoniosa com tamanho 96, CI 84 e RI 92. A topologia final se apresentou um pouco diferente em relação àquela topologia apresentada para caracteres binários (Fig. 26) e mapa de sinapomorfia (Fig. 27).

No cladograma, o grupo externo continuou em mesma posição que no cladograma com base em caracteres binários, e também com bons suportes estatísticos. Sedentaria (Eunicidae, Dorvilleidae +) foi suportado com 100% de valores para os três métodos estatísticos utilizados. Os grupos (Capitellida (Chaetopteridae + Terebellida) + (Sabellida)) foram suportados nos três métodos estatísticos com acima de 90% de valor de suporte. Em relação ao grupo interno, Psammodrilidae, Capitellidae, Arenicolidae e Maldanidae continuaram como táxons mais basais com acima de 60% de valor de suporte para os três métodos estatísticos. Uncinifera, que apresentou em sua topologia com Chaetopteridae na base, e depois surgiram Terebellida e Sabellida como grupos-irmãos. Os Terebellida apareceram na seguinte sequência (Terebellidae + Trichobranchidae), (Pectinariidae (Ampharetidae + Alvinellidae), estes últimos fracamente suportados. Sabellida inclui (Sabellariidae (Serpulidae + Sabellidae), Oweniidae (Frenulata + Vestimentifera) e (Phoronida + Pterobranchia). Phoronida representando os radiális e Pterobranchia representando os deuterostômios.

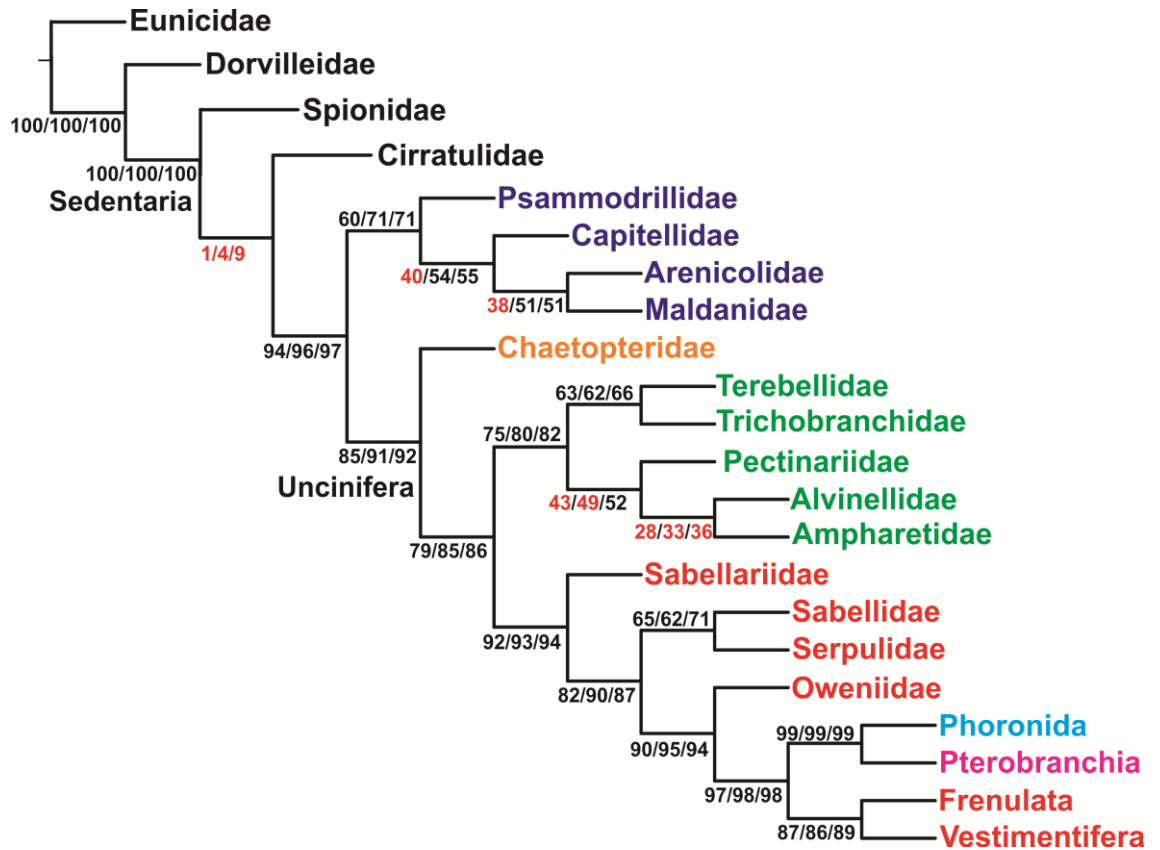


Figura 26. Árvore filogenética com valores de bootstraps, jackknife e symmetric resampling para o conjunto de dados morfológicos de caracteres multiestados. Sedentaria foi suportado com 100% e Clado 1 com acima de 90% de valores estatísticos. Capitellida foi suportado. Uncinifera resultou em Chaetopteridae como grupo-irmão de Terebellida + Sabellida. Grupo externo letra preta; azul escuro para os Capitellida; verde para os Terebellida; laranja para os Chaetopteridae; vermelho para os Sabellida; azul turquesa para os Phoronida e magenta para os Pterobranchia. (Indicação da família ao lado da espécie, ver tabela 5, no texto). Números vermelhos indicam abaixo de 50% de suporte.

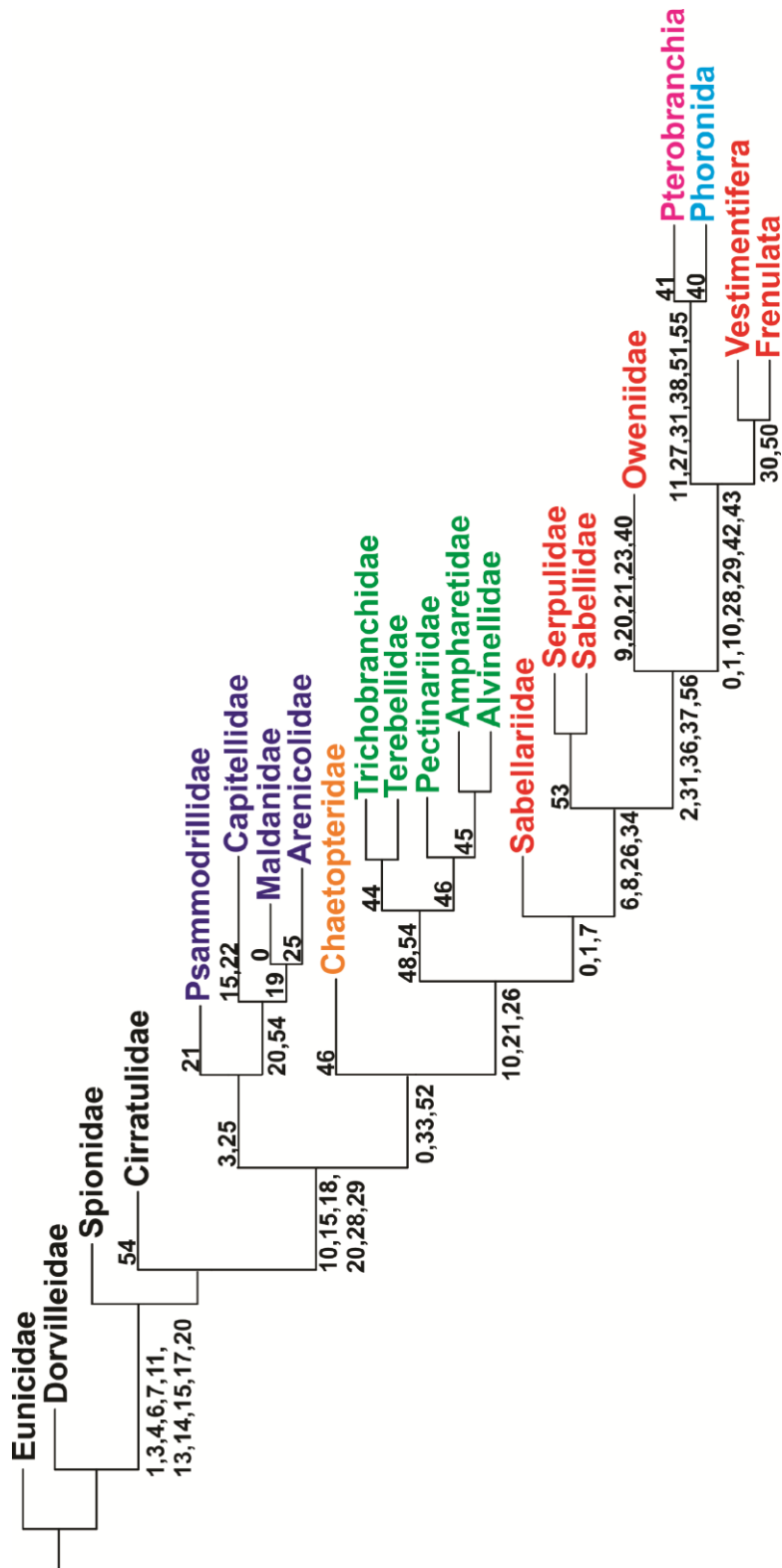


Figura 27. Mapa de sinapomorfias para matriz de caracteres multiestados cujo cladograma foi obtido no TNT após análise de parcimônia.

4.5. Análise filogenética de caracteres concatenados (moleculares e morfológicos)

Em relação à matriz concatenada, cujos caracteres moleculares foram unidos aos multiestados, surgiu uma única árvore mais parcimoniosa com tamanho de 1.513, CI 50 e RI 56. A topologia final foi bem semelhante à topologia apresentada para os caracteres morfológicos codificados como multiestados. Acredita-se que pelo fato de incluir duas espécies para representarem cada família, surgiu desta forma, algumas politomias basais em Terebellida no cladograma de valores estatísticos (Fig. 28, 29, 30a-f).

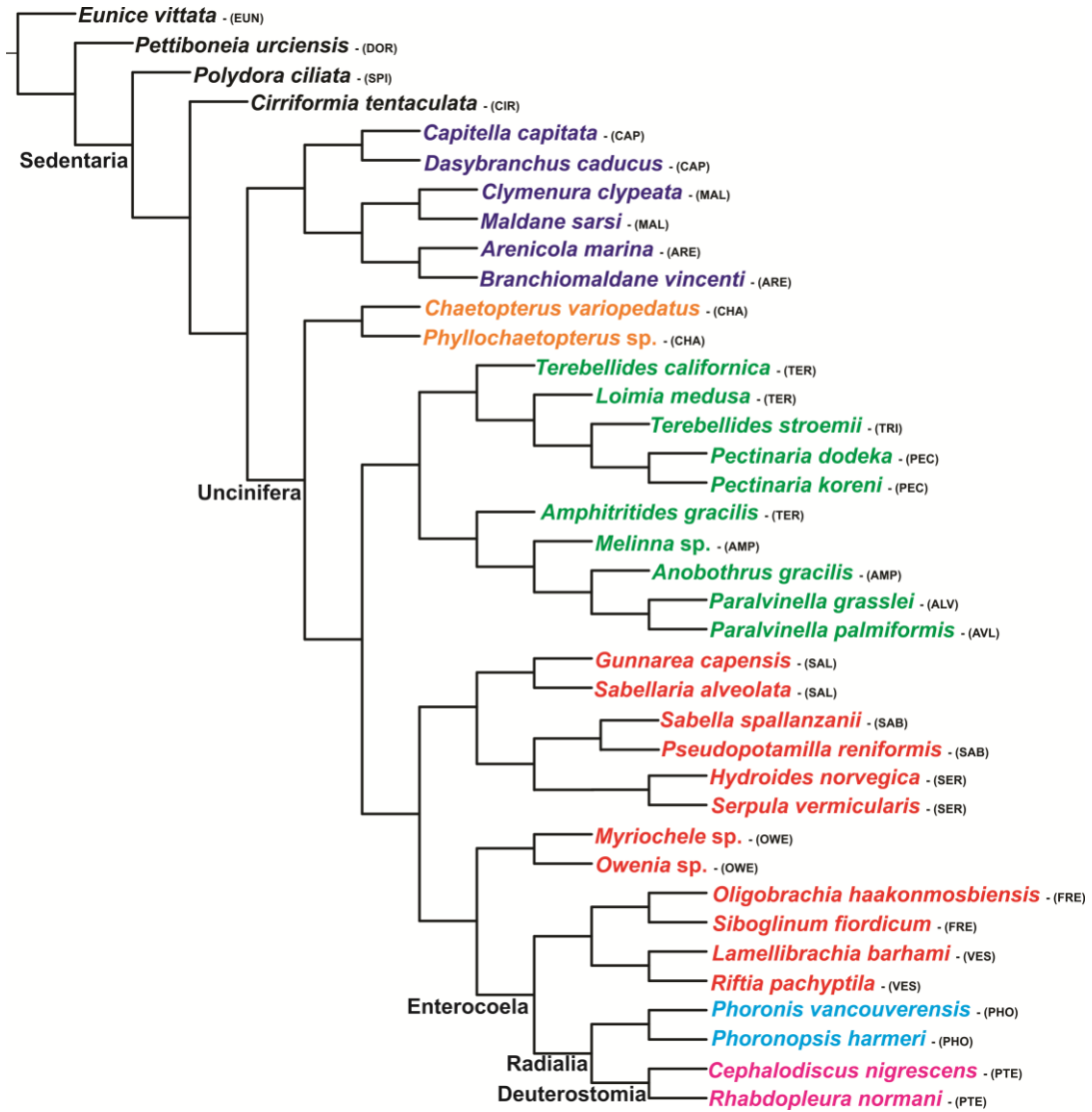


Figura 28. Árvore filogenética mais parcimoniosa para o conjunto de dados moleculares e morfológicos de caracteres multiestados. A topologia é similar ao cladograma anterior, e as algumas famílias permaneceram não monofiléticas. Grupo externo letra preta; azul escuro para os Capitellidae; verde para os Terebellidae; laranja para os Chaetopteridae; vermelho para os Sabellidae; azul turquesa para os Phoronida e magenta para os Pterobranchia. (Indicação da família ao lado da espécie, ver tabela 00, no texto). (EUN – Eunicidae, DOR – Dorvilleidae, SPI – Spionidae, CIR – Cirratulidae, CAP – Capitellidae, ARE – Arenicolidae, MAL – Maldanidae, CHA – Chaetopteridae, PEC – Pectinariidae, TER – Terebellidae, TRI – Trichobranchidae, AMP – Ampharetidae, ALV – Alvinellidae, SAL – Sabellariidae, SAB – Sabellidae, SER – Serpulidae, OWE – Oweniidae, FRE – Frenulata, VES – Vestimentifera, PHO – Phoronida, PTE – Pterobranchia).

O grupo externo permaneceu em mesma topologia *Eunice vittata*, *Pettiboneia urciensis*, *Polydora ciliata* e *Cirriformia tentaculata*. Sedentaria foi bem suportado nos três métodos estatísticos, embora com valores de suporte baixos. O grupo interno foi fracamente suportado, nomes coloridos. O cladograma com dados concatenados não foi bem suportado em grande parte dos ramos, e os suportes mais altos são aqueles atribuídos

às famílias quando monofiléticas, ou seja, as duas espécies unidas por um conjunto maior de caracteres (Fig. 29).

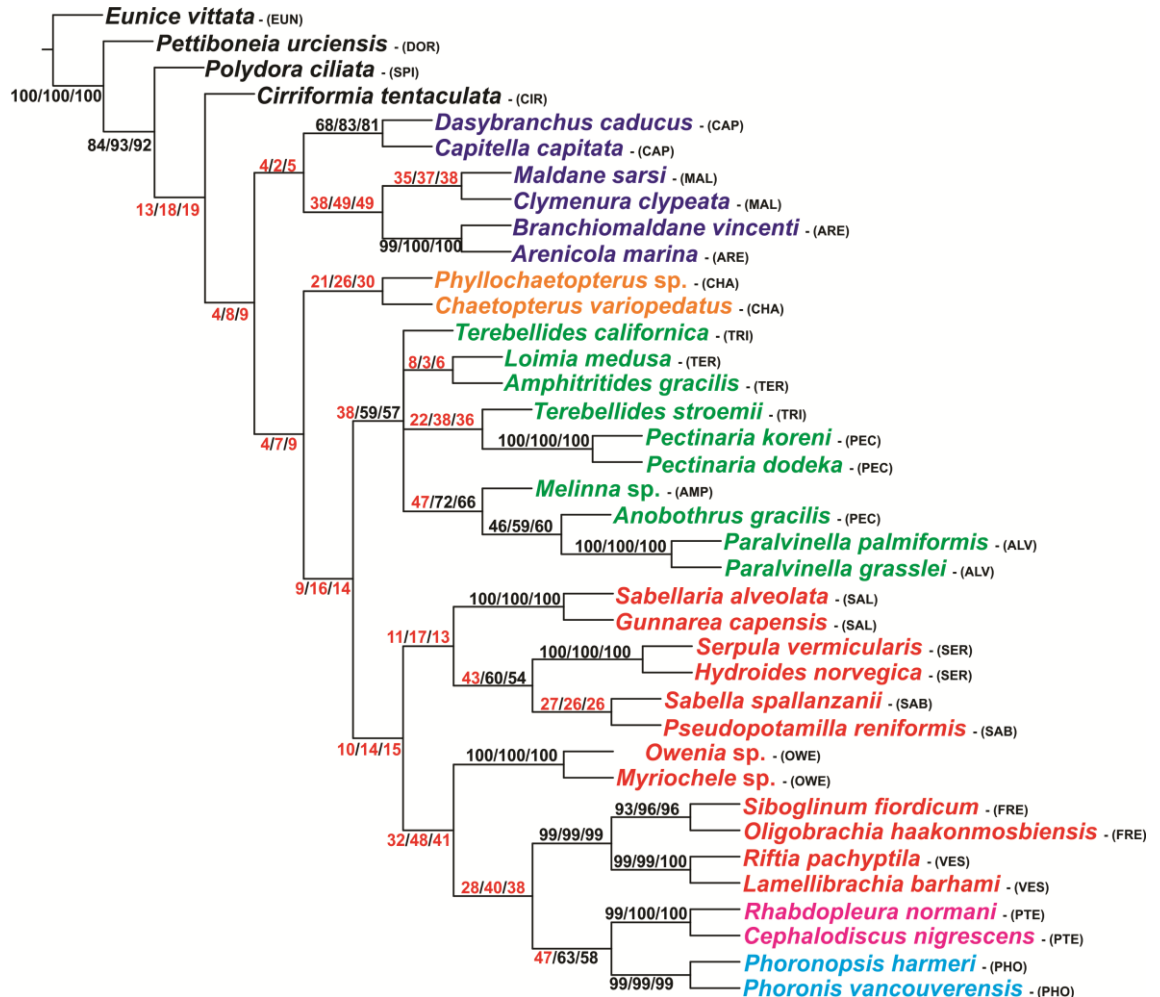


Figura 29. Árvore filogenética com os valores de bootstraps, jackknife e symmetric resampling para o conjunto de caracteres morfológicos e moleculares. A topologia é similar ao cladograma anterior, e as algumas famílias permaneceram não monofiléticas. Grupo externo letra preta; azul escuro para os Capitellida; verde para os Terebellida; laranja para os Chaetopteridae; vermelho para os Sabellida; azul turquesa para os Phoronida e magenta para os Pterobranchia. (Indicação da família ao lado da espécie, ver tabela 00, no texto). (EUN – Eunicidae, DOR – Dorvilleidae, SPI – Spionidae, CIR – Cirratulidae, CAP – Capitellidae, ARE – Arenicolidae, MAL – Maldanidae, CHA – Chaetopteridae, PEC – Pectinariidae, TER – Terebellidae, TRI – Trichobranchidae, AMP – Ampharetidae, ALV – Alvinellidae, SAL – Sabellariidae, SAB – Sabellidae, SER – Serpulidae, OWE – Oweniidae, FRE – Frenulata, VES – Vestimentifera, PHO – Phoronida, PTE – Pterobranchia). Números vermelhos indicam abaixo de 50% de suporte.

Nesse cladograma de dados concatenados, o maior clado suportado foram os Terebellida com 59% e 57% de valor de suporte com Jackknife e Symmetric Resampling, respectivamente. As famílias Trichobranchidae e Ampharetidae não foram sustentadas. Desta forma, apresentamos a classificação para os Toriida novo táxon (Fig. 30a-f). O novo sistema de classificação está apresentado na Figura 31.

GRUPO EXTERNO

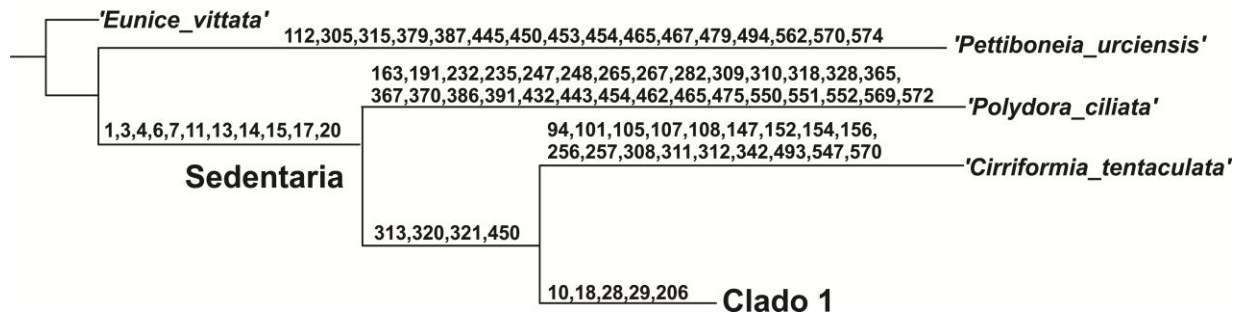


Figura 30a. Mapa de sinapomorfias para matriz de caracteres concatenados cujo cladograma foi obtido no TNT após análise de parcimônia. Note nesse mapa o grupo externo e as sinapomorfias para Clado 1.

CAPITELLIDA

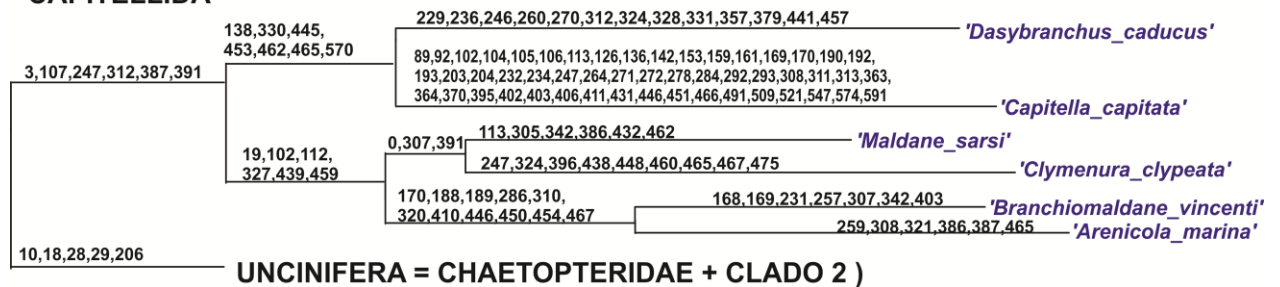


Figura 30b. Mapa de sinapomorfias para matriz de caracteres concatenados cujo cladograma foi obtido no TNT após análise de parcimônia. Note nesse mapa as sinapomorfias de Capitellida.

CHAETOPTERIDAE

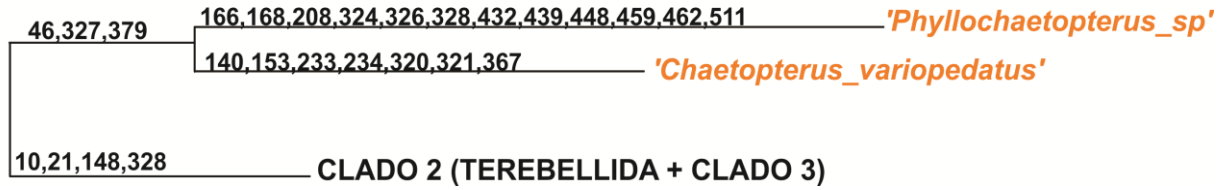


Figura 30c. Mapa de sinapomorfias para matriz de caracteres concatenados cujo cladograma foi obtido no TNT após análise de parcimônia. Note nesse mapa as sinapomorfias de Chaetopteridae.

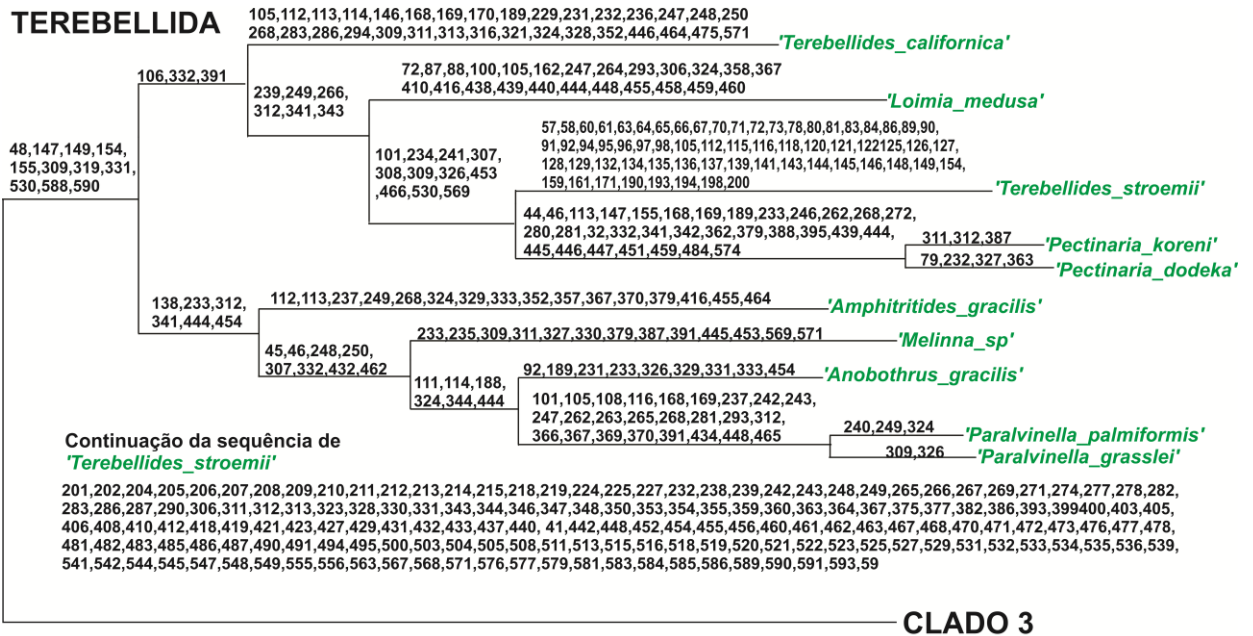


Figura 30d. Mapa de sinapomorfias para matriz de caracteres concatenados cujo cladograma foi obtido no TNT após análise de parcimônia. Note nesse mapa as sinapomorfias dos Terebellida.

“Sabellida” parte 1

CLADO 4

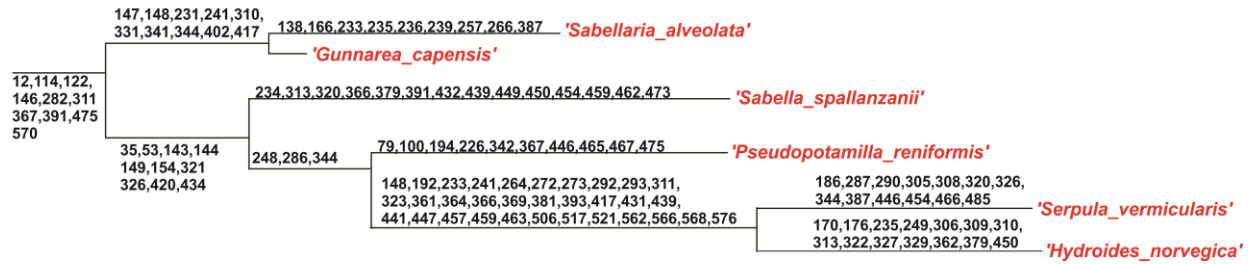


Figura 30e. Mapa de sinapomorfias para matriz de caracteres concatenados cujo cladograma foi obtido no TNT após análise de parcimônia. Note nesse mapa as sinapomorfias dos Sabellida.

“Sabellida” Parte 2

CLADO 5

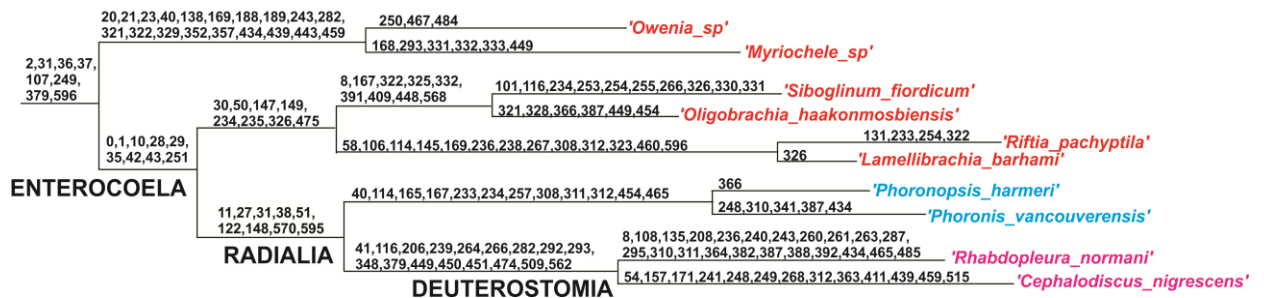


Figura 30f. Mapa de sinapomorfias para matriz de caracteres concatenados cujo cladograma foi obtido no TNT após análise de parcimônia. Note nesse mapa as sinapomorfias dos Sabellida, incluindo Pogonophora e Phoronida e Deuterostomia.



Figura 31. Árvore filogenética final para o conjunto de dados moleculares e morfológicos de caracteres multiestados. Nesse cladograma, apresenta-se a nova classificação para Clado 1. Grupo externo letra preta; azul escuro para os Capitellida; verde para os Terebellida; laranja para os Chaetopteridae; vermelho para os Sabellida; azul turquesa para os Phoronida e magenta para os Pterobranchia. (Indicação da família ao lado da espécie, ver tabela 00, no texto). (EUN – Eunicidae, DOR – Dorvilleidae, SPI – Spionidae, CIR – Cirratulidae, CAP – Capitellidae, ARE – Arenicolidae, MAL – Maldanidae, CHA – Chaetopteridae, PEC – Pectinariidae, TER – Terebellidae, TRI – Trichobranchidae, AMP – Ampharetidae, ALV – Alvinellidae, SAL – Sabellariidae, SAB – Sabellidae, SER – Serpulidae, OWE – Oweniidae, FRE – Frenulata, VES – Vestimentifera, PHO – Phoronida, PTE – Pterobranchia).

4.6. O sistema dos poliquetas portadores de tori

Apresenta-se a tabela com o novo sistema de classificação para os Clado 1(tab. 10).

Tabela 10. Novo sistema de classificação baseado na filogenia apresentada nesse trabalho.

Eunicidae Berthold, 1827

Dorvilleidae Chamberlin, 1919

Sedentaria Quatrefages, 1866

Spionidae Grube, 1850

Cirratulidae Carus, 1863

Clado 1 (não nomeado)

Capitellida Dales, 1963

Psammodrillidae Swedmark, 1952

Capitellidae Grube, 1862

Maldanidae Malmgren, 1867

Arenicolidae Johnston, 1835

Uncinifera Bartolomaeus, 1998

Chaetopteridae Audouin & Milne Edwards, 1833d

Clado 2 (não nomeado)

Terebellida Dales, 1963

Terebellidae Malmgren, 1867

Trichobranchidae Malmgren, 1866

Pectinariidae Quatrefages, 1866

Alvinellidae Desbruyères & Laubier, 1986

Ampharetidae Malmgren, 1866

Clado 3 (não nomeado)

Clado 4 (não nomeado)

Sabellariidae Johnston, 1865

Sabellidae Malmgren, 1867

Serpulidae Johnston, 1865

Clado 5 (não nomeado)

Oweniidae Rioja, 1917

Enterocoela Huxley, 1875

Frenulata Webb, 1969

Vestimentifera Jones, 1981

Radialia Ax, 1989

Phoronida Wright, 1856

Deuterostomia Huxley, 1875

Pterobranchia Lankaster, 1877

5. DISCUSSÃO

5.1. Discussão dos caracteres multiestados

01. Lóbulo pré-oral:

(0) formando um sulco anterior – O prostômio observado no grupo externo (Eunicidae, Dorvilleidae, Cirratulidae e Spionidae), bem como numa parte do grupo interno (Capitellidae, Arenicolidae e Psammodrilidae), apresenta um sulco mediano distinto, formando um lóbulo pré-oral bem definido anteriormente (Fauchald, 1977; Fauchald & Rouse, 1997; Blake, 1997b). Neste trabalho, essa condição do caráter foi hipotetizada como uma condição plesiomórfica, que pode ser compartilhada por grande parte das famílias de poliquetas e por algumas famílias do grupo interno (Fauchald & Rouse, 1997; Almeida & Christoffersen, 2001; Almeida *et al.*, 2003).

(1) fundido ao peristômio, e distinto – Em Maldanidae, o prostômio é em forma de quilha, e fundi-se ao peristômio (Fauchald & Rouse, 1997; De Assis & Christoffersen, 2011). Em Alvinellidae, Ampharetidae, Terebellidae e Trichobranchidae esse caráter pode ser visto como uma estrutura pregueada no topo dos segmentos fundidos (Fauchald & Rouse, 1997; Desbruyères & Laubier, 1980, 1982, 1993; Desbruyères *et al.*, 1998). Em Pectinariidae e em Chaetopteridae encontra-se um lóbulo pequeno e arredondado, mas claramente distinto (Fauchald & Rouse, 1997).

(2) fundido ao peristômio, e indistinto – Em Oweniidae, Sabellariidae, Sabellidae e Serpulidae essa estrutura fundiu-se completamente ao peristômio, de tal maneira que é difícil separar o prostômio do peristômio. O que se observa é apenas uma coroa branquial ou tentacular, que se acredita ser o resultado da fusão do prostômio e peristômio (Kirtley, 1994; Orrhage, 1991; Fauchald & Rouse, 1997).

(3) formando o prossoma – O prossoma consiste de um lóbulo anterior que possui uma cavidade celomática denominada de protocoele, e que aparece nos animais Oligomera (Nielsen, 2012). Ivanov (1994) não considerou homologia entre estas estruturas. Neste trabalho, o prossoma foi considerado como uma estrutura derivada do prostômio e peristômio dos anelídeos poliquetas. Embora, isso já tem sido considerado anteriormente quando outros autores observaram pequenas cavidades celomáticas nos palpos dos Spionidae (Binard & Jenner, 1928) e nos Terebellidae, as pequenas cavidades celomáticas

foram observadas no prostômio (Heimler, 1983). Em pogonóforas, essa estrutura foi interpretada como sendo a fusão do prostômio mais o peristômio, formando um único tagma (Rouse, 2001). Muitos autores já tinham considerado essa estrutura nos pogonóforas como um protossoma (Johansson, 1939; Ivanov, 1963; Webb, 1964; Bubko, 1965; Cutler, 1965; Southward, 1980), seção cefálica (Livanov & Porfirewa, 1967), tentaculômero (Webb, 1969), ou lóbulo cefálico (Southward, 1993). Assim, o prossoma é a condição mais apomórfica nessa série de transformação, que reúne os Enterocoela como táxon derivado de poliquetas sedentários.

02. Peristômio:

(0) formando anéis após o prostômio – Nos Eunicidae e Dorvilleidae, o peristômio forma dois anéis circulares após o prostômio, mostrando-se bem evidente antes do primeiro segmento setífero (Hartman, 1944; Fauchald, 1977; Eiby-Jacobsen & Kristensen, 1994; Fauchald & Rouse, 1997; Hilbig, 1997). Neste trabalho, considerou-se essa uma condição plesiomórfica, visto que outras famílias de poliquetas apresentam essa estrutura de maneira similar em suas espécies mais basais (Fauchald & Rouse, 1997).

(1) formando os lábios – Nos Cirratulidae e Spionidae, ainda apresentados como grupos externos, e em algumas famílias do grupo Alvinellidae, Ampharetidae, Arenicolidae, Capitellidae, Chaetopteridae, Maldanidae, Pectinariidae, o peristômio tornou-se exclusivamente limitado à formação dos lábios. Esta estrutura é claramente derivada do prototroco larval (Fauchald, 1977; Fauchald & Rouse, 1997; Desbruyères & Laubier, 1980).

(2) formando um colar ao redor da boca terminal – Em Oweniidae, Sabellariidae, Sabellidae e Serpulidae, o peristômio forma um colar, e a boca encontra-se localizada terminalmente, embora parte desse colar encontra-se fundido ao prostômio (Fitzhugh, 1989; Fauchald & Rouse, 1997).

(3) fundido ao prostômio, indistintamente – Em Frenulata e Vestimentifera, essa estrutura fundiu-se totalmente ao prostômio, não havendo condições como distinguir entre as duas estruturas corporais, a não ser em estágios larvais (Southward, 1993; Rouse & Fauchald, 1997; Rouse, 2001). Os táxons Phoronida e Pterobranchia apresentam um colar que se acredita ser o peristômio modificado (Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994; Almeida *et al.*, 2003). Essa condição é considerada nesse trabalho como a mais derivada nessa série de transformação.

03. Forma do prostômio fundido, e distinto:

(0) **uma leve protuberância em frente ao peristômio** – O peristômio ou segmento bucal consiste em um lóbulo pós-oral que se encontra localizado logo após o prostômio (Blake, 1997a). Esta estrutura é responsável pela formação da boca, do teto da boca, podendo portar muitas estruturas sensoriais associadas como antenas ou cirros. Em alguns táxons, o prostômio funde-se completamente ao peristômio, formando uma leve protuberância em frente ao peristômio (Fauchald & Rouse, 1997; Colgan *et al.*, 2006). Essa forma do caráter pode ser observada tanto no grupo externo, como em parte das famílias do grupo interno, assim constituindo uma forma plesiomórfica do caráter.

(1) **formando uma borda frontal dorsal** – Nas famílias Terebellidae e Trichobranchidae, que representam táxons internos, o prostômio forma uma borda dorsal frontal anterior e fundida ao peristômio (Fauchald & Rouse, 1997; Hutchings & Smith, 1997). Essa forma do caráter constitui uma sinapomorfia para esses táxons.

04. Órgãos nucais:

(0) **formando fendas pareadas** – Na grande maioria dos táxons de poliquetas, os órgãos nucais formam estruturas pareadas, ciliadas, com função quimiorreceptoras que são innervadas diretamente da parte posterior do cérebro ou de uma comissura dorsal posterior (Storch & Schlötzer-Schrehardt, 1988; Orrhage, 1991; Fauchald & Rouse, 1997). O padrão de organização destes órgãos diferem nas diversas famílias, e pode ser encontrados em forma de fendas, pacotes ciliados, pregas eversíveis ou em forma de dedo, cristas ou carúnculas (Rullier, 1951; Spies, 1975; Schlötzer-Schrehardt, 1991; Fauchald & Rouse, 1997). A posseção de órgãos nucais é um caráter plesiomórfico que se encontra presente em grande parte dos anelídeos poliquetas.

(1) **ausentes** – A presença de órgãos nucais tem sido considerada por Rouse & Fauchald (1997) como uma das principais sinapomorfias que suporta os poliquetas, embora a sua perda tenha ocorrido em algumas famílias (Diurodrilidae, Myzostomidae, Pisionidae, Spintheridae e Sternaspidae e Oweniidae), e a presença em outros grupos de invertebrados não poliquetas, como Sipuncula (Rouse & Fauchald, 1997; Schulze *et al.*, 2005). Mas, em poliquetas sedentários com tori – nos Oweniidae, Frenulata, Vestimentifera, bem como nos Phoronida e Pterobranchia, essas estruturas não são encontradas. Nesse trabalho, a ausência dessas estruturas foi considerada com uma perda secundária do caráter, tornando-se uma sinapomorfia que une esses grupos mais derivados.

05. Tamanhos dos palpos:

(0) **curtos** – Nos Eunicidae, os palpos são curtos, filiformes e inteiros (Fauchald, 1977; Fauchald & Rouse, 1997; Hilbig, 1997; Zanol *et al.*, 2000), enquanto que em Dorvilleidae, os palpos são relativamente maiores do que os palpos de Eunicidae. Dorvilleidae possui alguns gêneros que portam palpos bem mais compridos, os considerados mais basais. Entretanto, estes palpos ainda são inteiros, e não sulcados (Chamberlin, 1919; Hilbig, 1997; Almeida & Christoffersen, 2001).

(1) **longos** – Em Spionidae e Cirratulidae (parte do grupo externo), bem como grande parte do grupo interno – Ampharetidae, Alvinellidae, Pectinariidae, Terebellidae e Tricobanchidae, os palpos tornaram-se longos e com função mais específica para alimentação. Nesses táxons, ocorre a presença de brânquias que servem para respiração (Blake, 1997b). Em Sabellariidae, Sabellidae, Serpulidae, Frenulata, Vestimentifera, Phoronida e Pterobranchia, estas estruturas servem tanto para alimentação como para respiração, visto que estes animais são desprovidos de brânquias (Fitzhugh, 1989; Fauchald & Rouse, 1997; Capa *et al.*, 2011, 2012a). Mesmo que em Frenulata e Vestimentifera a alimentação esteja associada às bactérias simbióticas, estes animais utilizam os palpos providos de pínulas e células ciliadas para formar um fluxo de água que carrega substâncias, detritos e plâncton para absorção (Ivanov, 1955; 1963; Southward, 1999; Southward *et al.*, 2005).

(2) **ausentes** – Em algumas famílias do grupo interno, tais como Capitellidae, Arenicolidae, Psammodrilidae e Maldanidae houve a perda dos palpos. Acredita-se que essa condição esteja relacionada ao comportamento escavador que o animal desenvolve como modo de vida, tendo em vista que essas famílias também perderam outras estruturas como olhos, antenas e cirros peristomiais (Day, 1967b; Fauchald, 1977). Isso também pode ser observado nos Clitellata. A perda desses palpos é considerada uma sinapomorfia para esses grupos.

06. Natureza dos palpos:

(0) **inteiros** – Em Eunicidae e Dorvilleidae, os palpos são inteiros, apenas com função sensorial. O animal usa essas estruturas para explorar o ambiente (ver discussão do estado caráter seguinte).

(1) **sulcados** – Em Spionidae e Cirratulidae (grupo externo), os palpos são sulcados. Em grande parte do grupo interno, com exceção dos grupos que perderam os palpos (os

Capitellida), os palpos são sulcados longitudinalmente, com uma série de células ciliadas, formando uma caneleta por onde o material em suspensão é carregado até a boca do animal. Esse fluxo d'água em direção à região bucal é provocado por células ciliadas (Almeida *et al.*, 2003). A posse de palpos sulcados indica uma forte sinapomorfia para os poliquetas sedentários, com hipótese que eles derivaram de poliquetas errantes.

07. Quantidade de palpos sulcados:

(0) **pareados** – Em Spionidae, os palpos são pareados e sulcados, e em Cirratulidae, os palpos se tornaram múltiplos e sulcados para a maioria dos táxons, mas em poucos grupos de cirratúlídeos pode-se encontrar apenas um par de palpos (Blake, 1997b). Os palpos pareados são uma condição plesiomórfica do caráter.

(1) **múltiplos** – Na maior parte dos táxons internos, os palpos tornaram-se múltiplos, nunca pareados, o que oferece ao animal uma melhor condição para a absorção do alimento, e respiração naquelas que não possuem brânquias (Fauchald & Rouse, 1997; Colgan *et al.*, 2006). A posse de palpos múltiplos é considerada, neste trabalho, como uma condição apomórfica do caráter, e que começou a surgir em poliquetas sedentários nos Cirratulida.

08. Posição dos palpos:

(0) **laterodorsais** – Os grupos mais basais entre os anelídeos poliquetas portam palpos na posição ventral (como por exemplo, Syllidae e Amphinomidae). Em Eunicidae e Dorvilleidae, os palpos sensoriais localizam-se na posição látero-dorsal (Fauchald & Rouse, 1997). Essa posição constitui uma condição mais plesiomórfica do caráter, e garante ao animal, através do apalpamento, uma exploração mais eficiente do ambiente em que ele rasteja (Hilbig, 1997; Fauchald & Rouse, 1997; Almeida *et al.*, 2003). Algumas espécies de Dorvilleidae possuem palpos muito longos, embora estas estruturas não sejam sulcadas. Nesse trabalho, acredita-se que os palpos de Dorvilleidae são precursores dos palpos em poliquetas sedentárias (Almeida *et al.*, 2003).

(1) **dorsais** – As famílias Cirratulidae e Spionidae são poliquetas sedentários, e poucos desses abrigam-se em tubos. Estes táxons portam palpos que se encontram na posição dorsal. Em cirratúlídeos, às vezes, formam grupos de densos palpos reunidos, partindo de um ou dois segmentos, o que lhe conferiu o apelido comum de verme-espaguete (Day, 1967b; Fauchald, 1977; Fauchald & Rouse, 1997). Essa posição é uma

condição mais apomórfica que surge nessas espécies do grupo interno.

(2) **dorsoterminalis** – Alvinellidae, Ampharetidae, Chaetopteridae, Pectinariidae, Sabellariidae, Terebellidae e Trichobranchidae possuem os palpos localizados dorso-terminalmente, uma condição intermediária entre o dorsal e terminal, caráter posterior. Esses animais possuem brânquias na porção terminal do corpo, sobre alguns segmentos fundidos, e os seus tentáculos servem apenas para coleta de partículas (Day, 1967b; Fauchald, 1997; Fauchald & Rouse, 1997; Desbruyères *et al.*, 1998).

(3) **terminalis** – Nos grupos mais derivados, Sabellidae, Serpulidae, Oweniidae, Frenulata, Vestimentifera, Phoronida e Pterobranchia, os palpos localizam-se na posição terminal, formando uma coroa tentacular ou lofóforo. Nesse trabalho, essas estruturas são consideradas homólogas, com função específica é tanto para alimentação como para respiração (ver discussão no próximo caráter) (Almeida *et al.*, 2003; Tovar-Hernández & Salavar-Vallejo, 2006).

09. Função dos palpos:

(0) **sensoriais** – Os palpos sensoriais formam estruturas pares relativamente curtas, e com uma projeção afunilada ou digitiforme na porção terminal (Fauchald, 1977; Fauchald & Rouse, 1997). Estas estruturas garantem aos poliquetas de hábito raptorial uma leitura mais eficiente de todo ambiente que pretendem explorar (Orrhage, 1980). Assim, uma grande maioria de poliquetas errantes, tais como Acoetidae, Hesionidae, Nereididae, Eunicidae e Dorvilleidae, os dois últimos como grupo externo nesse trabalho, apresentam essa forma plesiomórfica do caráter (Fauchald, 1977; Blake, 1997a; Fauchald & Rouse, 1997) (Fig. 29A-B).

(1) **alimentação** – Os poliquetas portadores de palpos sulcados utilizam essas estruturas para coletar alimentos, e ainda possuem brânquias distribuídas nos primeiros segmentos corporais (Fauchald, 1977; Fauchald & Rouse, 1997). O aparecimento de palpos para alimentação pode ser observada em poliquetas de vida sedentária. De maneira geral, esses animais ficam enterrados na areia, lama ou inseridos em seus próprios tubos, expondo os palpos para fora do buraco ou tubo, e assim podem coletar o alimento que escorre pelos sulcos dos palpos sem que o animal se exponha aos predadores (Fauchald & Jumars, 1979) (Fig. 32D-E).

(2) **alimentação e respiração** – A condição mais derivada dessa estrutura consiste em palpos com função tanto para alimentação como para respiração, uma vez que nesses

grupos não há a presença de brânquias. Essas estruturas são, geralmente, múltiplas, com radiolos e pínulas que auxiliam no fluxo d'água e partículas até a boca. Esses palpos unidos formaram uma coroa branquial em Sabellidae, Serpulidae, Oweniidae, Frenulata, Vestimentifera (Rouse & Fitzhugh, 1994; Blake, 1997a; Fauchald & Rouse, 1997), e um lofóforo em Phoronida e Pterobranchia (Nielsen, 2012). Nesse trabalho consideramos essas estruturas como homólogas (Fig. 32F-H).

10. Organização dos palpos:

(0) livres – No grupo externo Spionidae e Cirratulidae, os palpos sulcados formam um único par, e em uma parcela do grupo interno os palpos são múltiplos, e apenas em Chaetopteridae, os palpos formam um par. Entretanto, estes formam estruturas que se encontram livres, condensadas na base, e partindo de um ou dois segmentos (Blake, 1997a). Nessas formas não se encontra nenhuma estrutura de agregamento desses palpos. Essa forma do caráter é considerada como condição plesiomórfica dessa estrutura.

(1) unidos por uma membrana – Em Oweniidae (especialmente *Myriowenia* e *Owenia*), Sabellidae, Serpulidae, Vestimentifera, Frenulata, Phoronida e Pterobranchia, os palpos formam lóbulos de tentáculos unidos na base por uma membrana, e com um colar na base. Em poliquetas e pogonóforas (Frenulata e Vestimentifera), estes estudos foram apresentados a partir de trabalhos de ontogenia, ultraestrutura e morfologia comparada (Orrhage, 1978; 1980; Rouse & Fitzhugh, 1994; Rouse & Fauchald, 1997; Sene-Silva, 2002). Em Phoronida, esse colar é conhecido com epístoma (Emig, 1971, 1982; Pardos *et al.*, 1993). Em Pterobranchia essa estrutura é conhecida como colar ou lamela oral, possuindo braços e tentáculos monociliados (Dawydoff, 1996). Embora essas estruturas tenham desaparecido em uma parcela dos oweniídeos, muitos autores separaram os palpos como produto de dois surgimentos distintos, um de origem prostomial e outro de origem peristomial (Rouse & Fauchald, 1997; Sene-Silva, 2002). Nesse trabalho, os palpos foram considerados como estruturas cuja origem é comum, estando de acordo com Orrhage (1978, 1980). A fusão do prostômio com o peristômio, como indicado por muitos autores, apenas confirma que os palpos tiveram origem comum e que surgiram uma única vez entre os anelídeos (Rouse & Fauchald, 1997; Bartolomaeus *et al.*, 2005). Nesse trabalho, essa forma do caráter é considerada uma apomorfia desses táxons mais derivados (Fig. 32).

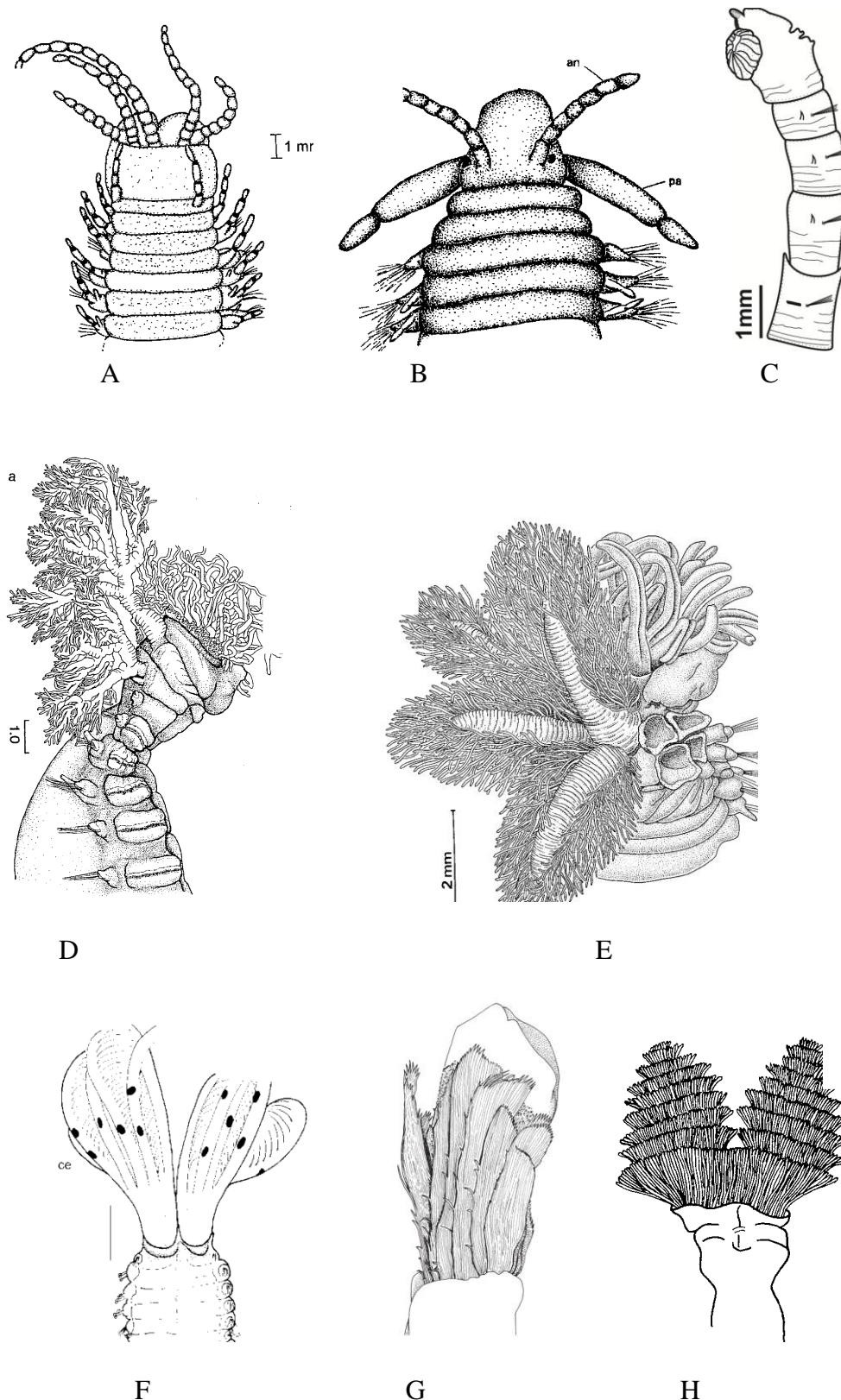


Figura 32 *Eunice thomasiana* Augener, 1922 (modificado de Zanol *et al.*, 2000); B, *Dorvilleia (Shistomeringos) annulata* (Moore, 1906) (modificado de Hilbig, 1997); C, *Clymenella zonalis* Verrill, 1874 (imagem de De Assis); D, *Nicolea armilla* Hutchings & Smith, 1997 (modificado destes autores); E, *Paralvinella grassei* Desbryères & Laubier, 1982 (modificado desse trabalho); F, *Pseudopotamilia fitzhughi* Tovar-Hernandéz & Salazar-Vallejo, 2006 (modificado desse trabalho); G, *Lamellibrachia anaximandri* Southward *et al.*, 2011 (modificado desse trabalho); H, *Phoronopsis californica* Emig, 1969 (Modificado de Emig, 1971). Escalas ignoradas.

11. Órgão bucal ventral:

(0) **eversível** – O órgão bucal ventral é um conjunto de pregas, músculos e glândulas que estão presentes no lado ventral do corpo de muitos poliquetas, embora, de maneira variável, essa estrutura é muito frequente e também foi referida como bulbo bucal (Fauchald & Rouse, 1997). Este órgão, em grande parte das famílias investigadas, encontra-se como uma estrutura eversível, a qual pode ser exposta, propiciando ao animal uma eficiência na coleta de alimentos, quer detritos ou presas (Fauchald & Jumars, 1979). Esse bulbo ventral está sempre associado ao conjunto de estruturas quitinosas especializadas para a predação – as mandíbulas e maxilas (Hartmann-Schröder, 1971; Pilgrim, 1966; Fauchald, 1977; Fauchald & Rouse, 1997);

(1) **não eversível** – Em um grupo especial de poliquetas – os Terebellida (Ampharetidae, Alvinellidae, Pectinariidae, Terebellidae e Trichobranchidae), surgem os tentáculos bucais específicos para alimentação, e o bulbo bucal ventral encontra-se presente, mas se apresenta como uma estrutura não eversível (Purschke & Tzetlin, 1996; Rouse & Fauchald, 1997; Zhadan & Tzetlin, 2002; Colgan *et al.*, 2006).

(2) **ausente** – Nos grupos Sabellariidae, Sabellidae, Serpulidae, Vestimentifera, Frenulata, Phoronida e Pterobranchia, esse estrutura foi completamente perdida. Desta forma, consideramos como que essa seja a condição mais apomórfica do caráter (Schulze, 2003).

12. Tentáculos bucais:

(0) **não retráteis à boca** – No grupo externo, Cirratulidae e Spionidae os tentáculos dorsais ficam situados na região dorsal (Blake, 1997b). Em algumas famílias do grupo interno, que apresentam tentáculos bucais, tais como Pectinariidae, Terebellidae e Trichobranchidae, os tentáculos bucais são múltiplos, sulcados, móveis, mas estas estruturas não podem ser invertidas à porção interna da boca (Fauchald & Rouse, 1997; Colgan *et al.*, 2006). Esta forma do caráter constitui uma condição plesiomórfica do caráter (Fauchald & Rouse, 1997).

(1) **retráteis à boca** – Nas famílias Ampharetidae e Alvinellidae os tentáculos sulcados são móveis, e podem ser invertidos para a cavidade interna da boca (Hartman, 1969; Desbruyères & Laubier, 1982; Fauchald & Rouse, 1997). Essa forma do caráter constitui uma apomorfia que reúne as duas famílias, relação essa que também tem suporte molecular (Zhadan & Tzetlin, 2002; Colgan *et al.*, 2006).

13. Septo anterior:

(0) **similar aos demais do corpo** – Nos anelídeos as estruturas segmentares primárias são os compartimentos celômicos criados pela divisão do celoma por septos transversais. Cada septo é composto de duas camadas de peritônio, uma derivada do segmento da frente e a outra do segmento de trás, e uma camada de tecido conjuntivo entre elas (Dales, 1962; Fauchald, 1997). Em grande parte das famílias de poliquetas, os septos são similares ao longo de todo o corpo, e o tubo digestivo forma uma estrutura reta (Dales, 1962; Fauchald & Rouse, 1997). Essa forma do caráter é apresentada como uma forma plesiomórfica.

(1) **diferenciado, formando uma membrana gular ou diafragma** – A membrana gular é um septo muscularizado completo ou quase completo, que se encontra na porção anterior do corpo, diferenciando dos demais septos presentes na mesma região (Meyer, 1887; Dales, 1962; Fauchald & Rouse, 1997). A presença desse caráter está frequentemente associada às estruturas eversíveis, tais como faringes e palpos sulcados (Fauchald & Rouse, 1997). Esta estrutura pode ser observada nas famílias Cirratulidae (grupo externo), Capitellidae, Arenicolidae e Maldanidae, bem como em Terebellida, nas famílias Ampharetidae, Alvinellidae, Terebellidae, Trichobranchidae e Pectinariidae (Zhadan & Tzetlin, 2002; Fauchald & Rouse, 1997). A posse da membrana gular constitui um caráter apomórfico que agrupa esses táxons.

14. Primeiro segmento:

(0) **similar aos demais, com parapódios** – No grupo externo, nos táxons Eunicidae, Dorvilleidae, Cirratulidae e Spionidae, o primeiro segmento é similar aos demais e é provido de estruturas parapodiais, com os lóbulos ventral e dorsal bem desenvolvidos (Foster, 1971; Fauchald & Rouse, 1997). Nesse trabalho, essa forma do caráter é considerada uma condição plesiomórfica.

(1) **similar aos demais, sem parapódios** – Em Arenicolidae, Capitellidae, Chaetopteridae, Maldanidae e Psammodrillidae, o primeiro segmento é similar aos demais, embora esteja desprovido de cerdas (Day, 1967b; Hartmann-Schröder, 1971; Fauchald, 1977). Essa condição do caráter é hipotetizada como uma preda secundária, isso pelo fato de que poliquetas errantes, cujo corpo tem padrão basal entre os anelídeos, são sempre providos de parapódios com lóbulos ventrais e dorsais que os auxiliam na locomoção (Almeida & Christoffersen, 2001; Almeida *et al.*, 2003).

(2) **fundido à cabeça** – Em Alvinellidae, Ampharetidae, Oweniidae, Pectinariidae, Sabellariidae, Sabellidae, Serpulidae, Terebellidae e Trichobranchidae, o primeiro segmento encontra-se fundido à cabeça. Às vezes tornando-se muito difícil de identificar. Entretanto, alguns desses segmentos anteriores se mostram desprovidos de cerdas. Nas famílias Sabellariidae, Sabellidae, Serpulidae e Oweniidae surgem tufo de cerdas notopodiais em cada lado do corpo (Rouse & Fauchald, 1997).

(3) **formando o mesossoma** – Em Frenulata e Vestimentifera, o primeiro segmento forma o mesossoma, que possui um mesoceloma. Em Frenulata, o primeiro segmento forma a partir de um sulco S1 que se estende até o sulco S2, separado do segundo segmento (Ivanov, 1963; Southward, 1993; Southward *et al.*, 2005). Em Vestimentifera, o primeiro segmento é a região vestimental, como denominado por Gardiner & Jones (1993). Em Phoronida, o mesossoma corresponde à região do lofóforo. Esta estrutura repousa sobre um anel na base do lofóforo, e envia ramificações para cada um dos tentáculos (Emig, 1982). Em Pterobranchia, o primeiro segmento corresponde ao colar, que possui dorsalmente um conjunto de braços ou tentáculos sobre o escudo oral ou prossoma (Hyman, 1959; Almeida *et al.*, 2003; Nielsen, 2012).

15. Parapódios:

(0) **com lóbulos similares** – No grupo externo, Eunicidae e Dorvilleidae, os parapódios constituem-se de ramos similares, cujos tufo de cerdas estão distribuídos verticalmente ao longo do corpo (Fauchald, 1997; Day, 1967a; Hilbig, 1997). Essa condição do caráter foi considerada uma plesiomorfia e ocorre nesses grupos considerados mais basais.

(1) **sem lóbulos** – Em Cirratulidae e Capitellidae, os tufo de cerdas ventral e dorsal apresentam-se em fileira transversal ao corpo (Fauchald, 1997; Blake, 1997b; Rouse & Fauchald, 1997; Hausen, 2005). Em Spionidae, duas fileiras de cerdas adicionais às fileiras dorsal e ventral mostram-se distribuídas longitudinalmente, enquanto que as fileiras mais internas permanecem distribuídas transversalmente (Bartolomaeus *et al.*, 2005; Hausen, 2005) (Fig. 33). Em Alvinellidae, Ampharetidae, Arenicolidae, Chaetopteridae, Maldanidae, Pectinariidae, Sabellariidae, Sabellidae, Serpulidae, Terebellidae e Trichobranchidae, os tufo dorsais tornam-se condensados, enquanto que os tufo ventrais permanecem distribuídos transversalmente (Hausen, 2005). Em Frenulata e Vestimentifera, os parapódios estão restritos a apenas alguns poucos segmentos, com cerdas em forma de

prego e uncini com dentes em direções opostas (Gardiner & Jones, 1993; Rouse & Fauchald, 1997; Southward, 1999; Rouse, 2001; George & Southward, 1973; Southward *et al.*, 2005).

(2) **ausentes** – Em Phoronida não se encontram parapódios, e o sistema de ancoragem ao tubo dá-se através de um sistema muscular chamado de ampola. Assim, quando o animal sente-se perturbado, infla a ampola que o prende ao tubo (Emig, 1982). Em Pterobranchia também não se encontram os parapódios, e os zoóides tornam-se fixos por uma haste que está conectada a uma rede denominada de disco adesivo ou estolho (Dawydoff, 1966; Nielsen, 2012). Desta forma, os zoóides podem se movimentar para expor os braços para fora do tubo na busca de alimentos. A perda dos parapódios constitui uma apomorfia para os Phoronida e Pterobranchia, estes últimos sendo representantes basais dos Deuterostomia.

16. Disposição das cerdas nos parapódios do abdômen:

(0) **notopódio com cerdas capilares e neuropódio com uncini** – Esse caráter não pode ser atribuído aos grupos externos, pois estes não apresentam tori. Entretanto, em grande parte do grupo interno, o notopódio permanece com cerdas capilares, enquanto que o neuropódio é formado por ganchos ou uncini (Rouse & Fauchald, 1997; Bartolomaeus *et al.*, 2005; Hausen, 2005).

(1) **notopódio com uncini e neuropódio com cerdas capilares (inversão de cerdas)** – Em Sabellariidae, Serpulidae e Sabellidae ocorre uma inversão de cerdas nos segmentos posteriores abdominais. Os notopódios posteriores portam uncini, enquanto que os neuropódios portam cerdas capilares (Fitzhugh, 1989; Rouse & Fauchald, 1997; Hausen, 2005; Capa *et al.*, 2011, 2012a). Esse caráter é exclusivo para esses três táxons, embora, alguns autores não considerem que a inversão de cerdas em Sabellariidae tenha mesma origem comum com a inversão observada em Serpulidae e Sabellidae (Knight-Jones, 1983; Hausen, 2005; Capa *et al.*, 2011). Esta estrutura é muito clara em Sabellariidae, mesmo que esta não tenha a inversão do sulco ciliado fecal (ver esse caráter adiante). Nesse trabalho, considera-se que a inversão de cerdas ocorreu uma única vez nesses três táxons e que a forma encontrada em Sabellariidae foi a forma precursora desse caráter. Esse caráter não poder ser aplicado aos Phoronida e hemicordados Pterobranchia, pelo fato desses táxons terem perdido os parapódios.

17. Lóbulos parapodiais:

(0) **portando acícula ventral e dorsal** – Em Eunicidae e Dorvilleidae, os parapódios portam uma acícula ventral e outra dorsal, que servem de suporte aos parapódios (Hilbig, 1997; Fauchald & Rouse, 1997). Esses grupos fazem parte de um táxon maior denominado de Aciculata, que foi proposto no sistema de classificação filogenética realizada por Rouse & Fauchald (1997). Desta forma, a posse de acículas é considerada nesse trabalho uma condição plesiomórfica.

(1) **sem acículas** – Em Spionidae e Cirratulidae, os parapódios são desprovidos de acículas, mas esses possuem espinhos aciculares, que são cerdas modificadas (Blake, 1997b). Cirratulidae possui muitos espinhos fortes na face ventral, que contribuem para fixação desses animais ao solo, visto que eles ficam com a maior parte do corpo enterrado na areia (Blake, 1997b). Em Spionidae surgem os gancho bidentados e encapuzados (Blake, 1997b; Bartolomaeus *et al.*, 2005; Hausen, 2005). No grupo interno, nos táxons investigados portadores de parapódios não possuem acículas, e os parapódios modificados portam ganchos e uncini (Fauchald, 1977; Fauchald & Rouse, 1997; Bartolomaeus *et al.*, 2005; Hausen, 2005). A perda de acícula é considerada uma apomorfia que agrupa esses táxons, mesmo que Rouse & Fauchald (1997) tenham considerado o contrário. Phoronida e Pterobranchia não portam parapódios, e por isso esse caráter foi inaplicável para eles.

18. Notopódio:

(0) **reduzido à base do cirro dorsal** – Em eunidídeos e dorvilleídeos, os notopódios são reduzidos à base de um cirro dorsal (Hilbig, 1997; Fauchald & Rouse, 1997). Essa forma do caráter foi considerada uma condição plesiomórfica.

(1) **bem desenvolvido, e sem cirro dorsal** – Em spioniídeos e cirratulídeos, os notopódios tornaram-se bem desenvolvidos, entretanto, essas estruturas são desprovidas de cirro dorsal ou de cirro ventral (Blake, 1997b; Fauchald & Rouse, 1997). Em spioniídeos, as brânquias são lamelares ou pinadas, enquanto que em cirratulídeos elas podem ser observadas como estruturas filiformes (Blake, 1997b). No grupo interno, os parapódios são modificados, formando lóbulos bem desenvolvidos, mas também são desprovidos de cirros (Fauchald, 1997; Fauchald & Rouse, 1997; Bartolomaeus *et al.*, 2005). Algumas famílias portam brânquias dorsais ou terminais, como os Terebellida e Sabellida, respectivamente (Fauchald, 1977; Fauchald & Rouse, 1997). Os Capitellidae e Maldanidae são desprovidos de brânquias ou cirros parapodiais (Fauchald, 1977; Fauchald & Rouse, 1997).

19. Notopódio anterior:

(0) **com cerdas capilares** – Em Eunicidae e Dorvilleidae, apresentados como grupos externos, os notopódios portam acículas entre as cerdas capilares. Em Spionidae e Cirratulidae, também apresentados como grupos externos, os notopódios não portam acículas e possuem apenas capilares (Fauchald & Rouse, 1997). No grupo interno, os tufo de notocerdas são agrupados em feixes para grande parte das famílias. Em Capitellidae, nos primeiros segmentos ocorrem apenas cerdas capilares (Amaral, 1980; Fauchald & Rouse, 1997). Em Maldanidae e Arenicolidae, as cerdas notopodiais ocorrem a partir do primeiro setífero até a região mediana do corpo (Day, 1967b; Fauchald, 1977; Fauchald & Rouse, 1997). Em psammodrilídeos os segmentos anteriores possuem notopódios que portam acículas (Swedmark, 1952, 1955; Fauchald & Rouse, 1997). Esse número pode variar de acordo com a família e as espécies.

(1) **com um par de espinhos aciculares** – Em Alvinellidae, Ampharetidae, Pectinariidae, o primeiro segmento setífero possui um par de espinhos aciculares, enquanto que em Chaetopteridae esse par surge no setífero 4. Acredita-se que essa redução na quantidade de notocerdas esteja relacionada à fusão nos segmentos anteriores encontradas nesses táxons (Rouse & Fauchald, 1997; Colgan *et al.*, 2006; Bartolomaeus *et al.*, 2005).

20. Cerdas notopodiais:

(0) **em número reduzido** – As cerdas notopodiais em eunicídeos e dorvilleídeos formam feixes reduzidos, mas, estes feixes tornam-se distribuídos transversalmente ao longo do corpo. Estes feixes contêm um número bem menor de cerdas em relação ao feixe de cerdas que preenchem os neuropódios (Fauchald, 1977; Hilbig, 1997).

(1) **distribuídas em duas fileiras** – Em spioniídeos, cirratulídeos e capitellídeos, as cerdas notopodiais encontram-se distribuídas em duas fileiras transversais, cujo local de formação dos neuropódios é encerrado na linha média lateral do corpo (Hausen, 2005).

(2) **agrupadas em feixes condensados** – Os outros membros do grupo interno possuem notopódios formados por feixes condensados de cerdas, formando pacotes nos quais os capilares partem de um ponto comum nos notopódios ao longo do corpo (Fig. 33) (Fitzhugh, 1989; Bartolomaeus *et al.*, 2005; Hausen, 2005). Essa forma do caráter constitui uma sinapomorfia que agrupa esses táxons derivados de poliquetas sedentários. Esse caráter não foi aplicado em Phoronida e Pterobranchia.

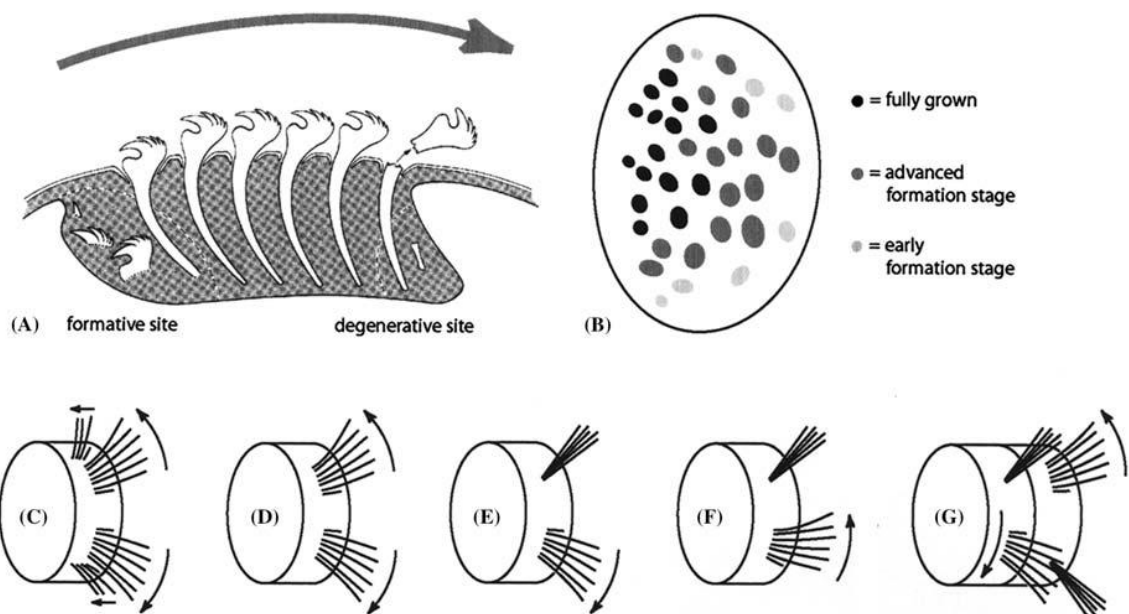


Figura 33. (A) Organização de fileira de cerdas em poliquetas sedentários; (B), *Apistobranchus typicus* (Apistobranchidae). Organização de feixes de cerdas nos neuropódios anteriores. Novas cerdas são formadas ao longo da margem posterior de fragmentos que movem posteriormente com o tempo; (C–F), principais tipos de organização de cerdas em poliquetas sedentários; (C), fileira transversal no notó e neuropódio com local de formação encerrando na linha média lateral do corpo, e a fileira longitudinal com seu próprio local de formação (Spionidae, Poecilochaetidae, Trochochaetidae); (D), fileira transversal no notó e neuropódio com local de formação encerrando na linha média lateral do corpo (Cirratulidae, Capitellidae, Magelonidae, Cossuridae); (E), pacote notopodial denso e fileira transversal de neuropódio com local formativo dorsal (Terebellidae); (F), pacote notopodial denso e fileira transversal de neuropódio com local formativo ventral (Arenicolidae, Maldanidae); (G), Sabellidae inversão: setígeros anteriores como em “E” e setígeros posteriores refletido (Sabellidae, Serpulidae) (Extraído de Hausen, 2005).

21. Neuropódio do primeiro segmento:

(0) com cerdas numerosas – O grupo externo possui o primeiro segmento com muitas cerdas nos lóbulos parapodiais, típico de poliquetas com padrão basal que possui muitos metâmeros repetidos ao longo do corpo, sem ocorrer diferenciação corporal ou tagmose (Almeida & Christoffersen, 2001; Almeida *et al.*, 2003). Embora, o número de cerdas pode variar nesses grupos, sempre haverá um grupo muito avantajado de cerdas. Em Spionidae e Cirratulidae, o neuropódio do primeiro segmento ainda porta muitas cerdas em casa ramo, mas nesse último o neuropódio possui fortes espinhos que servem para fixar o animal no buraco em que se insere.

(1) com número de cerdas reduzido – Em poliquetas sedentários, os parapódios encontram-se reduzidos, às vezes fusionados com os segmentos anteriores. Estas estruturas portam um número reduzido de cerdas. Estas cerdas podem ser representadas por espinhos aciculares ou ganchos que surgem nas famílias Capitellidae, Arenicolidae, Psammodrillidae

e Maldanidae. Estas famílias possuem um número reduzido de cerdas nos ramos neuropodiais do primeiro segmento (Kristensen & Nørrevang, 1982; Fauchald & Rouse, 1997).

(1) **ausentes** – A partir dos Chaetopteridae, Alvinellidae, Ampharetidae, Pectinariidae, Terebellidae, Trichobranchidae, Sabellariidae, Sabellidae, Serpulidae e Pogonophora – Frenulata e Vestimentifera as cerdas neuropodiais, que são representadas por uncini, estão ausentes no primeiro segmento (Rouse & Fauchald, 1997; Southward, 1999; Bartolomaeus *et al.*, 2005; Hausen, 2005). Essa forma do caráter é considerada uma apomorfia que reúne esses táxons.

22. Disposição das cerdas neuropodiais:

(0) **agrupadas em tufo do lóbulo ventral** – Esta forma do caráter somente poder ser encontrada em Eunicidae e Dorvilleidae, nos quais os lóbulos parapodiais possuem um padrão de poliquetas basais. Essa forma do caráter é facilmente observada em Syllidae, Hesionidae (Hilbig, 1997; Almeida & Christoffersen, 2001; Almeida *et al.*, 2003). Assim, essa forma do caráter é considerada uma forma plesiomórfica.

(1) **dispostas transversalmente ao corpo** – A partir de Spionidae e Cirratulidae, bem como nos poliquetas do grupo interno, as cerdas neuropodiais encontram-se distribuídas transversalmente ao longo do corpo, formando uma linha dorsoventral. Embora, os Spionidae e Cirratulidae não portem tori, essas cerdas partem diretamente da parede do corpo (Fauchald, 1977; Blake, 1997b). No grupo interno, o tori agrupa cerdas em ambos os lados do ventral corporal nesses animais, formando uma almofada inflada (Rouse & Fauchald, 1997; Bartolomaeus *et al.*, 2005; Hausen, 2005). Essa forma do caráter é considerada como uma apomorfia que reúne esses táxons.

23. Organização das cerdas neuropodiais:

(0) **livres no lóbulo ventral** – No grupo externo, Eunicidae, Dorvilleidae e Cirratulidae, as cerdas surgem a partir da parede do corpo nos neuropódios, embora, nos Spionidae, essas cerdas ventrais partam de um lóbulo pós-cerda. Mas, estas estruturas não foram consideradas como tori (Rouse & Fauchald, 1997). Esta forma do caráter foi interpretada como uma condição plesiomórfica do caráter.

(1) **agrupadas em um cinturão globoso e glandular (tori)** – No grupo interno, as cerdas ventrais, em formas de ganchos encapuzados, os ganchos sem capuz e os uncini são

agrupados num cinturão globular denominado de tori. Essas estruturas podem ser infladas quando o animal se sente ameaçado, facilitando sua ancoragem dentro do tubo ou no substrato (Knight-Jones, 1983; Amaral & Nonato, 1996; Blake, 1997a). O tori é um caráter sinapomórfico que agrupa os Clado 1. Essa estrutura de sustentação foi substituída por outra estrutura em Phoronida e Pterobranchia, em especial pelo fato de que esses dois táxons perderam parapódios. Rouse & Fauchald (1995, 1997) consideraram o tori como um caráter homoplástico, enquanto que outros autores o consideraram como um caráter sinapomórfico para esses grupos de poliquetas sedentários (Bartolomaeus, 1998; Bartolomaeus *et al.*, 2005; Hausen, 2005). Desta forma, se concorda com estes últimos autores que o tori constitui uma apomorfia para esses poliquetas, e que estas estruturas não surgiram independentemente, como hipotetizado por Rouse & Fauchald (1995, 1997).

24. Formação das cerdas neuropodiais:

(0) do lado dorsal para o lado ventral – Nos poliquetas com tori, numa grande parcela do grupo interno, as cerdas são formadas do lado dorsal para o lado ventral do corpo, e novas cerdas vão surgindo ao passo que as mais velhas vão se desgastando (Bartolomaeus *et al.*, 2005; Hausen, 2005). Esse é uma condição observada em boa parte das famílias, sendo aqui considerada uma forma plesiomórfica do caráter.

(1) do lado ventral para o lado dorsal – Apenas nas famílias Maldanidae e Arenicolidae, as cerdas são formadas invertidamente. Essa forma invertida na formação das neurocerdas dos setígeros medianos é uma condição compartilhada entre os dois grupos, que juntos constituem o táxon Maldanomorpha Mayer & Bartolomaeus, 1997. Nas espécies destes táxons ocorre uma inversão no local de formação das cerdas neuropodiais, que surgem da zona de crescimento ventral para a zona de crescimento dorsal, constituindo uma direção contrária aos outros táxons investigados. Essa condição tem corroborado a hipótese de relacionamento entre os dois táxons, que também é suportada por análises moleculares (Bartolomaeus, 1995, 1998; Bartolomaeus *et al.*, 1997, 2005; Rouse & Fauchald, 1997; Mayer & Bartolomaeus, 1997; Bleidorn *et al.*, 2005; Hausen, 2005; Rousset *et al.*, 2007).

25. Tipos de cerdas neuropodiais:

(0) ganchos subaciculares – Em Eunicidae e Dorvilleidae, as cerdas neuropodiais são representadas por ganchos subaciculares. Às vezes, esses ganchos surgem com um capuz em alguns gêneros de Eunicidae (Hilbig, 1997). Bartolomaeus *et al.* (2005) consideraram a presença desses ganchos em eunicídeos como uma convergência. Nesse

trabalho, se consideraram esses ganchos como os precursores das cerdas de poliquetas sedentários, sendo interpretados como a forma mais plesiomórfica do caráter.

(1) **ganchos bidentados, sem capitium** – Em Spionidae e Cirratulidae, os ganchos aciculares são bidentados, mas são encapuzados apenas em Spionidae. Em Cirratulidae estes ganchos tornaram-se fortes espinhos distribuídos transversalmente, que contribuem para o rastejamento dos animais (Blake, 1997b). Estes ganchos em ambas as famílias são desprovidos de capitium (Bartolomaeus, 1998; Hausen, 2005).

(2) **ganchos rostrados, com capitium** – No grupo interno, Capitellidae, Arenicolidae, Maldanidae e Psammodrilidae e Oweniidae, os neuropódios são formados por ganchos são rostrados, com capitium, processos subrostrais e uma longa haste (Bartolomaeus, 1998; Bartolomaeus *et al.*, 2005; Hausen, 2005). A presença dessas estruturas é um caráter apomórfico para os Toriida **novo táxon**.

(3) **uncinus** – Num estágio mais avançado, Chaetopteridae, Terebellida (Alvinellidae, Ampharetidae, Pectinariidae, Terebellidae e Trichobranchidae), Sabellida (Sabellariidae, Sabellidae e Serpulidae), Frenulata e Vestimentifera, os neuropódios são formados por uncini. Esta consiste de uma cerda semelhante a um gancho, que possui um rostrum, capitium, e espinhas das quais se sobrepõe na porção ad-rostral do rostrum, e um manúbrio curto (Bartolomaeus, 1998). Essas cerdas são consideradas homólogas aos ganchos rostrados, mas diferenciando-se em alguns aspectos. Estas cerdas constituem uma forma mais aperfeiçoada para o mecanismo de ancoragem desses animais (Knight-Jones, 1983).

26. Haste das cerdas neuropodiais:

(0) **com manúbrio longo** – No grupo externo, Spionidae e Cirratulidae, e em Capitellidae, Arenicolidae, Maldanidae, Psammodrilidae e Oweniidae, os ganchos possuem o manúbrio longo, semelhantes à haste dos ganchos subaciculares dos eunicídeos e dorvilleídeos (Bartolomaeus, 1998; Bartolomaeus *et al.*, 2005). Assim, nesse trabalho essa forma do caráter é considerada uma condição plesiomórfica.

(1) **com manúbrio reduzido** – Em Chaetopteridae, Terebellida e Sabellida, Frenulata e Vestimentifera, os uncini possuem um manúbrio reduzido, com uma fileira de dentes na porção ad-rostral (Bartolomaeus, 1998; Bartolomaeus *et al.*, 2005). Os uncini com manúbrio reduzido constituem um caráter exclusivo para esses grupos de anelídeos poliquetas, e essa redução atribuiu mais qualidade ao mecanismo de sustentação dentro do

tubo (Knight-Jones, 1983). Em Phoronida e Pterobranchia, o sistema de ancoragem foi modificado e houve a perda dos parapódios. Assim, esse caráter foi codificado como inaplicável para esses grupos. A modificação desses ganchos em uncini constitui uma condição apomórfica do caráter que é compartilhada entre táxons.

27. Acessórios dos ganchos rostrados:

(0) **capuz** – Alguns gêneros de eunicídeos e spionídeos possuem ganchos com capuz, embora, os ganchos sejam desprovidos de capitium. Esse acessório também surge em Capitellidae que possui ganchos com capitium. Bartolomaeus *et al.* (2005) sugeriram que os Spionidae, *Magelona* e Capitellidae estão estritamente relacionados por causa do capuz nesse ganchos. Hausen (2005) considerou Cirratulidae, capitellídeos, Magelonidae e Corruridae como táxons relacionados pelo fato de compartilharem uma fileira transversal no notopódio e neuropódio, com local de formação encerrado na linha média lateral do corpo. Aqui nesse trabalho, acredita-se que esse acessório surge em Capitellidae e nesse táxon as cerdas encontram-se desprovidos de processos subrostrais (Bartolomaeus, 1998). A posse de capuz é uma condição plesiomórfica do caráter.

(1) **com processo subrostrais** – No grupo interno, com exceção de Capitellidae, os táxons possuem processos subrostrais que consistem em um prolongamento abaixo do rostro (Bartolomaeus, 1998). Esse prolongamento pode ser dotado de espinhos ou barbas, como encontrado nos Arenicolidae, Psammodrilidae e Maldanidae, ou apenas formando uma ponta pequena abaixo do rostro, como nos Chaetopteridae, Terebellida, Sabellida, Frenulata e Vestimentifera (Bartolomaeus, 1998; Bartolomaeus *et al.*, 2005; Hausen, 2005). O processo subrostral constitui uma condição apomórfica do caráter.

28. Disposição dos dentes nos ganchos rostrados:

(0) **enfileirados** – Nos grupos internos portadores de tori, os ganchos rostrados possuem uma fileira de dentes que é denominada de capitium. Esta estrutura se sobrepõe ao rostro, se dispondo um atrás do outro de acordo com o desenvolvimento dos dentes. Esses dentes são substituídos ao passo que os dentes mais velhos são desgastados (Bartolomaeus, 1998).

(1) **paralelos ao outro** – Em Oweniidae, particularmente, os dentes dos ganchos rostrados se encontram em uma disposição paralela, em mais ou menos três diferentes posições. Estes ganchos são bifurcados, com dentes distribuídos longitudinalmente, dentes

em plano oblíquo ao manúbrio e dentes lado a lado em plano aproximadamente perpendicular ao manúbrio (Sene-Silva, 2002; Capa *et al.*, 2012b). Esses ganchos podem apresentar capitium vestigial (Bartolomaeus, 1995, 1998; Bartolomaeus & Meyer, 1997; Meyer & Bartolomaeus, 1996, 1997; Hausen & Bartolomaeus, 1998; Hausen, 2005). Esse caráter não foi aplicado aos uncini. Neste trabalho, apontou-se essa forma do caráter como uma condição apomórfica para os Oweniidae.

29. Disposição dos dentes nos uncini:

(0) enfileirados – Em Chaetopteridae, Terebellida e Sabellida, os uncini possuem os dentes que se encontram em direção num único sentido, enfileirados, com muitos dentes sobre o rostro (Bartolomaeus, 1998). Essa forma do caráter foi considerada uma condição plesiomórfica.

(1) direção oposta – Em Frenulata e Vestimentifera, os uncini formam dois grupos de dentes em direções opostas (Southward, 1999; Rouse, 2001). Um grupo anterior, cujos dentes são menores e voltados para a porção posterior do corpo, e outro grupo com dentes maiores que se direcionam para a porção anterior do corpo (Ivanov, 1963; Rouse, 2001). Esse grupo de dentes menores é proveniente do crescimento do processo subrostral. Por isso, a homologia entre os ganchos e os uncini de poliquetas Frenulata e Vestimentifera tem sido sugerida por diversos autores (Bartolomaeus, 1995, 1998; Meyer & Bartolomaeus, 1996, 1997; Bartolomaeus *et al.*, 2005; Hausen, 2005). Essa condição apomórfica única do caráter é encontrada em Frenulata e Vestimentifera (Pogonophora).

30. Brânquias:

(0) presentes – Brânquias são extensões da parede do corpo com uma área coberta de sistemas vasculares e capilares distribuídos entre a epiderme (inter-epidermal) (Gardiner, 1988; Fauchald & Rouse, 1997). Estas estruturas podem se mostrar em diversas formas nas mais diferentes famílias de poliquetas, ou podem estar ausentes em outras delas. Em eunicídeos e dorvilleídeos, as brânquias surgem sobre o notopódios anteriores, mas, em dorvilleídeos apenas em alguns táxons (Hilbig, 1997; Fauchald & Rouse, 1997). Em poliquetas sedentários, as brânquias são diferenciadas, formando estruturas consistentes e limitadas às regiões anteriores, com exceção de Arenicolidae, que possuem brânquias ramificadas na porção mediana do corpo (Fauchald, 1997; Fauchald & Rouse, 1997; Bartolomaeus & Meyer, 1999). Em Spionidae, as brânquias estão presentes sobre os

notopodios anteriores, formando estruturas achatadas (Blake, 1997b; Fauchald & Rouse, 1997). Em Cirratulidae, as brânquias aparecem dorsalmente e sobre os primeiros segmentos em grande parte dos gêneros (Blake, 1997b; Fauchald & Rouse, 1997). Em Terebellida, e na família Sabellariidae, as brânquias são retidas a alguns segmentos anteriores fusionados, e geralmente possuem muitos ramos, servindo apenas para respiração, enquanto que os seus tentáculos servem para capturar alimentos (Fauchald, 1977; Kirtley, 1994; Fauchald & Rouse, 1997). Em Sabellida, aqui representada apenas por Sabellidae e Serpulidae, as brânquias formam uma coroa branquial que serve tanto para coleta de partículas em suspensão como para respiração (ten Hove & Kupriyanova, 2009; Capa *et al.*, 2011, 2012a).

(1) **perdidas** – Em Capitellidae, Psammodrilidae e Maldanidae, as brânquias estão ausentes, e os animais respiram pela epiderme de forma semelhante aos Clitellata (Fauchald & Rouse, 1997). Desta forma, acredita-se que foram perdidas. As brânquias são estruturas encontradas em grande parte dos poliquetas com padrão basal. A ausência dessa estrutura constitui uma condição apomórfica deste caráter.

31. Distribuição das brânquias:

(0) **dorsalmente ao longo dos segmentos do corpo** – Em eunicídeos e dorvilleídeos, as brânquias se localizam sobre os notopodios anteriores até a região mediana do corpo (Fauchald, 1992; Hilbig, 1997; Zanol *et al.*, 2000). Apenas Arenicolidae, nos gêneros *Arenicolides*, *Abarenicola* e *Arenicola* surgem um padrão especial de distribuição das brânquias, que ficam retidas apenas na mediana do corpo, a partir do décimo segundo segmento (Bartolomaeus & Meyer, 1997).

(1) **dorsalmente, mas retidas nos três primeiros segmentos fundidos** – Em Terebellida e na família Sabellariidae, as brânquias estão localizadas sobre alguns segmentos fundidos anteriormente (Fauchald & Rouse, 1997; Rouse & Fauchald, 1997; Colgan *et al.*, 2006; Capa *et al.*, 2012a). Essa localização é bastante útil à absorção de oxigênio, quando o animal expõe a cabeça fora do tubo (Fauchald & Jumars, 1979).

(2) **localizadas terminalmente** – Em Sabellidae, Serpulidae, Frenulata, Vestimentifera, Phoronida e Pterobranchia, surge uma coroa de tentáculos na região terminal. Essa estrutura é conhecida coroa branquial em Sabellidae, Serpulidae, Frenulata e Vestimentifera (Rouse & Fauchald, 1997; Rouse, 2001; Schulze, 2003), como lofóforo em Phoronida (Emig, 1971, 1985), e como braços ou tentáculos em Pterobranchia (Nielsen,

2012). Os tentáculos são sulcados e ciliados, servem para produzir um fluxo de água que carrega partículas selecionadas até a boca, e também como brânquias para trocas gasosas (Nielsen, 2012). Essas estruturas são consideradas homólogas e constituem a forma apomórfica do caráter.

32. Forma das brânquias dorsais anteriores:

(0) **simples** – Em Eunicidae, apresentado como grupo externo, as brânquias ocorrem na porção dorsal do corpo, formando estruturas palmadas ou pectinadas, mais ou menos filiformes sobre o ramo principal, enquanto que em Dorvilleidae também grupo externo, estas estruturas estão ausentes na maioria dos táxons e quando presentes, formam estruturas digitiformes (Hilbig, 1997). Em Spionidae, as brânquias dorsais são lamelares e achatadas, enquanto que em Cirratulidae, as brânquias dorsais são filiformes sobre os notopódios (Blake, 1997b). Essas formas do caráter foram consideradas plesiomórficas.

(1) **multiramificadas** – Em poliquetas terebelliformes, as brânquias são multiramificadas. Em Alvinellidae, as brânquias formam estruturas semelhantes a um funil, com milhares de filamentos se sobrepondo em toda a estrutura (Desbruyères & Laubier, 1980, 1982, 1993; Desbruyères *et al.*, 1998). Em Ampharetidae, as brânquias dorsais seguem o mesmo padrão de formas das Alvinellidae, embora, algumas poucas espécies tenham brânquias muito pequenas (Day, 1967; Fauchald, 1977). Em Pectinariidae as brânquias dorsais formam estruturas lamelares, mas ramificadas (Day, 1967b). Em Terebellidae e Tricobanchidae, as brânquias dorsais lembram os Alvinellidae e Ampharetidae, embora difiram pelo fato de não serem eversíveis (Fauchald, 1977). Esse caráter não foi aplicado aos grupos que perderam brânquias, Capitellidae, Psammodrillidae, Maldanidae e Arenicolidae (este último que tem brânquias nos notopódios posteriores), e em Sabellidae, Serpulidae, Frenulata, Vestimentifera, Phoronida e Pterobranchia, que possuem uma coroa brânquias terminal.

33. Sistema de ancoragem:

(0) **por cerdas modificadas** – Nos Toriida **novo táxon**, o sistema de ancoragem, tanto no tubo como no substrato, é realizado por cerdas modificadas que formam um cinturão de ganchos e uncini, denominado de tori (Fauchald, 1997; Fauchald & Rouse, 1997). Este cinturão de cerdas modificadas tornou-se um sistema eficiente de ancoragem quando os indivíduos estão dentro de seus tubos. Estes animais inflam o corpo e as cerdas

se prendem à parede do tubo, fornecendo ao animal algum grau de segurança, ao passo que os prendem ao tubo. Os tubos mais resistentes são formados de calcário e podem ser encontrados nos serpulídeos (tem Hove & Kupriyanova, 2009).

(1) por sistema muscular – Nos Phoronida e Pterobranchia, o sistema de ancoragem é feito por estruturas musculares diferenciadas. Em Phoronida, na porção mais posterior do corpo, se forma uma bolsa terminal denominada de ampola (Emig, 1971, 1985). Essa ampola pode inflar quando o animal se sente perturbado, permitindo ao animal a possibilidade de permanecer em seu tubo (Emig, 1985). Essa estrutura também contribui, através de peristaltismo, para que o animal possa se fixar ao substrato (Emig, 1985). Em Pterobranchia, o sistema de ancoragem pode ser visto como uma rede tubular chamada cenécio, que porta muitos zoóides e que estão sustentados por uma haste muscular ligada o metassoma à região do tronco (Hyman, 1959; Dawydoff, 1966). A posse de um sistema muscular para ancoragem do animal em seu habitat constitui uma condição apomórfica do caráter que agrupa esses táxons.

34. Tórax:

(0) indistinto – Eunicidae e Dorvilleidae ainda retém a forma básica do corpo dos animais metamerizados, nos quais os segmentos formam metâmeros repetidos e indiferenciados, semelhantes aos encontrados em Gliceriformia (Almeida & Christoffersen, 2001; Almeida *et al.*, 2003).

(1) distinto, com poucos segmentos – No grupo interno, o tórax possui segmentos diferenciados daqueles setíferos do abdômen. Nas famílias mais basais do grupo interno, Capitellidae, Arenicolidae e Maldanidae, o tórax mostra-se mais robusto e com número médio entre três a nove segmentos setíferos. Maldanidae possui os três segmentos setíferos anteriores bem mais robustos, apresentando espinhos aciculares, enquanto que os setíferos restantes possuem cinturão de uncini e são menos robustos (De Assis & Christoffersen, 2011). Em Capitellidae, os setíferos do tórax são bem diferenciados e mais robustos, sendo muito importantes para a diferenciação dos gêneros (Amaral, 1980; Blake, 1997b). Em Arenicolidae, os setíferos do tórax são mais numerosos que nos Capitellidae. Entretanto, os setíferos posteriores portam brânquias ramificadas nos tufos notopodias (Ashworth, 1912; Day, 1967b; Bartolomaeus & Meyer, 1999). Nas famílias Alvinellidae, Ampharetidae, Terebellidae, Trichobranchidae, Sabellariidae, Sabellidae e Serpulidae, os setíferos do tórax são bem mais diferenciados em relação aos setíferos do abdômen,

tornando-se robustos e com número reduzido de setígeros. Em Alvinellidae, Ampharetidae, Terebellidae e Trichobranchidae, os setígeros torácicos são bem distintos em grande parte dos gêneros, e a região dorsal é mais robusta (Day, 1967b; Fauchald, 1977; Fauchald & Rouse, 1997). Em Sabellariidae o tórax, que é chamado de paratórax, possui um número entre três a quatro segmentos setígeros (Kirtley, 1994; Kieselbach & Hausen, 2008; Capa *et al.*, 2012a). Em Serpulidae, os setígeros torácicos tornam-se bem distintos, e às vezes portam uma membrana torácica, com um número entre cinco e sete segmentos setígeros. A grande maioria dos gêneros portam sete setígeros, incluindo o setígero do colar (Hove & Kupriyanova, 2009). Em Sabellidae, o número de setígeros torácicos é entre cinco e oito, semelhante aos Serpulidae, (Day, 1967b; Fauchald, 1977; Fitzhugh, 1989). A posseção de um tórax diferenciado do abdômen constitui uma condição intermediária encontrada nos poliquetas sedentários mais derivados.

(2) com um único segmento (mesossoma) – Em Frenulata, Vestimentifera, Phoronida e Pterobranchia, o tórax é formado por um único segmento que encontra-se desprovido de cerdas. Neste trabalho, acredita-se que a fusão de segmentos tenha resultado num único segmento capaz de atender ao modo de vida do animal. A tagmose ou fusão de segmentos para a formação de um tagma com função específica surgiu em grupos diferentes entre os anelídeos. Em Ecdysozoa, derivado de Aphroditiformia (Almeida & Christoffersen, 2001; Almeida *et al.*, 2003); em Echiura, que derivaram de Sternaspidae ou estão relacionados aos Capitellidae (McHugh, 1997; 2000); em Clitellata, que está relacionado aos Questidae (Garraffoni & Amorim, 2003; Christoffersen, 2012). A tagmose propiciou a diferenciação dos segmentos metamerizados, dando origem à Arquimeria – três regiões corporais distintas, embora os Frenulata e Vestimentifera ainda retenham a quarta parte – o opistossoma, com numerosos segmentos portando cerdas em forma de prego (Gardiner & Jones, 1993; Southward, 1993, 1999; Southward *et al.*, 2002, 2005; Sasayama *et al.*, 2003; Nielsen, 2012). Nesse trabalho, acredita-se que a fusão de segmentos tenha resultado num único segmento corporal, o mesossoma, constituindo assim uma apomorfia para esses grupos.

35. Abdômen:

(0) não separadas do tórax – O grupo externo, Eunicidae e Dorvilleidae possuem um abdômen indistinto do tórax. Ocorrem muitos segmentos setígeros repetidos ao longo do corpo, apenas se tornando decrescidos. Essa forma já tem sido considerada como a forma

do padrão basal dos anelídeos (Almeida & Christoffersen, 2001; Almeida *et al.*, 2003). Em Euniciidae e Dorvilleidae os segmentos setíferos do abdômen retêm a mesma forma dos segmentos setíferos anteriores, mas os últimos são desprovidos de cerdas (Hilbig, 1997). Em Cirratulidae, os setíferos do abdômen são decrescidos e mais finos do que os setíferos do tórax (Fauchald, 1977; Blake, 1997b; Fauchald & Rouse, 1997). Spionidae possui um abdômen longo e não dividido em regiões, e com os setíferos abdominais pouco diferenciados dos setíferos do tórax (Fauchald, 1977; Blake, 1997b).

(1) separadas do tórax, e com muitos setíferos – Em grande parte do grupo interno, os setíferos abdominais decrescem ao longo do corpo, encerrando num pigídio que varia em tamanho e forma e ainda pode portar cirros (Fauchald, 1977). Entretanto, em grande parte das famílias, os setíferos abdominais são diferenciados dos setíferos torácicos. Estes setíferos são semelhantes entre si, formando uma série longitudinal de numerosos metâmeros repetidos, com número que chega a ultrapassar os 150, dependendo dos gêneros (Day, 1967b; Fauchald, 1977). Embora estes táxons possuam muitos setíferos abdominais repetidos, estes são diferenciados dos setíferos torácicos.

(2) formando único segmento (metassoma) – Os táxons Frenulata, Vestimentifera, Phoronida e Pterobranchia apresentam um único segmento abdominal alongado, também conhecido como metassoma (Salvini-Plawen, 2000). Em Frenulata e Vestimentifera surge ainda uma porção mais distal do abdômen conhecido como opistossoma, no qual está inserido um conjunto de segmentos setíferos cujas cerdas são em forma de prego (Salvini-Plawen, 2000; Rouse, 2001; Sasayama *et al.*, 2003; Southward *et al.*, 2005). Esta estrutura é considerada, como um vestígio de multimetameria derivada dos anelídeos poliquetas (Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994). Em Phoronida, o metassoma possui uma porção distal denominada de ampola, que apresenta movimentos peristálticos para ancoragem do animal no substrato, e infla quando o animal se sente ameaçado (Emig, 1971). Em Pterobranchia, o metassoma forma uma estrutura bem maior que o mesossoma, e em ambos os celomas são divididos segmentalmente. Interpretou-se essa segmentação como multimetameria. Por fim, na porção distal desta estrutura, há uma haste que serve de sistema de ancoragem dos zoóides (Hyman, 1959; Dawydoff, 1966).

36. Epitélio:

(0) com células multiciliares – O epitélio com células multiciliadas parece ter ocorrido algumas vezes na história evolutiva dos metazoários. Está claro que as células

monociliadas tenham surgido primeiramente nos grupos de metazoários mais basais, e posteriormente resurgiu em grupos mais derivados, como os Enterocoela (Nielsen, 2012). Entretanto, alguns grupos de protostomados podem portar células monociliadas. Estas células possuem um centríolo e um axonema característico de células monociliadas locomotoras (Hay-Schmidt, 1989). Em Frenulata e Vestimentifera, o epitélio é composto por células multiciliadas, uma condição basal e padrão de protostomados (Ivanov, 1963; Southward, 1988, 1999).

(1) com células monociliares – Em poliquetas *Owenia* e *Myriowenia*, o epitélio é composto por células monociliadas, podendo ser encontrados nos tentáculos, na epiderme externa, na cavidade interna da mesoderme e nas paredes das cavidades internas do corpo (Gardiner, 1978, 1979; Wilson, 1932). Esse padrão de células monociliadas é encontrado nos Phoronida e Pterobranchia (hemicordados e outros deuterostômios). Existem táxons em que se podem encontrar os dois estados do caráter ao mesmo tempo (Nielsen, 2012). De forma geral, essas células monociliadas têm sido referidas como caráter sinapomórfico para os Deuterostomia (Nielsen, 1995, 2012). Neste trabalho, infere-se que esse caráter constitui uma sinapomorfia que agrupa os Oweniidae, Phoronida e Deuterostomia.

37. Sistema digestivo:

(0) completo – Em todos os grupos investigados, o tubo digestivo torna-se completo, começando por uma boca anterior ventral, e um ânus que poder ser terminal para maioria das espécies, ou dorsal, representando uma pequena parcela dessas espécies (Day, 1967a, b; Fauchald, 1977; Fauchald & Rouse, 1997). Uma grande parte das espécies tem o sistema digestivo completo, e alguns grupos possuem a parte posterior do tubo digestivo invertida para o lado dorsal. Os sabellariídeos representam, entre os poliquetas, um exemplo em que a porção terminal do tubo digestivo (cauda), é invertida para o lado ventral do corpo (Capa *et al.*, 2012a). Em Phoronida e Pterobranchia, uma parte do tubo digestivo torna-se completamente invertida para o lado dorsal do corpo, e os excrementos são, por fim, expelidos para fora do tubo (Hyman, 1959; Emig, 1985; Dawydoff, 1966; Nielsen, 2012).

(1) ocluído – Em Frenulata e Vestimentifera, um tubo digestivo pode ser visto em estágios juvenis, com um processo ventromedial, situado na base do obturáculo, com uma boca abrindo num ducto interno ciliado (esôfago), um intestino anterior, um intestino médio, um intestino posterior, e um ânus terminal posterior. Mas, esta estrutura é ocluída

na fase adulta (Jones & Gardiner, 1988; 1989; Southward, 1988; Gardiner & Jones, 1993). Estes animais perdem todo o trato digestório na fase adulta, e apenas resta um espaço chamado de trofossoma, um tecido com bactérias simbióticas quimioautotróficas, que contribuem bastante na fixação do carbono requerido para os nutrientes do hospedeiro (Gardiner & Jones, 1993; Southward, 1993; Rouse, 2001; Southward *et al.*, 2005).

38. Tudo digestivo:

(0) reto – O padrão básico em anelídeos poliquetas é portar um intestino reto que começa na porção anteroventral do corpo e se estende até a extremidade posterior. Em algumas famílias há enrolamentos desse tubo, ou tem ramos laterais e achatamentos (Capa *et al.*, (2012a). Em grande parte dos poliquetas investigados, esse padrão pode ser levemente modificado em alguns casos, nos quais o ânus torna-se dorsal (Maldanidae, Capitellidae, Sabellariidae), enquanto que a maioria porta um ânus terminal. Nos Sabellariidae a porção terminal do pigídio torna-se envergada para o lado dorsal do corpo, mesmo não sendo caracterizado como um verdadeiro intestino em formato de U.

(1) em forma U – Em Phoronida, Brachiopoda e Pterobranchia (*Rhabdopleura*, *Cephalodiscus* e *Atubaria*), o intestino sofre uma forte modificação, representando um formato de U, com o ânus localizado na região contrária à boca (Hyman, 1959; Emig, 1971). O tubo digestório em Phoronida constitui-se de quatro partes: esôfago, pré-estômago, estômago e intestino, com ânus localizado na cavidade externa do lofóforo e no mesmo nível da boca (Emig, 1971). Os Pterobranchia possuem também o trato digestório em formato de U, com a boca localizada ventralmente sob a margem posterior do disco oral, enquanto que o ânus se localiza na linha médio-dorsal do tronco, logo posterior ao colar (Hyman, 1959). O tubo digestório possui um curto esôfago, um estômago globular e um reto fino passando dorsalmente do lado do estômago para o ânus (Nielsen, 2012).

39. Sulco ciliado fecal anterior:

(0) reto – Tzetlin & Purschke (2005) revisaram e atualizaram todas as informações referentes ao canal alimentar em poliquetas. Estes autores concluíram que nesse grupo, o tubo digestivo forma uma estrutura retilínea partindo da boca até o ânus, e em alguns casos esse tubo torna-se enrolado dentro dos septos que dividem cada segmento, formando um ou dois laços, ramos laterais ou estruturas inchadas e achatadas (Capa *et al.*, 2011, 2012a).

(1) invertido entre o último notopódio torácico e o primeiro neuropódio

abdominal – Em Sabellidae e Serpulidae, o sulco ciliado fecal torna-se invertido entre o último notopódio torácico e o primeiro neuropódio abdominal. Esse caráter corresponde à real versão do eixo corporal nesses dois táxons. Desta forma, constitui uma sinapomorfia que une os dois clados (Kieselbach & Hausen, 2008; Capa *et al.*, 2011, 2012a).

40. Celoma:

(0) multicompartimentalizado – O celoma é uma cavidade corporal revestida por um epitélio de origem mesodérmica (Nielsen, 2012). Esta estrutura pode ser de origem esquizocélica – na qual a cavidade celomática é derivada da separação de massa sólida de células mesodérmicas (esquizocele), ou de origem enterocélica – na qual a cavidade celomática é formada a partir de bolsas do arquêntero embrionário (Enterocoele) (Nielsen, 2012). No grupo externo, esses compartimentos constituem um conjunto de metâmeros repetidos ao longo de todo corpo (Hyman, 1959). Uma forma básica compartilhada entre os poliquetas basais, especialmente Glyceriformia, os quais apresentam um prostômio muito reduzido e os segmentos verdadeiros são mais ou menos de mesmo tamanho (Almeida & Christoffersen, 2001; Almeida *et al.*, 2003).

(1) tetrapartido – Em Oweniidae, Frenulata e Vestimentifera, o celoma foi considerado como uma estrutura que formava quatro compartimentos básicos. O primeiro compartimento é o que forma a região cefálica, portando tentáculos, filamentos, palpos ou coroa branquial. Em *Owenia* pode ser observada uma curta coroa de tentáculos sulcados, nos quais os alimentos são carregados até a boca terminal (Salvini-Plawen, 2000; Koh *et al.*, 2003). Em Vestimentifera, a região obturacular porta muitos filamentos ou filamentos acessórios, que unidos formam uma lamela. Esses filamentos contêm muitos vasos sanguíneos (Gardiner & Jones, 1993; Southward, 1999; Southward *et al.*, 2005). Em Frenulata, a região anterior porta de um a milhares de tentáculos, que possuem fileiras duplas de pínulas (Rouse, 2001; Southward *et al.*, 2005). A região anterior nesses três grupos foi comparada ao protossoma de enterocelomados (Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994). Um segundo compartimento em *Owenia* é formado pelos segmentos 2-4 fundidos, enquanto que em Frenulata esse compartimento é formado pela parte anterior, e em Vestimentifera é denominado de região vestimental ou vestimenta (Ivanov, 1963; Rouse, 2001; Southward *et al.*, 2005). Essa parte do corpo foi comparada com o mesossoma dos enterocelomados (Salvini-Plawen 2000). A terceira parte em *Owenia* corresponde a um conjunto de segmentos fundidos e alongados entre os metâmeros 5-9,

que apresentam parapódios reduzidos e pouco diferenciados (Salvini-Plawen, 2000). Em Frenulata e Vestimentifera, essa parte do corpo consiste em um único segmento alongado, que é denominado de tronco ou metassoma, podendo ainda possuir uncini, placas ou glândulas piriformes (Gardiner & Jones, 1993; Southward, 1999; Southward *et al.*, 2005). A quarta parte do corpo em *Owenia* consiste em um conjunto de segmentos bem divididos, repetidos e de tamanhos semelhantes, compreendidos entre os metâmeros 10-25. Essa parte em *Owenia* foi comparada com o opistossoma dos pogonóforas (Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994). Em Frenulata e Vestimentifera, a quarta parte, ou telossoma, consiste em um conjunto de metâmeros repetidos, com clara divisão por septos, que foi denominada de opistossoma (Webb, 1964; Rouse, 2001). Nessa estrutura, podem-se encontrar cerdas em forma de ganchos e em forma de pregos (Ivanov, 1963, 1988; Southward, 1999; Schulze, 2003). Apenas *Owenia*, Frenulata e Vestimentifera portam essa quarta parte, a cauda ou opistossoma tão separada dos metâmeros anteriores do corpo (Fig. 34A-C).

(2) tripartido – Em Phoronida e Pterobranchia, o corpo consiste em três compartimentos celômicos, condição denominada de Archimeria (Nielsen, 2012). O primeiro compartimento ou protoceloma em Phoronida corresponde ao epístoma, uma lingueta pré-oral localizada na porção mais apical do corpo (Emig, 1982). Em Pterobranchia, hemicordados, o primeiro compartimento (protoceloma), corresponde ao escudo oral em Pterobranchia ou a uma probóscide em Enteropneusta (Dawydoff, 1966). O segundo compartimento corporal ou mesossoma em Phoronida consiste de um lofóforo com tentáculos distribuídos em forma de ferradura, enquanto que esse mesmo compartimento em Hemicordata corresponde ao colar que pode portar um par de braços em *Rhabdopleura*, ou de dois a oito pares de braços em *Cephalodiscus*. O terceiro e último compartimento corporal, ou metassoma em Phoronida, consiste em um tronco, alongado com uma porção distal inflada denominada de ampola (Emig, 1971). Em Pterobranchia, o metassoma corresponde ao tronco que está ligado a uma haste que fixa o zoóide a um estolho em *Rhabdopleura* ou a um disco adesivo em *Cephalodiscus* (Nielsen, 2012). A Archimeria constitui uma condição apomórfica do caráter que une Radialia e Deuterostomia.

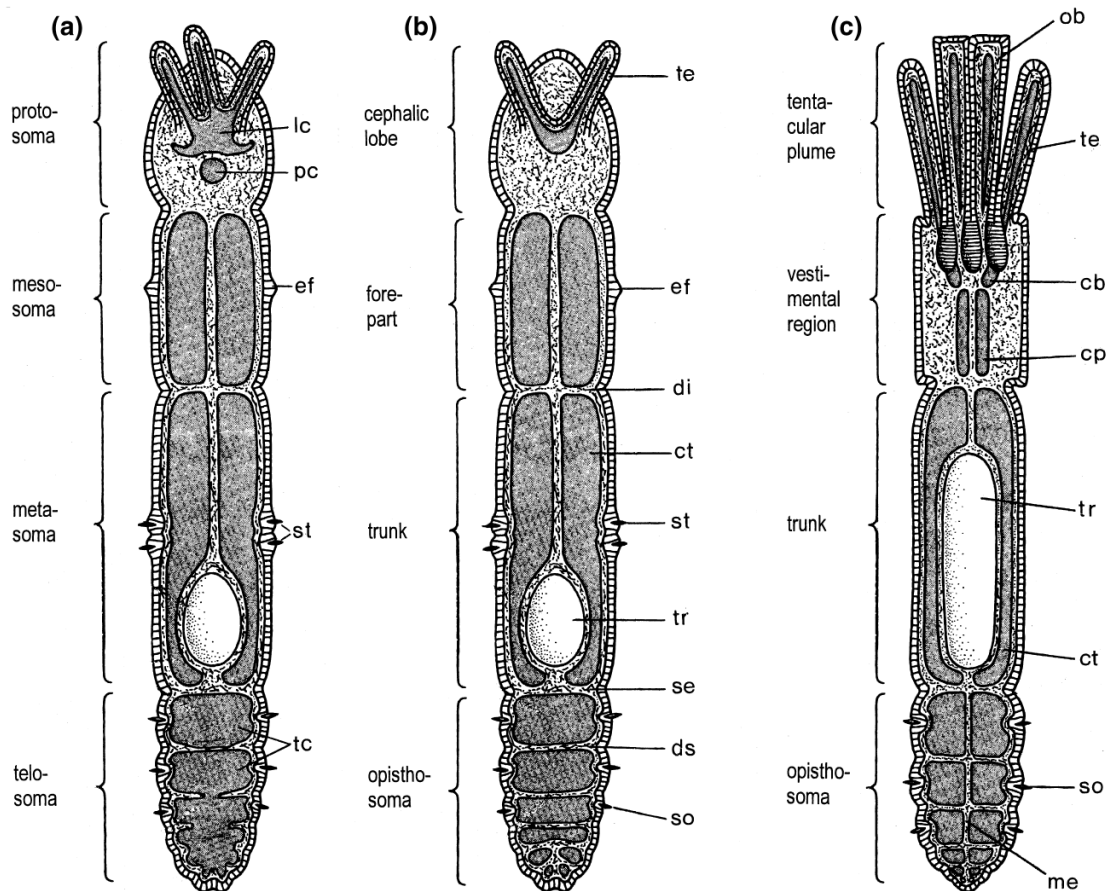


Figura 34. A-C. Compartimentação em Frenulata e Vestimentifera. A, Frenulata de acordo com Ivanov (1994); B, Frenulata de acordo com Southward (1998); C, Vestimentifera de acordo com Jones (1998). Cb, branchial coelom; cp, perivascular coelom; ct, trunk coelom; metacoel; di, diaphragm; ds, dissepiment; ef, enlarged cells forming frenulum: bridle; lc, left protocoel; me, median mesentery; ob, obturaculum; PC, pericardium; se, septum; so, setae of opisthosoma: telosoma; st, setae of trunk: metasoma forming annuli: girdles; tc, telocoel: opisthocoel; te, tentacle; tr, trophosome. Note que todos possuem a partes corporais protossoma, mesossoma, metassoma e telossoma. Imagem extraída de Salvini-Plawen, 2000.

41. Corpo:

(0) com numerosos segmentos similares – A maioria dos anelídeos poliquetas e clitelados possui um corpo formado por numerosos metâmeros, que seguem de maneira similar ao longo de todo o corpo. Em geral, estas formas possuem o terminal anterior e posterior com um prostômio pouco evidente, principalmente os de hábito mais escavador, como as minhocas. Esta condição pode ser observada em poliquetas Phyllodocida (que agrupa fillodocídeos, glicerídeos e nereidídeos) e Eunicida (eunicídeos e dorvilleídeos). Rouse & Fauchald (1995, 1997) apresentaram em sua proposta de sistematização estes grupos de poliquetas errantes como os grupos mais derivados do que os poliquetas sedentários Terebellida, Sabellida, Spionida e Scolecida. Entretanto, Almeida &

Christoffersen (2001), Almeida *et al.* (2003) discordaram dessa proposta, alegando que Rouse & Fauchald (1997) inverteram a polaridade dos caracteres. Nossa proposta corrobora as ideias de Almeida & Christoffersen (2001) e Almeida *et al.* (2003), em que o corpo com numerosos metâmeros similares ao longo do corpo constitui uma condição plesiomórfica para os anelídeos.

(1) com segmentos fundidos, formando tagmas – A partir do grupo interno, formas corporais tendem a seguir um padrão de diferenciação do corpo, com a formação de tagmas (Almeida *et al.*, 2003). A tagmatização surgiu algumas vezes entre os anelídeos e por isso os grupos sustentados apenas nesse caráter são parafiléticos, como sugerido por Christoffersen & Araújo-de-Almeida (1994). Desta maneira, podem-se indicar com clareza algumas derivações independentes da tagmatização. Uma vez com os Aphroditiformia, os quais estão relacionados com os artrópodes, cuja homologia principal é a indicação de que os artropódios são derivados de parapódios; outra vez na derivação dos equiúros, com perda de multimetameria para a formação de um único segmento corporal, e com perda total de parapódios; em clitelados, ocorreu a perda de parapódios e a redução do prostômio, com o cérebro migrando para o quarto ou quinto segmento; por fim, em poliquetas sedentários há a tendência à redução de segmentos (fusão) e formação de tagmas bem definidos, como uma cabeça, um tórax, um abdômen e uma parte posterior que é o pigídio (cauda), que porta o ânus. Essa tagmatização pode ser observada em Terebellida, Sabellida, Pogonophora, Phoronida e Deuterostomia (De Assis & Christoffersen, 2010). Assim, destacam-se quatro eventos distintos a partir dos anelídeos (Fig. 35A-C).

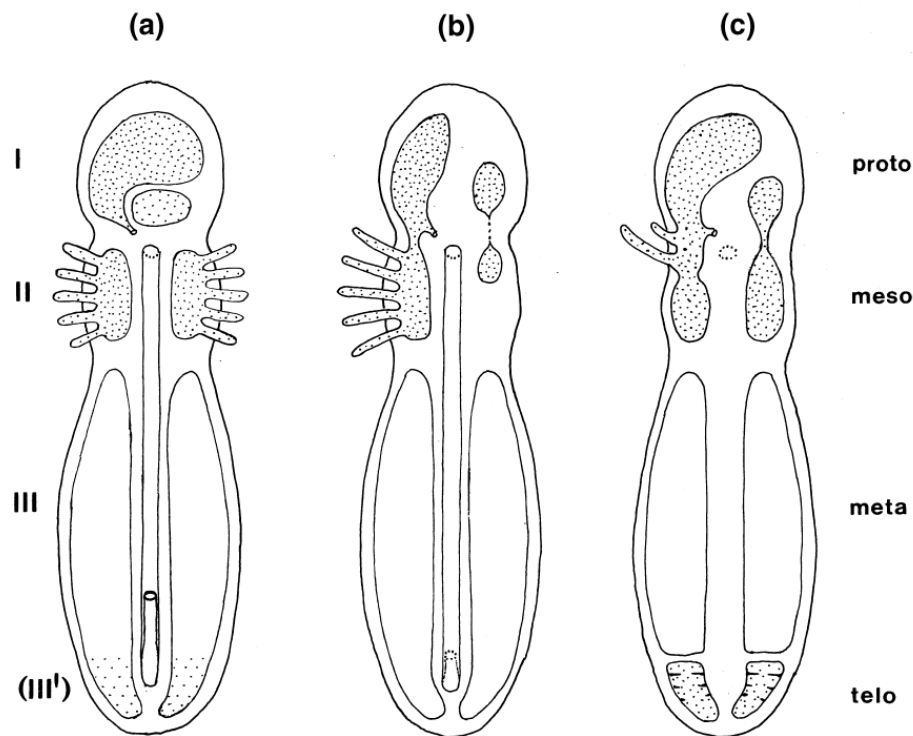


Figura 35 A-C. Compartimentos do corpo em Oligomera, mostrando as três partes corporais. A, Pterobranchia – note que há vestígios de telossoma; B, Echinodermata – com a perda total de telossoma; C, Frenulata – com retenção do telossoma (Figura extraída de Salvini-Plawen, 2000). (Proto – protoceloma; meso – mesoceloma; meta – metaceloma; telo – teloceloma).

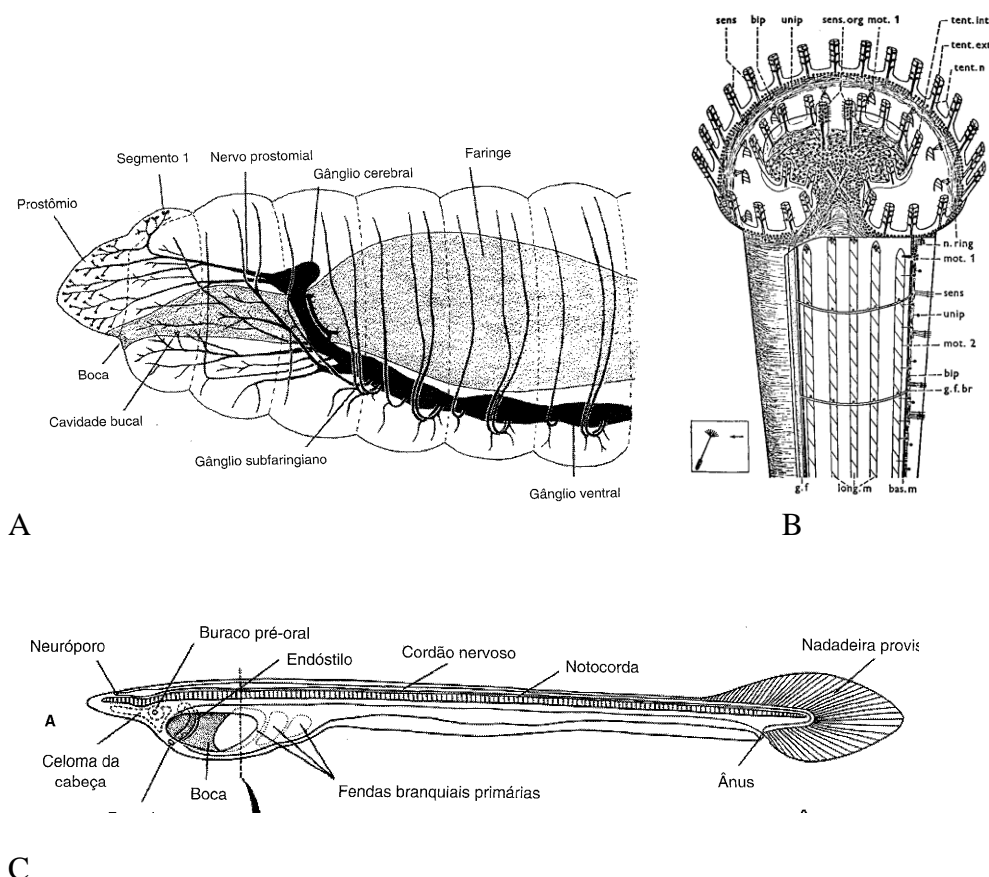
42. Posição do cordão nervoso:

(0) **ventral** – Em anelídeos poliquetas, o cérebro é geralmente bilobado, localizando-se no prostômio, em baixo do epitélio dorsal. Dependendo do desenvolvimento dos órgãos sensoriais, essa estrutura fornece nervos para os palpos, as antenas, os olhos e os órgãos nucais (Orrhage, 1991; Fauchald & Rouse, 1997). Um par de conjuntivos circunfaringianos ou circum-esofágicos circunda o intestino anterior e interconecta o cérebro e o cordão nervoso ventral (Orrhage, 1991; Fauchald & Rouse, 1997). Esse cordão nervoso ventral é duplo e em forma de escada em toda sua extensão, com comissura transversal entre os gânglios separados (Nielsen, 2012). Essa forma básica do sistema nervoso pode ser encontrada em grande parte dos anelídeos poliquetas analisados (Fig. 36A).

(1) **lateral** – Em Phoronida, o sistema nervoso intraepidérmico consiste em um gânglio meio-dorsal, formando um anel na base do lofóforo, e um cordão nervoso se estende lateralmente ao longo do corpo (Emig, 1982; Fernandez *et al.*, 1996; Temereva &

Wanninger, 2012). Entretanto, apenas em uma espécie de Phoronida podem ser observados dois cordões nervosos laterais sem segmentação, enquanto que nas outras espécies, apenas um cordão nervoso no lado esquerdo do corpo é encontrado. Os axônios gigantes, que ocorrem dentro do cordão, recebem informações sensoriais integradas do lofóforo e produzem resposta motora via plexos e neurônios gigantes ao tronco (Fig. 36B) (Fernández *et al.*, 1996).

(2) **dorsal** – Em Pterobranchia e Deuterostomia, também denominado de Notoneuralia (ver Nielsen, 1995), a posição do cordão nervoso é completamente dorsal, se estendendo até a porção posterior do corpo. Embora se possa observar um gânglio (plexo) médio-dorsal no mesossoma de Phoronida, Brachiopoda, Pterobranchia (Nielsen, 2012), o cordão nervoso longitudinal dorsal torna-se uma condição apomórfica para Deuterostomia, em contraposição aos Gastroneuralia (Nielsen, 1995). Nielsen (2012) não se referiu mais a Notoneuralia como um grupo válido. A posse do cordão nervoso em posição dorsal constitui uma apomorfia para os Deuterostomia (Fig. 36C).



C
 Figura 36A-C. A, vista lateral de *Lumbricus* sp. mostrando a cordão nervoso ventral (modificado de Ruppert & Barnes, 1996); B, Vista ventral de um *Phoronis* sp. mostrando o cordão nervoso lateral (modificado de Silen, 1954); C, vista lateral de um *Branchiostoma caribaeum* (anfioxo), mostrando o cordão nervoso dorsal (modificado de Ruppert & Barnes, 1996).

43. Concentração do gânglio cerebral:

(0) **dorsal** – Em poliqueta, um gânglio cerebral pareado se localiza na porção anterodorsal do corpo, logo abaixo da epiderme dorsal. Este gânglio torna-se conectado a um anel circumesofágico juntamente com um cordão nervoso duplo em forma de escada, e apresenta comissuras transversais entre os gânglios separados, que se localizam ventralmente até a porção posterior do corpo (Fauchald & Rouse, 1997). Essa forma do caráter foi considerada como uma condição plesiomórfica observada nos táxons mais basais.

(1) **meio dorsal no mesossoma** – Em Phoronida, Brachiopoda e hemicordados Pterobranchia, o plexo subepidérmico se localiza na porção médio dorsal do mesossoma, fazendo uma conexão entre a porção ventral e dorsal (Fernandez *et al.*, 1996; Nielsen, 2012; Temereva & Wanninger, 2012). Esse plexo irradia neurônios tanto para a região lofoforal como para a extremidade posterior do corpo (Fernandez *et al.*, 1996). A posição médio dorsal no mesossoma constitui uma forma apomórfica do caráter que reúne esses táxons.

44. Localização do cordão nervoso anterior:

(0) **subepidérmico** – Em poliquetas no geral, parte do sistema nervoso está organizado como um cordão nervoso duplo localizado abaixo de epiderme ventral. Esse cordão subepitelial localizado entre a membrana basal e o epitélio ocupa sua posição após o desenvolvimento embrionário (Nielsen, 2012). Essa condição do caráter pode ser encontrada em grande parte do grupo estudado, constituindo uma forma plesiomórfica.

(1) **intraepidérmico** – Em poliqueta *Owenia* encontra-se um cordão nervoso não pareado e não ganglionar em posição intraepitelial, resultando de uma condição ontogenética semelhante ao que acontece a outros anelídeos poliquetas durante a formação desse cordão (Gardiner, 1979). Em Frenulata e Vestimentifera o cordão nervoso se localiza completamente dentro da espessura da epiderme, que se estende desde região ânteroventral até o opistossoma (Ivanov, 1963; Liwanow & Porfirjewa, 1967; Southward, 1988, 1993; Gardiner & Jones, 1993). Nesses dois grupos, a maior parte do sistema nervoso torna-se constituído por um plexo epidérmico, que é formado por neurônios semelhantes aos encontrados em Epineuralia (Oligomera e Chordata) (Salvini-Plawen, 2000). Em Phoronida o sistema é composto por um plexo difuso e irregular, porém intraepidérmico, possuindo um gânglio cerebral central, um anel nervoso circumesofágico, um sistema

lofoforal bem organizado e fibras gigantes conhecidas como neurocordas, que saem de alguns neurônios gigantes (Fernandez *et al.*, 1996; Temereva & Wanninger, 2012). Em Pterobranchia o cordão nervoso também consiste em um plexo localizado dentro da epiderme, e um cordão nervoso meio-dorsal e meio-ventral, mas que fica mais robusto na região do mesossoma (Hyman, 1959; Nielsen, 2012). O cordão nervoso dorsal subepidérmico e a notocorda está presente no colar dos Pterobranchia como um plexo reduzido (Hyman, 1959). Essa forma do caráter é nesse trabalho apresentada como uma apomorfia que agrupa esses táxons.

45. Secreção do tubo:

(0) por glândulas distribuídas em todo o corpo – Uma grande parte dos animais referidos como grupos internos são construtores de tubo ou formam galerias subterrâneas com um corrente de água eficiente (Day, 1967b). Estes animais foram denominados por muito tempo, como de poliquetas Sedentaria (Fauvel, 1927; Day, 1967b; Fauchald, 1977). Esses tubos são formados por partículas de sedimento, fragmentos de conchas ou pedaços de talos de algas, unidos a uma matriz mucosa que agrega as partículas (Day, 1967b; Dufour *et al.*, 2008; De Assis *et al.*, 2007; De Assis & Christoffersen, 2011). A família Onuphidae é um bom representante de poliqueta errante que constrói tubo (Fauchald, 1977). Em poliquetas sedentários, grupo interno, os tubos são produzidos por intermédio de glândulas distribuídas ao longo do corpo, que vão produzindo a matriz mucosa resistente para se agregar às partículas de sílica e/ou matéria de origem animal.

(1) por glândulas da epiderme ventral anterior – Em Chaetopteridae, Alvinellidae, Ampharetidae, Pectinariidae, Terebellidae, Trichobranchidae, Oweniidae, Frenulata, Vestimentifera, Phoronida e Pterobranchia, parte do grupo interno, o tubo é secretado por glândulas que se localizam na epiderme ventral anterior, uma condição apomórfica vista nos grupos mais derivados entre os tubícolas (Bartolomaeus *et al.*, 2005). Esses animais vão construindo esses tubos ao passo que põem a porção anterior à beira da abertura de seus tubos. Essa condição do caráter é uma apomorfia que agrega esses táxons.

46. Tubo:

(0) composto de matéria orgânica e inorgânica – Em grande parte dos grupos investigados que habitam tubos, constroem essas estruturas com uma mistura de matéria orgânica que forma uma matriz mucosa produzida pelo indivíduo, assim que o mesmo

encerra a fase larval (Day, 1967b). Essa matriz mucosa agrega fragmentos de esqueletos de outros animais, talos de algas, juntamente com matéria inorgânica, que são os grãos de sílica.

(1) apenas matéria orgânica (quitina) – Os tubos de *Frenulata* e *Vestimentifera* são construídos com muitas camadas de fibrilas que são secretadas por glândulas epidermais multicelulares (glândulas tubipares e glândulas piriformes), com material adicional de glândulas unicelulares (Southward *et al.*, 2005). A posseção de tubos de quitina constitui uma sinapomorfia e um bom suporte para a monofilia dos pogonóforas (*Frenulata* e *Vestimentifera*).

47. Quantidade de nefrídios:

(0) mais de um par – Em poliquetas, os órgãos excretores constituem nefrídios filtradores (protonefrídios ou metanefrídios), que se distribuem, no geral, como um par em cada metâmero. A redução na quantidade de nefrídios ocorreu em algumas famílias (Holthe, 1986; Bartolomaeus, 1999). A estrutura dos nefrídios e gonodutos varia entre os poliquetas (Goodrich, 1945; Fauchald & Rouse, 1997), podendo assumir a função de gonodutos durante a maturidade (Bartolomaeus, 1999). Em Eunicidae, Dorvilleidae, Spionidae e Cirratulidae, que representam o grupo externo, os segmentos possuem muitos metanefrídios que são distribuídos até a metade do corpo (Bartolomaeus, 1999). Para espécies do grupo interno, esse padrão pode ser observado em Terebellidae em que estas estruturas encontram-se em cada um dos dois segmentos torácicos (Holthe, 1986). Em Ampharetidae, Alvinellidae e Pectinariidae, o par de nefrídios e os outros gonodutos ficam restritos aos segmentos anteriores (Goodrich, 1945). As outras famílias seguem o mesmo padrão de distribuição de nefrídios (Fauchald & Rouse, 1997).

(1) um único par – Em outra parte do grupo interno, os nefrídios são limitados a apenas um único par num segmento anterior (Bartolomaeus *et al.*, 2005). Em Oweniidae, um par de metanefrídios se abre no sexto segmento (Mayer & Bartolomaeus, 1996). Sabellidae, Serpulidae, *Frenulata* e *Vestimentifera* possuem um par que aparece no segundo segmento (Ivanov, 1963; Southward, 1980, 1999; Schulze, 2001, 2003). Phoronida apresenta um único par de metanefrídios em segmento anterior, abrindo por um tubo médio-dorsal (Emig, 1985). Em Pterobranchia surge uma estrutura chamada de glomérulo, pode ser interpretada como homóloga aos nefrídios dos Phoronida (Dawydoff, 1966).

48. Posição do nefridióporos:

(0) **ventrolateral** – Em grande parte dos poliquetas, a extremidade do túbulo nefrídico situa-se no celoma do segmento medianamente anterior àquele onde o nefridióporo se abre. O túbulo penetra no septo posterior do segmento, estende-se no interior do próximo segmento, onde pode se enrolar e abrir-se para o exterior da região do neuropódio. Assim, os nefridióporos sempre se localizam no lado ventrolateral do corpo (Schulze, 2003).

(1) **dorsal** – Em parte do grupo interno, Sabellidae, Serpulidae, Frenulata, Vestimentifera, Phoronida e Pterobranchia, surge um único par de nefridióporos localizado no segundo segmento, que se abrem na porção dorsal do corpo (Bartolomaeus *et al.*, 2005). Esse caráter tem sido investigado e tem fornecido muitas discussões filogenéticas envolvendo esses táxons. Alguns autores consideram este caráter como sinapomórfico, quando agrupa estes táxons com os Enterocoela (Almeida & Christoffersen, 2001, Almeida *et al.*, 2003), enquanto que outros tratam esse caráter como tento um surgimento independente, homoplástico (Rouse & Fauchald, 1997; Bartolomaeus *et al.*, 2005). Em Oweniidae, esse caráter sofreu reversão, de acordo com a análise. A posse de nefridióporos localizados na porção anterior dorsal corresponde a uma sinapomorfia que suporta esses táxons.

49. Organização do prototroco larval:

(0) **formando um conjunto retilíneo de cílios** – Em maior parte dos grupos internos estudados, bem como no grupo externo, as larvas trocóforas possuem um prototroco, região ciliada, organizado de maneira retilínea na porção superior da larva e o metatroco, que cobre toda a área inferior ao redor da boca (Nielsen, 2012). Estes conjuntos de cílios juntos batem sincronicamente para formar um fluxo de água, com o descrito no sistema *downstream* abaixo, que serve tanto para coleta de partículas como para locomoção. Embora Nielsen, (2012) considere isso como uma condição apomórfica para o protostomados, neste trabalho, considera-se o sistema *downstream* como uma condição plesiomórfica e precursora do sistema *upstream* (Fig. 37A).

(1) **formando bandas de cílios sinuosas** – Em alguns táxons do grupo interno, Oweniidae, Frenulata e Vestimentifera, as larvas são trocóforas, mas estas se mostram modificadas, e apresentam bandas paralelas de cílios do prototroco. Em Oweniidae, a larva é denominada de mitrária, e o seu desenvolvimento foi considerado catastrófico, enquanto

que em *Frenulata* e *Vestimentifera*, as larvas são alongadas, se assemelhando à larva de deuterostômios (Wilson, 1932; Järgersten, 1957; Southward *et al.*, 2005; Smart & Dassow, 2009). Nesse trabalho, se considerou a larva de *Oweniidae*, *Frenulata* e *Vestimentifera* como trocóforas modificadas, por possuírem traços de larvas de deuterostômios. A larva actinotroca de *Phoronida*, como também a larva tornária dos *Echinodermata* e *Enteropneusta* (*Deuterostomia*), apresentam bandas paralelas de cílios, com o prototroco e o metatroco dando lugar ao neotroco. Esta nova distribuição de cílios é mais eficiente na absorção de partículas alimentares pela própria expansão da área. A larva de *Pterobranchia* é diferenciada, embora ainda possua traços de larvas típicas de *Deuterostomia* (Nielsen, 2012). Esse padrão de organização do prototroco, metatroco e neotroco encontram-se bem diferentes em muitas espécies, formando linhas sinuosas e irradiando os tentáculos e braços (Nielsen, 2012). Muitos autores não consideram que as larvas actinotroca e tornaria tenham derivado de larvas trocóforas típicas de poliquetas, incluindo Nielsen (2012) e Rouse (2000) (Fig. 37B).

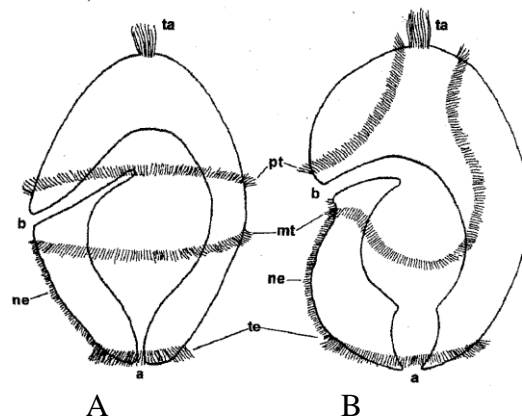


Figura 37. Comparação entre larva de protostômio e deuterostômio. A, esquema de uma larva trocófora; B, esquema de uma larva tornária. Note que o prototroco e o metatroco da trocófora se expandem e surge um neotroco abaixo (Extraído de Bergström, 1997). (a – ânus, b – boca, mt – metatroco, ne – neotroco, pt – tufo apical, te – telotroco).

50. Tipos de larvas:

(0) **trrocófora** – A larva trocófora foi definida por Hatschek (1878) e Nielsen (1995), como uma larva protostômica planctotrófica que possui um prototroco e metatroco de cílios compostos, envolvendo a zona adoral ciliada de cílios, o gastrotroco (neotroco) e o telotroco, que pode estar presente. Entretanto, Rouse (2000) redefiniu a larva trocófora como uma larva que possui o prototroco como caráter comum entre todas. Esta larva possui um órgão apical ou tufo apical que é um grupo de células localizadas no terminal

anterior de muitas larvas, pois algumas espécies não possuem este caráter. Este órgão torna-se parte do cérebro posteriormente (Nielsen, 1995). O acrotroco e mesiscotroco são duas partes que ficam localizadas entre o órgão apical e o prototroco. A acrotroco é um anel de cílios que situa no episfério antes do prototroco, enquanto o mesiscotroco é uma área em forma de arco de cílios curtos sobre o episfério, e uma parte central formando um conjunto de cílios maiores e formando uma escova pontuda (Bhaud & Cazaux, 1982; Rouse, 2000). O prototroco se localiza na parte central da larva e constitui um anel de cílios derivados de um grupo de células específicas - os trocibrastos. O metatroco que tem sido definido como uma banda pós-oral de cílios que bate da direção posterior para a anterior, em oposição ao prototroco (Strathmann, 1993; Nielsen, 1995). O sulco ciliado alimentar situada entre o prototroco e o metatroco e carrega o alimento. O telotroco, situado na porção posterior da larva, tem função locomotora. Por fim, o neurotroco, que é um anel de cílios longitudinais que se localiza ventralmente depois da boca até próximo ao ânus (Nielsen, 1995; Rouse, 2000).

(1) trocófora modificada (mitraria) – Em *Owenia* a larva trocófora possui um prototroco que rodeia completamente o embrião, com epiesfera cônica no ápice que possuem as células que irão formar a cabeça. Na hipoesfera aparecem os sacos de cerdas, a boca formada recentemente, e o ânus (Wilson, 1932). Nesta trocófora modificada podemos encontrar caracteres típicos de larva de deuterostômios como células monociliadas, prototroco com bandas de cílios paralelos, um sulco alimentar, metatroco formando curvas sinuosas e um nefrídio semelhante aos dos deuterostômios (Smith *et al.*, 1987; Emler & Strathmann, 1994; Almeida *et al.*, 2003). Em *Frenulata* e *Vestimentifera*, as larvas são consideradas como trocóforas modificadas, em especial por apresentarem formas alongadas, e algumas possuindo tufo de bandas ciliadas circulares e tufo apicais (Bakke, 1980, 1990; Callsen-Cenic & Flügel, 1995; Young *et al.*, 1996; Miura *et al.*, 1997).

(2) actinotroca – A larva de *Phoronida* é uma larva alongada, semelhante à larva de hemicordados e equinodermos. Esta larva é muito similar na organização das bandas ciliadas dos tentáculos, nas células monociliares e no sistema *upstream* de coleta de partículas (Hyman, 1959; Hay-Schmidt, 1989; Strathmann & Bone, 1997). A larva actinotroca é dividida em três partes básicas por se tratar de um padrão típico de Oligomera. As partes correspondem a um epístome, que possui um protoceloma, e a borda do epístome que possui banda ciliada e mais abaixo uma boca ventral; uma segunda parte – o mesossoma, que possui muitos tentáculos ciliados; e o metassoma que é alongado e

termina com um anel ciliado que serve para locomoção, e porta o ânus (Hay-Schmidt, 1989; Nielsen, 1995).

(3) **tornaria** – As larvas de Deuterostomia – a tornaria de Enteropneusta e Echinodermata possui o sistema *upstream* de coleta de partículas, semelhante à larva de Phoronida (Nielsen, 2012). Esta larva possui um tufo apical de células, que muitas vezes pode portar ocelos em cada lado. Uma segunda região central chamada de neotroco é coberta por cílios, formando voltas ao redor da boca. A forma desse anel de cílios poder se apresentar de maneiras diferentes para cada espécie ou grupo. Uma terceira região é denominada de opistrotroco, é um anel ciliado que serve para locomoção, e ainda pode aparecer outro anel ciliado denominado de anel perianal ciliado para, enfim, surgir o ânus (Nielsen, 2012). Nessa hipótese, o prototroco é a forma plesiomórfica do neotroco e o opistrotroco a forma plesiomórfica de telotroco. A larva tornária é considerada uma condição apomórfica do caráter (Fig. 38).

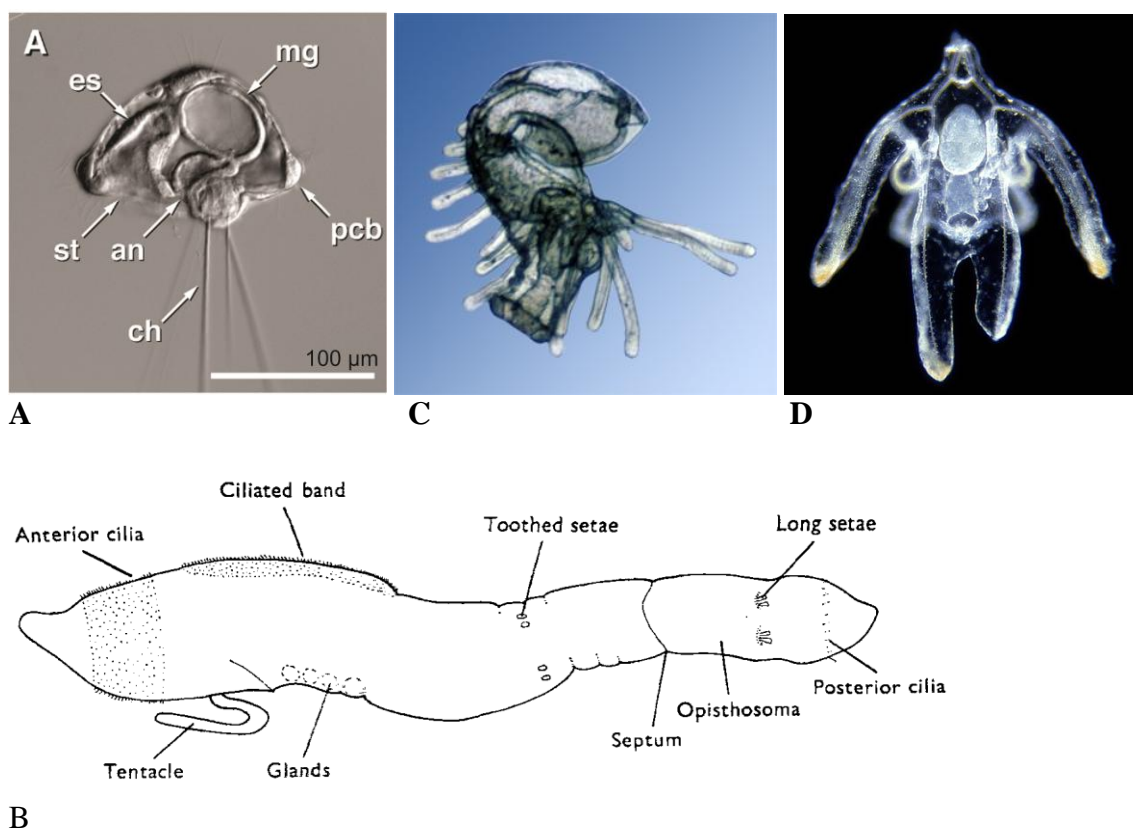


Figura 38A-D. A, larva trocófora modificado de *Owenia collaris* (modificado de Smart & Von Dassow, 2009; B, larva trocófora modificada de *Siboglinum gosnaldae* (modificado de George & Southward, 1973; C larva actinotroca de Phoronida (modificado de http://paleopolis.rediris.es/Phoronida/SYST/MUEL/muel_LARVA.html; D, larva tornária de equinodermos (modificado de <http://www.biog1105-1106.org/labs/deuts/echinoderms.html>). (st – intestino; an – anus, mg – intestino médio, ch – chaetae, es – esôfago; pcb – banda primária ciliada)

51. Sistema de batimentos ciliares:

(0) **Sistema *downstream*** – Nielsen & Nørrevang (1985) propuseram a teoria Trochaea, baseada nos sistema de batimentos ciliares das larvas primárias (trocófora e tornárias), com ancestrais holoplanctônicos (Nielsen, 1995, 2012). A larva trocófora típica possui um prototroco, metatroco, gastrotroco e telotroco que são compostos de cílios que funcionam juntamente nas batidas ciliares em direção ao campo ciliado circumoral. Desta forma, esse conjunto de cílios é responsável por formar o sistema *downstream-collecting* (que coleta partículas que são transportadas a favor da corrente de água). Neste caso, os cílios batem simultaneamente, formando um fluxo de água no sentido da região anterior para a região posterior, de acordo com o fluxo de água (Nielsen, 1995). De acordo com Nielsen (2012), esse sistema de batimentos ciliares nas larvas trocóforas representa um dos caracteres mais importantes para os Protostomia, e essas larvas são completamente diferentes das larvas de Deuterostomia. Para esse autor, o sistema *downstream-collecting* é mais derivado do que o sistema *upstream-collecting*. Rouse (2000) apresentou a hipótese de evolução da larva trocófora, especialmente incluindo poliquetas, considerou a sistema *downstream-collecting* como uma condição plesiomórfia.

(1) **Sistema *upstream*** – A larvas típicas de deuterostômios possuem uma região ciliada ao redor da boca, denominada de neotroco, e um campo ciliado oral (Nielsen, 1995, 2012). O intestino torna-se um tubo, e a coleta de partículas se realiza em apenas uma direção. Estes cílios batem sincronicamente formando um fluxo contra a corrente de água, que pode coletar mais eficientemente partículas em suspensão (Nielsen, 1995). Este autor acredita que as larvas ancestrais, denominadas de Tornaea, eram de um organismo pelágico-bêntico – notoneuron, que teria uma parte da vida no plâncton e depois uma parte no sedimento marinho como organismo adulto rastejador. Nielsen (1995, 2012) apresenta o sistema *upstream-collecting* como um estado plesiomórfico em relação ao sistema *downstream-collecting*. Neste trabalho, infere-se que o sistema *upstream-collecting* seja mais derivado, possuindo caracteres morfológicos, como por exemplo, os nefrídios larvais, e funções mais derivadas em relação à coleta partículas, bem como a própria estrutura da larva e seus estágios. Assim, esse caráter é apresentado como apomórfico, formando o clado que reúne os Phoronida, Pterobranchia e Deuterostomia (Fig. 39).

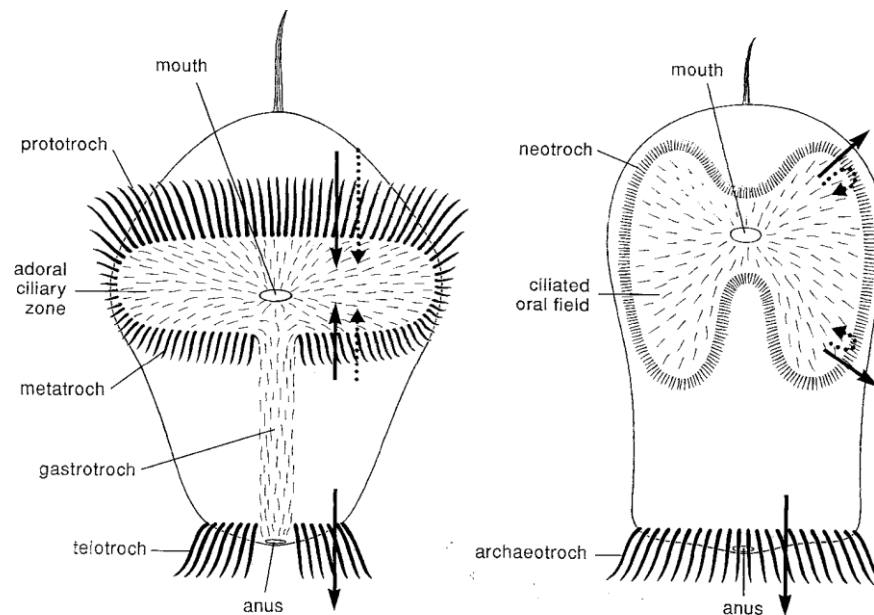


Figura 39. Comparação entre o sistema *downstream-collecting* e o sistema *upstream-collecting* das larvas trocóforas e tornarias respectivamente. A, coleta de partícula que transportadas a favor da corrente de água; B, coleta de partículas transportadas com fluxo contra a corrente de água (Extraído de Nielsen, 1995).

52. Padrão de clivagem:

(0) espiral – O termo Spiralia tem sido usado para um grupo monofilético que inclui grande parte dos grupos de invertebrados, baseado na presença de um ectoderma ciliado e uma larva primária. De acordo com Nielsen (2012), este grupo tem sido suportado claramente por caracteres plesiomórficos. Os resultados mais recentes têm mostrado que o suporte desse grupo se dá apenas a partir de dados moleculares (Halanych, 2004; Nielsen, 2012). A clivagem espiral, que tem dado o nome ao clado, e o que pode ser indicado como apomorfia é a especialização da clivagem do Quadrante D, em que os fusos ou planos de clivagem são oblíquos ao eixo polar do ovo (Nielsen, 2012). Entretanto, muitos grupos de invertebrados perderam esse padrão de desenvolvimento embrionário, como os moluscos cefalópodes, Bryozoa, Phoronida e Brachiopoda (Nielsen, 2012). A clivagem espiral produz blastômeros com destinos muito semelhantes entre os grupos de metazoários (Jenner, 2004). Todos os poliquetas tem o padrão típico de clivagem espiral (Nielsen, 2012).

(1) espiral modificada – Bakke (1976, 1980) trabalhou com exemplares vivos de *Siboglinum fiordicum* e embriologia mostrou consiste de uma clivagem espiral modificada. Nesse tipo de clivagem, embora mais rara, não se podem perceber claramente as rosetas, a

cruz de células, os trocoblastos e os somatoblastos 2d e 4d, que são características específicas de grupos que apresentam a clivagem espiral (Ivanov, 1963, 1988, 1994; Southward, 1999; Salvini-Plawen, 2000; Nielsen, 2001). Esse tipo de clivagem rara foi designado como clivagem espiral modificada e foi indicada neste trabalho como uma forma intermediária do caráter que agrupou os Frenulata e Vestimentifera.

(2) radial – Na clivagem radial, os fusos ou planos de clivagem encontram-se em ângulos retos ou paralelos ao eixo polar do ovo (Nielsen, 2012). Sucessivas clivagens simétricas dividem o embrião em células de mesmo tamanho. Esse tipo de clivagem pode ser encontrado nos Deuterostomia. Phoronida possui a clivagem radial (Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994). Embora alguns poucos autores tenham inferido alguns traços de clivagem espiral no desenvolvimento da larva actinotroca, agora há a concordância entre os pesquisadores de que se trata de clivagem radial completa (Hejnol, 2010; Hejnol *et al.*, 2009; Nielsen, 2012). Pterobranchia e todos os outros Deuterostomia também possuem clivagem radial. O fato da larva actinotroca de Phoronida possuir vestígios de caracteres de clivagem espiral desperta a atenção para o relacionamento desses animais com os protostomados, e esses caracteres larvais reforçam a idéia de ancestralidade comum. Neste trabalho, a clivagem radial é um caráter apomórfico que reúne Phoronida e Deuterostomia.

53. Metamorfose:

(0) gradual – A metamorfose, em muitos animais metazoários, incluindo os poliquetas, se mostra um padrão de desenvolvimento ontogenético gradual da larva trocófora, ou em outros tipos de larvas. Isso ocorre após a formação sequenciada ao longo do tempo, de forma que os segmentos não se acumulam dentro da larva, e estes vão crescendo de tal maneira que o corpo do animal se alonga, tornando-se semelhante ao corpo do animal adulto (Wilson, 1932). Aos poucos, os segmentos vão sendo adicionados até o animal tornar-se independente e alcançar a forma adulta padrão de cada espécie. Essa forma do caráter constitui a condição plesiomórfica dessa estrutura.

(1) catastrófica – Em *Owenia* e Phoronida ocorre um padrão de desenvolvimento ontogenético atípico. Em *Owenia*, os segmentos recém-formados vão se acumulando ao longo do tempo no interior da larva mitrária, formando uma estrutura sanfonada. A catástrofe ocorre quando a parede da hiposfera (porção posterior ao prototróquio da larva mitrária) se rompe, e os segmentos são liberados. O que restou da larva, episfera e as bandas ciliadas separam-se do corpo, com a conformação de um animal adulto (Wilson,

1932; Vannuci, 1959). Em Phoronida não há o acúmulo de segmentos, mas ocorre uma metamorfose rápida que envolve o alongamento repentino do tronco. Nielsen (1995) denominou esse tipo de metamorfose como metamorfose rápida e dramática.

54. Blastóporo:

(0) originando a boca e ânus – Grobben (1908) cunhou o termo Protostomia para um grupo peculiar de organismos nos quais o blastóporo origina primeiramente a boca. Logo após a fertilização, ocorre a formação de uma massa sólida de tecidos – a fase mórula, e depois ocorre a formação da blástula, na qual aparece uma cavidade cheia de líquido denominada de blastocele (Nielsen, 1995). É nessa fase que ocorre a invaginação do polo vegetal para a formação do blastóporo. Nesse caso, o blastóporo dará origem primeiramente à boca. Isso tem sido investigado em sipúnculos, nemertinos, platelmintos, artrópodes. Esse caráter varia grandemente em outros grupos que possuem clivagem espiral, e isso tem provocado muitas discussões filogenéticas (Nielsen, 2012). Por exemplo, em poliquetas e moluscos, o blastóporo dá origem à boca e ao ânus simultaneamente. Isso é muito interessante e merece mais investigação, pois deixa claro que ocorre uma transição de caráter para a formação de boca versus ânus, restando a formação primeiramente do ânus nos deuterostômios. Protostomia tem sido considerado como um táxon monofilético, tanto em trabalhos de morfologia como de base molecular (Holland, 2000; Halanych, 2004; Dunn *et al.*, 2008; Nielsen, 2012). Nesse trabalho, não se considera os Protostomia como táxon válido, pois muitos dos caracteres elencados para suportar o clado estão ausentes em grande parte dos grupos (Nielsen, 2012: p 88, tab. 22.I).

(1) originando apenas o ânus – Nesta forma do caráter, o blastóporo origina primeiramente o ânus, e a boca é uma nova abertura que se forma a partir do fundo do arquêntero, sendo formada secundariamente (Nielsen, 2012). Essa forma do caráter tem dado nome ao táxon Deuterostomia, e constitui um dos caracteres mais importantes que suporta o grupo (Hyman, 1959; Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994; Nielsen, 2012) (Fig. 40).

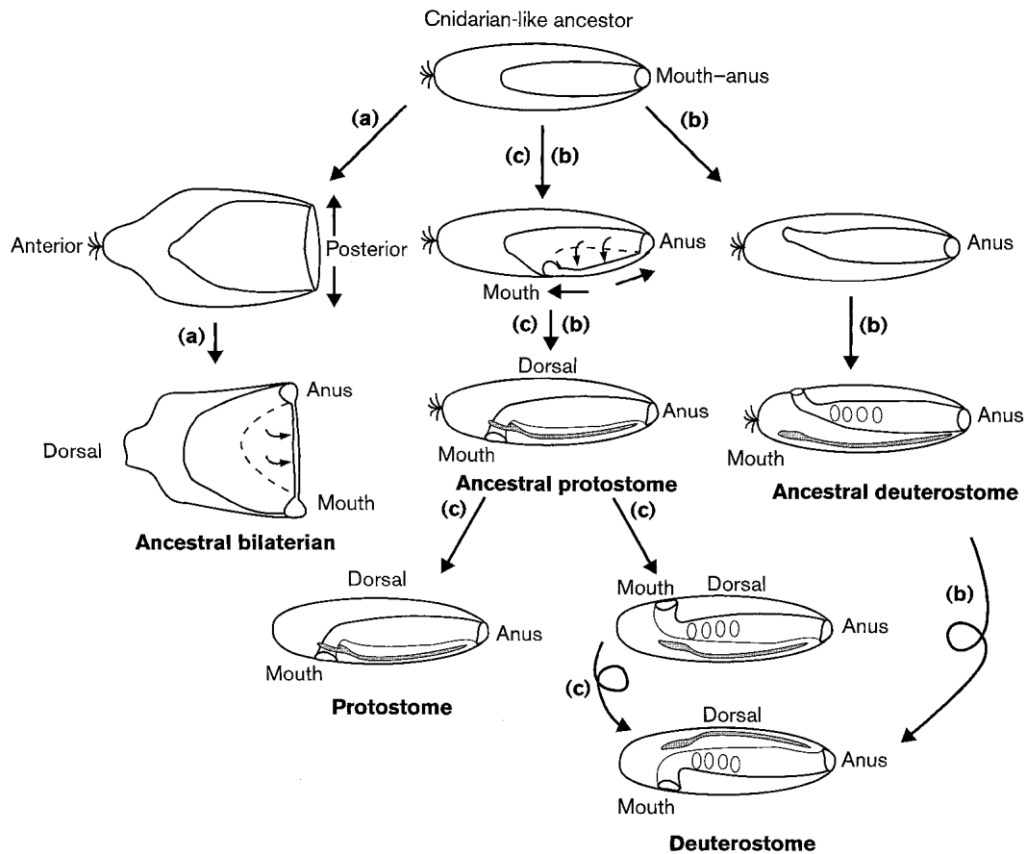


Figura 40. Esquema de evolução de protostômios e deuterostômios a partir de um ancestral similar aos cnidários: (a) A teoria Enterocoela. Nesta teoria, boca e ânus surgem de um alongamento da boca-ânus, mas isto requer um ancestral com deslocamento de 90° do eixo anteroposterior; (b) Proposta independente de evolução de protostômios e deuterostômios. Deuterostômios forma uma nova boca pela fusão do lábio da cavidade gástrica com a parede do corpo. Eles desenvolvem um cordão nervoso longitudinal e sofre uma inversão dorsoventral. A boca-ânus permanece o ânus. Protostômios formam de uma expressão ventral da boca-ânus e a fusão da porção medial dos lábios laterais da boca-ânus. Um cordão nervoso ventral forma de um prévio lábio da boca-ânus; (c) Um ancestral protostomado dando origem ao deuterostômios por fechamento da boca e a abertura de uma nova boca no lado dorsal seguido por uma inversão dorsoventral. Esse modelo é consistente com desenvolvimento genético que sugere que o blastóporo e a boca de protostômios se desenvolvem de uma boca-ânus de um ancestral similar aos cnidários e que o cordão nervoso de protostômios e deuterostômios são homólogos. Este modelo é modificado de um esquema proposto como um dos mais parcimoniosos em Giribet (1997) (Extraído de Holland, 2000).

55. Desenvolvimento corporal:

(0) com os lados simétricos – No grupo externo, Eunicidae e Dorvilleidae, o corpo encontra-se simetricamente dividido. Em Spionidae, Cirratulidae e parte do grupo interno, ocorre a mesma condição. Em grande parte de poliquetas sedentários, um lofóforo serve como aparato bucal tanto para alimentação como para respiração, se tornando evidentemente dividido em dois blocos semicirculares, um direito e um esquerdo, como aparecem nos sabellídeos e serpulídeos (Hove & Kupriyanova, 2009). Em serpulídeos, grande parte das espécies apresenta um opérculo que serve para tampar o tubo quando o

animal penetra completamente nele (Hove & Kupriyanova, 2009). Assim, observa-se claramente o corpo dividido simetricamente nesses grupos que possuem tentáculos e lofóforos.

(1) com lado direito suprimido (assimétrico) – Jefferies (1979) estabeleceu o táxon *Dexiothetica* para reunir Echinodermata e Chordata com base na supressão do lado direito do corpo, e a perda do aparato bucal. A hipótese foi a partir de um ancestral semelhante aos hemicordados. Este autor hipotetizou que os animais teriam passado de uma vida em tubo, sedentária e colonial, para uma vida solitária, raptorial, habitando o fundo oceânico. Ele inferiu que há muitas evidências fósseis que deixam claro esse cenário, no qual o lado direito do corpo passa a ser o lado ventral após uma rotação de 90°. Desta forma, pode-se perceber que o aparato bucal nas larvas de Frenulata e Vestimentifera pode mostrar algum vestígio dessa transição, e isso pode ser claramente observado no desenvolvimento larval (Fig. 41). Os tentáculos desses grupos ficam retidos apenas à porção dorsal do corpo, como nos Phoronida e Pterobranchia. Embora, Jefferies (1979) tenha estabelecido esse padrão de assimetria para os Echinodermata e Chordata, acredita-se que a assimetria possa ter surgido em grupos vermiformes descendentes de poliquetas sedentários, como pogonóforas, e que tem forte relação de homologia com os *Dexiothetica*. Essa relação quebra a possibilidade de monofilia de Protostomia e Lophotrochozoa.

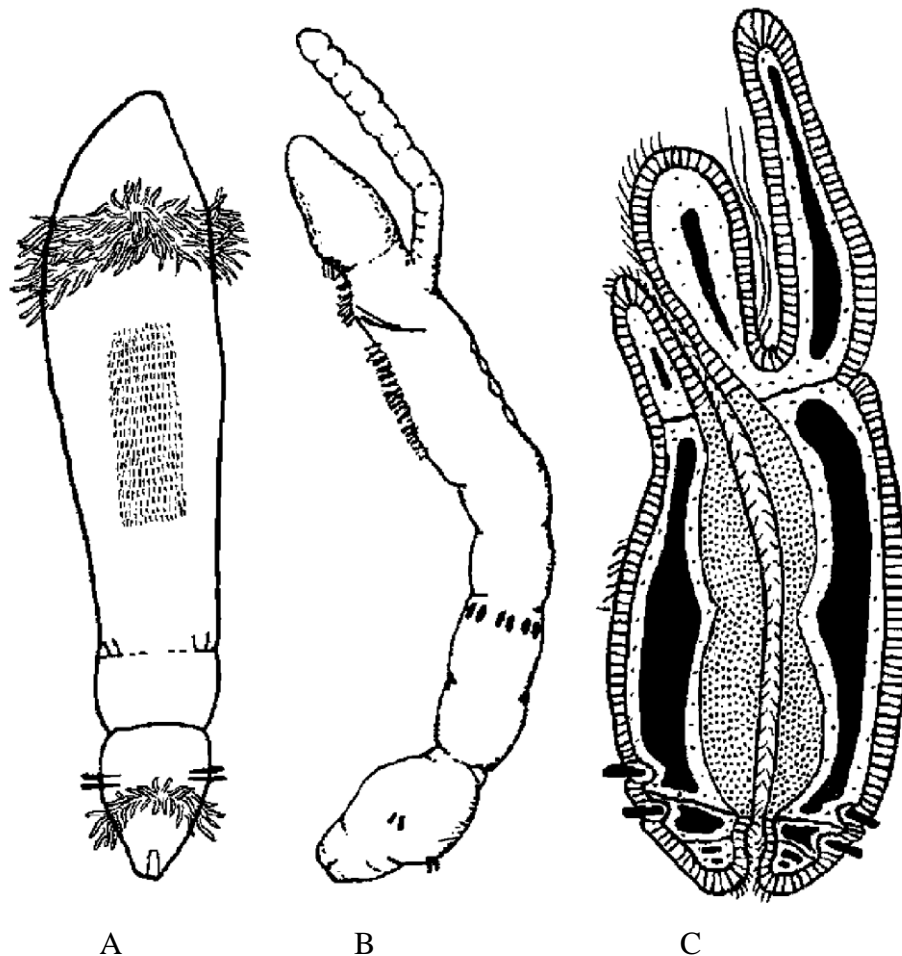


Figura 41A-B. Larvae of Pogonophora. A, recente larva de *Siboglinum caulleryi* (após Ivanov (1975; B, última larva de *S. poseidoni* Calsen-Cencic & Flugel (1995); C, um esquema de seção sagital da larva de *Ridgeia* (Southward 1988) (extraído de Ivanova-Kazas (2007). Note que ocorre assimetria na larva de Pogonophora.

56. Origem do Celoma:

(0) **por esquizocelia** – O celoma pode ser formado por dois tipos básicos de desenvolvimento embrionário: o celoma esquizocélico e o enterocélico. O celoma esquizocélico é formado através de bolsas revestidas pela mesoderme que se originou do mesênquima embrionário, ou seja, de uma massa sólida derivada do mesentoblasto (célula 4d), e que posteriormente formou as cavidades celômicas alargadas e ocas (Hyman, 1959; Nielsen, 2012). Esse padrão de surgimento do celoma é encontrado em grande parte dos grupos de invertebrados que apresentam clivagem espiral, como anelídeos, platelmintos e moluscos (Nielsen, 2012). Desta forma, a formação celômica esquizocélica é considerada como um caráter plesiomórfico (Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994).

(1) **por enterocelia** – O celoma enterocélico é formado a partir de bolsas revestidas pelo mesoderma, que se originou do epitélio da parede do arquêntero, e que acompanham a

formação do celoma (Ivanov, 1963; Nielsen, 2012). As dobras se livram do arquêntero, e formam um compartimento celômico independente, derivando com um par de cavidades celomáticas ocas (Nielsen, 1995). Esse processo é considerado uma apomorfia da formação celômica quando comparado com a formação celômica esquizocélica com desenvolvimento teloblástico (Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994; Almeida *et al.*, 2003). Assim, os enterocelomados derivaram dos poliquetas sedentários com formação celômica esquizocélica segundo Christoffersen & Araújo-de-Almeida (1994).

57. Hemoglobina:

(0) extracelular - Uma molécula de hemoglobina consiste de duas partes: um anel porfirínico com um átomo de ferro no centro – heme, e uma parte proteica – globina. Uma função importante da hemoglobina é evitar que o oxigênio conjugue-se muito firmemente com o heme, quando a globina encontra-se presente. Assim, o oxigênio conjuga-se reversivelmente com o heme, e pode ser liberado para os tecidos. As hemoglobinas extracelulares são moléculas de alto peso molecular (400.000 a 6.700.000), tornando-se bem mais pesadas em relação às hemoglobinas intracelulares. Essa condição é muito normal em invertebrados, em especial pela necessidade de controle osmótico (Mill, 1972), e pode ser considerada com uma condição plesiomórfica. A hemoglobina extracelular está presente em grande parte do grupo interno, Capitellida, Terebellida, Sabellariidae, Sabellida, Oweniidae, Frenulata e Vestimentifera (Mill, 1972; Terwilliger, 1980; Terwilliger *et al.*, 1985, 1987; Hutchings, 2000).

(1) Intracelular – Em Phoronida e Pterobranchia, a hemoglobina é intracelular, e as moléculas sempre são encontradas nas hemácias da corrente sanguínea. Essas moléculas apresentam peso molecular abaixo de 200.000. A hemoglobina intracelular é encontrada nos grupos mais derivados, especialmente nos animais vertebrados (Mill, 1972).

5.2. Discussão geral

5.2.1. A visão geral de filogenia dos Metazoa e a proposta de filogenia apresentada neste trabalho

O presente trabalho resultou na compilação de hipóteses de homologia entre os caracteres morfológicos selecionados na literatura, investigados nos espécimes de coleção e em outras fontes, como descrições, desenhos esquemáticos e fotografias. Também se apresentaram hipóteses de relacionamento de homologia a partir de dados moleculares coletados no GeneBank.

A ideia de que os Vertebrata tenham derivado de animais semelhantes aos vermes anelídeos tem uma história bem antiga (Geoffroy Saint-Hilaire, 1822; Dohrn, 1875), bem como aparece em compilações mais recentes que estabeleceram relações entre estes táxons (Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994; Almeida & Christoffersen, 2001; Almeida *et al.*, 2003; Brown *et al.*, 2008; De Assis & Christoffersen, 2010). Isso também inclui evidências paleontológicas das quais deixam claro a origem vermiforme dos vertebrados, especialmente pelos vestígios de segmentação (Figs. 42 e 43) (Conway Morris, 2003a, b). Nessas imagens que foram reproduzidas a partir de fósseis que foram classificados do Cambriano Médio, pode-se observar claramente a segmentação, corpo vermiforme e até estruturas semelhantes aos parapódios (Shu & Conway Morris, 2003; Shu *et al.*, 2001, 2010; Briggs *et al.*, 2005; Lacalli, 2008) (Fig. 42). Outros trabalhos têm indicado nesses vermes portando um cordão nervoso ventral e outro dorsal (Shu, 2005, 2008) (Fig. 43).

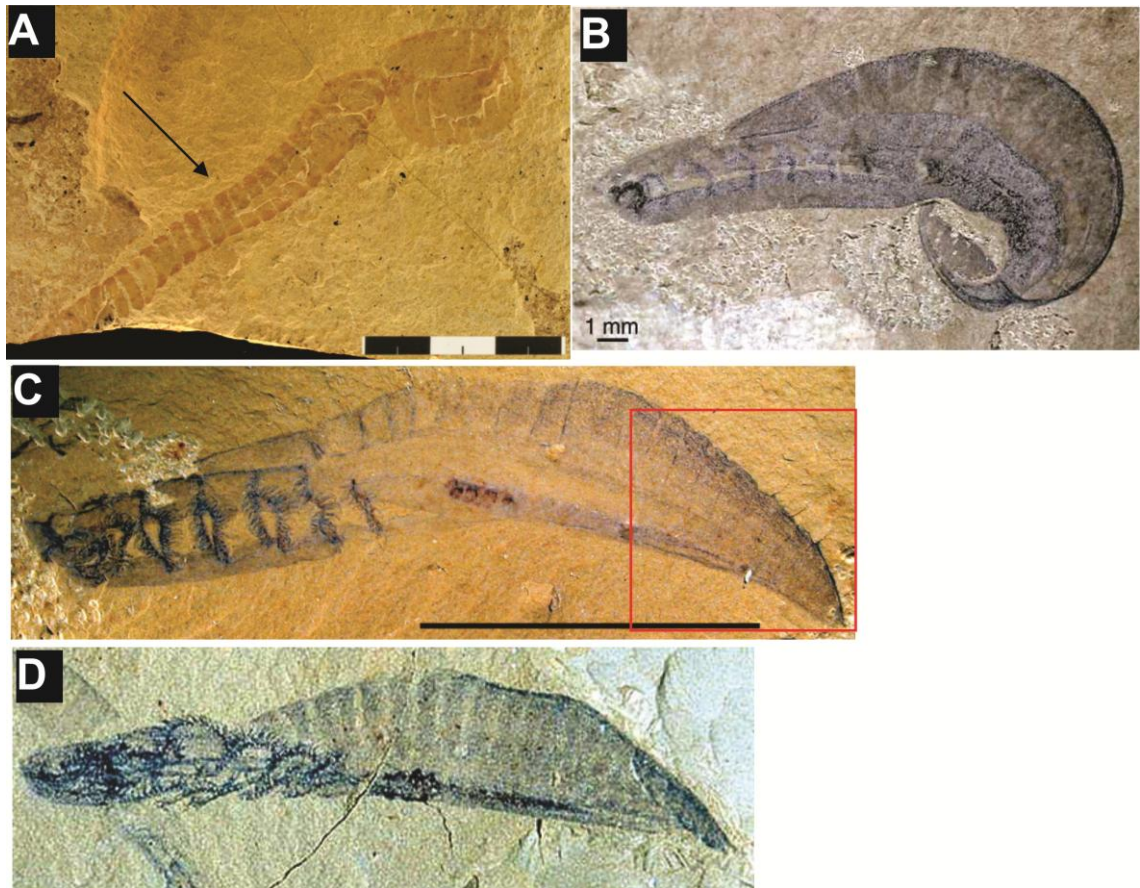


Figura 42. A, Imagem fóssil *Skeemella clavula* Briggs, Lieberman, Halgedahl & Jarrard, 2005; B, um fóssil de *Yunnanozoan* também do Cambriano <http://www.geol.umd.edu/~tholtz/G331/lectures/331echin1.html>); C, Outra imagem de *Yunnanozoan* (Donoghue & Purnell, 2009) (<http://bioteaching.wordpress.com/2011/09/08/chengjiang/>); D, *Haikouella* (ver Shu *et al.*, 2003). <http://www.geol.umd.edu/~tholtz/G331/lectures/331grapt.html>). Note que há segmentação em todos os fósseis.

Muitos trabalhos têm buscado certificar a monofilia de Annelida e Polychaeta a partir de dados morfológicos (Rouse & Fauchald, 1995, 1997; Rouse & Pleijel, 2003, 2007). Quando a hipótese de homologia envolve dados moleculares, o monofiletismo desse táxon foi sempre questionado (McHugh, 1997, 2000; Kojima, 1998; Rousset *et al.*, 2007; Zrzavý *et al.*, 2009; Arendt, 2011). Assim, trabalhos mais recentes têm incluído em suas hipóteses os táxons Pogonophora, Myzostomida, Echiura, Sipuncula e Clitellata como táxons internos entre os Annelida e Polychaeta, que estão inclusos em Lophotrochozoa (Dunn *et al.*, 2008; Giribet *et al.*, 2009; Struck, 2011; Struck *et al.*, 2011).

As hipóteses que consideram os deuterostomados como derivados de protostomados têm se tornado mais consistentes ao longo do tempo, especialmente com o desenvolvimento de trabalhos de ontogenia (Arendt & Nübler-Jung, 1994, 1996, 1997, 1999; Nübler-Jung & Arendt, 1999; Winchell *et al.*, 2002). Estudos envolvendo genes homeóticos têm demonstrado que estes genes são responsáveis pela orientação

dorsoventral e anteroposterior do eixo do corpo e pela segmentação em poliquetas, artrópodes e vertebrados (Mcginnis *et al.*, 1984; Lawrence, 1990; François & Bier, 1995; Holley *et al.*, 1995; Jones & Smith, 1995; Holland *et al.*, 1997; Tautz, 2004; Brown *et al.*, 2008). Outros estudos que compararam o córtex cerebral e a produção de neurotransmissores em humanos, peixes e poliquetas têm refletido caminhos de traços homólogos para a formação desses neurotransmissores entre os vermes poliquetas e vertebrados a partir de um ancestral comum entre eles (Tessmar-Raible *et al.*, 2007; Tomer *et al.*, 2010; Sweeney & Luo, 2010). Arendt *et al.* (2004) encontraram no anelídeo *Platynereis* sp. células fotorreceptoras rabdoméricas nos olhos e células fotorreceptoras ciliadas no cérebro desse animal. As células fotorreceptoras rabdoméricas são encontradas em insetos (artrópodes), enquanto que as células fotorreceptoras ciliadas são encontradas em vertebrados. Posteriormente, Osorio (2011) encontrou células fotorreceptoras ciliadas na larva de *Terebratalia* (Brachiopoda). Isso mostra que há uma relação de homologia entre as células fotorreceptoras, e que os poliquetas portam os dois tipos de células. Se por um lado os artrópodes portam um tipo (fotorreceptoras rabdoméricas) por outro lado, os vertebrados portam outro tipo (fotorreceptoras ciliadas), estabelecem uma relação de ancestralidade e descendência.

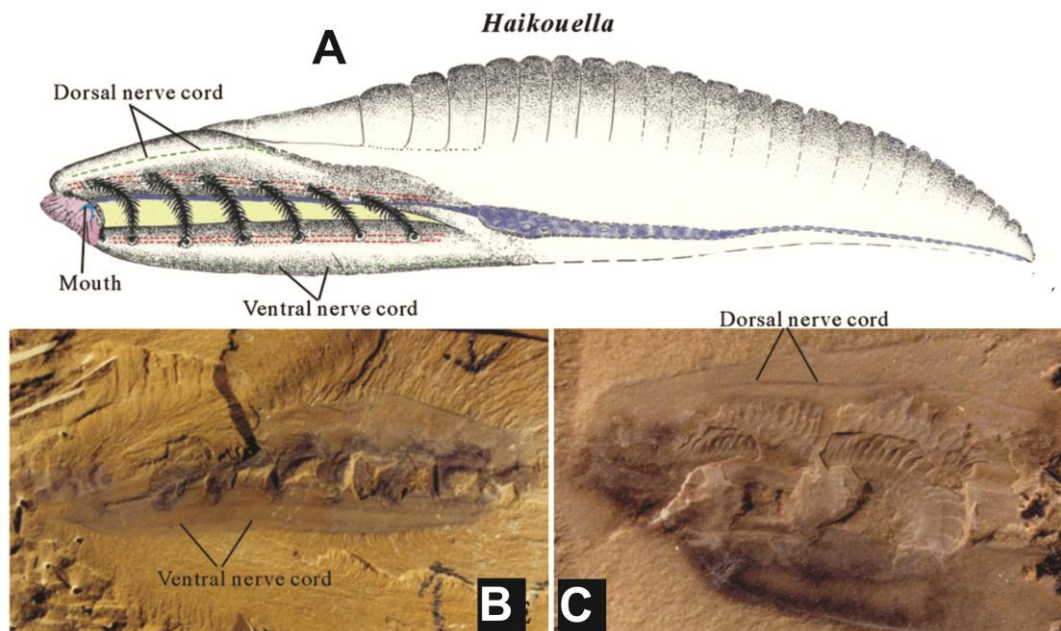


Fig. 43. Cordados inferiores e recentes e outros deuterostômios inferiores: (A) um possível urocordado *Cheunggongella*; (B) e (C) um possível cefalocordado *Cathaymyrus*; (D)-(F) um hemicordado criatura *Haikouella*: (D): uma reconstrução, (E) e (F): mostrando o cordão nervoso ventral e dorsal respectivamente. (Modificada de Shu, 2008).

O desenvolvimento da boca nos protostômios e deuterostômios basais é similar, e a formação da boca em cordados ocorre numa nova posição. Dados recentes em equinodermos e hemicordados sugerem, ainda, que essa mudança de posição da boca pode resultar na influência de um sistema de modelação ectodérmico conservado para o desenvolvimento da boca (Christiaen *et al.*, 2007).

Neste trabalho, consideraram-se todos esses caracteres como homólogos após a análise de parcimônia, mesmo em caso das análises com caracteres moleculares 18S rRNA, nas quais muitas famílias permaneceram monofiléticas, e em alguns casos, clados superiores foram suportados com ferramentas estatísticas. Os métodos de análise molecular precisam ser mais refinados, pois os resultados das análises de mesmos genes ou com junção de outros fragmentos de genes têm demonstrado diferentes topologias quando se comparam cladogramas que envolve grandes grupos, e apenas resulta em topologias mais interpretáveis quando se trabalha com grupos menos abrangentes ou espécies muito próximas pela quantificação de caracteres (McHugh, 2000; Rousset *et al.*, 2007; Hall *et al.*, 2004; Colgan *et al.*, 2006; Zhong *et al.*, 2001; Nielsen, 2012). No geral, esses resultados corroboraram alguns resultados anteriores (Kupriyanova *et al.*, 2006; Kupriyanova & Rouse, 2008; Lehrke *et al.*, 2007).

Os resultados moleculares mostraram que, quando as famílias foram apresentadas como monofiléticas, os suportes estatísticos superaram a margem dos 90% de valor, deixando claro que os dados moleculares resultam em melhores suportes quando se trabalha com nível taxonômico mais baixo. Isso explica a dificuldade de comparar grupos que divergiram milhares de anos durante a história evolutiva do planeta (Aris-Brosou & Yang, 2002; Peterson *et al.*, 2004).

A hipótese de relação de parentescos entre poliquetas com tori (cerdas modificadas que serve como sistema ancoragem) foi investigada através de uma série de trabalhos de desenvolvimento ontogenéticos (Bartolomaeus, 1995, 1998, 2002, Bartolomaeus & Meyer, 1997, Bartolomaeus *et al.*, 2005; Hausen, 2005; Merz & Woodin, 2000; Meyer & Bartolomaeus, 1996). Entretanto, esses autores não consideraram outros caracteres que corroboram com a relação que a maioria desses táxons possui com o deuterostômios.

Eles consideraram como caracteres homoplásticos: possuir um único par de nefrídios por segmentos, as aberturas dos nefridióporos no lado dorsal, a larva modificada de *Owenia*, com desenvolvimento catastrófico, e seu epitélio monociliado, a larva modificada dos Pogonophora (Frenulata e Vestimentifera), seu padrão modificado de

clivagem e a fusão dos segmentos (tagmatização) para a formação de partes corporais condensadas em um único tagma, e sistema muscular. Outros autores consideraram esses caracteres como homólogos, com relação estrita com os deuterostômios (Smith *et al.*, 1978; Southward, 1988; Gardiner & Jones, 1993; Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994; Emler & Strathmann, 1994; Almeida & Christoffersen, 2001; Matsuno & Sasayama, 2002; Almeida *et al.*, 2003; Smart & Dassow, 2009; De Assis & Christoffersen, 2010).

Em relação às topologias diferentes quando se compararam os cladogramas das matrizes de caracteres binários (a/p) e multiestados, detectou-se que a diferença está diretamente relacionada à metodologia de codificação. A codificação binária como (a/p) tende a inverter a polaridade dos caracteres, colocando as apomorfias também para os grupos externos, os quais teoricamente deveriam apresentar caracteres mais basais. Isso faz com que o programa acrescente peso ao caráter do grupo ancestral, não lhe permitindo fazer relação de caracteres plesiomórficos com caracteres apomórficos numa série de transformação. Por isso, a topologia apresentada nesse trabalho revelou uma leve alteração na base dos Uncinifera (Figs. 24 e 25). No entanto, o cladograma de caracteres concatenados relevou a mesma topologia que o cladograma de caracteres multiestados (Fig. 26). Nesse cladograma, os valores de suporte estatísticos para os grandes grupos não se apresentaram como índices altos, mas acredita-se que isso esteja relacionado com a quantidade de caracteres, como explicado anteriormente. Acredita-se que os caracteres genéticos estabeleçam relações de similaridade, o que retorna ao agrupamento através de médias, ou como a conhecida fenética (Mooi & Gill, 2010).

A visão geral deste trabalho, após análise de parcimônia, revela que há uma relação real de homologia entre os caracteres que contam a história evolutiva dos poliquetas portadores de tori, pogonóforas (Frenulata e Vestimentifera), Phoronida e Pterobranchia, e este último representando os Deuterostomia. Essa ideia tem sido difundida através de outros trabalhos que não concordam com a monofilia de Annelida e Polychaeta (Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994; Emler & Strathmann, 1994; Nielsen, 1995; Eibye-Jacobsen & Nielsen, 1996; Westheide, 1997; McHugh, 1997, 2000; Almeida & Christoffersen, 2001; Almeida *et al.*, 2003; De Assis & Christoffersen, 2010).

Christoffersen & Araújo-de-Almeida (1994) e Almeida *et al.* (2003) propuseram que os poliquetas Sedentaria seriam o grupo-irmão de Enterocoela, e que foram derivados de poliquetas errantes. Embora, Struck *et al.* (2011a, b) tenham sugerido que os poliquetas Sedentaria tenham derivado de poliquetas Errantes através de resultados de filogenômica,

estes autores não estabeleceram relação com os Enterocoela, e explicaram que a história evolutiva dos anelídeos ainda permanece pobremente conhecida.

5.2.2. A parafilia de Protostomia, Spiralia (Lophotrochozoa) e Trochozoa

O táxon Protostomia foi cunhado por Grobden (1908) para agrupar um conjunto de animais nos quais o destino final do blastóporo encerraria na boca. Mesmo tratando de severas variações que ocorrem em alguns táxons, nos quais o destino do blastóporo encerra tanto boca como no ânus ao mesmo tempo, esse termo tem sido amplamente usado, inclusive em livros-texto. Essa classificação foi, a partir desse momento, aceita por muitos pesquisadores que buscaram apresentar o monofiletismo deste táxon, tanto com trabalhos de morfologia como com trabalhos com biologia molecular (Adoutte *et al.*, 2000; Cameron, 2005; Gerhart *et al.*, 2005; Cameron *et al.*, 2006; Dunn *et al.*, 2008; Holland *et al.*, 1997; Telford & Copley, 2011; Nielsen, 2012). Os principais caracteres morfológicos que buscam suportar o monofiletismo desse táxon são: clivagem quadrante, larva trocófora, cordão nervoso ventral pareado, células multiciliadas, juntamente com caracteres moleculares (genéticos e de desenvolvimento). Mas esses caracteres são perdidos em muitos grupos.

Atualmente, a classificação mais aceita para os Bilateria inclui os Deuterostomia como grupo-irmão de Protostomia, embora, alguns autores evitem usar o termo Protostomia pelo fato de não concordar com o monofiletismo desse grupo. Recentemente, estudos envolvendo trabalhos de biologia com dados morfológicos e moleculares têm dividido o grupo em Spiralia ou Lophotrochozoa e Ecdysozoa, mas Spiralia e Trochozoa também têm sido suportados com caracteres plesiomórficos (Halanych, 2004; Giribet *et al.*, 2007; Nielsen, 2012).

Spiralia tem sido apresentado como grupo monofilético a partir de dois caracteres morfológicos: a presença de um ectoderma ciliada e uma larva primária. A clivagem espiral tem sido perdida em boa parte dos grupos de invertebrados, ou modificadas em outros. Entretanto, todos os grupos de Protostomia possuem ectoderma ciliado e a larva tem sido perdida em muitos outros grupos, como por exemplo, Ecdysozoa (Nielsen, 2012). Spiralia tem sido suportado apenas com dados moleculares (Halanych, 2004; Dunn *et al.*, 2008; Hejnol *et al.*, 2009; Grande, 2010; Hejnol, 2010, Mallatt *et al.*, 2010; Pick *et al.*, 2010). Na realidade, se conhece bem o monofiletismo de Ecdysozoa, mais os caracteres

apresentados para suporte de Lophotrochozoa, tais como a larva trocófora e um aparato bucal que serve para alimentação e respiração, não têm sido aceitos por uma parte dos pesquisadores (Almeida *et al.*, 2003; De Assis & Christoffersen, 2010; Nielsen, 2012).

Glenner *et al.* (2004) apresentaram a primeira proposta de filogenia dos Metazoa a partir de inferência bayesiana com dados combinados. Eles obtiveram diferentes topologias. Um cladograma de consenso para dados moleculares, um cladograma de consenso para morfológicos e um cladograma de consenso para dados combinados. Interessantemente, o cladograma de análise bayesiana para dados morfológicos com bons suportes estatísticos de bootstraps, revelou que Chaetognatha, Phoronida e Brachiopoda apareceram na linhagem basal dos Deuterostomia, enquanto que Ecdysozoa apareceu como monofilético, Lophotrochozoa não foi suportado. Em relação ao cladograma de análise de parcimônia com dados combinados, Deuterostomia e Ecdysozoa derivaram de Lophotrochozoa. Este último táxon também permanece parafilético nessa proposta.

A falta de interpretação da metodologia filogenética proposta inicialmente por Hennig (1950, 1966) tem provocado muitos equívocos nos sistemas de classificação. Essa ideia de divisão de Protostomia e Deuterostomia dificulta a compreensão de um sistema hierárquico a partir da mudança significativa de caracteres, como exemplos das larvas trocóforas modificadas que são encontradas em *Owenia* e pogonóforas, revelando cominhos homólogos com os caracteres larvais de deuterostômios (Salvini-Plawen, 2000; Ivanova-Kazas, 2007). O sistema muscular modificado em pogonóforas também revela traços característicos com o sistema muscular de deuterostômios (Matsuno & Sasayama, 2002). Enfim, tantos outros caracteres que podem representar peculiaridades não podem ser apresentados apenas como caracteres homoplásticos.

Trabalhos mais recentes têm demonstrado que os Deuterostomia surgiram antes do Protostomia dando origem a esse último táxon. Isso constitui um exemplo excelente de inversão de polaridade de caracteres, nos quais os sistemas menos complexos foram derivados de sistemas mais complexos, embora isso possa acontecer numa pequena parcela de organismos (Adoutte *et al.*, 2000; Philippe *et al.*, 2005; Telford *et al.*, 2005, 2011). Nesse trabalho, os resultados corroboraram com a origem vermiforme dos deuterostômios protocordados e cordados. Embora, o esquema apresentado por Hejnol *et al.* (2009) tenha topologia semelhante ao exemplo dado, eles não consideram o uso dos termos Protostomia e Lophotrochozoa, substituindo-os por Spiralia e Trochozoa.

Na proposta de filogenia aqui apresentada, a partir de dados morfológicos, moleculares e dados combinados, pode-se apresentar uma fração da história evolutiva dos Metazoa. Em especial, a partir dos Bilateria que ainda está longe de ser resolvida seja qual for a ferramenta de análise filogenética. Acredita-se ainda que se necessite de mais investimentos em métodos de análises moleculares para esses tipos de inferências. As diferenças nas topologias têm causado diferentes sistemas de classificação, impedindo um consenso para que haja um sistema de classificação mais eficiente, e que reflita a real história evolutiva dos grupos ao longo do tempo.

Ressalta-se aqui ainda, a parafilia de táxons Protostomia, Spiralia, Trochozoa e Lophotrochozoa, e que os grupos inclusos nesses táxons deram origem aos Ecdysozoa e Deuterostomia, que realmente tem mostrado serem monofiléticos. Desta forma, reforçamos o monofilismo do Clado 1 e Metameria. Annelida e Polychaeta ainda constituem táxons parafiléticos (Westheide *et al.*, 1999; Purschke, 2002), e fortes candidatos de onde derivaram os Clitellata, Arthropoda, Pogonophora e Deuterostomia (Christoffersen & Araújo-de-Almeida, 1994; Almeida & Christoffersen, 2001; Almeida *et al.*, 2003, 2008; De Assis & Christoffersen, 2010; Christoffersen, 2012). Os caracteres quando observado sob uma ótica evolutiva, revelam uma historia peculiar entre estes grupos artificiais e naturais consecutivamente, e somente com uma visão henniguiana poderá estabelecer uma hierarquia que revelará as relações reais de parentescos entre eles.

6. CONCLUSÕES

– Os resultados apresentaram muitos clados que foram sustentados principalmente pelos caracteres morfológicos;

– Os caracteres moleculares precisam ser tratados em um contexto metodológico mais refinado e que reflita um processo qualitativo;

– As relações de parentescos apresentadas para Polychaeta ainda possuem muitas falhas metodológicas, e estão longe de ser compreendidas;

– Os poliquetas portadores de tori formam o grupo basal dos enterocelomados, com principal ênfase em oweniídeos e pogonóforas, que apareceram em grande parte das análises como grupo irmão de Phoronida e Pterobranchia;

– Sedentaria e Clado 1 constituem os poliquetas portadores de tori e foram sustentados por caracteres morfológicos e moleculares;

– Os caracteres apresentados para o suporte de “Protostomia” e “Lophotrochozoa” são caracteres não confiáveis e que foram perdidos em muitos táxons durante o processo evolutivo;

– Se reforça que “Annelida” e “Polychaeta” são grupos parafiléticos, e os poliquetas portadores de tori formam os grupos basais dos Enterocoela e Deuterostomia.

7. REFERÊNCIAS

- Adoutte, A., Bolavoine, G., Lartillot, N., Lespinet, O., Pru'dhomme, B., & Rosa, R. 2000. The new animal phylogeny: reliability and implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97(9): 4453–4456.
- Agnarsson, I. & Miller, J. A. 2008. Is ACCTRAN better than DELTRAN? *Cladistics* 24: 1032–1038.
- Almeida, W. O. & Christoffersen, M. L. 2001. *Análise cladística dos grupos basais de Metameria: uma nova proposta para o posicionamento dos Arthropoda e grupos afins entre os poliquetas errantes*. Holos Editora, Ribeirão Preto, São Paulo.
- Almeida, W. O., Christoffersen, M. L., Amorim, D. S., Garraffoni, A. R. S. & Sene, S. G. 2003. Polychaeta, Annelida, and Articulata are not monophyletic: articulating the Metameria (Metazoa, Coelomata). *Revista Brasileira de Zoologia* 20: 23–57.
- Almeida, W. O.; Christoffersen, M. L.; Amorim, D. S. & Elloy, E. C. C. 2008. Morphological support for the position of Pentastomida and related fossils. *Biotemas (UFSC)* 21: 81–80.
- Amaral, A. C. Z. 1980. Breve caracterização dos gêneros da família Capitellidae Grube (Annelida, Polychaeta) e descrição de *Nonatus longilineus* Gen. Sp. Nov. *Boletim do Instituto Oceanográfico de São Paulo, São Paulo* 29: 99–106.
- Amaral, A. C. Z. & Nonato, E. F. 1996. *Annelida Polychaeta: características, glossário e chaves para famílias e gêneros da costa brasileira*. Editora Unicamp, Campinas, São Paulo.
- Amorim, D. S. 2002. *Elementos da Sistemática Filogenética*. Holos Editora, Ribeirão Preto.
- Anderson, D. T. 1974. *Embriology and phylogeny in annelids and arthropods*. Pergamon Press, Oxford.
- Arendt, D. 2011. Annelid who's who. *Nature* 471: 44–45.
- Arendt, D. & Nübler -Jung, K. 1994. Inversion of dorsoventral axis? *Nature* 371: 26.
- Arendt, D. & Nübler -Jung, K. 1996. Common ground plans in early brain development in mice and flies. *BioEssays* 18: 255–259.
- Arendt, D. & Nübler-Jung, K. 1997. Dorsal or ventral: similarities in fate maps and gastrulation patterns in annelids, arthropods and chordates. *Mechanisms of Development* 61: 7–21.

- Arendt, D. & Nübler -Jung, K. 1999. Comparison of early nerve cord development in insects and vertebrates. *Development* 126: 2309–2325.
- Arendt, D., Tessmar-Raible, K., Snyman, H., Dorresteijn, A.W. & Wittbrodt, J. 2004. Ciliary photoreceptors with a vertebrate-type opsin in an invertebrate brain. *Science* 306(5697): 869–871.
- Aris-Brosou, S. & Yang, Z. 2002. The effects of models of rate evolution on estimation of divergence dates with a special reference to the metazoan 18S rRNA phylogeny. *Systematic Biology* 51: 703–714.
- Ashworth, D. 1912. *Catalogue of the Chaetopoda. Part I. Arenicolidae*. British Museum of the Natural History, Cromwell Road Printed.
- Audouin, J. V. & Milne Edwards, H. 1834. *Recherches pour servir a l'histoire naturelle du littoral de la France, ou Recueil de memoires sur l'anatomie, la physiologie, la classification et les moeurs des animaux de nos côtes; ouvrage accompagné de planches faites d'après nature*. Vol. 2 Annelides Pt. I. Crochard, Paris.
- Ax, P. 1987. *The phylogenetic system: The systematization of organisms on the basis of their phylogenesis*. John Wiley and Sons, New York.
- Bakke, T. 1976. Development of *Sibogilum fiordicum* Webb (Pogonophora) after metamorphosis. *Sarsia* 63: 65–73.
- Bakke, T. 1980. Embryonic and post-embryonic development in the Pogonophora. *Zoologicheskij Zhurnal für Anatomie* 103: 276–284.
- Bakke, T. 1990. Pogonophora. In: Adiyodl, K. G. & Adiyodl, R. G. *Reproductive Biology of Invertebrates. Vol. IV. Part B. Fertilization, development and parental care*. John Wiley and Son, Chichester, pp 37–48.
- Barnes, R. S. K. & Coughlan, J. 1972. The bottom fauna of the Blackwater estuary: the macrofauna of the area adjacent to Bradwell nuclear generating station. *Essex Naturalist* 33: 72–127.
- Bartolomaeus, T. 1995. Structure and formation of the uncini in *Pectinaria koreni*, *Pectinaria auricoma* (Terebellida) and *Spirorbis spirorbis* (Sabellida): implications for annelid phylogeny and the position of the Pogonophora. *Zoomorphology* 115, 161–177.
- Bartolomaeus, T. 1996. Ultrastructure and formation of hooked setae in *Owenia fusiformis* Delle Chiaje, 1842: Implications for annelid phylogeny. *Canadian Journal of Zoology* 74, 2143–2153.

- Bartolomaeus, T. 1998. Chaetogenesis in polychaetous Annelida – Significance for annelid systematics and the position of the Pogonophora. *Zoology* 100, 348–364.
- Bartolomaeus, T. 1999. Structure, function and development of segmental organs in Annelida. *Hydrobiologia* 402: 21–37.
- Bartolomaeus, T. 2002. Structure and formation of the uncini in *Fabricia stellaris* (Ehrenberg) – Implication for the evolution of Sabellida (Annelida). *Zoologischer Anzeiger* 241: 1–17.
- Bartolomaeus, T.; Meyer, K. 1997. Developmental and phylogenetic significance of hooked setae in Arenicolidae (Polychaeta, Annelida). *Invertebrate Biology* 116(3): 227–242.
- Bartolomaeus, T.; Meyer, K.; Hausen, H.; Schweigkofler, M. & Schulz, S. 1997. Die Anneliden-Borst-Morphogenese und Bedeutung für die Systematik (Teil II). *Mikrokosmos* 86(3): 159–167.
- Bartolomaeus, T.; Purschke, G. & Hausen, H. 2005. Polychaete phylogeny based on morphological data: a comparison of current attempts. *Hydrobiologia* 535/536: 341–356.
- Benham, W.B. 1896. The Archianneiida, Polychaeta, Myzostomaria, p. 241–344. In *The Cambridge Natural History*. Harmer, S.F. & Shipley, A.E. Vol. 2. MacMillan, U.K.
- Binard, A. & Jenner, R. 1928. Sur l'existence de cavités coelomiques dans le segment palpaire des Polychètes. *Recueil de l'Institut Zoologique Torley-Rousseau* 1: 173–178.
- Bhaud, M., & Cazaux, C. 1982. Les larves de polychètes des côtes de France. *Océanis* 8: 57–160.
- Blainville, H. de 1816. *Prodrome d'une nouvelle distribution systematique du règne animal*. *Bull. SOCph. ilomath. Paris* (ser. 3) 1816, 105–124.
- Blake, A. J. 1997a. The Annelida Part 1. Introduction to Polychaeta. In: Black, A. J., Hilbig, B., Scott, P.H. (Eds), *Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Barbara Channel*. Santa Barbara, California, pp. 39–133.
- Blake, A. J. 1997b. The Annelida Part 3. Polychaeta: Orbiniidae to Cossuridae. In: Black, A. J., Hilbig, B., Scott, P.H. (Eds), *Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Barbara Channel*. Vol 7. Part 3. Santa Barbara, California, pp. 81–376.
- Bleidorn, C. 2008. Lophotrochozoan relationships and parasites - a snap-shot. *Parasite* 15: 329–332.

- Bleidorn, C., Vogt, L. & Bartolomaeus, T. 2003a. New insights into polychete phylogeny (Annelida) inferred from 18S rDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29, 279–288.
- Bleidorn, C., Vogt, L. & Bartolomaeus, T. 2003b. New insights into polychaete phylogeny (Annelida) inferred from 18S rDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29: 673–679.
- Bleidorn, C., Vogt, L. & Bartolomaeus, T. 2005. Molecular phylogeny of lugworms (Annelida, Arenicolidae) inferred from three genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 673–679.
- Bleidorn, C., Podsiadlowski, L. & Bartolomaeus, T. 2006. The complete mitochondrial genome of the orbiniid polychaete *Orbinia latreillii* (Annelida, Orbiniidae) – a novel gene order for Annelida and implications for annelid phylogeny. *Gene* 370: 96–103.
- Briggs, D. E. G., Lieberman, B. S., Halgedahl, S. L. & Jarraard, R. D. 2005. A New Metazoan from the middle Cambrian of Utah and the nature of the Vetulicolia. *Palaeontology* 48(4): 681–686.
- Brower, A. V. Z. & de Pinna, M. C. C. 2012. Homology and errors. *Cladistics* 1: 1–10.
- Brooks, D. R. & McLennan, D. A. 1991. *Phylogeny, ecology, and behavior: a research program in comparative biology*. The University of Chicago Press. Chicago.
- Brooks, D. R. & Wiley, E. O. 1985. Theories and methods in different approaches to phylogenetic systematics. *Cladistics*, 1, 1–11.
- Brown, F. D., Prendergast, A. & Swalla, B. L. 2008. Man is but a worm: Chordate origins. *Genesis* 46: 605–613.
- Brusca, R. C. & Brusca, G. J. 2003. *Invertebrates*. 2^a. ed. Sinauer Association, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Bubko, O. V. 1965. A new representative of the Pogonophora—*Choanophorus indicus* Gen. N., Sp. N. *Zoologicheskii Zhurnal* 44:1670–1677. In Russian with English summary.
- Callsen-Cencic, P. & Flügel, H. J. 1995. Larval development and the formation of the gut *Sibiglinum posedoni* Flügel & Langhof (Pogonophora, Perviata). Evidence for prostomium affinity. *Sarsia* 80: 73–89.
- Cameron, R. A. 2005. A phylogeny of the hemichordates based on morphological characters. *Canadian Journal of Zoology* 83: 196–215.

- Cameron, R. A., Leahy, P. S. & Davidson, E. H. 2006. Twins raised from separated blastomeres develop in sexually mature *Strongylocentrotus purpuratus*. *Developmental Biology* 178: 514–519.
- Capa, M., Hutchings, P. & Aguado, M. T. & Bott, N. 2011. Phylogeny of Sabellidae (Annelida) and relationships with related taxa inferred from morphology and multiple genes. *Cladistics* 27: 449–469.
- Capa, M., Hutchings, P. & Peart, R. 2012a. Systematics revision of Sabellariidae (Polychaeta and their relationships with other polychaetes using morphological and DNA sequence data. *Zoological Journal of the Linnean Society* 164: 245–284.
- Capa, M., Hutchings, P. & Peart, R. 2012b. Phylogeny of Oweniidae (Polychaeta) based on morphological data and taxonomic revision of Australian fauna. *Zoological Journal of the Linnean Society* 166: 236–278.
- Carpenter, J. M. 1988. Choosing among multiple equality parsimonious cladograms. *Cladistics* 2: 291–296.
- Caullery, M. 1914. Sur les Siboglinidae, type nouveau dès Ivertébrés recueillis par l'expédition du Siboga. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 39: 350–353.
- Caullery, M. 1948. Le genre *Siboglinum* Caullery, 1914, Pp. 494–499. In: *Traité de Zoologie, Anatomie, Systematique, Biologie*. Dir. Pierre-Grassé. Tome XI.
- Chamberlin, R. V. 1919. Pacific coast Polychaeta collected by Alexander Agassiz. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology of Harvard University* 63: 251–270.
- Christiaen, L., Jaszczyszyn, Y., Kerfant, M., Kano, S., Thermes, V. & Joly, J. S. 2007. Evolutionary modification of mouth position in deuterostomes. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 18: 502–511.
- Christoffersen, M. L. 1995. Cladistic taxonomy, phylogenetic systematics, and evolutionary ranking. *Systematic Biology* 44(3): 440–454.
- Christoffersen, M. L. 2007. Clitellate evolution and leech diversity: Glossifoniidae excl. *Helobdella* (Annelida: Hirudinea: Hhynchobdellida) from South America. *Gaia Scientia* 1: 131–140.
- Christoffersen, M. L. 2012. Phylogeny of basal descendants of cocoon-forming annelids (Clitellata). *Turkish Journal of Zoology* 36(1): 95–119.
- Christoffersen, M. L. & Araújo-de-Almeida, E. 1994. A phylogenetic framework of the Enterocoela (Metameria: Coelomata). *Revista Nordestina de Biologia* 9(2): 173–208.

- Clark, R. B. 1956. *Capitella capitata* as a commensal, with a bibliography of parasitism and commensalism in the polychetes. *Annals and Magazine of Natural History* 9: 433–448.
- Clark, C. & Curran, D. J. 1986. Outgroup analysis, homoplasy, and global parsimony: a response to Maddison, Donoghue, and Maddison. *Systematic Zoology* 35(3): 422–426.
- Cohen, B. L. & Weydmann, A. 2005. Molecular evidence that phoronids are a subtaxon of brachiopods (Brachiopoda: Phoronata) and that genetic divergence of metazoan phyla began long before the early Cambrian. *Organisms, Diversity and Evolution* 5: 253–273.
- Colgan, D. J., Hutchings, P. A. & Braune, M. 2006. A multigene framework for polychaete phylogenetic studies. *Organisms Diversity and Evolution* 6: 220–235.
- Conway Morris, S. 2003a. Once we were worms. *New Scientist* 179 (2406): 34–37.
- Conway Morris, S. 2003b. Once we were worms. *New Scientist* 179 (2408): 21.
- Cutler, E. B. 1965. Notes on Pogonophoran terminology and phylogeny. *Journal of Natural History Series* 8(87): 145–150.
- Cuvier, G. 1816. *Le Règne Animal distribu d'après son organisation, POUT servir de base a H'istoire naturelle des animaux et dintrouction a e anatomie compare: Les Reptiles, les Poissons, les Mollusques et lês Annelides. Vol. 2.* Deterville, Paris.
- Dales, R. P. 1962. The polychaete stomodeum and the inter-relationships of the families of polychaete. *Proceeding of the Zoological Society of London* 139: 389–428.
- Dales, R. P. 1963. *Annelids*. Hutchinson University Library, London.
- Dales, R. P. 1977. The polychaete stomadeum and phylogeny. Essays on polychaetous annelids in memory of Dr. Olga Hartman. *Los Angeles Allan Hancock Foundation* 23: 525–546.
- Day, J. H. 1967a. *A monograph on the Polychaeta of southern Africa. Part 1 Errantia.* Published Trust of the British Museum of the Natural History of London.
- Day, J. H. 1967b. *A monograph on the Polychaeta of southern Africa. Part 2 Sedentaria.* Published Trust of the British Museum of the Natural History of London.
- Dawydoff, C. 1966. Classe des Pterobranches. In: *Traité de Zoologie, Anatomie, Systematique, Biologie.* Dir. Pierre–Grassé. Tome XI , pp. 454–489.

- De Assis, J. E. & Christoffersen, M. L. 2010. Pogonophora (Siboglinidae) are not polychaetes: a systemic view of metamerian animals. *Revista Nordestina de Biologia* 19(2): 55–76.
- De Assis, J. E. & Christoffersen, M. L. 2011. Phylogenetic relationships within Maldanidae (Capitellida, Annelida), based on morphological characters. *Systematics and Biodiversity* 9(3): 233–245.
- De Assis, J. E.; Samiguel, C. A. & Christoffersen, M. L. 2007. Two new species of *Nicomache* (Polychaeta: Maldanidae) from the Southwest Atlantic. *Zootaxa* 1454, 27–37.
- De Assis, J. E.; Christoffersen, M. L. & Lana, P. C. 2010. Phylogenetic analysis of *Petaloproctus* (Maldanidae, Polychaeta), with description of a new species from southeastern Brazil. *Scientia Marina* 74 (1): 111–120.
- De Pinna, M. C. C. 1991. Concepts and test of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367–394.
- De Queiroz, K. 1085. The Ontogenetic Method Determining Character Polarity and its Relevance to Phylogenetic Systematics. *Systematic Zoology* 34(3): 280–299.
- Desbruyères, D. & Laubier, L. 1980. *Alvinella pompejana* gen. sp. nov., Ampharetidae aberrant des sources hydrothermales de la ride Est-Pacifique. *Oceanologica Acta* 3(3): 267–274.
- Desbruyères, D. & Laubier, L. 1982. *Paralvinella grasslei*, new genus, new species of Alvinellinae (Polychaeta: Ampharetidae) from the Galapagos rift geothermal vents. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 95(3): 484–494.
- Desbruyères, D. & Laubier, L. 1993. New species of Alvinellidae (Polychaeta) from the North Fiji back-arc Basin hydrothermal vents (southwestern pacific). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 106(2): 225–236.
- Desbruyères, D., Chevaldonné, P., Alayse, A. M., Jollivet, D., Lallier, F., Jouin-Toulmond, C., Zal, F., Sarradin, P. M., Cosson, R., Caprais, J. C., Arndt, C., O'Brien, J., Guezennec, J., Hourdez, S., Riso R., Gaill, F., Laubier, L. & Toulmond, A. 1998. Biology and ecology of the "Pompeii worm" (*Alvinella pompejana* Desbruyères and Laubier), a normal dweller of an extreme deep-sea environment: A synthesis of current knowledge and recent developments. *Deep Sea Research* 45: 383–422.
- Dohn, A. 1875. *Der Ursprung der Wirbeltiere und das Princip des Functionswechsels*. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

- Donoghue, M. J. & Cantino, P. D. 1984. The logic and limitations of the outgroup substitution approach to cladistic analysis. *Systematic Botanic* 9: 19–202.
- Dufour, S. C., White, C., Desrosiers, G. & Juniper, S. K. 2008. Structure and composition of the consolidated mud tube of *Maldane sarsi* (Polychaeta: Maldanidae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78: 360–368.
- Dunn, C. W.; Hejnol, A.; Matus, D. Q.; Pang, K.; Browne, W. E.; Smith, A.; Seaver, E.; Rouse, G. W.; Obst, M.; Edgecombe, D.; Sørensen, M. V.; Haddock, S. H. D.; Schmidt–Rhaesa, A.; Okusu, A.; Kristensen, R. M.; Wheeler, W. C.; Martindale, M. Q. & Giribet, G. 2008. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. *Nature* 452: 745–749.
- Dzik, J. & Krumbiegel, G. 1989. The oldest ‘onychophoran’ *Xenusium*: a link connecting phyla? *Lethaia* 22: 169–181.
- Eibye-Jacobsen, D. & Kristensen, R. M. 1994. A new genus and species of Dorvilleidae (Annelida, Polychaeta) from Bermuda, with a phylogenetic analysis of Dorvilleidae, Iphitimidae and Dinophilidae. *Zoologica Scripta* 23(2): 107–131.
- Eibye-Jacobsen, D., Nielsen, C. 1996. Point of view: the rearticulation of annelids. *Zoologica Scripta* 25: 275–282.
- Emig, C. C. 1971. Taxonomie et systématique des Phoronidiens. *Bulletin du Muséum d’Histoire naturelle de Paris (Zoologie)* 8: 469–568.
- Emig, C. C. 1973. Ecologie des Phoronidiens. *Bulletin d’Ecologie* 4: 339–364.
- Emig, C. C. 1977. Notes sur La localisation, l’écologie et la taxonomie des Phoronidiens. *Téthys* 7: 357–364.
- Emig, C. C. 1982. The biology of Phoronida. *Advanced Marine Biology* 19: 1–89.
- Emig, C. C. 1985. Phylogenetic systematics in Phoronida (Lophophorata). *Zeitschrift fuer Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 23(3): 184–193.
- Emlet, R. B. & Strathmann, R. R. 1994. Functional consequences of simple cilia in the mitraria of oweniids (an anomalous larva of an anomalous polychaete), and comparisons with other larvae. Chapter 12: In W.H. Wilson, Jr., S.A. Stricker, & G.L. Shinn (eds), *Reproduction and development of Marine Invertebrates*. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore. Pp. 143–157.
- Farris, J. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology* 18: 374–385.
- Farris, J. 1970. Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology* 19: 83–92.

- Farris, J. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5: 417–419.
- Fauchald, K. 1977. The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. *Natural History of the Museum of Los Angeles County* 28: 1–188.
- Fauchald, K. & Jumars, P. A. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Annals and Review of Oceanography Marine Biology* 17: 193–284.
- Fauchald, K. & Rouse, G. W. 1997. Polychaete systematics: past and present. *Zoologica Scripta* 26: 71–138.
- Fauvel, P. 1927. *Polychètes sédentaires. Addenda aux errantes, Archannelides, Myzosromaires*. Faune de France, Vol. 16. Librairie de la Faculté des Sciences Paul Lechevalier, Paris.
- Fernandez, I., Pardos, F., Benito, J. & Roldán, C. 1996. Ultrastructural observations on the phoronid nervous system. *Journal of Morphology* 230: 265–281.
- Fitzhugh, K. 1989. A systematic revision of the Sabellidae-Caobangidae-Sabellongidae complex (Annelida: Polychaeta). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 192: 1–104.
- Fitzhugh, K. 2006. The philosophical basis of character coding for the inference of phylogenetic hypotheses. *Zoologica Scripta* 35: 261–286.
- Foster, N. M. 1971. Spionidae (Polychaete) of the Gulf of México and the Caribbean Sea. *Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands* 36: 1–183.
- François, V. & Bier, E. 1995. *Xenopus chordin* and *Drosophila* short gastrulation genes encode homologous proteins functioning in dorsal-ventral axis formation. *Cell* 80: 1–55.
- Gardiner, S. L. 1978. Fine structure of the ciliate epidermis on the tentacles of *Owenia fusiformis* (Polychaeta, Oweniidae). *Zoomorphology* 91: 37–48.
- Gardiner, S. L. 1979. *Fine structure of Owenia fusiformis (Polychaeta: Oweniidae) and its significance for annelid phylogeny*. Ph. D. Thesis, University of North Carolina, Chapel Hill.
- Gardiner, S. L. & Jones, M. L. 1993. Vestimentifera. In Harrison, F. W. & M. E. Rice (eds), *Microscopic Anatomy of Invertebrates, 12, Onychophora, Chilopoda, and lesser Protostomata*, Wiley-Liss, New York, pp. 371–460.
- Garraffoni, A. R. S. & Amorim, D. S. 2003. Análise filogenética de Questidae e Clitellata: o problema da parafilia de “Polychaeta”. *Iheringia Série Zoológica* 93: 97–109.

- Geoffroy Saint-Hilaire, E. 1822. *Philosophie anatomique*. J. B. Bailliere, Paris.
- George, J. D. & Southward, E. C. 1973. A comparative study of the setae of Pogonophora and Polychaeta Annelida. *Journal of the Marine Biological Association UK* 53: 403–424.
- George, J. D. & Hartmann-Schröder, G. 1985. *Polychaetes: British Amphinomida, pintherida and Eunicida. Keys and notes for the identification of the species*. EJ Brill/Dr. W. Backhuys, London.
- Gerhart, J., Lowe, C., & Kirschner, M. 2005. Hemichordates and origin of chordates. *Current opinion in Genetics and Development* 15: 461–467.
- Giribet, G., Dunn, C. W., Edgecombe, G. D. & Rouse, G. W. 2007. A modern look at the Animal tree of life. *Zootaxa* 1668: 61–79.
- Giribet, G., Dunn, C. W., Edgecombe, G. D., Hejnol, A., Martindale, M. Q., Rouse, G. W. 2009. Assembling the Spiralian Tree of Life. In: Telford, M. J., Littlewood, D. T. (Eds.), *Animal Evolution: genes, genomes, fossils and trees*. Oxford University Press, Oxford.
- Glenner, H., Hansen, A. J., Sørensen, M. V., Ronquist, F., Huelsenbeck, J. P. & Willerslev, E. 2004. Bayesian inference of the metazoan phylogeny: a combined molecular and morphological approach. *Current Biology* 14: 1644–1649.
- Gorab, E. 2001. Evolução dos genes nucleares de RNA ribossômico. Capítulo 6. In: Matioli, S. R (Ed.). *Biologia Molecular e Evolução*. Holos Editora, Ribeirão Preto, pp. 64–69.
- Goloboff, P. A. 1996. Methods for faster parsimony analysis. *Cladistics* 12: 199–220.
- Goloboff, P. 1999. NONA (NO NAME) ver. 2. published by author, Tucumán, Argentina. Disponível online: <http://www.cladistics.com/aboutNona.htm>.
- Goloboff, P. A.; Farris, J. S. & Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetics analysis. *Cladistics* 24: 774–786.
- Goodrich, E. S. 1945. The study of nephridia and genital ducts since 1895. *Quarterly Journal of Microscopic Science* 86: 113–392.
- Grandcolas, P., Guilbert, E., Robillard, T., D’Haese, A. & Murienne, J. 2009. Mapping characters on tree with or without the outgroups. *Cladistics* 20: 579–582.
- Grande, C. 2010. Left-right asymmetries in Spiralia. *Integrative and Comparative Biology* 50: 744–755.

- Grobben, K. 1908. Die systematische Einteilung des Tierreichs. *Verhandlungen Zoologisch Botanische Gesellschaft, Wien* 58: 491–511.
- Grube, A. E. 1950. Die Familien der Anneliden. *Archiv für Naturgeschichte* 16: 249–364.
- Gureeva, M. A. & Ivanov, A. V. 1986. On the coelomic formation in embryos of *Oligobrachia mashicoi* (Pogonophora). *Zoologicheskii Zhurnal* 65: 780–788.
- Halanych, K. M. 2004. The new view of animal phylogeny. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35: 229–256.
- Hall, K. A.; Hutchings, P. A. & Colgan, D. J. 2004. Further phylogenetic studies of the Polychaeta using 18S rDNA sequence data. *Journal of the Marine Biological Association U.K.* 84: 949–960.
- Hartman, O. 1944. Polychaetous annelids. Part V. Eunicea. *Allan Hancock Pacific* 10: 1–237.
- Hartman, O. 1969. *Atlas of the sedentariate polychaetous annelids from California*. Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles.
- Hartmann-Schröder, G. 1971. Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. *Die Tierwelt Deutschlands* 58: 1–594.
- Hausen, H. 2005. Chaetae and chaetogenesis in polychaetes (Annelida). *Hydrobiologia* 235/236: 37–52.
- Hausen, H. & Bartolomaeus, T. 1998. Setal structure and chaetogenesis in *Scolelepis squamata* and *Malacoceros filiginosus* (Spionidae, Polychaeta). *Acta Zoologica (Stockholm)* 79(3): 149–161.
- Hatschek, B. 1878. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Ein Beitrag zur Morphologie der Bilaterien. *Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien* 1: 277–404.
- Hay-Schmidt, A. 1989. The nervous system of the actinotroca larva of *Phoronis muelleri* (Phoronida). *Zoomorphology* 108: 333–351.
- Heimler, W. 1983. Untersuchungen zur Larvalentwicklung von *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) (Polychaeta: Terebellomorpha). Teil I: Entwicklungsablauf. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie, Systematic und Ontogenie der Tiere* 106: 12–45.
- Hejnal, A. 2010. A twist in time – The evolution of spiral cleavage in the light of animal phylogeny. *Integrative and Comparative Biology* 50: 695–706
- Hejnal, A., Obst, M., Stamatakis, A., Ott, M., Rouse, G. W., Edgecombe, G. D., Martinez,

- P., Baguña, J., Bailly, X., Jardelius, U., Wiens, M., Müller, W. E. G., Giribet, G. & Dunn, C. W. 2009. *Proceedings of the Royal Society* 276: 4261–4270.
- Helmkampf, M. Bruchhaus, I. & Hausdorf, B. 2008. Phylogenomic analyses of lophophorates (brachiopods, phoronids and Byozoans) confirm the Lophotrochozoa concept. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 1927–1933
- Hennig, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematic*. Illinois University Press, Urbana.
- Hilbig, B. 1997. The Annelida Part 2. Polychaeta Phyllodocida: Syllidae and Scale-Bearing families, Amphinomida and Eunicida. In: Black, A. J., Hilbig, B., Scott, P.H. (Eds), *Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Barbara Channel. Vol 6. Part 3. Polychaeta: Orbiniidae to Cossuridae, Santa Barbara*, pp. 263–384.
- Holland, L. Z. 2000. Body-plan evolution in the Bilateria: early antero-posterior patterning and deuterostome-protostome dichotomy. *Current Opinion in Genetics and Development* 10: 434–442.
- Holland, L. Z., Kene, M., Willians, N. A. & Holland, N. 1997. Sequence and embryonic expression of the amphioxus *engrailed* gene (*AmphiEn*): the metameric pattern of transcription resembles that of its segment-polarity homolog in *Drosophila*. *Development* 124: 1723–1732.
- Holley, S. A., Jackson, P. D., Sasai, Y., Lu, B., De Roberts, E. M., Hoffmann, E. M. & Ferguson, E. L. 1995. A conserved system for dorsolateral patterning in insects and vertebrates involving *sog* and *chordin*. *Nature* 376: 249–253.
- Holthe, T. 1973. *Borgensfjordens Polychaeta, Echiurida, Sipunculida, Priapulida, Phoronida og Enteropneusta*. Unpublished thesis, University of Trondheim, 190 pp.
- Holthe, T. 1977. A quantitative investigation of the level-bottom macrofauna of Trondleimsfjorden, Norway. *Gunneria* 28: 1–20.
- Holthe, T. 1986. Evolution, systematic, and distribution of the Polychaeta Terebellomorpha, with a catalogue of the taxa and a bibliography. *Gunneria* 55: 1–236.
- Hove, A. A. ten & Kupriyanova, H. K. 2009. Taxonomy of Serpulidae (Annelida, Polychaeta): The state of affairs. *Zootaxa* 2036: 1–126.
- Hutchings, P. 2000. Family Sabellariidae. In: *Polychaetes and allies synthesis. Fauna da Australia. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. Vol. 44*.

- Beesley, P. L., Rosse, G. J. B. & Glasby, C. J. C.S.I.R.O. Publishing, Melbourne, pp 176–178.
- Hutchings, P. & Smith, R. I. 1997. Descriptions of new species and comments on previously described species of terebellids polychaetes from New Zealand and Australia. *Bulletin of Marine Science* 60(2): 324–349.
- Hyman, L. H. 1959. *The invertebrates: smaller coelomate groups*. McGraw–Hill, New York.
- Imajima, M. & Shiraki, Y. 1982a. Maldanidae (Annelida: Polychaeta) from Japan. Part 1. *Bulletin National of Science of the Museum* 8(1/2): 7–40.
- Imajima, M. & Shiraki, Y. 1982b. Maldanidae (Annelida: Polychaeta) from Japan. Part 2. *Bulletin National of Science of the Museum* 8(1/2): 48–88.
- Ivanov, A. V. 1955. The main features of the organization of Pogonophora. On external digestion in Pogonophora. On the assignment of class Pogonophora to a separate phylum of Deuterostomia – Brachiata. A. Ivanov, phyl. nov. *Systematic Zoology* 4: 171–177.
- Ivanov, A. V. 1960. Embranchement des Pogonophores. In: P.P. Grassé (Ed.). *Traité de Zoologie*, Vol. 5, 2. Masson, Paris, pp. 1521–1622.
- Ivanov, A. V. 1963. *Pogonophora*. Academic Press. London.
- Ivanov, A. V. 1988. Analysis of the embryonic development of Pogonophora in connection with the problems of phylogenetics. *Zeitschrift fuer Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 26: 161–185.
- Ivanov, A. V. 1994. On the systematic position of Vestimentifera. *Zoologische Jahrbücher, Systematik* 121: 409–456.
- Ivanova-Kazas, O. M. 2007. On the problem of the origin of Pogonophora. *Russian Journal of Marine Biology* 33: 338–342.
- Jägersten, G. 1957. On the larva of *Siboglinum*, with some remarks on the nutrition problem of the Pogonophora. *Zoologiska Bidrag från Uppsala* 32: 67–79.
- Jefferies, R. P. S. 1979. The origin of chordates – a methodological essay. In: House, M. R. (Ed.). *The origin of major invertebrates groups*. Academic Press, London, pp. 443–477.
- Jenner, R. A. 2004. Libbie Henrieta Hyman (1888-1969): from developmental mechanism to the evolution of animal body plans. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 302: 402–423.

- Jennings, R. M. & Halanych, K. M. 2005. Mitochondrial genomes of *Clymenella torquata* (Maldanidae) and *Riftia pachyptila* (Siboglinidae): evidence for conserved gene order in Annelida. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22: 210–222.
- Johansson, K. E. 1937. Über *Lamellisabella zachsi* und ihre systematische Stellung. *Zoologischer Anzeiger* 117: 23–26.
- Johansson, K. E. 1939. *Lamellisabella zachsi* Uschakow, ein Vertreter einer neuen Tierklasse Pogonophora. *Zoologisch Bidrag från Uppsala* 18: 253–268.
- Jones, M. L. 1985a. Vestimentiferan pogonophores: their biology and affinities; pp. 327–342. In: S.C. Morris, J.D.; R. George; H.M. G. Platt (Eds.). *The origin and relationships of lower invertebrates*. The Systematic Association Special Vol. 28, Oxford University Press, Cambridge.
- Jones, M. L. 1985b. On the Vestimentifera, new phylum: six new species, and other taxa, from hydrothermal vents and elsewhere. *Bulletin of the Biological Society of Washington* 6: 117–158.
- Jones, M. L. & Gardiner, S. L. 1988. Evidence for a transient digestive tract in Vestimentifera. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 101: 423–433.
- Jones, M. L. & Gardiner, S. L. 1989. On the early development of the vestimentiferan tube worm *Ridgeia* sp. and observations on the nervous system and trophosome of *Ridgeia* sp. and *Riftia pachyptila*. *Biological Bulletin* 177: 254–276.
- Jones, C. M. & Smith, J. C. 1995. Revolving vertebrates. *Current Biology* 5: 474–76.
- Kieselbach, D. & Hausen, H. 2008. Chaetal arrangement provides no support for close relationships of Sabellidae and Sabellariidae (Annelida). *Journal of Morphology* 269: 104–117.
- Kirtley, D. W. 1994. *A review and taxonomic revision of the family Sabellariidae Johnston, 1865 Annelida: Polychaeta*. Sabecon Press, Vero Beach.
- Koh, B. S., Bhaud, M. & Jirkov, I. 2003. Two new species of *Owenia* (Annelida: Polychaeta) in the northern part of the North Atlantic Ocean and remarks on previously erected species from the same area. *Sarsia* 88: 175–188.
- Kojima, S. 1998. Paraphyletic status of Polychaeta suggested by phylogenetic analysis based on the amino acid sequences of elongation factor X. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9: 255–261.
- Knight-Jones, P. 1983. Contributions to the taxonomy of Sabellidae (Polychaeta). *Zoological Journal of the Linnean Society* 79(3): 245–295

- Kluge, A. G., Farris, J. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology* 18: 1–32.
- Kluge, A. G., Strauss, R. E. 1985. Ontogeny and systematic. *Annual Review of Ecology, Systematic and Evolution* 16: 247–268.
- Kristensen, R. M., Nørrevang, A. 1982. Description of *Psammodrillus aedificator* sp. n. (Polychaeta), with notes on the Arctic interstitial fauna of Disko Island, W. Greenland. *Zoologica Scripta* 4(11): 265–279.
- Kupriyanova, E. K., Macdonald, T. A. & Rouse, G. W. 2006. Phylogenetic relationships with Serpulidae (Sabellida, Annelida) inferred from molecular and morphological data. *Zoologica Scripta* 35(5): 421–439.
- Kupriyanova, E. K. & G.W. Rouse. 2008. Yet another example of paraphyly in Annelida: molecular evidence that Sabellidae contains Serpulidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 1174–1181.
- Lacalli, T. C. 2008. Head organization and the head/trunk relationship in protochordates: problems and prospects. *Integrative and Comparative Biology* 48(5): 620–629.
- Lamarck, Jean-B. de. 1801. *Système des Animaux sans Vertèbres, ou Tableau général des classes, des ordres et des genres de ces animaux; Présentant leurs caractères essentiels et leur distribution, d'après la considération de leurs rapports naturels et de leur organisation, et suivant l'arrangement établi dans les galeries du Muséum National d'Histoire Naturelle, parmi leurs dépouilles conservées; Précedé d'un discours d'ouverture du Cours de Zoologie, donné dans le Muséum National d'Histoire Naturelle le 8 de la République.* Chez l'auteur [et] Deterville, Paris.
- Lamarck, Jean-B. de. 1818. *Histoire naturelle des Animaux sans Vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent; précédé d'une Introduction offrant la détermination des caractères essentiels de l'Animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l'Exposition des Principes fondamentaux de la Zoologie Vol. 5.* Paris, Deterville, 612 pp.
- Larkin, M. A., Blackshields, G., Brown, N. P., Chenna, R., McGettigan, P. A., McWilliam, H., Valentin, F., Wallace, I. M., Wilm, A., Lopez, R., Thompson, J. D., Gibson, T. J., Higgins, D. G. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics* 23: 2947–2948.
- Lawrence, P. A. 1990. Compartments in vertebrates? *Nature* 344: 382–383.

- Lehrke, J., Hove, H. A. ten, Macdonald, T. A., Bartolomaeus, T. & Bleidorn, C. 2007. Phylogenetic relationships of Serpulidae (Annelida: Polychaeta) based on 18S rDNA sequence data, and implications for opercular evolution. *Organisms Diversity and Evolution* 7: 195–206.
- Levinsen, G. M. R. 1883. Systematisk–geografisk Oversigt over de nordiske Annulata, Gephyrea-Chaetognathi og Balanoglossi Vidensk. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i København* 1882: 1–251.
- Linné, C. von. 1758. *Systema naturae*. Per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis, 10th edn., Vol. I. Laurentii Salvii, Holmie.
- Lipscomb, D. L. 1992. Parsimony, homology and the analysis of multistates characters. *Cladistics* 8: 45–65.
- Liwanow, N. A. & Porfirjewa, N. A. 1965. Die organization der Pogonophoren und deren Beziehungen zu den Polychäten. *Biologisches Zentralblatt* 86: 177–204.
- Maddison, W. P.; Donoghue, M. J. & Maddison, D. R. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology* 33: 83–103.
- Maddison, W. P. & Maddison, D. R. 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75 <http://mesquiteproject.org>.
- Malakhov, V. V.; Popelyaev, I. S. & Galkin, S. A. 1997 – On the position of Vestimentifera and Pogonophora in the system of the animal kingdom. *Zoologicheskii Zhurnal* 76: 1336–1347.
- Mallatt, J., Craig, C. W. & Yoder, M. J. 2010. Nearly complete rRNA genes assembled from across the metazoan animals. Effects of more taxa, a structure-based alignment, and paired-sites evolutionary models on phylogeny reconstruction. *Molecular phylogenetic and Evolution* 55: 1–17.
- Manton, S. M. 1977. *The Arthropods: habits, functional morphology and evolution*. Clarendon Press, Oxford 527 p.
- Martin, D. 1987. Anélidos poliquetos asociados a las concreciones de algas calcáreas del litoral catalán. *Miscellania Zoologica* 11, 61–75.
- Martin, D. & Britayev, T.A. 1998. Symbiotic polychaetes: review of known species. *Oceanography and Marine Biology, Annual review* 36: 217–340.

- Matsuno, A. & Sasayama, Y. 2002. A comparative study of body wall structure of a pogonophore and an annelid from a phylogenetic viewpoint, *Zoological Science* 19: 695–701.
- McGinnis, W., Hart, C. P., Gehring, W. J. & Ruddle, F. H. 1984. Molecular cloning and chromosome mapping of a mouse DNA sequence homologous to homeotic genes of *Drosophila*. *Cell* 38: 675–680.
- McHugh, D. 1997. Molecular evidence that echiurans and pogonophores are derived annelids. *Proceeding of the National of the Academy of Science* 94(15): 8006–8009.
- McHugh, D. 2000. Molecular phylogeny of the Annelida. *Candian Journal of Zoology* 78: 1873–1884.
- Merz, R. A. & Woodin, S. A. 2000. Hooked setae: tests of the anchor hypothesis. *Invertebrate Biology* 119(1): 67–82.
- Meyer, E. 1887. Studien über Körperbaus der Anneliden. *Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel* 7: 592–741.
- Meyer, K. & Bartolomaeus, T. 1996. Ultrastructure and formation of the hooked setae in *Owenia fusiformis* delle Chiaje, 1842: implicatyions for annelid phylogeny. *Candian Journal of Zoology* 74: 2143–2153.
- Meyer, K. & Bartolomaeus, T. 1997. Ultrastruktur und Morphogenese der Hakenborsten bei *Psmmodrilus balanoglossoides* – Bedeutung für die stellung der Psmmodrilida (Annelida). *Microfauna Marina* 11: 87–113.
- Mickevich, M. F. 1982. Transformation series analysis. *Systematic Zoology* 31: 461–478.
- Mickevich, M. F. & Lipscomb, D.L. 1991. Parsimony and the choice between alternative transformations for the same data set. *Cladistics* 7:111–139.
- Mill, P. J. 1972. *Respiration in invertebrates*. MacMillan, London.
- Miura, T.; Tsukahara, J. & Hashimoto, J. 1997. *Lamellibrachia satsuma*, a new species of vestimentiferan worms (Annelida: Pogonophora) from shallow hydrothermal vent in Kagoshima Bay, Japan. *Proceedings Biological of the Society of Washington* 110: 447–456.
- Mooi, R. D. & Gill, A. C. 2010. Phylogenies without synapomorphies – A crisis in fish systematics. *Zootaxa* 2450: 26–40.
- Moura, G., Christoffersen, M. L. 1996. The system of the mandibulate arthropods: Tracheata and Remipedia as sister group: Crustacea“ non-monophyletic. *Journal of Comparative Biology* 1(3): 95–113.

- Nelson, G. 1985. Outgroup and ontogeny. *Cladistics* 1: 29–45
- Nelson, G. & Platnick, N. 1981. *Systematics and Biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- Nielsen, C. 1995. *Animal evolution: interrelationships of the living phyla*. Oxford University Press, Oxford.
- Nielsen, C. 2012. *Animal evolution: interrelationships of the living phyla*. Oxford University Press, Oxford.
- Nielsen, C. & Nørrevang, A. 1985. The Trochaea theory: an example of life cycle phylogeny. In: Conway-Morris, S. & George, J. D., Gobson, R. & Platt, H. M. (eds). *The origin and relationships of lower invertebrates groups*. Oxford University Press, Oxford, pp 28–41.
- Nixon, K.C. 2002. Winclada ver. 1.00.08 published by author, Ithaca, NY. Disponível online: <http://www.cladistics.com/aboutWinc.htm>.
- Nixon, K. C. & Carpenter, J. M. 1993. On outgroup. *Cladistics* 9(4): 413–462.
- Nixon, K. C. & Carpenter, J. M. 2011. On homology. *Cladistics* 27: 1–10.
- Nørrevang, A. 1970. On the embryology of *Siboglinum* and its implication for the systematic position of the Pogonophora. *Sarsia* 42: 7–16.
- Nübler-Jung, K. N. & Arendt, D. 1999. Dorsoventral axis inversion: Enteropneust anatomy links invertebrates to chordates turned upside down. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 37: 93–100.
- O'Grady, R. T., Deets, G. B. 1987. Coding multistate characters, with special reference to the use of parasites as characters of their hosts. *Systematic Zoology* 36: 268–279.
- Orrhage, L. 1978. On the structure and evolution of the anterior end of the Sabellariidae (Polychaeta, Sedentaria), with some on the general organization of the polychaete brain. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie, Systematic und Ontogenie der Tiere* 100: 343–374.
- Orrhage, L. 1980. On the structure and homologues of the anterior end of the polychaete families Sabellidae and Serpulidae. *Zoomorphology* 96: 113–168.
- Orrhage, L. 1991. On the innervation and homologues of the cephalic appendages of the Aphroditacea (Polychaeta). *Acta Zoologica (Stockholm)* 72: 233–246
- Osorio, D. 2011. Evidence that a larval brachiopod has ciliary photoreceptors that are directionally selective, and therefore may function as eyes, bears on an enduring puzzle about photoreceptor evolution in animals. *Nature* 472: 300–301.

- Pardos, F.; Roldán, C.; Benito, J.; Aguire, A. & Fernandez, I. 1993. Ultrastructure of the lophophoral tentacles in the genus *Phoronis* (Phoronida, Lophophorata). *Canadian Journal of Zoology* 71: 1861–1868.
- Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. In: Joysey, K.A., Friday, A.E. (Eds.), *Problems of Phylogeny Reconstruction. Systematic Association Special Volume 21*. Academic Press, London, pp. 21–74.
- Peterson, K. J., Lyons, J. B., Nowak, K. S. Takacs, C. M., Wargo, M. J. & McPeck, M. A. 2004. Estimating metazoan divergence times with a molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101(17): 6536–6541
- Pettibone, M. H. 1982. Annelida. In: Parker, S.P. (ed.). *Synopsis and classification of living organisms*. McGraw-Hill, New York.
- Philippe H, Lartillot N, Brinkmann H. 2005. Multigene analyses of bilaterian animals corroborate the monophyly of Ecdysozoa, Lophotrochozoa, and Protostomia. *Molecular Biology and Evolution* 22:1246–53.
- Pick, K. S., Philippe, H., Schreiber, F., Erpenbeck, D., Jackson, D. J., Wrede, P., Wiens, M., Alié, A., Morgentern, B., Manuel, M. & Wörheide. 2010. Improved phylogenomic taxon sampling noticeably affects nonbilaterian relationships. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 27: 1983–1987.
- Pilgrim, M. 1966. The morphology of the head, thorax, proboscis apparatus and pygidium of the maldanid polychaetes *Clymenella torquata* and *Euclymene oerstedii*. *Journal of Zoology* 148: 453–475.
- Pimentel, R. A., Riggins, R. 1987. The nature of cladistics data. *Cladistics* 3, 201–209.
- Platnick, N. I. 1982. Defining characters and evolution groups. *Systematic Biology* 31: 282–284.
- Pleijel, F., Dahlgren, T. & Rouse, G. W. 2009 – Progress in systematic: from Siboglinidae to Pogonophora and Vestimentifera and back to Siboglinidae. *Comptes Rendus Biologies* 332: 140–148.
- Pleijel, F. 1995. On character coding for phylogenetic reconstruction. *Cladistics* 11: 309–315.
- Pourreau, C. 1979. Morphology, distribution and role of the epidermal gland cells in *Phoronis psammophila* Cori. *Téthys* 9: 133–136.

- Purschke, G. 1997. Ultrastructure of nuchal organs in polychaetes (Annelida) – New results and review. *Acta Zoologica (Stockholm)* 78(2): 123–143.
- Purschke, G. 2002. On the ground pattern of Annelida. *Organisms, Diversity and Evolution* 2: 181–196.
- Purschke, G. & Tzetlin, A. 1996. Dorsolateral folds in the polychaete foregut: structure, prevalence and phylogenetic significance. *Acta Zoologica (Stockholm)* 77: 33–49.
- Purschke, G.; Hessling, R. & Westheide, W. 2000. The phylogenetic position of the Clitellata and Echiura – on the problematic assessment of absent characters. *Journal of Zoological Systematic and Evolution Research* 38: 165–173.
- Quatrefages, A. de. 1866. *Histoire naturelle des Annelés marins et deau douce*. Paris: Librairie Encyclopedique de Roret.
- Rouse, G. W. 2000. The epístome of hand waving? Larval feeding and hypothesis phylogeny. *Evolution and Development* 2(4): 222–233.
- Rouse, G. W. 2001. A cladistic analysis of Siboglinidae Caullery, 1914 (Polychaeta, Annelida): formerly the phyla Pogonophora and Vestimentifera. *Zoological Journal of the Linnean Society* 132: 55–80.
- Rouse, G. W. & Fauchald, K. 1995. The articulation of annelids. *Zoologica Scripta* 24(4): 269–301.
- Rouse, G. W. & Fauchald, K. 1997. Cladistics and Polychaetes. *Zoologica Scripta* 26: 139–204.
- Rouse, G. W. & Fitzhugh, K. 1994. Broadcasting fables: Is external fertilization really primitive? Sex, size, and larvae in sabellid polychaetes. *Zoologica Scripta* 23: 271–312.
- Rouse, G. W. & Pleijel, F. 2001. *Polychaetes*. Oxford University Press, Oxford.
- Rouse, G. W. & Pleijel, F. 2007. Annelida. *Zootaxa* 1668: 245–264.
- Rouse, G. W.; Goffredi, S. K. & Vrijenhoek, R. C. 2004. *Osedax*: Boneeating marine worms with dwarf males. *Science* 305: 668–671.
- Rousset, V.; Pleijel, F.; Rouse, G. W.; Erséus, C. & Siddall, M. 2007. A molecular phylogeny of annelids. *Cladistics* 23: 41–63.
- Rullier, F. 1951. Étude morphologique, histologique et physiologique de l'organe nuchal chez les Annelids Polychaètes sédentaires. *Annales de l'Institut Océanographique du Monaco* 25: 207–341.

- Ruppert, E. E. & Barnes, R. D. 1996. Zoologia dos Invertebrados. 6^a Edição. Editora Roca, São Paulo.
- Salvini-Plawen, L. V. 2000. What is convergent/homoplastic in Pogonophora? *Journal of Zoological Systematic and Evolution Research* 38: 133–147.
- Sasayama, Y., Matada, M., Fukumori, Y., Umabayashi, M., Matsuno, A., Nakagawa, T. & Imajima, M. 2003. External morphology of the posterior end, the “opistossoma” of the bear worm *Oligobrachia mashikoi* (Pogonophora). *Zoological Science* 20: 1411–1416.
- Savigny, J. C. 1818. Les Annelides. In: Lamarck, J.B. de (ed.): *Histoire Naturelle des Animaux sans Vertèbres* 5: 274–374.
- Schneider, H. 2003. Métodos de Análise Filogenética - Um guia prático 2a. Edição. 2. ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética & Holos Editora.
- Schröder, P. C. & Hermans, C. O. 1975. *Annelida: Polychaeta*. In *Reproduction of Marine Invertebrates*. vol. 3: Annelids and Echiurans. A. C. Giese and J. S. Pearse, eds. Academic Press, New York, pp. 1–23.
- Schulze, A. 2001. Ultrastructure of opisthosomal chaetae in Vestimentifera (Pogonophora, Obturata), and implications for phylogeny. *Acta Zoologica (Stockholm)* 82: 127–135.
- Schulze, A. 2003. Phylogeny of Vestimentifera (Siboglinidae, Annelida) inferred from morphology. *Zoologica Scripta* 32: 321–342.
- Schulze, A.; Cutler, E. B. & Giribet, G. 2005. Reconstructing the phylogeny of the Sipuncula. *Hydrobiologia* 535/536: 277–296.
- Scotland, R. W. Olmstead, R. G. & Bennett, J. R. 2003. Phylogeny Reconstruction: The Role of Morphology. *Systematic Biology* 54(4): 539–548.
- Schlötzer-Schrehardt, U. 1991. Ultrastructural differentiation of nuchal and dorsal organs during postembryonic end sexual development of *Pygospio elegans* Claparède (Polychaeta, Spionidae). *Ophelia Supplement* 5: 633–640.
- Sene-Silva, G. 2002. Phylogenetic relationships within Oweniidae Rioja (Polychaeta, Annelida). *Revista Brasileira de Zoologia* 19(4): 999–1010.
- Shu, D. 2005. On the Phylum Ventulicolia. *Chinese Science Bulletin* 50(20): 2342–2354.
- Shu, D. 2008. Cambrian explosion: Birth of tree of animals. *Gondwana Research* 14: 219–240.
- Shu, D. & Conway Morris, S. 2003. Response to Comment on “A New Species of Yunnanozoan with Implications for Deuterostome Evolution” *Science* 300: 1372.

- Shu, D. Conway Morris, S., Han, J., Chen, L., Zhan, Z. F., Liu, H. Q., Li, Y. & Liu, J. N. 2001. Primitive deuterostomes from the Chengjiang Lagerstätte (Lower Cambrian, China). *Nature* 414: 419–424.
- Shu, D. Conway Morris, S., Zhang, Z. F. & Han, J. 2010. The earliest history of the deuterostomes: the importance of the Chengjiang Fossil-Lagerstätte. *Proceedings of the Royal Society* 277: 165–174.
- Siewing, R. 1975. Thoughts about the phylogenetic–systematic position of Pogonophora. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 12: 127–138.
- Smart, T. I. & von Dassow, G. 2009. Unusual development of the Mitraria Larva in the Polychaete *Owenia collaris*. *The Biological Bulletin* 217: 253–268
- Smith, P. R., Ruppert, E. E. & Gardiner, S. L. 1978. A deuterostome-like nephridium in the mitraria larva of *Owenia fusiformis* (Polychaeta, Annelida). *The Biological Bulletin* 172: 315–323.
- Southward, E. C. 1975. Fine structure and phylogeny of the Pogonophora. *Symposium of the Zoological Society of London* 36: 235–251.
- Southward, E. C. 1980. Regionation and metamerisation in Pogonophora. *Zoologische Jhournal Anatomick* 10: 264–275.
- Southward, E. C. 1982. Bacterial symbionts in Pogonophora. *Journal of the Marine Biological Association U.K.* 62: 889–906.
- Southward, E. C. 1988. Development of the gut and segmentation of newly settled stages of *Ridgeia* (Vestimentifera), implication of relationships between Vestimentifera and Pogonophora. *Journal of the Marine Biological Association U.K.* 68: 465–487.
- Southward, E. C., 1993. Pogonophora. In Harrison, F. W. & M. E. Rice (eds), *Microscopic Anatomy of Invertebrates 12, Onychophora, Chilopoda, and lesser Protostomata*. Wiley- Liss., New York: 327–369.
- Southward, E. C. 1999. Development of Perviata and Vestimentifera (Pogonophora). *Hydrobiologia* 402: 185–202.
- Southward, E. C., Schulze, A. & Tunnicliffe, V. 2002. Vestimentiferans (Pogonophora) in the Pacific and Indian Oceans: a new genus from Lihir Island (Papua New Guines) and Java Trench, with the first report of *Arcovestia ivanovi* from the North Fiji. *Journal of Natural History* 36: 1179–1197.
- Southward, E. C., Schulze, A. & Gardiner, S. L. 2005. Pogonophora (Annelida) form and function. *Hydrobiology* 535/536: 227–251.

- Spies, R. B. 1975. Structure and function of the head in flabelligerid polychaetes. *Journal of Morphology* 147: 187–208.
- Sternberg, R. von 1997. Cladistics of the freshwater crab family Trichodactylidae (Crustacea: Decapoda): Appraising the reappraising. *Journal of Comparative Biology* 2(1): 49–62.
- Storch, V. & Schlotzer–Schrehardt, U. 1988. Sensory structures. In Westheide, W., Hermans, C.O. (eds). The ultrastructure of the Polychaeta (eds). *Microfauna Marina* 4: 121–133.
- Strathmann, R. R. 1993. Hypothesis on the origins of marine larvae. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 24: 89–117.
- Strathmann, R. R. & Bone, Q. 1997. Ciliary feeding assisted by suction from the muscular oral hood of phoronid larvae. *Biological Bulletin* 193:153–162.
- Struck, T. H. 2011. Direction of evolution with Annelida and the definition of Pleistoannelida. *Journal Zoological Systematics and Evolutionary Research* 49(4): 340–345.
- Struck, T. H.; Paul, C.; Hill, N.; Harmann, S.; Hösel, C.; Kube, M.; Lieb.; Meyer, A.; Tiedemann, R.; Purschke, G. & Bleidorn, C. 2011. Phylogenomic analysis unravel annelid evolution. *Nature* 471: 95–98.
- Swedmark, B. 1952. Note préliminaire sur un polychète sédentaire aberrant, *Psammodrilus balanoglossoides* n. gen., n. sp. *Arkiv för Zoologi* 4(8): 159–162.
- Swedmark, B. 1955. Rechercher sur la morfologie, le développement et la biologie de *Psammodrilus balanoglossoides*. *Archives of Zoological Experimental Genetics* 92: 141–220.
- Sweeney, L. B. & Luo, L. 2010. Fore brain: A hint of the ancestral cortex. *Cell* 141: 678–681.
- Swofford, D. L.; Olsen, G. L.; Wadell, P. J. & Hillis, D. M. 1996. *Phylogenetic inference*. In: Hillis, D.M., Moritz, C., Mable, B.K. (Eds), *Molecular systematics*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp. 407–514.
- Szucsich, N. U. & Wirkner, C. S. 2007. Homology: a synthetic concept of evolutionary robustness of patterns. *Zoologica Scripta* 36(3): 281–289.
- Tautz, D. 2004. Segmentation. *Developmental Cell* 7: 301–312.
- Telford, M. J. & Copley, R. R. 2011. Improving animal phylogenies with genomic data. *Trends in Genetics* 27(5): 168–195.

- Telford, M. J., Wise, M. J., & Gowri-Shankar, V. 2005. Consideration of RNA secondary structure significantly improves Likelihood-based estimates of phylogeny: examples from the Bilateria. *Molecular Biology and Evolution* 22(4): 1129–1136.
- Temereva, E. & Wanninger, A. 2012. Development of the nervous system in *Phoronopsis harmeri* (Lophotrochozoa, Phoronida) reveals both deuterostome- and trochozoan-like features. *BMC Evolutionary Biology* 12: 1–121.
- Terwilliger, R. C. 1980. Structures of invertebrate hemoglobins. *American Zoologist* 20: 53–67.
- Terwilliger, R. C., Terwilliger, N. B., Bonaventura, C., Bonaventura, J. & Schabtach, E. 1985. Structural and functional properties of hemoglobin from vestimentiferans Pogonophora *Lamellibrachia*. *Biochimica et Biophysica Acta* 829: 27–33.
- Terwilliger, R. C., Terwilliger, N. B., Hughes, G. M., Southward, A. J. & Southward, E. C. 1987. Studies on the haemoglobins of small Pogonophora. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 67: 219–234.
- Tessmar-Raible, K., Raible, F., Christodoulou, F., Guy, K., Rembold, M., Hausen, H. & Arendt, D. 2007. Conserved sensory-neurosecretory cell types in annelid and fish forebrain: insights into hypothalamus evolution. *Cell* 129: 1389–1400.
- Tomer, R., Denes, A. S., Tessmar-Raible, K. & Arendt, D. 2010. Profiling by image registration reveals common origin of annelid mushroom bodies and vertebrate pallium. *Cell* 142: 800–809.
- Tovar-Hernández, M. A. & Salazar-Vallejo, S. I. 2006. Sabellids (Polychaeta: Sabellidae) from the Grand Caribbean. *Zoological Studies* 45(1): 24–66.
- Tzetlin, A. B. & Purschke, G. 2005. Pharynx and intestine. *Hydrobiologia* 535/536: 113–126.
- Vannucci, M. 1959. *Catalogue of Marine Larvae*. Instituto da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Voigt, E. 1975. Tunnelbaue rezenter und fossiler Phoronidea. *Paläontologische Zeitschrift* 49: 135–167.
- Wägele, J. W. 1996. First principles of phylogenetic systematics: a basis for numerical methods used for morphological and molecular characters. *Vie Millie* 46(2): 125–238.
- Walton, L. B. 1927. The polychaete ancestry of the insects. *The American Naturalist* 61: 226–250.

- Watrous, L. E. & Wheeler, Q. D. 1981. The outgroup comparison method of character analysis. *Systematic Zoology* 30: 1–11.
- Webb, M. 1964. The posterior extremity of *Siboglinum fiordicum* (Pogonophora). *Sarsia* 15: 33–36.
- Westheide, W. 1997. The direction of evolution within the Polychaeta. *Journal of Natural History* 31: 1–15.
- Westheide, W., McHugh, D., Purschke, G. & Rouse, G. W. 1999. Systematization of the Annelida: different approaches. *Hydrobiologia* 402: 291–307.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics*. The theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley & Sons, New York.
- Wilkinson, M. 1995. A comparison of two methods of character construction. *Cladistics* 11: 297–308.
- Wilson, D. P. 1932. On the mitraria larva of *Owenia fusiformes* Delle Chiage. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Science* 221: 231–334.
- Winchell, C. J., Sullivan, J., Cameron, C. B., Swalla, B. J. & Mallatt, J. 2002. Evaluating hypotheses of deuterostome phylogeny and chordate evolution with new LSU and SSU ribosomal DNA data. *Molecular Biology and Evolution* 19: 762–776.
- Young, C. M.; Valazquez, E. & Metaxas, A. 1996. Embriology of Vestimentiferan tube worms from deep-sea methane-sulphide seeps. *Nature* 381: 514–516.
- Zanol, J., Paiva, P. C. & Attolini, A. S. 2000. *Eunice* and *Palola* (Eunicidae: Polychaeta) from the eastern Brazilian coast. *Bulletin of Marine Science* 67(1): 449–463.
- Zeppelini, D. Z. 2001. *Relações filogenéticas do gênero Arrhopalites (Collembola: Symphypleona: Arrhopalitidae)*. Tese de doutorado, USP, São Paulo, 188pp.
- Zeppelini, D. Z. 2011. Phylogeny of *Arrhopalites* s.l. (Collembola : Symphypleona : Arrhopalitidae): testing the monophyly of the recently erected genera *Arrhopalites* s.s. and *Pygmarrhopalites*. *Invertebrate Systematics* 25: 91–105.
- Zhadan, A. E. & Tzetlin, A. B. 2002. Comparative morphology of the feeding apparatus in the Terebellida (Annelida, Polychaeta). *Cahiers de Biologie Marine* 43: 149–164
- Zhong, M., Hansen, B., Nesnidal, M., Golombek, A., Halanych, K. & Struck, T. H. 2011. Detecting the symplesiomorphy trap: a multigene phylogenetic analysis of terebelliform annelids. *BMC Evolutionary Biology* 11: 369.

Zrzavý, J. Říha, P., Piálek, L. & Janouškovec, J. 2009. Phylogeny of Annelida (Lophotrochozoa): total-evidence analysis of morphology and six genes. *BMC Evolutionary Biology* 9: 189.