

FILIPPE VILAR DE MELO DE SOUZA OLIVEIRA

**Panorama histórico e atual da filogenia de Deuterostomia: de Grobben à controvérsia
entre Nephrozoa e Xenambulacraria**

São José do Rio Preto

2026

FILIPPE VILAR DE MELO DE SOUZA OLIVEIRA

**Panorama histórico e atual da filogenia de Deuterostomia: de Grobben à
controvérsia entre Nephrozoa e Xenambulacraria**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao curso de Ciências Biológicas do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", como requisito parcial para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Francisco Langeani Neto

**SÃO JOSÉ DO RIO PRETO
2026**

O48p

Oliveira, Filipe Vilar de Melo de Souza

Panorama histórico e atual da filogenia de Deuterostomia : de Grobben à controvérsia entre Nephrozoa e Xenambulacraria / Filipe Vilar de Melo de Souza Oliveira. -- São José do Rio Preto, 2026
75 p. : il.

Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto
Orientador: Francisco Langeani Neto

1. Filogenia. 2. Zoologia. 3. Análise cladística. 4. Evolução. 5. Revisão. I. Título.

FILIPPE VILAR DE MELO DE SOUZA OLIVEIRA

**Panorama histórico e atual da filogenia de Deuterostomia: de Grobben à controvérsia
entre Nephrozoa e Xenambulacraria**

Trabalho de Conclusão de Curso (TCC)
apresentado como parte dos requisitos para
obtenção do título de Bacharel em Ciências
Biológicas, junto ao Conselho de Curso de
Bacharelado em Ciências Biológicas, do
Instituto de Biociências, Letras e Ciências
Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio
de Mesquita Filho”, Câmpus de São José do Rio
Preto.

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Francisco Langeani Neto
UNESP – Câmpus de São José do Rio Preto
Orientador

Prof. Dr. Tiago Leite Pezzuti
UNESP – Câmpus de São José do Rio Preto

Prof. Dr. Rafael Delcourt de Seixas de Ferreira
UNESP – Câmpus de São José do Rio Preto

São José do Rio Preto
03 de julho de 2026

*Tentava compreender com as conceptivas
Funções do encéfalo as substâncias vivas
Que nem Spencer, nem Haeckel compreenderam...*

*E via em mim, coberto de desgraças,
O resultado de bilhões de raças
Que há muitos anos desapareceram!*

Augusto dos Anjos

RESUMO

Deuterostomia foi historicamente definido a partir de critérios embriológicos, especialmente o destino do blastóporo, a clivagem radial, a enterocelia e a organização tripartida do corpo. Ao longo do século XX e início do século XXI, a filogenia molecular e a filogenômica reconfiguraram profundamente esse conceito, realocando linhagens como Lophophorata e Chaetognatha para fora de Deuterostomia e tornando a posição de Xenacoelomorpha um ponto crítico para a interpretação da monofilia do clado. Este trabalho apresenta uma revisão de escopo histórico-conceitual sobre a trajetória de Deuterostomia, das definições embriológicas clássicas às hipóteses filogenômicas contemporâneas. A revisão sintetiza 112 fontes e reconstrói a transição dos critérios embriológicos clássicos para o conjunto atual de sinapomorfias propostas, com destaque para as fendas faríngeas e o cluster gênico faríngeo. Discute a erosão progressiva dos critérios diagnósticos tradicionais e as hipóteses concorrentes sobre a posição de Xenacoelomorpha, bem como o questionamento recente da própria monofilia de Deuterostomia. Conclui-se que a controvérsia sobre Deuterostomia, Nephrozoa e Xenambulacraria persiste por razões que vão além da quantidade de dados disponíveis, envolvendo dependência metodológica, tratamento das ausências e adequação dos modelos, e que o clado deve ser entendido simultaneamente como um nome histórico e como uma hipótese filogenética em revisão.

Palavras-chave: Xenacoelomorpha; Ambulacraria; homoplasia; fendas faríngeas; evo-devo; revisão de escopo; sistemática filogenética.

ABSTRACT

Deuterostomia was historically defined by embryological criteria, especially blastopore fate, radial cleavage, enterocoely and tripartite body organization. During the twentieth and early twenty-first centuries, molecular phylogenetics and phylogenomics deeply reshaped this concept, moving lineages such as Lophophorata and Chaetognatha outside Deuterostomia and making the position of Xenacoelomorpha a central issue for interpreting the monophyly of the clade. This work presents a historical-conceptual scoping review of the trajectory of Deuterostomia, from classical embryological definitions to contemporary phylogenomic hypotheses. The review synthesizes 112 sources and reconstructs the transition from classical embryological criteria to the current set of proposed synapomorphies, including pharyngeal slits and the pharyngeal gene cluster. It discusses the progressive erosion of the traditional diagnostic criteria and the competing hypotheses on the position of Xenacoelomorpha, as well as the recent questioning of the monophyly of Deuterostomia itself. The review concludes that the Deuterostomia, Nephrozoa and Xenambulacraria controversy persists for reasons that go beyond the amount of available data, involving methodological dependence, the treatment of absences and model adequacy, and that the clade should be understood simultaneously as a historical name and as a phylogenetic hypothesis under revision.

Keywords: Xenacoelomorpha; Ambulacraria; homoplasy; pharyngeal slits; evo-devo; scoping review; phylogenetic systematics.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Distribuição das 112 fontes da revisão por tipo de estudo.....	19
Figura 2. Marcos nomenclaturais da controvérsia sobre Deuterostomia.....	23
Figura 3. A dicotomia clássica Protostomia e Deuterostomia.....	25
Figura 4. Critérios embriológicos clássicos e sua revisão.	26
Figura 5. Destino do blastóporo: critério clássico e realidade documentada.	26
Figura 6. Hipóteses concorrentes para a posição filogenética de Xenacoelomorpha.....	32
Figura 7. Topologias alternativas para as relações entre Chordata, Ambulacraria e Protostomia.....	36
Figura 8. Os nove caracteres clássicos de Deuterostomia reavaliados.....	37
Figura 9. Cladograma de Deuterostomia com sinapomorfias morfológicas.	47

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	9
1.1 Contexto histórico e filogenético.....	14
1.2 Problema de pesquisa	14
1.3 Justificativa.....	14
1.4 Objetivos.....	15
1.4.1 Objetivo geral	15
1.4.2 Objetivos específicos.....	15
2 MÉTODOS.....	16
2.1 Mapeamento da literatura	16
2.1.1 Critérios de elegibilidade.....	16
2.1.2 Fontes de informação.....	16
2.1.3 Estratégia de identificação da literatura.....	17
2.1.4 Seleção das fontes de evidência	17
2.1.5 Charting de dados	18
2.1.6 Síntese dos resultados.....	18
2.2 Seleção e características das fontes	18
2.2.1 Resultado da seleção e número de fontes incluídas.....	18
2.2.2 Características das fontes incluídas	19
2.3 Ferramentas de apoio à elaboração.....	19
3 A TRAJETÓRIA DO CONCEITO DE DEUTEROSTOMIA: DA DEFINIÇÃO EMBRIOLÓGICA À EROÇÃO DOS CRITÉRIOS	21
3.1 Origem do conceito de Deuterostomia	21
3.1.1 Panorama histórico e fundamentos conceituais.....	21
3.1.2 A dicotomia Protostomia-Deuterostomia: origem, critérios e recepção.....	23
3.2 Reavaliação dos critérios embrionários clássicos.....	25
3.2.1 Nomes legado: a reavaliação dos critérios diagnósticos clássicos	25

3.3 Realocações filogenéticas.....	28
3.3.1 Realocações filogenéticas: Lophophorata	28
3.3.2 Realocações filogenéticas: Chaetognatha.....	30
3.3.3 Realocações filogenéticas: Xenacoelomorpha e a raiz de Bilateria	31
3.4 Sinapomorfias remanescentes.....	36
3.4.1 Sinapomorfias modernas de Deuterostomia	36
3.5 Relações internas de Deuterostomia.....	42
3.5.1 Relações internas de Deuterostomia: a hipótese Ambulacraria.....	42
3.5.2 Relações internas de Deuterostomia: Chordata	44
3.6 O conceito erodido.....	47
4 DISCUSSÃO	48
4.1 Deuterostomia como nome histórico e hipótese filogenética	48
4.2 O problema das ausências: plesiomorfia ou perda secundária?	48
4.3 Suporte nominal versus confiabilidade filogenômica	48
4.4 Implicações para sinapomorfias de Deuterostomia	50
4.5 Limitações	51
5 CONCLUSÕES	53
REFERÊNCIAS	55
APÊNDICE A – Quadro de extração de dados (charting) das 112 fontes incluídas na revisão	62

1 INTRODUÇÃO

A reconstrução das relações evolutivas entre organismos constitui um dos objetivos centrais da sistemática filogenética, na medida em que visa documentar a diversidade biológica e inferir relações de ancestralidade comum entre linhagens (WILEY; LIEBERMAN, 2011). Essa inferência é operacionalizada pela comparação de caracteres, entendidos como traços herdáveis observáveis, que podem incluir desde atributos morfológicos, anatômicos, desenvolvimentais e fisiológicos até sequências de DNA e outros dados moleculares, desde que homólogos (WILEY; LIEBERMAN, 2011). Com a amplificação e o sequenciamento de DNA, hipóteses de relacionamento evolutivo que antes dependiam sobretudo de anatomia comparada passaram a ser testadas também por outra fonte independente de dados, ampliando o repertório de evidências utilizadas na inferência filogenética (TELFORD; BUDD; PHILIPPE, 2015).

Em uma árvore filogenética, os ramos delimitam grupos monofiléticos, também chamados de clados, isto é, conjuntos que correspondem ao ancestral comum mais recente e a todos os seus descendentes (HENNIG, 1966). A delimitação desses grupos é sustentada por apomorfias, estados derivados de caracteres, e quando tais estados derivados são compartilhados por dois ou mais táxons são frequentemente denominados sinapomorfias. O estado ancestral de um caráter é denominado plesiomorfia, e um estado derivado restrito a uma única linhagem terminal, autapomorfia. Nem plesiomorfias compartilhadas nem autapomorfias fornecem evidência de agrupamento. Como a evolução de caracteres pode envolver transformações subsequentes, incluindo reversões e processos de redução, a distribuição observável de um estado derivado nos táxons atuais pode ser alterada por eventos posteriores ao surgimento do caráter no ramo ancestral do clado (WILEY; LIEBERMAN, 2011).

É necessário distinguir homologia, definida como similaridade por origem comum, de homoplasia, definida como similaridade resultante de convergência, paralelismo ou reversão (WILEY; LIEBERMAN, 2011). A não identificação de homoplasias pode levar à proposição de agrupamentos artificiais, por exemplo quando semelhanças decorrentes de convergência evolutiva são interpretadas como evidência de ancestralidade compartilhada, produzindo hipóteses que não correspondem a clados naturais. Entre os caracteres mobilizados nessa inferência, os do desenvolvimento embrionário tiveram papel histórico central na delimitação dos grandes grupos animais, tema retomado a seguir.

No desenvolvimento embrionário dos animais, a gastrulação corresponde a um conjunto de movimentos e rearranjos celulares que culmina na formação de folhetos germinativos, tecidos dos quais dependem as etapas subsequentes da ontogênese (GILBERT; BARRESI,

2016). Em termos funcionais, esse processo estabelece a separação entre células que interagem diretamente com o ambiente, associadas a funções locomotoras, sensoriais e de proteção, e células relacionadas ao processamento de materiais ingeridos, vinculadas a funções nutritivas.

Os primeiros dois folhetos reconhecíveis são ectoderme e endoderme, e em muitos animais forma-se também uma mesoderme entre ambos. De modo geral, a ectoderme origina o sistema nervoso e a pele externa e seus derivados, a endoderme origina a maior parte do tubo digestório e estruturas associadas, e a mesoderme contribui para musculatura, revestimentos celômicos e parte importante das estruturas internas de suporte (GILBERT; BARRESI, 2016). Em vertebrados, a lâmina mesodérmica subdivide-se em três regiões. O epímero, ou mesoderme paraxial, forma os somitos, dos quais derivam esclerótomo, miótomo e dermátomo. O mesômero, ou mesoderme intermediária, origina parte do sistema excretor. O hipômero, ou mesoderme lateral, forma os revestimentos celômicos (KARDONG, 2019). Em cordados, parte da ectoderme diferencia-se como placa neural e se internaliza para formar o cordão nervoso dorsal oco, evidenciando que neurulação é um modo particular de morfogênese de um tecido que continua sendo ectodérmico (GILBERT; BARRESI, 2016).

Durante a gastrulação por invaginação em embriões do tipo coeloblástula, as células invaginadas passam a constituir a endoderme e formam o intestino embrionário, o arquêntero (NIELSEN, 2011). A abertura associada a esse processo é o blastóporo, e seu destino foi historicamente empregado como um dos critérios clássicos para distinguir protostômios de deuterostômios (GROBBEN, 1908).

Em classificações tradicionais, os bilatérios (Bilateria) foram frequentemente apresentados como uma dicotomia entre Protostomia e Deuterostomia, baseada sobretudo no destino do blastóporo, isto é, a abertura do arquêntero para o exterior formada durante a gastrulação. Em protostômios, o blastóporo contribui primariamente para a formação da boca, enquanto em deuterostômios ele contribui primariamente para a formação do ânus, sendo a boca uma formação secundária (GROBBEN, 1908). Em sínteses filogenômicas recentes, essa dicotomia é em geral reinterpretada como a divisão interna de Nephrozoa (Protostomia + Deuterostomia), com Xenacoelomorpha frequentemente tratada fora dessa bipartição, ponto que será retomado adiante (CANNON et al., 2016).

Outros critérios embriológicos, além do destino do blastóporo, foram historicamente associados a essa dicotomia, como o padrão de clivagem embrionária, frequentemente descrito como espiral em protostômios e radial em deuterostômios, e o modo de formação do celoma, por esquizocelia (a partir da divisão de uma mesoderme inicialmente maciça) ou enterocelia (por evaginação de bolsas do arquêntero), respectivamente (NIELSEN, 2011). Contudo,

estudos comparativos e revisões em evo-devo (biologia evolutiva do desenvolvimento) indicam que esses caracteres apresentam plasticidade evolutiva, podem ocorrer de forma convergente em diferentes linhagens e, por isso, não constituem sinapomorfias inequívocas para delimitar Protostomia e Deuterostomia em todos os casos (MARTINDALE; HEJNOL, 2009; HEJNOL; MARTÍN-DURÁN, 2015). Essa mudança de perspectiva provém sobretudo da biologia evolutiva do desenvolvimento (evo-devo), campo que integra genética do desenvolvimento e evolução para investigar como alterações nos programas embrionários geram diversidade morfológica; ao comparar vias de sinalização e padrões de expressão gênica entre filos, ela revelou que muitos traços do desenvolvimento antes considerados conservados variam entre os filos e reaparecem de forma independente em linhagens distantes.

A filogenia de Metazoa, hoje sustentada por evidências morfológicas e filogenômicas, recupera de forma consistente grandes linhagens (por exemplo, Bilateria, Deuterostomia, Protostomia, Ecdysozoa e Spiralia), mas ainda não resolve de maneira consensual o enraizamento do grupo. Em particular, persiste o debate entre hipóteses que posicionam Porifera como grupo-irmão dos demais animais (Porifera-first) e hipóteses que posicionam Ctenophora como a linhagem mais basal (Ctenophora-first), o que tem implicações diretas para reconstruções sobre a evolução de caracteres complexos, como tecidos e sistemas neurais (RYAN et al., 2013; MOROZ et al., 2014; SIMION et al., 2017). Essa controvérsia é relevante para a presente revisão porque a polarização de caracteres ancestrais em Bilateria depende da resolução das relações basais de Metazoa, que afeta diretamente o estado plesiomórfico inferido para Urbilateria e, por extensão, para o ancestral comum de Deuterostomia.

Independentemente dessa incerteza na base da árvore, os bilatérios (Bilateria) constituem uma linhagem central para a macroevolução animal e, em hipóteses filogenômicas recentes, têm sido frequentemente organizados, sob a hipótese Nephrozoa, em dois ramos: Xenacoelomorpha e Nephrozoa, este último subdividido em Protostomia e Deuterostomia (CANNON et al., 2016; TELFORD; BUDD; PHILIPPE, 2015). Protostomia subdivide-se em Spiralia e Ecdysozoa, esta última reunindo artrópodes, nematódeos e demais filos que mudam a cutícula (ecdise). Dentro de Spiralia, o agrupamento Lophotrochozoa reúne anelídeos, moluscos e outros grupos afins, ao lado de linhagens como Gnathifera (GIRIBET; EDGECOMBE, 2020). Deuterostomia, em sua circunscrição atual mais comum, reúne Echinodermata, Hemichordata e Chordata (BOURLAT et al., 2006). Essa composição aproxima-se da formulação original do termo por Grobden (1908), em um contexto pré-cladístico, embora a circunscrição original incluísse também Chaetognatha, único grupo posteriormente realocado para fora do clado (ver seção 3.3.2).

Xenacoelomorpha é um clado de bilatérios morfologicamente simples e, em geral, marinhos, composto por dois grandes subclados: Xenoturbellida e Acoelomorpha, este último compreendendo Acoela e Nemertodermatida (PHILIPPE et al., 2011; CANNON et al., 2016). A monofilia de Xenacoelomorpha é hoje sustentada por análises filogenômicas amplas (CANNON et al., 2016), e o sequenciamento do genoma de *Xenoturbella bocki* acrescenta evidência compatível, ao mostrar conservação da estrutura genômica e da ligação gênica ancestral no grupo (SCHIFFER et al., 2024). Análises anteriores já recuperavam a monofilia e a posição basal de Acoelomorpha (HEJNOL et al., 2009). A importância filogenética de Xenacoelomorpha está na sua posição: dependendo da topologia recuperada, o clado é grupo-irmão do conjunto Protostomia mais Deuterostomia (CANNON et al., 2016) ou apenas de Ambulacraria (PHILIPPE et al., 2019; MULHAIR et al., 2022), com implicações distintas para a reconstrução do último ancestral comum dos bilatérios.

A posição filogenética de Xenacoelomorpha permanece debatida e constitui uma das questões mais controversas da filogenia animal contemporânea. Em termos de frequência e suporte em filogenômica, a hipótese Nephrozoa, que posiciona Xenacoelomorpha como grupo-irmão de Protostomia mais Deuterostomia, tem sido a mais frequentemente recuperada. Cabe esclarecer que Nephrozoa, proposto por Jondelius et al. (2002) para o clado de Bilateria com exclusão de Acoelomorpha e hoje entendido, após a inclusão de *Xenoturbella* no grupo, como Bilateria com exclusão de Xenacoelomorpha (corroborado por CANNON et al., 2016), reúne Protostomia e Deuterostomia. O termo difere, portanto, de Bilateria, que inclui Xenacoelomorpha por definição. Essa hipótese é recuperada com forte suporte filogenômico em análises amplas, inclusive sob modelos site-heterogêneos, que permitem que diferentes posições do alinhamento evoluam segundo processos de substituição distintos e são tidos como mais realistas para atenuar erros sistemáticos em nós profundos (CANNON et al., 2016). Ainda assim, a hipótese Xenambulacraria, que agrupa Xenacoelomorpha com Ambulacraria (Echinodermata mais Hemichordata), permanece viável em estudos que enfatizam a mitigação de erros sistemáticos (PHILIPPE et al., 2019; MULHAIR et al., 2022). Em paralelo, Redmond (2024) argumenta que a monofilia de Acoelomorpha seria um artefato de atração de ramos longos e recupera Acoela e *Xenoturbella* em um mesmo clado. O atlas de tipos celulares de *Xenoturbella bocki* de Robertson et al. (2024) acrescenta evidência compatível com a unidade de Xenacoelomorpha, sem resolver, por si só, a posição do clado na árvore.

A controvérsia sobre o posicionamento de Xenacoelomorpha deve ser distinguida da questão, conceitualmente separável, do suporte estatístico para a monofilia de Deuterostomia no sentido tradicional (Ambulacraria + Chordata). Em outras palavras, decidir onde entra

Xenacoelomorpha não resolve, por si só, se Ambulacraria e Chordata formam um clado. Essa monofilia tem sido questionada por análises filogenômicas que apontam um ramo deuterostômio curto e sensível a vieses, com suporte relativamente baixo e topologias alternativas dependendo de escolhas analíticas, independentemente de onde Xenacoelomorpha seja colocado (KAPLI et al., 2021; PHILIPPE et al., 2019).

Os deuterostômios foram historicamente descritos a partir de critérios embriológicos, como a contribuição primária do blastóporo para a formação do ânus, a clivagem radial e a enterocelia (GROBBEN, 1908; HERTWIG; HERTWIG, 1881; HATSCHEK, 1888). Entretanto, os dados comparativos reunidos mostram que esses traços variam entre as linhagens e reaparecem em grupos externos a Deuterostomia, o que compromete seu uso como marcadores exclusivos do grupo (MARTÍN-DURÁN et al., 2012). Por isso, a circunscrição contemporânea de Protostomia e Deuterostomia é sustentada sobretudo por evidências de filogenia molecular (HALANYCH et al., 1995; MARLÉTAZ et al., 2006), ainda que sinapomorfias morfológicas e desenvolvimentais plausíveis existam e permaneçam em discussão (TELFORD, 2025).

Estudos recentes têm destacado as fendas faríngeas como um dos candidatos a sinapomorfia de Deuterostomia, pois elas ocorrem de modo consistente em cordados e hemicordados e são interpretadas como parte do repertório ancestral do grupo, ainda que possam ter sido modificadas ou perdidas em algumas linhagens, como sugerido para equinodermos (SIMAKOV et al., 2015).

A história de Deuterostomia reúne dois problemas que, embora relacionados, nem sempre foram tratados separadamente: a trajetória histórica de um nome zoológico e a validade filogenética de um clado profundo de Bilateria. Desde Grobben (1908), Deuterostomia esteve ligado a um conjunto de caracteres embriológicos tidos como diagnósticos; a filogenia molecular e a filogenômica revelaram, porém, que parte deles decorre de convergência, corresponde a estados ancestrais amplos ou depende de como cada caráter é interpretado (MARLÉTAZ et al., 2006; MARTÍN-DURÁN et al., 2012). O que se transforma, ao longo dessa história, são sobretudo as relações filogenéticas propostas para o grupo; a cada rearranjo, muda também o conteúdo do conceito de Deuterostomia, isto é, quais táxons e quais caracteres ele abrange.

A revisão do conceito de Deuterostomia exige percorrer a embriologia clássica, a realocação de táxons historicamente associados ao clado e as hipóteses modernas sobre Ambulacraria, Chordata e Xenacoelomorpha. Essa trajetória histórica e conceitual permite organizar criticamente o debate sobre a posição de Xenacoelomorpha e a monofilia de

Deuterostomia à luz das evidências atuais, de modo que reconstruir a história do conceito e avaliar o sinal filogenético que hoje o sustenta constituem, na prática, um mesmo argumento.

1.1 Contexto histórico e filogenético

Deuterostomia ocupa uma posição central na interpretação da origem dos cordados e da organização profunda de Bilateria. A hipótese tradicional reúne Chordata e Ambulacraria, mas análises recentes colocam em tensão esse arranjo ao discutir se Xenacoelomorpha é o ramo mais basal dos bilaterais, como em Nephrozoa, ou grupo-irmão de Ambulacraria, como em Xenambulacraria.

1.2 Problema de pesquisa

O problema central vai além de contrastar as hipóteses alternativas para a posição de Xenacoelomorpha (Nephrozoa e Xenambulacraria). Envolve avaliar de que maneira critérios históricos, modelos filogenômicos, suporte estatístico, concordância entre genes e tratamento de ausências moldam a interpretação da monofilia de Deuterostomia.

1.3 Justificativa

Deuterostomia representa, segundo hipóteses filogenômicas recentes, um dos dois grandes clados que compõem Nephrozoa, constituindo uma linhagem de importância central para a compreensão da evolução dos Bilateria (LOWE et al., 2015; CANNON et al., 2016; SIMAKOV et al., 2015). Revisar esse conceito importa justamente porque o nome permanece em uso corrente, no ensino e na literatura, mesmo depois de perder a base diagnóstica que o originou; mapear a defasagem entre o nome herdado e a evidência que hoje o sustenta é o próprio objeto desta revisão.

A literatura sobre Deuterostomia é vasta e heterogênea, abrangendo desde trabalhos clássicos do início do século XX até análises filogenômicas contemporâneas (SWALLA; SMITH, 2008; GIRIBET; EDGEcombe, 2020; BRUSCA; GIRIBET; MOORE, 2022). Esta diversidade inclui diferentes tipos de evidência, como morfológica, molecular e paleontológica, diferentes abordagens analíticas e diferentes questões de pesquisa. Mapear sistematicamente esta literatura é essencial para compreender como o conceito evoluiu historicamente, identificar os principais marcos que redefiniram o clado e reconhecer lacunas e controvérsias que permanecem em aberto.

A contribuição específica está em conectar a embriologia clássica que fundou o conceito às escolhas de modelo que hoje decidem o debate sobre sua monofilia, evidências em geral tratadas de forma isolada na literatura.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo geral

Analisar a evolução histórica e conceitual de Deuterostomia e, com base em revisão de escopo da literatura, mapear e organizar criticamente o debate sobre a posição de Xenacoelomorpha na base de Bilateria e sobre a monofilia de Deuterostomia, contrastando os tipos de evidência, os modelos analíticos e o tratamento das ausências invocados pelas hipóteses concorrentes.

1.4.2 Objetivos específicos

1. Mapear historicamente a origem, transformação e reinterpretação do conceito de Deuterostomia.
2. Sintetizar as realocações filogenéticas de táxons historicamente associados ao clado, com ênfase em Lophophorata, Chaetognatha e Xenacoelomorpha.
3. Revisar as sinapomorfias morfológicas, embriológicas e moleculares propostas para Deuterostomia.
4. Sintetizar as hipóteses filogenéticas sobre as relações internas de Deuterostomia, incluindo a posição de Ambulacraria e, no interior de Chordata, a hipótese Olfactores (Urochordata mais Vertebrata).
5. Discutir, à luz da literatura, como o suporte estatístico, a concordância entre genes, o tratamento das ausências e a adequação dos modelos afetam a interpretação da monofilia de Deuterostomia e a posição de Xenacoelomorpha.

2 MÉTODOS

2.1 Mapeamento da literatura

Esta revisão de escopo foi conduzida por meio de rastreamento de citações (citation tracking), estratégia apropriada ao caráter histórico e conceitual do tema. A identificação da literatura partiu de obras de referência reconhecidas e seguiu o rastreamento das citações a partir delas, e não uma busca sistemática exaustiva em bases de dados indexadas, embora buscas direcionadas e não exaustivas no Web of Science e no Google Scholar tenham sido empregadas como complemento para captar a literatura recente. As etapas dessa estratégia estão detalhadas nas seções seguintes.

2.1.1 Critérios de elegibilidade

Fontes de evidência elegíveis:

1. Estudos filogenéticos (morfológicos, moleculares, combinados ou de evidência total) que incluam Deuterostomia ou seus táxons constituintes.
2. Trabalhos históricos seminais que estabeleceram ou redefiniram a circunscrição ou as relações internas do clado.
3. Livros-texto e obras de referência de editoras acadêmicas reconhecidas.
4. Artigos de revisão que sintetizem o conhecimento sobre o tema.
5. Trabalhos redigidos em inglês, alemão ou francês, este último no caso de obras históricas seminais.
6. Sem restrição temporal inferior, dado o caráter histórico-conceitual da revisão.

Fontes excluídas:

1. Estudos puramente ecológicos, fisiológicos ou biogeográficos sem componente filogenético.
2. Resumos de congresso sem dados primários publicados.
3. Estudos focados exclusivamente em relações intraespecíficas ou populacionais.
4. Trabalhos que mencionem Deuterostomia apenas tangencialmente, sem análise das relações filogenéticas do clado.

2.1.2 Fontes de informação

Dada a natureza histórico-conceitual desta revisão, a identificação da literatura seguiu uma abordagem de citation tracking (busca por citações), partindo de obras de referência contemporâneas que sintetizam o conhecimento sobre filogenia de Deuterostomia:

1. The Invertebrate Tree of Life, de Giribet e Edgecombe (2020)

2. Invertebrates, 4ª edição, de Brusca, Giribet e Moore (2022)

3. A revisão abrangente da filogenia de Deuterostomia de Swalla e Smith (2008)

Esta abordagem é particularmente apropriada para revisões de escopo com foco histórico-conceitual, onde a literatura relevante é melhor identificada por meio de redes de citação a partir de sínteses autorizadas do que por buscas não direcionadas em bases de dados (GREENHALGH; PEACOCK, 2005).

2.1.3 Estratégia de identificação da literatura

A identificação das fontes seguiu quatro etapas:

Etapa 1. Obras de referência (conjunto inicial): Identificação dos trabalhos seminais históricos e filogenéticos citados nas obras de referência listadas acima, que constituíram o conjunto inicial (seeding) do rastreamento de citações.

Etapa 2. Backward citation tracking: Verificação sistemática das listas de referências dos trabalhos identificados na Etapa 1 para identificar literatura adicional relevante.

Etapa 3. Busca complementar direcionada e rastreamento para a frente: Para tópicos específicos com literatura em rápida evolução (posição de Xenacoelomorpha, debate Nephrozoa versus Xenambulacraria), foram realizadas buscas complementares no Web of Science e Google Scholar, incluindo o rastreamento das citações para a frente (forward citation tracking) dos trabalhos seminais, para identificar publicações recentes (de 2020 em diante) não capturadas nas obras de referência.

Etapa 4. Atualização complementar: Em 04 de maio de 2026, foi realizada uma busca complementar com o objetivo de incorporar literatura publicada entre o fechamento da primeira versão do trabalho e essa data, bem como referências históricas fundadoras identificadas como ausentes na revisão inicial. Essa atualização utilizou os mesmos critérios de elegibilidade descritos na seção 2.1 e seguiu o procedimento de rastreamento de citações descrito nas Etapas 1 e 2 desta seção, a partir de Telford (2025), Serra Silva et al. (2025) e Carlisle et al. (2024). Uma consolidação final incorporou artigos recentes e referências de síntese identificados pelo mesmo procedimento.

2.1.4 Seleção das fontes de evidência

As fontes identificadas foram avaliadas pelo autor quanto à sua relevância para os objetivos da revisão. A seleção priorizou trabalhos que: (i) estabeleceram marcos conceituais na história do clado; (ii) apresentaram análises filogenéticas que modificaram a circunscrição de Deuterostomia; ou (iii) sintetizaram o estado atual do conhecimento sobre o tema.

2.1.5 Charting de dados

Os dados de cada fonte incluída foram extraídos de forma padronizada nos seguintes campos: (a) referência (autores e ano); (b) tipo de estudo, classificado pela abordagem predominante em uma de sete categorias: obras históricas pré-cladísticas (anteriores à sistemática filogenética moderna), filogenia clássica (inferência filogenética a partir de morfologia ou de poucos marcadores moleculares), filogenômica e genômica (inferência em escala genômica e estudos de sequenciamento, sintenia ou estrutura de genomas), evo-devo (biologia do desenvolvimento e expressão gênica), paleontologia (dados de fósseis), revisões e obras de referência (sínteses e livros-texto) e estudos metodológicos (métodos de revisão de escopo ou de análise filogenética); (c) tipo de dados (moleculares, morfológicos, combinados, paleontológicos (dados morfológicos de fósseis), genômicos ou conceituais); (d) foco taxonômico principal; (e) resumo ou achados-chave, incluindo a conclusão principal para a circunscrição ou relações de Deuterostomia.

Essa estrutura simplificada permite caracterização adequada das fontes mantendo factibilidade operacional, conforme recomendado para revisões de escopo (PETERS et al., 2020).

2.1.6 Síntese dos resultados

Dada a heterogeneidade das fontes (trabalhos históricos, estudos filogenéticos com diferentes métodos e marcadores, livros-texto), os resultados foram sintetizados de forma narrativa. A síntese foi organizada tematicamente para reconstruir a evolução do conceito de Deuterostomia, identificando os principais marcos conceituais, mudanças na circunscrição do clado e controvérsias atuais. O capítulo 3 apresenta essa síntese e cumpre a função de seção de resultados: em vez de um tópico rotulado Resultados, adota-se uma organização temático-cronológica, que acompanha a própria história do conceito, da origem embriológica às controvérsias filogenômicas atuais.

2.2 Seleção e características das fontes

2.2.1 Resultado da seleção e número de fontes incluídas

A estratégia de citation tracking, descrita nas seções 2.1.2 e 2.1.3, identificou um total de 112 fontes incluídas após as etapas de atualização complementar. As fontes selecionadas distribuem-se ao longo de mais de um século e meio de literatura, abrangendo desde trabalhos pré-cladísticos do final do século XIX (HAECKEL, 1866; KOWALEVSKY, 1866, 1867; LANKESTER, 1875; HERTWIG; HERTWIG, 1881; METSCHNIKOFF, 1881; BATESON,

1886; HATSCHEK, 1888) e a proposição original de Deuterostomia por Grobben (1908) até as análises e sínteses mais recentes (KAPLI et al., 2021; SERRA SILVA et al., 2025; TELFORD, 2025).

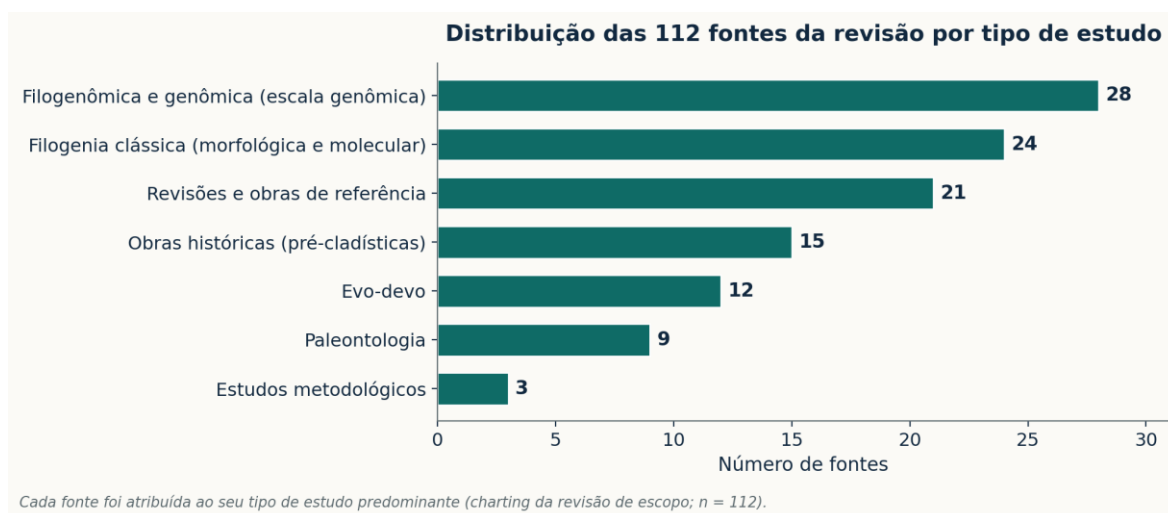
2.2.2 Características das fontes incluídas

As 112 fontes incluídas distribuem-se da seguinte forma quanto ao tipo de estudo: filogenômica e genômica em escala genômica (28 fontes); filogenia clássica, morfológica e molecular por marcadores (24); revisões e obras de referência (21); obras históricas pré-cladísticas (15); evo-devo (12); paleontologia (9) e estudos metodológicos (3). Quanto ao tipo de dados, as evidências moleculares, mitogenômicas e genômicas somam cerca de 41 por cento das fontes; as morfológicas e desenvolvimentais, cerca de 28 por cento; as conceituais e metodológicas, cerca de 14 por cento; as combinadas, cerca de 8 por cento; e as paleontológicas, cerca de 8 por cento. O charting das 112 fontes, com autores, ano, categoria, tipo de dados, táxon principal e achados-chave, foi sintetizado de forma narrativa nas seções 3.1 a 3.6 a seguir. A planilha completa de charting é disponibilizada como anexo deste trabalho.

A Figura 1 apresenta a distribuição dessas 112 fontes por tipo de estudo.

Figura 1. Distribuição das 112 fontes da revisão por tipo de estudo.

Número de fontes incluídas na revisão de escopo, distribuídas pelas sete categorias de tipo de estudo definidas no charting (seção 2.1.5). Predominam os estudos filogenômicos e genômicos em escala genômica e a filogenia clássica, seguidos das revisões e obras de referência.



Fonte: elaborada pelo autor (2026), a partir do charting das fontes incluídas.

2.3 Ferramentas de apoio à elaboração

Na elaboração deste trabalho, foram utilizadas ferramentas de inteligência artificial baseadas em grandes modelos de linguagem como apoio à tradução de fontes históricas em francês e

alemão, à revisão semântica e gramatical do texto e à elaboração das figuras conceituais. A concepção do trabalho, a seleção e a interpretação das evidências, as decisões metodológicas e a responsabilidade científica integral pelo conteúdo são do autor.

3 A TRAJETÓRIA DO CONCEITO DE DEUTEROSTOMIA: DA DEFINIÇÃO EMBRIOLÓGICA À EROÇÃO DOS CRITÉRIOS

Esta seção reconstrói a trajetória histórico-conceitual da filogenia de Deuterostomia. O foco é documentar como Deuterostomia passou de um agrupamento definido por critérios embriológicos clássicos a uma hipótese filogenética cuja robustez passou a ser debatida à luz de dados moleculares, genômicos e desenvolvimentais.

3.1 Origem do conceito de Deuterostomia

3.1.1 Panorama histórico e fundamentos conceituais

A compreensão adequada da origem e evolução do conceito de Deuterostomia requer contextualização do ambiente intelectual da biologia evolutiva do final do século XIX. Nesse período, a embriologia comparada consolidou-se como disciplina central para a inferência de relações de parentesco, sob influência das ideias darwinianas e de programas teóricos que buscavam integrar desenvolvimento ontogenético e história evolutiva (NIELSEN, 2011). Caracteres do desenvolvimento, como gastrulação, blastóporo, clivagem e formação do celoma, passaram a ser mobilizados como evidência comparativa em classificações de largo escopo, estabelecendo o plano de fundo conceitual para dicotomias posteriores entre grandes agrupamentos de bilatérios (NIELSEN, 2011).

Ernst Haeckel, em *Generelle Morphologie der Organismen* (1866), lançou as bases do que viria a denominar lei biogenética fundamental e difundiu terminologia que se tornaria influente na zoologia (HAECKEL, 1866). Em sua monografia sobre esponjas calcárias (1872) e nos trabalhos associados à teoria da gastraea (1874), Haeckel propôs que ectoderme e endoderme seriam homólogas em todos os metazoários e interpretou a gastrulação como recapitulação ontogenética de um ancestral hipotético, a "gastraea", reforçando a centralidade dos folhetos germinativos e do intestino embrionário (arquêntero) em comparações evolutivas (HAECKEL, 1872, 1874). A teoria da gastraea também catalisou um debate mais amplo sobre modelos de ancestrais hipotéticos e sobre o valor filogenético de estágios embrionários e larvais, consolidando a embriologia comparada como a principal fonte de inferência macroevolutiva no período (BRUSCA; GIRIBET; MOORE, 2022; NIELSEN, 2011). Essa leitura recapitulacionista da ontogenia como registro direto da história evolutiva foi amplamente influente no século XIX, mas foi progressivamente problematizada, à medida que se consolidou a noção de que estágios embrionários e larvais também evoluem e podem ser

modificados independentemente do que se infere para o ancestral do grupo (BRUSCA; GIRIBET; MOORE, 2022; NIELSEN, 2011).

Concomitantemente, os estudos embriológicos de Alexander Kowalevsky sobre ascídias (1866) e anfioxo (1867) contribuíram para aproximar empiricamente invertebrados e vertebrados ao descrever a notocorda e o tubo nervoso dorsal nessas formas, estruturas então interpretadas como comparáveis às dos vertebrados. No mesmo horizonte intelectual, William Bateson propôs especificamente uma afinidade entre enteropneustos e cordados, com base sobretudo na presença de fendas faríngeas e na suposta homologia entre a estomocorda dos hemicordados e a notocorda dos cordados (BATESON, 1886). Comparações de padrões ontogenéticos entre grupos então considerados distantes, incluindo equinodermos e cordados, reforçaram hipóteses de afinidades profundas entre linhagens que mais tarde seriam reunidas sob Deuterostomia, ainda que formuladas em um quadro pré-cladístico, anterior à sistemática filogenética moderna (KOWALEVSKY, 1866, 1867; BATESON, 1886).

Em paralelo, desenvolveram-se teorias sobre a origem e o significado evolutivo do celoma, que passaram a ter papel estruturante em classificações amplas de bilatérios. Edwin Ray Lankester, em 1877, já discutia a origem do celoma e a terminologia das camadas germinativas, antecipando parte dessas discussões (LANKESTER, 1877). A formulação mais influente da origem enterocélica do celoma, contudo, é a teoria celomática de Oscar e Richard Hertwig (1881), que distinguiu duas vias de formação do celoma, a enterocelia, por evaginação de bolsas do arquêntero, e a esquizocelia, por divisão de uma mesoderme inicialmente maciça, distinção que se tornaria um critério recorrente na literatura zoológica. Embora as discussões clássicas sobre o celoma já evidenciassem a diversidade de trajetórias ontogenéticas possíveis, isso não impediu que um único modo de formação fosse tratado como marcador filogenético diagnóstico, postura posteriormente problematizada por comparações evo-devo e por filogenias moleculares, que demonstraram plasticidade e homoplasia desses processos (MARTINDALE; HEJNOL, 2009; MARTÍN-DURÁN et al., 2012).

Nesse cenário, Berthold Hatschek, no *Lehrbuch der Zoologie* (1888), cunhou o termo Bilateria para reunir os animais de simetria bilateral em um enquadramento comparativo de plano corporal, articulando simetria, direcionalidade e organização interna com critérios como a presença e o modo de formação do celoma. Hatschek organizou os bilatérios também com base na presença e no modo de formação do celoma, vocabulário que seria reorganizado em classificações posteriores (HATSCHEK, 1888). A relevância desse marco para a presente revisão é dupla: ele consolida Bilateria como categoria abrangente e sistematiza o uso de caracteres embriológicos e celomáticos como sinais comparativos de parentesco, estabelecendo

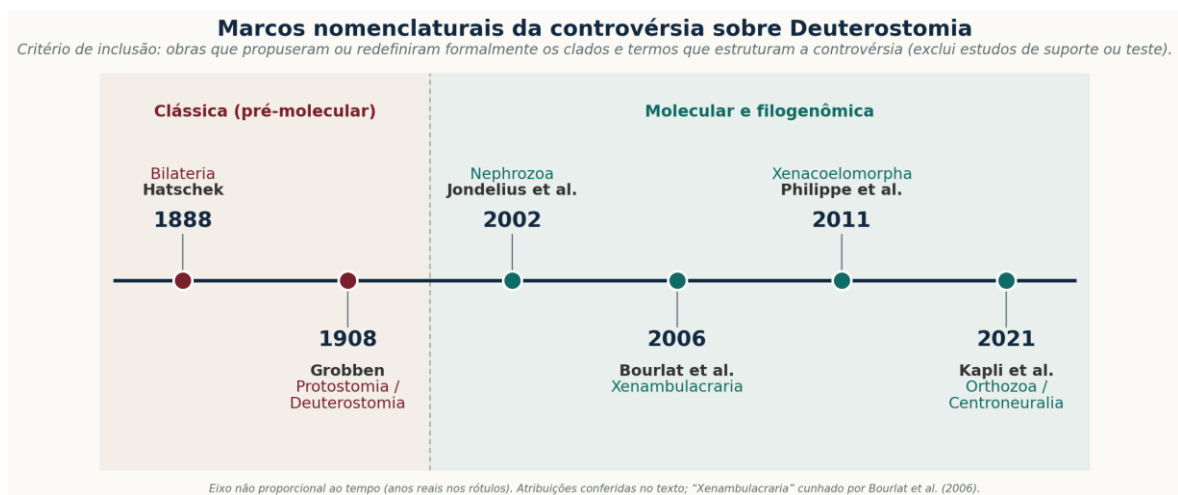
um vocabulário que seria posteriormente reorganizado em dicotomias de grande influência (HATSCHEK, 1888).

Hatschek também reconheceu, entre os celomados enterocélicos, agrupamentos como Ambulacraria, no sentido histórico de Metschnikoff (1881), compreendendo equinodermos e hemicordados, e Chordonia, abrangendo os cordados. Embora não tenha proposto um termo unificador para esses agrupamentos, tratou ambos como entidades distintas caracterizadas pela enterocelia e as contrastou com Zygoneura, categoria baseada em cordões nervosos longitudinais pareados e que corresponde aproximadamente ao conjunto de linhagens hoje reconhecidas como protostômias (HATSCHEK, 1888). Esse conjunto de propostas, combinando critérios de cavidade corporal, padrões embriológicos e organização do sistema nervoso, forneceu a base sobre a qual Grobбен sistematizaria a bipartição Protostomia e Deuterostomia no início do século XX (GROBBEN, 1908).

A Figura 2 situa, em uma linha do tempo, os marcos nomenclaturais que estruturam a controvérsia, do estabelecimento de Bilateria à proposição de Orthozoa e Centroneuralia.

Figura 2. Marcos nomenclaturais da controvérsia sobre Deuterostomia.

Obras que propuseram ou redefiniram formalmente os clados e termos que organizam o debate, da fase clássica pré-molecular à fase filogenômica. O eixo não é proporcional ao tempo; os anos constam nos rótulos.



Fonte: elaborada pelo autor (2026).

3.1.2 A dicotomia Protostomia-Deuterostomia: origem, critérios e recepção

A formalização da grande divisão dos Bilateria em duas linhagens principais foi obra do zoólogo austríaco Karl Grobбен. Em seu artigo de 1908, "Die systematische Einteilung des Tierreiches", publicado nos Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien, Grobбен propôs a nomenclatura que se tornaria padrão na zoologia: Protostomia e Deuterostomia. Os termos derivam do grego: Protostomia (protos = primeiro + stoma = boca), designando animais cujo blastóporo contribui primariamente para a

formação da boca; e Deuterostomia (deuteros = segundo + stoma = boca), designando animais cujo blastóporo contribui primariamente para a formação do ânus, sendo a boca uma formação secundária (GROBBEN, 1908).

A contribuição de Grobben foi realizar uma síntese das classificações anteriores, integrando os critérios embriológicos dispersos na literatura em um sistema coerente que operava segundo os princípios de afinidade natural prevalentes no contexto pré-filogenético do início do século XX. Grobben renomeou os *Zygoneura* de Hatschek, que já reuniam os *Scolecida*, como Protostomia, abrangendo os animais antes tratados como Acoelomata e Pseudocoelomata, e criou o termo Deuterostomia para unir em um único táxon os *Ambulacraria* e *Chordonia* de Hatschek, reconhecendo que esses grupos compartilhavam o padrão de desenvolvimento em que a boca é uma neoformação e o blastóporo contribui para a formação do ânus (GROBBEN, 1908). Cabe registrar, em termos de prioridade histórica, que Goette (1902 apud TELFORD, 2025) havia proposto uma divisão análoga seis anos antes, sob os nomes *Bilateralialia hypogastrica* (protostômios) e *Bilateralialia pleurogastrica* (deuterostômios). Foram, contudo, os nomes propostos por Grobben que se consolidaram na nomenclatura zoológica. A consolidação dos termos de Grobben, e não dos de Goette, deve-se provavelmente à coerência e ao alcance do sistema em que foram propostos: Grobben integrou os critérios embriológicos dispersos numa bipartição clara de todo o reino animal, com forte poder organizador e didático, enquanto a proposta de Goette teve circulação restrita.

Além do destino do blastóporo, Grobben e autores subsequentes consolidaram outros critérios diagnósticos para a dicotomia. Protostômios foram caracterizados por apresentarem clivagem espiral (determinada), formação do celoma por esquizocelia, sistema nervoso ventral, e o blastóporo contribuindo primariamente para a formação da boca. Deuterostômios, em contraste, apresentariam clivagem radial (indeterminada), formação do celoma por enterocelia, cordão nervoso dorsal oco em cordados, e o blastóporo contribuindo primariamente para a formação do ânus (BRUSCA; GIRIBET; MOORE, 2022; NIELSEN, 2011). A classificação de Grobben de 1908 já era relativamente abrangente, incluindo os *Scolecida* em Protostomia e posicionando *Chaetognatha* dentro de Deuterostomia, atribuição posteriormente refutada por dados moleculares, que recuperam os *quetognatos* entre os protostômios (MARLÉTAZ et al., 2006).

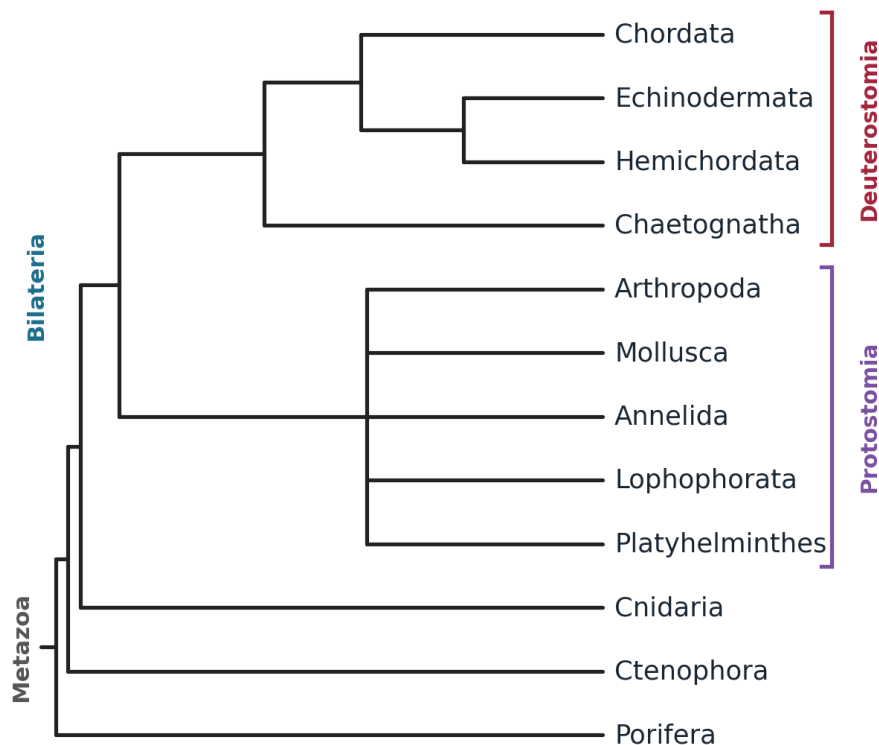
O sistema de Grobben, com múltiplos caracteres embriológicos aparentemente correlacionados, conferiu-lhe considerável poder explanatório e didático acerca da organização e história evolutiva dos metazoários. Contudo, como demonstrado nas seções seguintes, os critérios embriológicos que embasaram essa classificação mostraram-se maleáveis ao longo da

evolução e recorrentes por convergência, de modo que seu valor como marcadores filogenéticos passou a ser contestado por comparações em evo-devo e por análises moleculares (MARTINDALE; HEJNOL, 2009; MARTÍN-DURÁN et al., 2012).

A Figura 3 resume essa bipartição clássica de Bilateria e a posição que Chaetognatha ocupava nela.

Figura 3. A dicotomia clássica Protostomia e Deuterostomia.

Representação esquemática da bipartição de Bilateria proposta por Grobbsen (1908). Deuterostomia, em vermelho, reúne cordados, equinodermos, hemicordados e quetognatos; Protostomia, em roxo, reúne artrópodes, anelídeos, moluscos, lofoforados e platelmintos. A divisão apoiava-se sobretudo no destino do blastóporo, no padrão de clivagem e no modo de formação do celoma. Chaetognatha aparece dentro de Deuterostomia, conforme a classificação original de Grobbsen, posição mais tarde refutada por evidências moleculares.



Fonte: adaptada de Telford (2025), que representa a visão clássica de Grobbsen (1908).

3.2 Reavaliação dos critérios embrionários clássicos

3.2.1 Nomes legado: a reavaliação dos critérios diagnósticos clássicos

A concepção filogenética moderna dos grandes clados de Bilateria consolidou-se a partir de um escrutínio rigoroso dos traços embrionários que, por mais de um século, definiram Protostomia e Deuterostomia. As sínteses recentes (NIELSEN, 2011; GIRIBET; EDGECOMBE, 2020) demonstram de forma consistente que os caracteres diagnósticos

tradicionais são evolutivamente plásticos e filogeneticamente não informativos para delimitar esses clados.

A Figura 4 resume os três critérios embriológicos clássicos e a reinterpretção que cada um recebeu na literatura recente.

Figura 4. Critérios embriológicos clássicos e sua revisão.

Para o destino do blastóporo, o tipo de clivagem e o modo de formação do celoma, contrastam-se a caracterização clássica de protostômios e deuterostômios e a leitura moderna, em que esses caracteres deixam de funcionar como sinapomorfias de Deuterostomia.

Critério	Protostômios (clássico)	Deuterostômios (clássico)	Revisão moderna
Destino do blastóporo	origina a boca	origina o ânus	o destino varia entre e dentro dos filos; deixou de ser um critério diagnóstico
Tipo de clivagem	espiral, determinada	radial, indeterminada	plástica; a clivagem radial é provável plesiomorfia bilateriana
Formação do celoma	esquizocelia	enterocelia	distribuição irregular; homoplástica ou plesiomórfica, dependente do contexto

A coluna "revisão moderna" resume por que a dicotomia clássica não se sustenta como pacote diagnóstico. Reelaborado da tradição de livros-texto e de Telford (2025).

Fonte: elaborada pelo autor (2026), a partir da tradição de livros-texto e de Telford (2025).

O caráter mais emblemático a ter sua validade diagnóstica questionada foi o destino do blastóporo. A própria nomenclatura Deuterostomia ("boca secundária") pressupõe que o blastóporo origina o ânus enquanto a boca surge de forma independente. Entretanto, estudos embriológicos comparativos revelaram ampla variação deste padrão mesmo dentro de Deuterostomia: em muitos casos o blastóporo pode ocluir completamente, com boca e ânus surgindo como neoformações independentes, ou pode contribuir parcialmente para a boca em um padrão que seria classicamente considerado "protostômico" (MARTINDALE; HEJNOL, 2009; HEJNOL; MARTÍN-DURÁN, 2015). Esta plasticidade, documentada em diversos filos, invalida a utilização do destino do blastóporo como sinapomorfia universal de qualquer dos clados.

A Figura 5 confronta a expectativa clássica sobre o destino do blastóporo com a variação de fato documentada na literatura.

Figura 5. Destino do blastóporo: critério clássico e realidade documentada.

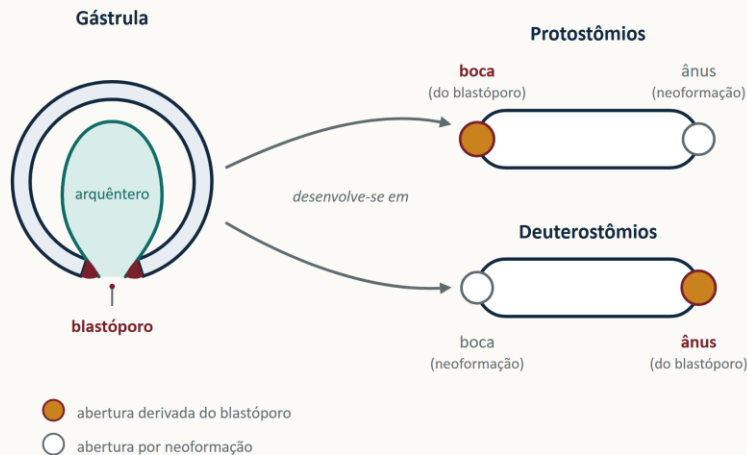
À esquerda, a expectativa de Grobben (1908), com a boca derivada do blastóporo nos protostômios e o ânus nos deuterostômios. À direita, a variação documentada, incluindo o padrão deuterostômico do protostômio *Priapulus caudatus*, que retira do caráter o valor de sinapomorfia.

O destino do blastóporo: critério clássico × realidade documentada

Caráter historicamente diagnóstico de Protostomia/Deuterostomia, hoje reconhecido como plástico e homoplástico (seção 3.2.1).

Expectativa clássica (Grobber, 1908)

concepção etimológica: deuteróstomo = "segunda boca"



Realidade documentada (seção 3.2)

o destino do blastóporo varia entre os filos e reaparece por convergência

1 · Boca e ânus por neoformação

Na maioria dos protostômios, boca e ânus formam-se independentemente do sítio de gastrulação; o blastóporo não corresponde diretamente à boca.

(MARTINDALE; HEJNOL, 2009)

2 · Destino variável nos protostômios

O destino do blastóporo varia mesmo dentro dos protostômios: forma a boca em uns, o ânus em outros, ou ambos ao mesmo tempo (anfistomia).

(MARTÍN-DURÁN et al., 2012)

3 · *Priapulus caudatus*, um protostômio

Desenvolve-se com padrão "deuterostômico" (blastóporo → ânus) e clivagem radial: o padrão não é exclusivo dos deuterostômios.

(WENNBERG, 2008; MARTÍN-DURÁN et al., 2012)

O destino do blastóporo deixou de funcionar como sinapomorfia de Protostomia ou de Deuterostomia (seção 3.2.1).

Fonte: elaborada pelo autor (2026), a partir de Martindale e Hejnol (2009) e Martín-Durán et al. (2012).

De modo análogo, outros fundamentos da definição clássica foram progressivamente invalidados. A clivagem do tipo radial, tradicionalmente considerada característica de deuterostômios em oposição à clivagem espiral dos protostômios, é hoje reconhecida como a provável condição ancestral de Bilateria, não uma inovação de Deuterostomia (WENNBERG et al., 2008; TELFORD, 2025). A enterocelia, antes tratada como exclusiva dos deuterostômios, também se distribui de modo irregular entre os bilaterios e perdeu valor diagnóstico (TELFORD, 2025). O próprio padrão deuterostômico de desenvolvimento, em que o blastóporo dá origem ao ânus, foi documentado no priapulídeo *Priapulus caudatus*, um protostômio

inequívoco (MARTÍN-DURÁN et al., 2012), o que confirma a natureza homoplástica desses caracteres embrionários.

A inconsistência dos critérios diagnósticos alcança também alguns marcadores moleculares e desenvolvimentais. A via de sinalização Nodal, envolvida na determinação do eixo esquerdo-direito durante o desenvolvimento embrionário, ilustra essa limitação. Seu núcleo de sinalização é compartilhado por todos os bilaterais, e as novidades observadas nos deuterostômios restringem-se a moduladores específicos da via, e não à via como um todo (SIMAKOV et al., 2015). Por isso, a presença de Nodal não fornece uma sinapomorfia inequívoca de Deuterostomia. Essa conclusão também é compatível com a revisão de Hejnol e Martín-Durán (2015) sobre a plasticidade evolutiva dos padrões embrionários em bilaterais. Além disso, segundo a síntese de Telford (2025), os genes Nodal e Pitx apresentam expressão assimétrica no lado direito em embriões de equinodermos e hemicordados, enquanto em cordados essa expressão ocorre no lado esquerdo. Pitx é um gene homeobox que codifica um fator de transcrição associado à lateralidade embrionária, e não uma estrutura anatômica. Essa polaridade oposta é interpretada como evidência compatível com a inversão dorsoventral característica de Chordata, e não como um padrão comum aos deuterostômios.

Conclui-se, portanto, que os termos Protostomia e Deuterostomia sobrevivem na nomenclatura zoológica como nomes legado, isto é, nomes históricos preservados por convenção, cujo sentido atual depende de hipóteses filogenéticas e não da etimologia embriológica que os originou. Sua validade como clados monofiléticos passou a depender de conjuntos distintos de sinapomorfias, e não mais de seu significado etimológico. Para Deuterostomia, destacam-se especialmente as fendas faríngeas, com o cluster gênico faríngeo como evidência adicional, embora seu caráter exclusivo de Deuterostomia tenha sido questionado por análises mais recentes que identificaram fragmentos do cluster em diversos protostômios (KAPLI et al., 2021), conforme discutido na seção 3.4.

3.3 Realocações filogenéticas

3.3.1 Realocações filogenéticas: Lophophorata

O termo lofoforados é tradicionalmente aplicado a linhagens que possuem lofóforo, uma coroa tentacular ciliada associada à alimentação por filtração, incluindo Brachiopoda, Phoronida e Bryozoa (Ectoprocta). A monofilia e a posição filogenética deste agrupamento foram historicamente instáveis, e sua classificação ora como deuterostômios, ora como protostômios, ilustra como critérios diagnósticos tradicionais podem ser enganosos (HALANYCH et al., 1995; DE ROSA, 2001).

A associação histórica de lofoforados a Deuterostomia foi sustentada, sobretudo, por leituras clássicas de caracteres embriológicos considerados diagnósticos: clivagem radial, enterocelia em ao menos parte do celoma, e destino do blastóporo que não origina diretamente a boca. Além dessas características desenvolvimentais, analogias no modo de vida filtrador com hemicordados pterobrânquios contribuíram para posicioná-los próximos a Deuterostomia. Halanych (1996), aplicando os três critérios de homologia de Patterson (conjunção, similaridade e congruência), demonstrou que a aparente similaridade do aparato alimentar entre lofoforados e pterobrânquios falha no critério de congruência, dado que os dois grupos pertencem a clados distintos de Bilateria (lofoforados em Protostomia, pterobrânquios em Deuterostomia), fornecendo um teste explícito da convergência. Análises e revisões posteriores confirmaram que os caracteres embriológicos invocados correspondem a estados ancestrais amplos ou a convergências, insuficientes para indicar parentesco com os deuterostômios (DE ROSA, 2001).

A reclassificação dos lofoforados foi catalisada por filogenias baseadas em 18S rDNA. Um marco fundamental foi o estudo de Halanych et al. (1995), que cunhou o termo Lophotrochozoa para unir lofoforados a trocozoários (moluscos, anelídeos e grupos afins) com base em dados moleculares, rompendo definitivamente com a leitura deuterostômica dos lofoforados. A robustez da afinidade protostômica foi corroborada por De Rosa (2001), que demonstrou explicitamente a posição de Brachiopoda entre Protostomia.

Com o avanço de matrizes multigênicas e filogenômicas, Brachiopoda e Phoronida tornaram-se recorrentemente posicionados em Spiralia/Lophotrochozoa com alto suporte estatístico. Helmkamp, Bruchhaus e Hausdorf (2008) empregaram inferência filogenômica e confirmaram a alocação dos lofoforados em Lophotrochozoa, ainda que sem recuperar a monofilia do agrupamento lofoforado. Nesnidal et al. (2013) mostraram que, quando o viés sistemático é controlado, a monofilia de Lophophorata (Brachiopoda + Phoronida + Bryozoa) recebe suporte forte, enquanto agrupamentos alternativos como Polyzoa e Kryptotrochozoa pareceriam artefatuais. Reanálises posteriores mantêm o tema em aberto. Com matrizes de alta completude gênica, Khalturin et al. (2022) recuperaram justamente Polyzoa (Ectoprocta + Entoprocta + Cyclophora), sem corroborar a monofilia de Lophophorata. Kocot et al. (2017) mostraram que, em nós profundos, a heterogeneidade de comprimento de ramo entre genes é o fator de maior impacto sobre a topologia e o suporte, enquanto a heterogeneidade composicional se mostra um problema mais restrito a certos táxons.

A realocação protostômica impôs reinterpretação da embriologia. Em Phoronida, por exemplo, a visão de clivagem radial foi reavaliada com dados de microscopia 4D (confocal

time-lapse), que documentaram clivagem espiral em *Phoronis muelleri* (PENNERSTORFER; SCHOLTZ, 2012), oferecendo suporte morfológico adicional para afinidade espiraliana. Estudos de evo-devo também passaram a usar foronídeos como modelo para investigar a padronização gênica de larvas lofotrocozoárias (ANDRIKOU et al., 2019).

3.3.2 Realocações filogenéticas: Chaetognatha

Chaetognatha (vermes-flecha) constitui um filo marinho com longa história de posicionamentos filogenéticos instáveis. Essa instabilidade reúne vários fatores. Os caracteres morfológicos do grupo formam um mosaico que não se encaixa com nitidez em Protostomia ou Deuterostomia clássicos (TELFORD; HOLLAND, 1993), e as sequências de quetognatos mostraram-se suscetíveis a artefatos de atração de ramos longos em análises moleculares (MARLÉTAZ et al., 2006). A amostragem taxonômica em filogenias genômicas também foi, durante muito tempo, escassa.

A afinidade deuterostomia de Chaetognatha foi sustentada principalmente por interpretações embriológicas: relatos de enterocelia, padrões de gastrulação e leituras do destino do blastóporo compatíveis com desenvolvimento deuterostômico. A plasticidade do blastóporo e a convergência de padrões embriológicos em outros bilaterios, porém, enfraquecem esse argumento (MARTINDALE; HEJNOL, 2009).

Telford e Holland (1993), usando 18S rDNA e múltiplas estratégias inferenciais, não recuperaram suporte para a hipótese de Chaetognatha como relacionados aos deuterostômios. Dados mitogenômicos consolidaram a exclusão de Chaetognatha de Deuterostomia: Helfenbein et al. (2004) caracterizaram o genoma mitocondrial de *Paraspadella gotoi* e recuperaram quetognatos em posição compatível com afinidade protostomia; Papillon et al. (2004) também empregaram o genoma mitocondrial e argumentaram que os caracteres deuterostômios de Chaetognatha são plesiomorfias bilaterianas ou convergências.

Em síntese, a exclusão de Chaetognatha de Deuterostomia resulta da somatória de evidências independentes de 18S rDNA, mitogenômica e filogenômica espiraliana, reforçando que os caracteres embriológicos clássicos ora resultam de convergência, ora remontam ao ancestral bilateriano. Isso é conceitualmente decisivo. Grobben (1908) havia incluído Chaetognatha em Deuterostomia, e leituras posteriores associaram a esse posicionamento quatro caracteres: deuterostomia, clivagem radial, enterocelia e corpo tripartite (TELFORD, 2025). A reclassificação molecular forçou a reinterpretação desses caracteres como plesiomorfias bilaterianas, presentes em ao menos um protostômio inequívoco e, portanto, não

diagnósticas de Deuterostomia. A filogenômica de larga escala localizou os quetognatos entre os Gnathifera, dentro de Spiralia (MARLÉTAZ et al., 2019).

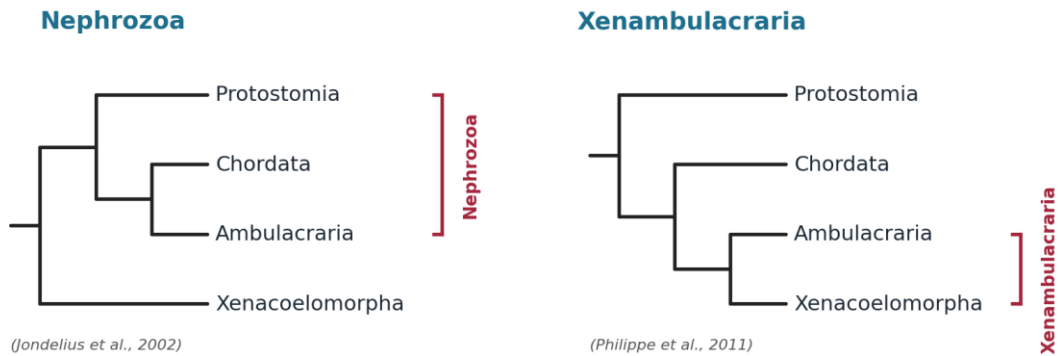
3.3.3 Realocações filogenéticas: Xenacoelomorpha e a raiz de Bilateria

Xenacoelomorpha inclui *Xenoturbella* (Xenoturbellida) e Acoelomorpha (Acoela mais Nemertodermatida) (PHILIPPE et al., 2011). A posição filogenética deste clado é central para inferências sobre o ancestral bilatério (Urbilateria), pois pode indicar se a simplicidade morfológica de seus membros é ancestral, favorecendo um Urbilateria simples, ou derivada por redução secundária, favorecendo a interpretação de um Urbilateria mais complexo. Além disso, a posição de Xenacoelomorpha impacta diretamente as inferências sobre a estabilidade de Deuterostomia como clado, ponto que será desenvolvido adiante (CANNON et al., 2016).

Historicamente, Acoela foi frequentemente tratada como Platyhelminthes, em parte por sua simplicidade morfológica. Ruiz-Trillo et al. (1999) apresentaram dados de 18S rDNA sugerindo que acoelas seriam uma linhagem basal em Bilateria, e não platelmintos. Esta hipótese implicava que a ausência de celoma, sistema excretor e tubo digestório diferenciado poderia ser retenção ancestral, não simplificação secundária. Esse resultado, porém, baseava-se em um único marcador molecular, e a posição basal recuperada podia ser sensível a artefatos como a atração de ramos longos (LBA), o que motivou investigações subsequentes. Egger et al. (2009) revisaram a controvérsia das acoelas, apontando tensões entre o sinal molecular e interpretações morfológicas. Os autores apontaram, em particular, dois caracteres que reuniriam Acoela e Rhabditophora: a renovação epidérmica exclusivamente por células-tronco localizadas na mesoderme e a expressão do gene *piwi*-like em células-tronco somáticas, e não apenas gonadais. O primeiro é morfológico-desenvolvimental e o segundo, de expressão gênica. Ambos estão em conflito com o sinal filogenômico que posiciona Acoela como linhagem bilateriana basal.

A Figura 6 contrasta as duas hipóteses centrais para a posição de Xenacoelomorpha.

Figura 6. Hipóteses concorrentes para a posição filogenética de Xenacoelomorpha. Comparação entre as duas principais hipóteses para a posição de Xenacoelomorpha em Bilateria. À esquerda, Nephrozoa (JONDELIUS et al., 2002), em que Xenacoelomorpha é grupo-irmão do clado que reúne Protostomia e Deuterostomia, o que sugere simplicidade morfológica ancestral. À direita, Xenambulacraria (BOURLAT et al., 2006; PHILIPPE et al., 2011), em que Xenacoelomorpha é grupo-irmão de Ambulacraria dentro de Deuterostomia, o que sugere simplicidade derivada por redução secundária.



Fonte: adaptada de Redmond (2024).

Para *Xenoturbella*, análises moleculares influentes chegaram a propor afinidade deuterostômica. Bourlat et al. (2003) demonstraram, com base em filogenia molecular de três genes, que classificações anteriores de *Xenoturbella* como bivalve eram artefato de contaminação por bivalves na sua dieta, estabelecendo-a como deuterostômio. A contaminação decorria da dieta do animal: *Xenoturbella* se alimenta de moluscos bivalves, e ovos e tecidos da presa presentes em seu intestino contaminavam o material sequenciado, gerando sequências de bivalve que levaram à classificação inicial equivocada. Bourlat et al. (2006) consolidaram *Xenoturbellida* como novo filo deuterostômio em filogenia multigênica. Philippe et al. (2011) expandiram o cenário ao propor acoelomorfos como deuterostômios relacionados a *Xenoturbella*, cunhando informalmente o grupo Xenacoelomorpha e sugerindo que a simplicidade morfológica seria secundária.

Com a consolidação da filogenômica, duas hipóteses principais passaram a dominar o debate. A primeira, hipótese Nephrozoa, posiciona Xenacoelomorpha como grupo-irmão de Nephrozoa (Protostomia + Deuterostomia), implicando simplicidade ancestral. A segunda, hipótese Xenambulacraria, posiciona Xenacoelomorpha como irmão de Ambulacraria dentro de um Deuterostomia expandido, implicando simplicidade derivada. Ruiz-Trillo e Paps (2016) revisaram essas leituras concorrentes.

Cannon et al. (2016) forneceram suporte filogenômico robusto para Xenacoelomorpha como grupo-irmão de Nephrozoa, empregando 11 transcriptomas de xenacoelomorfos e controlando artefatos sistemáticos. Philippe et al. (2019) testaram efeitos de erro sistemático e

mostraram que, com recoding Dayhoff (estratégia que reduz heterogeneidade composicional), o suporte a Xenambulacraria sobe de cerca de 61 para 90 por cento em análises de jackknife e atinge 98 por cento em bootstrap. Os autores apontam ainda, com base em relatos imuno-histoquímicos anteriores, neuropeptídeos do tipo SALMFamide compartilhados entre xenacoelomorfos e equinodermos, compatíveis com o agrupamento. Mulhair et al. (2022) mostraram que filtragem de sinal artefactual aumenta o suporte para Xenambulacraria; em particular, a remoção de outgroups distantes (Choanoflagellata e Ctenophora) no dataset de Cannon et al. (2016) reduz o suporte a Nephrozoa de aproximadamente 0,81 para 0,52 de probabilidade posterior, evidenciando contribuição de viés de grupo externo ao sinal Nephrozoa.

Convém separar duas questões relacionadas, mas conceitualmente distintas: a primeira é a posição de Xenacoelomorpha, que pode ser grupo-irmão de Nephrozoa (hipótese Nephrozoa) ou de Ambulacraria (hipótese Xenambulacraria); a segunda é o suporte estatístico para a monofilia de Deuterostomia no sentido tradicional, ou seja, a relação Ambulacraria mais Chordata como clado. Mesmo se Xenacoelomorpha for posicionado como irmão de Ambulacraria, isso expandiria a circunscrição de Deuterostomia sem necessariamente invalidá-la.

A questão levantada por Kapli et al. (2021), que toma como ponto de partida a hipótese Xenambulacraria, é mais fundamental. Em análise filogenômica de cinco conjuntos de dados independentes com mitigação de erros sistemáticos, esses autores observaram que o ramo interno levando a Deuterostomia é aproximadamente metade do comprimento do ramo levando a Protostomia sob modelos site-homogêneos, e cerca de seis vezes menor sob modelos site-heterogêneos. Esse padrão de assimetria sugere um mecanismo específico de erro sistemático: como Chordata e Ambulacraria evoluem lentamente, o ramo longo levando a Protostomia tende a ser atraído pelo ramo longo do grupo externo (LBA entre Protostomia e grupo externo), o que, por exclusão, agrupa artificialmente os ramos curtos de Chordata e Ambulacraria como um clado deuterostômio (KAPLI et al., 2021; SERRA SILVA et al., 2025; TELFORD, 2025). Análises gene-a-gene reforçam essa interpretação: em aproximadamente 70 por cento de mais de 4.800 genes, o ramo protostômio é mais longo que o deuterostômio, e apenas cerca de 29 por cento dos genes preferem fortemente a topologia de Deuterostomia monofilética sobre as duas topologias alternativas, em que Deuterostomia é parafilética, em contraste com cerca de 59 por cento que preferem fortemente a monofilia de Protostomia, estatísticas gene-a-gene obtidas sob o modelo site-homogêneo LG mais F mais G (KAPLI et al., 2021). A interpretação proposta pelos autores é que, se a monofilia de Deuterostomia no sentido tradicional for de fato

artefatual, então o último ancestral comum de Chordata e Ambulacraria seria sinônimo do último ancestral comum de Bilateria, isto é, Urbilateria. Sob esse cenário, caracteres tradicionalmente reconstruídos como sinapomorfias de Deuterostomia, como deuterostomia, enterocelia e clivagem radial, seriam plesiomorfias bilaterianas posteriormente perdidas ou modificadas em ramos protostômios específicos. Essa hipótese tem implicações paleontológicas: fósseis cambrianos com fendas faríngeas, frequentemente classificados como deuterostômios em posições basais, poderiam corresponder a estados ancestrais bilaterianos. Para nomear essas duas topologias alternativas, em que Deuterostomia não é monofilética, Kapli et al. (2021) propuseram os termos Orthozoa, designando o agrupamento (Xenambulacraria mais Protostomia) em referência à orientação dorsoventral ortodoxa que esses dois clados compartilham em contraste com a inversão de eixo dos cordados, e Centroneuralia, designando o agrupamento (Chordata mais Protostomia) em referência à centralização do sistema nervoso característica desses dois grupos. Esses termos passaram a ser adotados na literatura subsequente sobre o problema (SERRA SILVA et al., 2025; TELFORD, 2025).

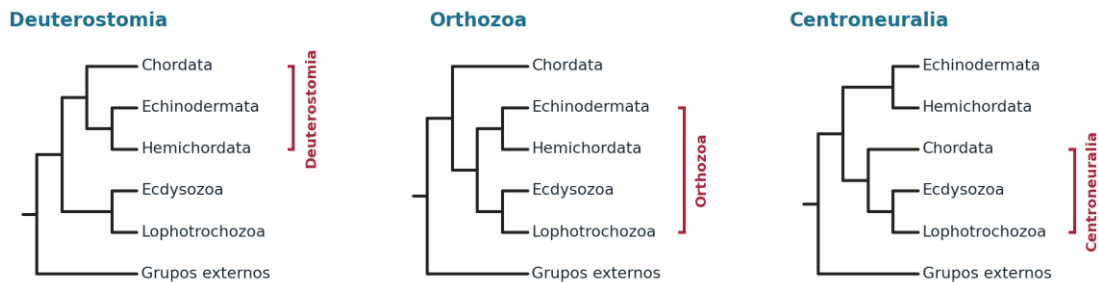
Esse cenário foi reforçado por análises subsequentes. Serra Silva et al. (2025), utilizando um conjunto de dados novo de 306 táxons e 183 genes ortólogos com estratégia de taxon jackknifing (subamostragem aleatória de táxons), demonstraram que: (i) sob modelos site-homogêneos LG mais F mais G4 com inclusão de táxons protostômios e grupo externo de ramo longo, o suporte a Deuterostomia é universal; (ii) excluindo apenas táxons de ramo longo, quase todas as réplicas de ramo curto ainda recuperam Deuterostomia na árvore inferida, mas a contagem de sítios passa a se dividir de modo quase equilibrado, com cerca de metade dos alinhamentos exibindo maioria estreita de sítios favoráveis a Deuterostomia e a outra metade favorável a Orthozoa; (iii) os sítios da matriz que mais fortemente sustentam Deuterostomia são justamente aqueles com baixo número efetivo de aminoácidos (sítios composicionalmente restritos), reconhecidamente os mais propensos a artefato de atração de ramos longos; e (iv) sob o modelo site-heterogêneo CAT-Poisson mais G4, nenhuma das três topologias (Deuterostomia, Orthozoa, Centroneuralia) pôde ser distinguida, deixando a relação entre Chordata, Ambulacraria e Protostomia próxima de uma politomia, embora o modelo de melhor ajuste, CAT-GTR mais G4, ainda recupere suporte estreito para Deuterostomia e o modelo EDM permaneça consistente com a monofilia. Diante dessa dependência de modelo, os autores recomendam, no estado atual dos métodos, representar essa relação como não resolvida, sem tratar a politomia como resultado estabelecido. Telford (2025), em revisão integrativa publicada no *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, sintetizou que, das sinapomorfias

morfológicas e embriológicas tradicionalmente atribuídas a Deuterostomia, as fendas faríngeas constituem o caráter morfológico mais robustamente compartilhado entre Chordata e Ambulacraria. A possível homologia entre a estomocorda hemicordada e o endóstilo cordado, proposta por Satoh, Rokhsar e Nishikawa (2014), permanece em discussão. As demais sinapomorfias clássicas, como deuterostomia e clivagem radial, foram identificadas em diversos protostômios e são hoje interpretadas como plesiomorfias bilaterianas ou caracteres com história evolutiva mais complexa do que a interpretação inicial sugeria.

A discussão sobre simplicidade em Xenacoelomorpha também avançou com genomas de alta qualidade. Schiffer et al. (2024) apresentaram o genoma de *Xenoturbella bocki*, revelando conservação da estrutura genômica e ligação gênica ancestral, sugerindo que a simplicidade morfológica não corresponde necessariamente a redução genômica extrema. Em conjunto, Xenacoelomorpha permanece como um dos nós mais informativos e metodologicamente sensíveis da filogenia animal. O consenso mínimo é a monofilia do clado e sua exclusão de Platyhelminthes clássicos. A posição exata permanece em disputa. A hipótese Nephrozoa é frequentemente recuperada em análises filogenômicas amplas, inclusive sob modelos site-heterogêneos (CANNON et al., 2016), enquanto a hipótese Xenambulacraria emerge sobretudo em análises que enfatizam a mitigação de erros sistemáticos e a atração de ramos longos (PHILIPPE et al., 2019; MULHAIR et al., 2022). A escolha entre modelos site-homogêneos e site-heterogêneos não é o único fator que separa as duas hipóteses. Redmond (2024) argumenta que a monofilia tradicional de Acoelomorpha seria um artefato de atração de ramos longos, recuperando Acoela aninhada com *Xenoturbella* no clado que denomina Xenacoela. Em contraste, o backbone filogenômico de Abalde e Jondelius (2025), o mais recente dedicado ao grupo, assume e opera sobre a monofilia de Acoelomorpha, ainda que ambos reconheçam a atração de ramos longos como uma dificuldade relevante na filogenética do clado, tratada como explicação central apenas por Redmond (2024).

Como sintetizado na Figura 7, as três topologias recebem tratamento equivalente quando os erros sistemáticos são mitigados.

Figura 7. Topologias alternativas para as relações entre Chordata, Ambulacraria e Protostomia. À esquerda, a hipótese tradicional de Deuterostomia monofilética, com Chordata e Ambulacraria como grupos-irmãos. Ao centro, Orthozoa, com Ambulacraria e Protostomia como grupos-irmãos, em referência à orientação dorsoventral ortodoxa que esses dois clados compartilham, em contraste com a inversão de eixo dos cordados. À direita, Centroneuralia, com Chordata e Protostomia como grupos-irmãos, em referência à centralização do sistema nervoso de ambos. No sentido original de Kapli et al. (2021), Orthozoa reúne Xenambulacraria (Xenacoelomorpha mais Ambulacraria) e Protostomia; para simplificar, a figura representa esse ramo apenas pelo componente Ambulacraria, sem destacar o terminal Xenacoelomorpha. Sob o modelo site-heterogêneo CAT-Poisson de Serra Silva et al. (2025), as três topologias não puderam ser distinguidas, embora o modelo de melhor ajuste (CAT-GTR) ainda favoreça estreitamente Deuterostomia.



Fonte: adaptada de Serra Silva et al. (2025).

3.4 Sinapomorfias remanescentes

3.4.1 Sinapomorfias modernas de Deuterostomia

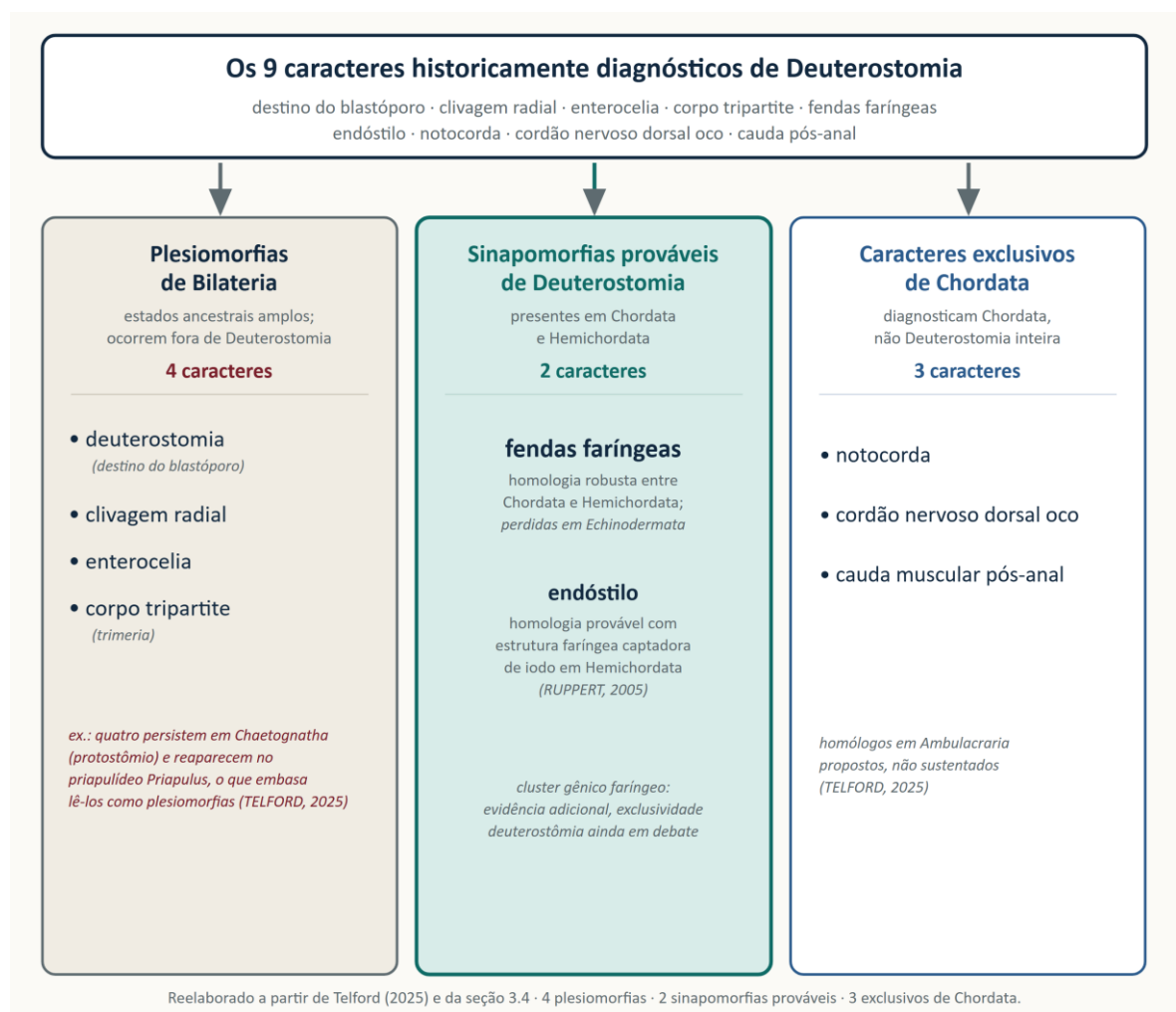
A sustentação atual da monofilia de Deuterostomia em sua definição moderna não é uniforme entre as diferentes linhas de evidência. Telford (2025) avalia sistematicamente nove caracteres morfológicos e embriológicos historicamente propostos como diagnósticos de Deuterostomia: deuterostomia (destino do blastóporo), clivagem radial, enterocelia, corpo tripartite, fendas faríngeas, endóstilo, cauda pós-anal, notocorda e cordão nervoso dorsal oco. Quatro deles (deuterostomia, clivagem radial, enterocelia e corpo tripartite) são também encontrados em Chaetognatha, atualmente reconhecido como protostômio, e em outros protostômios, sendo, portanto, reinterpretados como plesiomorfias bilaterianas. Três (cauda pós-anal, notocorda e cordão nervoso dorsal oco) são autapomorfias de Chordata, sem homólogo morfológico claro em Ambulacraria. Restam, como sinapomorfias prováveis de Deuterostomia, apenas as fendas faríngeas, com homologia robusta entre Chordata e Hemichordata, e o endóstilo dos cordados, ao lado de uma estrutura faríngea hemicordada funcionalmente comparável, ligada à captação de iodo, cuja homologia é provável (RUPPERT, 2005; TELFORD, 2025). As demais propostas de sinapomorfia (cluster gênico faríngeo, trimeria celômica) têm sido objeto de revisão recente, conforme detalhado nos parágrafos seguintes e em paralelo às discussões sobre a robustez do próprio clado, apresentadas na seção 3.3.3 (SERRA SILVA et al., 2025; TELFORD, 2025). As fendas faríngeas, que são aberturas

que conectam o lúmen da faringe ao exterior, são estruturas evidentes em Chordata, onde dão origem às brânquias em peixes e a estruturas derivadas nos tetrápodes, e em Hemichordata, onde correspondem às fendas faríngeas dos enteropneustos e ao único par de fendas branquiais dos pterobrânquios, presente em *Cephalodiscus* e ausente em *Rhabdopleura*. A homologia dessas estruturas foi sustentada tanto por anatomia comparada clássica (SCHAEFFER, 1987) quanto por conservação de programas genéticos envolvidos em seu desenvolvimento (SIMAKOV et al., 2015).

A Figura 8 organiza os nove caracteres historicamente diagnósticos de Deuterostomia segundo a reavaliação de Telford (2025).

Figura 8. Os nove caracteres clássicos de Deuterostomia reavaliados.

Repartição dos nove caracteres em quatro plesiomorfias de Bilateria, duas sinapomorfias prováveis de Deuterostomia (fendas faríngeas e endóstilo) e três caracteres exclusivos de Chordata, conforme a análise de Telford (2025).



Fonte: elaborada pelo autor (2026), a partir de Telford (2025).

A ausência de fendas faríngeas nos Echinodermata atuais, que por muito tempo representou um obstáculo a esta hipótese, é hoje interpretada como perda secundária associada

à profunda reorganização do plano corporal equinodérmico. Há evidência paleontológica compatível com esse cenário. Álvarez-Armada et al. (2022) mostram, por morfometria das barras internas de estilóforos mitratos, que, posicionados em Echinodermata (ainda que sua colocação exata, dentro do grupo-coroa ou no ramo-tronco, permaneça debatida), ainda retinham barras faríngeas homólogas às de enteropneustos e cefalocordados, o que indica que essas estruturas foram retidas até pelo menos o Carbonífero, já que o mitrato portador de barras mais recente, *Jaekelocarpus oklahomensis*, é pensilvaniano. Equinodermos são um táxon altamente apomórfico, cuja simetria pentarradial no adulto e o modo de vida frequentemente sedentário obscurecem características ancestrais. O registro fóssil fornece suporte para essa interpretação, embora as atribuições filogenéticas dos fósseis cambrianos relevantes tenham passado por reavaliação substancial nas últimas duas décadas. Fósseis cambrianos atribuídos a Ambulacraria, incluindo cambroernídeos como *Rotadiscus grandis* e *Eldonia eumorpha*, foram recentemente recuperados como ambulacrários basais, ampliando a disparidade morfológica do grupo (LI et al., 2023; NANGLU et al., 2023). Li et al. (2023) descrevem em *Rotadiscus* uma cobertura tipo cordada de um celomóporo, não fendas faríngeas, e a análise filogenética sugere que a região pós-anal, as barras branquiais e o intestino em U podem ter evoluído por convergência entre as principais linhagens deuterostômicas. Outros fósseis previamente classificados como equinodermos cambrianos, como *Yanjiahella biscarpa*, classificado por Topper et al. (2019) como equinodermo-tronco, tiveram sua posição reavaliada como incerta entre equinodermo, hemicordado ou ambulacrário basal por Zamora et al. (2020). *Saccorhytus*, microfóssil cambriano interpretado em 2017 como o deuterostômio mais antigo conhecido com base em estruturas inicialmente identificadas como aberturas faríngeas (HAN et al., 2017), foi posteriormente reanalisado com material adicional e demonstrado pertencer a Ecdysozoa total-grupo, com as supostas aberturas reinterpretadas como artefatos tafonômicos (LIU et al., 2022). Apesar dessa reorganização do registro fóssil cambriano, a conclusão geral de que a ausência de fendas faríngeas em equinodermos atuais representa estado derivado por perda permanece sustentada (NANGLU et al., 2023; TELFORD, 2025). Uma implicação adicional da reavaliação dos critérios diagnósticos morfológicos diz respeito à interpretação filogenética de fósseis cambrianos com fendas faríngeas. Vetulicolianos (por exemplo, *Vetulicola cuneata*) e yunnanozoários, classicamente interpretados como deuterostômios-tronco com base na presença de fendas faríngeas, podem ser reinterpretados como bilatérios-tronco caso esse caráter seja uma plesiomorfia bilateriana, conforme sugerido por Kapli et al. (2021) e Telford (2025). Kapli et al. (2021) levantam ainda a possibilidade de que *Vetulicola*, com seu ânus terminal e segmentação corporal, represente um protostômio-tronco que teria perdido a cauda

pós-anal, e que banffiídeos, que carecem de fendas faríngeas mas são morfologicamente semelhantes, ocupariam posição mais derivada no ramo protostômio.

A corroboração genômica para o papel central da faringe na evolução de Deuterostomia veio inicialmente de Simakov et al. (2015), que identificaram um agrupamento de seis genes com ordem gênica conservada entre hemicordados e cordados, quatro dos quais expressos na endoderme faríngea em desenvolvimento. A revisão de Lowe (2021) retoma e contextualiza esse cluster de seis genes a partir da biologia do desenvolvimento de hemicordados, reafirmando-o como a homologia mais bem sustentada entre hemicordados e cordados. Dos seis genes desse cluster, quatro são fatores de transcrição (*pax1/9*, *nk2-1*, *nk2-2* e *foxA*) expressos na endoderme faríngea em desenvolvimento, enquanto os dois restantes (*slc25A21* e *mipol1*) são genes passageiros, cuja relevância está nos elementos regulatórios alojados em seus íntrons (LOWE, 2021). A interpretação inicial desse cluster como sinapomorfia exclusiva de Deuterostomia foi posteriormente matizada por análises subsequentes que apresentam interpretações divergentes. Kapli et al. (2021) reanalisaram os 31 caracteres genômicos originalmente propostos por Simakov et al. (2015) como exclusivos de Deuterostomia, identificando 20 deles em protostômios e em metazoários não bilaterais com base em recursos genômicos atualizados, e recategorizando-os como plesiomorfias bilaterianas. Apenas 11 desses caracteres permaneceriam, segundo essa reanálise, genuinamente compartilhados exclusivamente entre Chordata e Xenambulacraria, embora análises equivalentes para identificar caracteres exclusivos de Orthozoa ou Centroneuralia ainda não tenham sido conduzidas. Quanto especificamente ao cluster faríngeo, Kapli et al. (2021) identificaram pares de genes do agrupamento dispersos em protostômios, por exemplo no molusco *Lottia* e no forônido *Phoronis australis*, e propuseram que o cluster pode representar um caráter bilateriano ancestral cujos componentes foram dispersados em linhagens protostômias após eventual perda de função filtradora. Lin et al. (2024), com genomas em escala cromossômica de dois enteropneustos (*Ptychodera flava* e *Schizocardium californicum*), reinterpretaram os fragmentos identificados em protostômios como três blocos microssintênicos pré-existent, propondo que o cluster permanece deuterostômio-específico, mas com origem em rearranjo cromossômico desses blocos. Pérez-Posada et al. (2024), com transcriptomas e dados de cromatina aberta de *Ptychodera flava* em múltiplos estágios do desenvolvimento, identificaram a gastrulação como o estágio de maior semelhança molecular entre os deuterostômios, controlado por redes de regulação gênica com interações cis-regulatórias conservadas entre hemicordados, equinodermos e cordados, em padrão compatível com a interpretação de um período filotípico. Em paralelo, Schiffer et al. (2024) identificaram o cluster faríngeo

praticamente completo em um único scaffold do genoma de *Xenoturbella bocki*, evidência adicional compatível com uma origem bilateriana do cluster, com posterior dispersão dos elementos em ramos protostômios. A interpretação do cluster como sinapomorfia exclusiva de Deuterostomia ou como caráter bilateriano permanece, portanto, em aberto. Telford (2025) sintetiza esse debate na sua revisão e conclui que as fendas faríngeas permanecem como o caráter morfológico mais robustamente diagnóstico de Deuterostomia, com a possível homologia entre a estomocorda hemicordada e o endóstilo cordado mantida em aberto.

Outras linhas de evidência genômica e desenvolvimental complementam a discussão. Simakov et al. (2022) reconstruíram conjuntos de Ancestral Linkage Groups (ALGs), grupos de ligação gênica conservados desde o ancestral comum de bilatérios, cnidários e poríferos (clado BCS), mais profundo que Bilateria e cujo mapeamento remonta ao genoma do anfioxo (PUTNAM et al., 2008), e identificaram fusões e rearranjos cromossômicos específicos em subclados deuterostômios. Contudo, análises subsequentes de genomas em escala cromossômica mostraram fusões cromossômicas exclusivas de Ambulacraria, de Hemichordata e de Vertebrata isoladamente, mas nenhuma fusão cromossômica unicamente compartilhada por Chordata e Ambulacraria como sinapomorfia de Deuterostomia (LIN et al., 2024; TELFORD, 2025). Cabe a ressalva de que caracteres de sintenia e de ordem gênica, embora informativos, têm armadilhas próprias, como rearranjos convergentes e saturação de sinal, e dependem de forma crítica da amostragem de táxons e da qualidade dos genomas (STEENWYK; KING, 2024). Quanto ao sistema nervoso, Lowe et al. (2003) demonstraram que 22 genes de patterning anteroposterior estão expressos na ectoderme do hemicordado *Saccoglossus kowalevskii* em arranjo virtualmente idêntico ao de cordados, apesar da arquitetura nervosa difusa dos hemicordados, sugerindo que o último ancestral comum de Deuterostomia possuía o programa molecular de regionalização do sistema nervoso central, embora não necessariamente um sistema nervoso centralizado (HOLLAND, 2015). Gillis, Fritzenwanker e Lowe (2012) caracterizaram a rede transcricional faríngea em *S. kowalevskii* e mostraram conservação substancial entre hemicordados e vertebrados, reforçando a interpretação da faringe deuterostômica como estrutura morfológica e molecularmente compartilhada. Análises de microRNAs (microsequências reguladoras de transcrição altamente conservadas e consideradas resistentes a perda secundária e convergência) reforçam o contraste de assimetria entre os dois ramos: enquanto 12 famílias de microRNAs são exclusivas de Protostomia, apenas uma família (miR-103) é potencialmente exclusiva de Deuterostomia. Como o miR-103 também ocorre em Xenacoelomorpha, sob a hipótese Nephrozoa ele seria reinterpretado como plesiomorfia bilateriana (TELFORD, 2025). O mesmo padrão de

assimetria é observado em outras classes de mudanças genômicas raras: a ordem de genes mitocondriais sustenta fortemente Protostomia, enquanto Lavrov e Lang (2005) não recuperaram suporte para a monofilia de Deuterostomia a partir desse marcador, por ausência de rearranjos sinapomórficos; pares de íntrons próximos (NIPs) sustentam Protostomia com 58 caracteres versus 7 para Deuterostomia, e na árvore mais parcimoniosa recuperam a topologia Centroneuralia (LEHMANN et al., 2013 apud TELFORD, 2025).

Além das evidências genômicas e neurais, considerações sobre arquitetura corporal também têm sido mobilizadas. A organização do celoma em três compartimentos (protocele, mesocele e metacele) tem sido proposta como condição ancestral de Deuterostomia (TELFORD, 2025). Dados de transcriptômica com perturbação de FGF em hemicordados sugerem que esses compartimentos celômicos anteriores, formados por enterocelia, já eram molecularmente regionalizados no ancestral deuterostômio, hipótese compatível com relações evolutivas entre celomas anteriores hemicordados e estruturas mesodérmicas anteriores dos cordados (CHOU et al., 2024). Em hemicordados, essa trimeria celômica corresponde diretamente à divisão externa do corpo em probóscide, colarinho e tronco, conferindo à arquitetura corporal hemicordada um padrão tripartite que reflete os compartimentos celômicos ancestrais. Em equinodermos, a trimeria foi profundamente modificada com a transição para a simetria pentarradial, embora vestígios dos três compartimentos sejam reconhecíveis em estágios larvais. Em cordados, a relação entre a trimeria celômica ancestral e os arcabouços corporais de cefalocordados e vertebrados é objeto de discussão, com diferentes propostas de homologia entre compartimentos celômicos ancestrais e estruturas mesodérmicas dos cordados (RUPPERT, 2005; SATOH; ROKHSAR; NISHIKAWA, 2014; TELFORD, 2025). Telford (2025) reconstrói a trimeria como caráter plesiomórfico para Deuterostomia, possivelmente plesiomórfico também para Bilateria, e não como apomorfia compartilhada exclusivamente pelos três filos deuterostômios.

Conforme já delineado na seção 3.2.1, o termo Deuterostomia sobrevive na nomenclatura zoológica como nome legado. Acrescenta-se aqui que sua sustentação atual repousa principalmente nas fendas faríngeas como sinapomorfia mais bem estabelecida (TELFORD, 2025; SWALLA, 2024) e em evidência genômica complementar do cluster gênico faríngeo (SIMAKOV et al., 2015), com as ressalvas sobre a interpretação do cluster apresentadas nos parágrafos anteriores. A evolução do clado pode ser caracterizada, sob essa perspectiva, em torno do desenvolvimento da faringe como estrutura integradora de funções respiratórias, alimentares e ontogenéticas. A contribuição da regulação iônica branquial nesse

processo, com possível origem mais antiga do que se supunha, é discutida no contexto da evolução de Chordata na seção 3.5.2.

3.5 Relações internas de Deuterostomia

3.5.1 Relações internas de Deuterostomia: a hipótese Ambulacraria

Considerada a hipótese tradicional de monofilia de Deuterostomia, a questão subsequente concerne à sua topologia filogenética interna. A hipótese de uma relação de grupo-irmão entre Echinodermata e Hemichordata, formando o clado Ambulacraria, representa hoje um dos agrupamentos mais recorrentes na literatura filogenética de Deuterostomia (BOURLAT et al., 2006; CANNON et al., 2016).

O suporte para a monofilia de Ambulacraria provém de linhas de evidência independentes que se somam. As primeiras indicações de um parentesco próximo surgiram da morfologia comparada de estágios larvais planctônicos: tanto equinodermos quanto hemicordados apresentam larvas ciliadas bilateralmente simétricas que compartilham um padrão estrutural comum, levando à proposição de um arquétipo larval ancestral comum entre equinodermos e hemicordados (METSCHNIKOFF, 1881), conceito mais tarde formalizado como dipleurula por Semon (1888) e ilustrado por Bather (1900). Esse padrão larval oferece evidência sugestiva da unidade de Ambulacraria, ainda que não decisiva por si só, já que estágios larvais também evoluem de forma independente. Essa homologia de estágios larvais encontra corroboração no registro fóssil. Fósseis cambrianos atribuídos a Ambulacraria, incluindo cambroernídeos como *Rotadiscus grandis* e *Eldonia eumorpha*, foram recentemente recuperados como ambulacrários basais (LI et al., 2023; NANGLU et al., 2023), com a ressalva de que a análise de Li et al. (2023) sugere que a região pós-anal, o intestino em U e, em parte das linhagens, as barras branquiais podem ter evoluído por convergência entre os principais ramos deuterostômicos, e não devem ser tratados em bloco como caracteres faríngeos homólogos. A descrição de *Atlascystis acantha*, o equinodermo bilateral mais antigo conhecido, reforça esse quadro. Reconstruções de estados ancestrais a partir desse e de outros fósseis cambrianos sustentam um ancestral dos equinodermos de simetria bilateral, dotado de um sistema tentacular hidrovacular semelhante ao de pterobrânquios (WOODGATE et al., 2025). O conjunto desses dados sugere que o último ancestral comum de equinodermos e hemicordados possuía simetria bilateral e elementos do aparato faríngeo posteriormente modificados em equinodermos atuais. A compartimentação celômica tripartite, por sua vez, é hoje interpretada como plesiomórfica em nível mais profundo, possivelmente já presente no

ancestral deuterostômio ou bilateriano (TELFORD, 2025), conforme discutido na seção 3.4 (NANGLU et al., 2023; TELFORD, 2025).

A demonstração mais conclusiva da monofilia de Ambulacraria, entretanto, deriva de dados moleculares. As primeiras aproximações moleculares entre os deuterostômios vieram de genes ribossômicos (WADA; SATOH, 1994), ainda com baixa resolução. O clado Ambulacraria só foi consolidado por análises mitogenômicas e nucleares posteriores (CASTRESANA et al., 1998; SIMAKOV et al., 2015). Análises mitogenômicas iniciais (CASTRESANA et al., 1998) recuperaram hemicordados como grupo-irmão de equinodermos, e filogenias moleculares e, mais tarde, genômicas (BLAIR; HEDGES, 2005; SIMAKOV et al., 2015), estas últimas com centenas a milhares de genes nucleares, consolidaram o clado com forte suporte. Análises iniciais com 18S rDNA recuperaram os pterobrânquios aninhados entre os enteropneustos, indicando que Enteropneusta seria parafilética (CAMERON; GAREY; SWALLA, 2000). Análises filogenômicas mais recentes, entretanto, corroboram a monofilia tanto de Hemichordata quanto de Ambulacraria (SIMAKOV et al., 2015).

A topologia mais corroborada para Deuterostomia em sua circunscrição tradicional postula uma dicotomia basal entre duas linhagens monofiléticas: Chordata e Ambulacraria (Echinodermata mais Hemichordata). A evolução dentro de Ambulacraria envolveu trajetórias morfológicas marcadamente distintas. Echinodermata passou por profunda reorganização do plano corporal, com perda de fendas faríngeas funcionais e adoção de simetria pentarradial nas formas adultas (LI et al., 2023; NANGLU et al., 2023). Hemichordata, em contrapartida, reteve uma organização morfolologicamente mais conservadora, com simetria bilateral e fendas faríngeas funcionais. A divisão externa do corpo em probóscide, colarinho e tronco corresponde à organização tripartite do celoma em protocele, mesocele e metacele, que é hoje interpretada como plesiomorfia retida do ancestral deuterostômio, possivelmente já presente em Bilateria, e não como apomorfia exclusiva do filo (TELFORD, 2025), conforme discutido na seção 3.4. Cabe ainda registrar que a comparação morfológica entre cordados e hemicordados é mediada pela hipótese de inversão dorsoventral característica de Chordata, formulada originalmente por Geoffroy Saint-Hilaire (1822) e corroborada modernamente por padrões de expressão de BMP e chordin invertidos entre cordados e ambulacrários, bem como pela posição contralateral de Nodal e Pitx (TELFORD, 2025). Sob essa hipótese, o que é dorsal em cordados corresponde topologicamente ao ventral em hemicordados, o que afeta diretamente a polarização de candidatos a homologias entre os dois clados.

A presença da estomocorda, em contrapartida, é uma característica morfolologicamente diagnóstica de Hemichordata. Sua homologia com a notocorda dos cordados, proposta

historicamente por Bateson (1886), foi posteriormente refutada por estudos sobre diferenças no desenvolvimento, ultraestrutura, perfis de expressão gênica e função, dado que a estomocorda integra o complexo coração-rim hemicordado, função inexistente em notocorda (RUPPERT, 2005; SATOH; ROKHSAR; NISHIKAWA, 2014; TELFORD, 2025). Satoh, Rokhsar e Nishikawa (2014) sugeriram, em alternativa, homologia parcial entre estomocorda e endóstilo cordado, com base em expressão compartilhada de FoxE. A notocorda é, portanto, hoje interpretada como autapomorfia de Chordata, e a estomocorda como caráter próprio de Hemichordata, possivelmente relacionado ao endóstilo cordado mas não à notocorda (TELFORD, 2025).

3.5.2 Relações internas de Deuterostomia: Chordata

O filo Chordata compreende três subfilos: Cephalochordata (anfioxos), Urochordata (tunicados) e Vertebrata (ou Craniata). A monofilia de Chordata é sustentada tanto por dados moleculares quanto morfológicos. Essa monofilia é recuperada com bom suporte em estudos filogenômicos de larga escala (BOURLAT et al., 2006; DUNN et al., 2008; DELSUC et al., 2008). A análise pioneira de Delsuc et al. (2006), embora tenha fornecido o primeiro suporte filogenômico robusto ao clado Olfactores (Urochordata + Vertebrata), não recuperou Chordata como grupo monofilético, pois os cefalocordados agruparam-se com os equinodermos sob suporte não significativo; os próprios autores trataram esse agrupamento como resultado incerto, a ser testado, e a leitura como artefato veio de análises posteriores. Instabilidades observadas em algumas análises referem-se à posição interna dos tunicados, especificamente à oscilação entre Olfactores (Urochordata mais Vertebrata) e Notochordata (Cephalochordata mais Vertebrata), e estão ligadas à heterogeneidade de taxas evolutivas, especialmente acelerada em tunicados. A monofilia de Urochordata dentro de Deuterostomia foi sustentada por dados moleculares (SWALLA et al., 2000), e Satoh, Rokhsar e Nishikawa (2014) sintetizaram as evidências da divisão tripartite de Chordata, propondo inclusive elevá-la ao posto de três filos.

Do ponto de vista morfológico, Chordata é definido por um conjunto de sinapomorfias presentes em alguma fase do desenvolvimento de todos os seus membros: (i) notocorda, estrutura axial dorsal de origem mesodérmica que fornece suporte estrutural; (ii) tubo nervoso dorsal oco, formado por invaginação da ectoderme (neurulação); (iii) cauda muscular pós-anal, extensão do corpo posterior ao ânus com musculatura segmentada; e (iv) endóstilo, estrutura glandular na faringe homóloga à glândula tireoide dos vertebrados, associada à secreção de muco para filtração (RUPPERT, 2005; SATOH; ROKHSAR; NISHIKAWA, 2014). Nielsen

(2011) considerou como autapomorfias adicionais de Chordata o cesto branquial com endóstilo, as junções oclusivas (tight junctions) e a segmentação muscular em miômeros. Mussini et al. (2024) reinterpretaram *Pikaia gracilis*, um dos fósseis cambrianos canônicos para a história inicial dos cordados, como cordado-tronco, com uma configuração de miômeros intermediária entre anfioxo e vertebrados, reforçando o registro da linhagem-tronco de Chordata no Cambriano médio (atual Série Miaolingiana). Os autores identificaram cordão nervoso dorsal e canal digestivo ventral nesses fósseis, em uma orientação compatível com a inversão dorsoventral característica de Chordata, e recuperaram um grado parafilético de vetulicolianos seguido por *Yunnanozoon* e *Pikaia* ao longo do ramo cordado-tronco (MUSSINI et al., 2024).

As relações internas de Chordata passaram por profunda revisão nas últimas décadas. Historicamente, os cefalocordados foram considerados o grupo mais próximo dos vertebrados com base em semelhanças morfológicas: ambos apresentam notocorda estendendo-se por todo o comprimento do corpo e musculatura segmentada em miômeros ao longo de toda a extensão corporal, características ausentes em tunicados adultos, ainda que presentes em estágios larvais destes. Essa topologia, posteriormente tratada sob os nomes Notochordata ou Euchordata, foi sustentada por análises morfológicas clássicas, incluindo Maisey (1986), Schaeffer (1987) e Nielsen, Scharff e Eibye-Jacobsen (1996), ainda que Maisey (1986) não empregue necessariamente essa nomenclatura. Segundo essa hipótese, Urochordata seria recuperado como grupo-irmão de Cephalochordata mais Vertebrata. Fendas faríngeas funcionais em adultos, embora presentes em cefalocordados e vertebrados (em particular em peixes), também ocorrem em ascidiáceos adultos, organizadas em um cesto branquial perfurado dentro de uma túnica externa, e portanto não constituem em si caráter diagnóstico de uma afinidade exclusiva entre Cephalochordata e Vertebrata (RUPPERT, 2005).

As evidências moleculares revelaram uma topologia inesperada: tunicados e vertebrados formam um clado exclusivo, denominado Olfactores, com cefalocordados ocupando uma posição basal em Chordata. O estudo seminal de Delsuc et al. (2006), utilizando 146 genes nucleares de 14 deuterostômios, forneceu evidências robustas de que tunicados, e não cefalocordados, representam os parentes vivos mais próximos dos vertebrados. Este resultado foi subsequentemente corroborado por Bourlat et al. (2006), Delsuc et al. (2008) e Dunn et al. (2008).

Entretanto, o clado Olfactores não é universalmente suportado. Análises baseadas em genomas mitocondriais (BERNT et al., 2013) não recuperaram esta topologia de forma consistente. Estas discordâncias podem ser atribuídas às taxas excepcionalmente aceleradas de

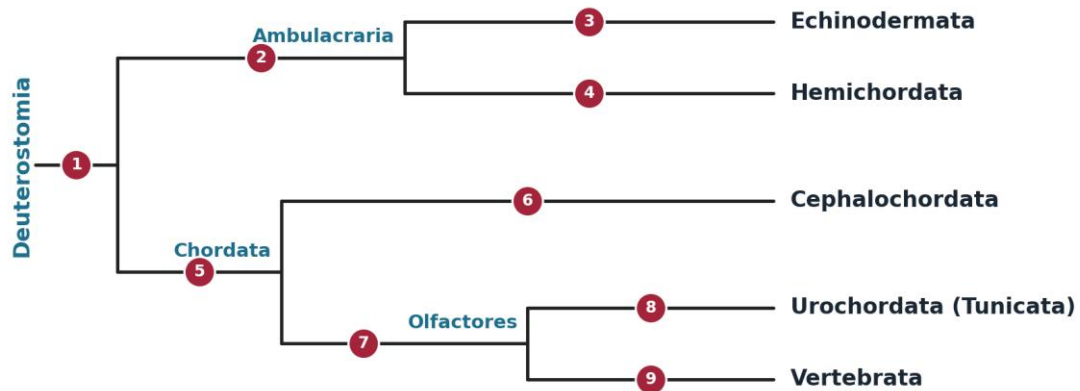
evolução molecular em tunicados (TSAGKOGEOGA et al., 2010), que podem causar artefatos de atração de ramos longos (LBA) em algumas análises.

Possíveis sinapomorfias de Olfactores incluem modificações no complexo faríngeo (SATO; ROKHSAR; NISHIKAWA, 2014) e a presença de células migratórias semelhantes à crista neural em tunicados (JEFFERY et al., 2004; ABITUA et al., 2012). Cabe qualificar que essas células migram de modo individual e diferenciam-se principalmente em pigmento, enquanto a crista neural de vertebrados constitui uma população multipotente com repertório derivacional muito mais amplo (JEFFERY et al., 2004; ABITUA et al., 2012). Regiões ectodérmicas semelhantes a placódios, que dão origem a órgãos sensoriais especializados em vertebrados, foram identificadas em tunicados (MANNI et al., 2004; HORIE et al., 2018). Como tais estruturas estão ausentes ou apresentam apenas precursores muito reduzidos em cefalocordados, a interpretação mais parcimoniosa é que esses caracteres evoluíram no ancestral comum de tunicados e vertebrados, representando, portanto, possíveis sinapomorfias de Olfactores.

O consenso atual, baseado na preponderância de evidências filogenômicas, posiciona Cephalochordata como a linhagem de divergência mais antiga entre os cordados vivos, com Olfactores (Urochordata mais Vertebrata) como clado derivado. Essa topologia sugere que muitas características compartilhadas entre cefalocordados e vertebrados, como musculatura segmentada persistente no adulto e notocorda ao longo de todo o corpo, representam condições ancestrais de Chordata, enquanto o plano corporal altamente modificado dos tunicados adultos seria derivado por simplificação secundária, possivelmente associada à transição para modo de vida sésil filtrador. Marlétaz et al. (2018), em análise funcional do genoma de *Branchiostoma lanceolatum*, demonstraram alta conservação da paisagem cis-regulatória entre cefalocordados e vertebrados, com pico de conservação em um período filotípico médio embrionário, sustentando que o plano corporal cordado tem regulação gênica conservada profundamente. Sackville et al. (2022), por sua vez, mostraram que a regulação iônica nas brânquias precedeu a função respiratória nas brânquias dos vertebrados, sugerindo que a regulação iônica e ácido-base pode ter sido a condição ancestral das brânquias deuterostômias, com a respiração branquial surgindo como inovação em vertebrados basais. Em *Branchiostoma*, os autores reportam expressão de transportadores iônicos significativamente maior nas brânquias do que na pele; em *Saccoglossus* o sinal foi menos claro. A regulação iônica permanece, assim, como plesiomorfia funcional plausível, ainda que não demonstrada de modo uniforme, da faringe deuterostômica (SACKVILLE et al., 2022).

A Figura 9 organiza, ao longo da topologia interna de Deuterostomia, as sinapomorfias morfológicas discutidas neste capítulo.

Figura 9. Cladograma de Deuterostomia com sinapomorfias morfológicas. Relações internas de Deuterostomia segundo a topologia consensual anterior a 2020, com Ambulacraria (Echinodermata e Hemichordata) como grupo-irmão de Chordata. Dentro de Chordata, Cephalochordata ocupa posição basal e Olfactores reúne Urochordata e Vertebrata. Os números nos ramos remetem às sinapomorfias morfológicas e desenvolvimentais identificadas na própria figura.



1. Deuterostomia: fendas faríngeas; cluster gênico faríngeo (sob a hipótese de monofilia)
2. Ambulacraria: larva dipleurula compartilhada
3. Echinodermata: perda das fendas faríngeas no adulto; simetria pentarradial
4. Hemichordata: estomocorda
5. Chordata: notocorda; tubo nervoso dorsal oco; cauda muscular pós-anal; endóstilo; inversão dorsoventral
6. Cephalochordata: notocorda e miômeros ao longo de todo o corpo
7. Olfactores: células migratórias semelhantes à crista neural; perda da trimeria celômica
8. Urochordata: túnica; notocorda restrita à cauda larval no adulto
9. Vertebrata: crânio e coluna vertebral

Fonte: adaptada de Brusca, Giribet e Moore (2022); rótulos traduzidos e ajustados ao texto.

3.6 O conceito erodido

Ao longo deste capítulo, os critérios embriológicos clássicos de Deuterostomia revelaram-se ora estados ancestrais compartilhados, ora produtos de convergência, e as realocações de táxons historicamente associados ao clado confirmaram o caráter dinâmico da classificação. As implicações dessa erosão para o estatuto do clado e para a confiabilidade do sinal filogenômico são desenvolvidas na Discussão a seguir.

4 DISCUSSÃO

Os capítulos anteriores mostram que os critérios diagnósticos clássicos de Deuterostomia se desfizeram progressivamente e que o sinal filogenômico que hoje sustenta o clado mostra-se sensível ao modelo de substituição, à interpretação das ausências e à forma de medir suporte. A discussão a seguir organiza essa leitura.

A literatura recente indica que a posição de Xenacoelomorpha não se comporta como um fato estável recuperado de maneira uniforme pelas diferentes evidências. A preferência por Nephrozoa ou por Xenambulacraria varia conforme o modelo de substituição utilizado (PHILIPPE et al., 2019), o conjunto de genes considerado (MULHAIR et al., 2022) e a forma de interpretar as ausências (KAPLI et al., 2021).

4.1 Deuterostomia como nome histórico e hipótese filogenética

A reconstrução histórica desenvolvida nesta revisão mostra que Deuterostomia deve ser entendido simultaneamente como um nome histórico e como uma hipótese filogenética. Como nome histórico, ele preserva a memória de uma classificação construída a partir da embriologia comparada. Como hipótese filogenética, depende de evidências que precisam ser avaliadas quanto a homologia, homoplasia, amostragem, modelo de substituição e concordância entre diferentes níveis de dados.

4.2 O problema das ausências: plesiomorfia ou perda secundária?

A questão das ausências atravessa todo o debate sobre a posição de Xenacoelomorpha. A simplicidade morfológica do grupo pode ser lida como condição primitiva, o que favorece Nephrozoa, ou como perda secundária a partir de um ancestral mais complexo, o que é compatível com Xenambulacraria. O mesmo problema reaparece nas demais linhas de evidência discutidas na literatura: ausências de caracteres podem refletir condição ancestral, perda secundária ou simples falta de detecção, e o fator decisivo para a topologia recuperada é a escolha entre essas leituras, e não a quantidade de dados.

4.3 Suporte nominal versus confiabilidade filogenômica

Neste trabalho, o termo confiabilidade tem sentido preciso: o grau em que o suporte estatístico nominal de um nó corresponde a sinal filogenético genuíno e resiste a fontes de erro sistemático, como a atração de ramos longos, a heterogeneidade composicional e a inadequação dos modelos. A revisão não produz novas estimativas de suporte nem testa métodos; sua

contribuição é organizar e contrastar criticamente como a literatura trata a relação entre o suporte nominal e o sinal filogenético real. Trabalhos recentes reforçam a distinção entre suporte nominal e confiabilidade. Valores altos de suporte de ramo em matrizes concatenadas não significam, por si sós, que os genes ou os sítios sustentem coerentemente o mesmo nó. Em nós profundos como o de Deuterostomia, o sinal filogenético tende a ser fraco e mal distribuído entre os genes, de modo que um ramo pode receber suporte estatístico elevado e, ao mesmo tempo, esconder forte conflito entre os caracteres que o sustentam (KAPLI et al., 2021). Por isso, o essencial é a evidência que sustenta uma árvore, e não a árvore obtida em si.

Essa fragilidade do sinal é particularmente visível na persistente incerteza sobre a posição de Xenacoelomorpha e a raiz do clado Bilateria. Embora estudos sugiram Xenacoelomorpha como grupo-irmão de Nephrozoa (CANNON et al., 2016), outros recuperam suporte para Xenambulacraria (PHILIPPE et al., 2019; MULHAIR et al., 2022), enquanto a relação interna de Xenacoelomorpha é também questionada (REDMOND, 2024). Essa discrepância decorre de diferentes estratégias de filtragem e escolha de modelos analíticos. Concomitantemente, análises recentes questionam a robustez estatística da própria monofilia de Deuterostomia no sentido tradicional, com Serra Silva et al. (2025) mostrando que, sob o modelo CAT-Poisson, as três topologias não puderam ser distinguidas, deixando a relação próxima de uma politomia tripla, ainda que o modelo de melhor ajuste (CAT-GTR) recupere suporte estreito para Deuterostomia, e Telford (2025) sintetizando que apenas as fendas faríngeas e o endóstilo, este por homologia ainda provável, figuram como caracteres exclusivos compartilhados por Chordata e Ambulacraria. Por essa razão, Serra Silva et al. (2025) recomendam que, no estado atual dos métodos analíticos, as relações entre os três clados sejam representadas como politomia não resolvida na base de Bilateria ou Nephrozoa, em vez de uma topologia bifurcada fixa, refletindo a rapidez e complexidade do processo de cladogênese inicial dessas linhagens. No plano temporal, Carlisle et al. (2024) revisaram o cronograma de divergência metazoária com calibrações fósseis atualizadas e estimaram a origem de Bilateria no Ediacarano superior, em melhor acordo com o registro fóssil do que estimativas anteriores. Entre as calibrações revisadas, o cnidário *Auroralumina attenboroughii* fornece uma idade mínima firme para Eumetazoa, enquanto a redação de outros táxons ediacaranos e a revisão das idades máximas levaram, no conjunto, a estimativas mais jovens para a origem de Bilateria, em maior acordo com o registro fóssil. Sob o cenário de Deuterostomia monofilético, as estimativas situam a origem de Bilateria no Ediacarano superior, por volta de 577 a 568 milhões de anos atrás, com Nephrozoa e Deuterostomia logo em seguida, dentro do intervalo aproximado de 574 a 553 milhões de anos. Os autores situam Deuterostomia entre os clados

com lacuna ampla entre a idade estimada e o registro fóssil, de cerca de 40 milhões de anos; como o registro fóssil protostômio mais antigo precede em cerca de 20 milhões de anos o primeiro deuterostômio inequívoco, infere-se uma linhagem-fantasma deuterostomia da ordem de 20 milhões de anos (CARLISLE et al., 2024). Sun et al. (2024), em estudo paleontológico independente do mesmo ano, com nova microtomografia de *Spiralicellula*, rejeitaram afinidade com linhagens de metazoários vivos para esse fóssil e demais componentes da biota de Weng'an, o que é coerente com a interpretação de que a diversificação das linhagens atuais de Metazoa não precedeu o Ediacarano inicial.

Outra implicação da hipótese de uma monofilia fraca ou inexistente de Deuterostomia diz respeito à reconstrução do último ancestral comum de Chordata e Ambulacraria. Telford (2025) reconstrói esse ancestral, em sua própria síntese, como um verme bentônico macroscópico (escala centimétrica) e filtrador, que capturava partículas no muco rico em iodo da faringe. A partir da reconstrução mais detalhada de Cameron (2005), agrega-se a esse esboço a imagem de um animal de boca e ânus terminais (não em formato de U), com musculatura circular e longitudinal desenvolvida, plexo nervoso pouco regionalizado e desenvolvimento direto. As barras branquiais colagenosas, porém, não devem ser atribuídas ao ancestral sem ressalva: Li et al. (2023) as recuperam como ausentes e convergentes (probabilidade de presença de 0,06) e Nanglu et al. (2023) reconstroem apenas poros faríngeos simples, sem uma faringe distinta, advertindo contra apoiar a reconstrução em um único subconjunto de táxons. Essa figura de um ancestral móvel e vermiforme contrapõe-se à hipótese histórica do ancestral sésil tentaculado, hoje superada pela evidência cambriana de animais móveis e vermiformes em posições basais dentro de Deuterostomia. Caso a monofilia de Deuterostomia seja artefactual, esse ancestral seria sinônimo, ou estaria separado por ramo muito curto, de Urbilateria. Essa hipótese tem implicação direta sobre o registro fóssil pré-cambriano. Um Urbilateria macroscópico aumentaria a expectativa de preservação, embora ecologia, ambiente e amostragem permaneçam fatores limitantes. O intervalo entre as estimativas mais antigas de relógio molecular para a origem dos bilaterais e o registro fóssil mais antigo (TELFORD, 2025) reforça a leitura de que essas estimativas antigas superestimavam a idade de Urbilateria, em linha com as datações revisadas de Carlisle et al. (2024) e Sun et al. (2024) discutidas acima.

4.4 Implicações para sinapomorfias de Deuterostomia

A síntese evidencia uma mudança no conjunto de sinapomorfias que sustentam Deuterostomia. O clado é hoje definido principalmente pela presença de fendas faríngeas, com evidência genômica complementar do cluster gênico faríngeo (SIMAKOV et al., 2015), embora

a interpretação do cluster como sinapomorfia exclusiva de Deuterostomia tenha se tornado objeto de debate: Kapli et al. (2021) identificam fragmentos do cluster em protostômios, enquanto Lin et al. (2024) reinterpreta esses fragmentos como blocos microssintênicos pré-existent e mantém a especificidade deuterostomia do cluster. Quanto às relações internas, a maioria das análises filogenômicas anteriores a 2020 recupera uma dicotomia basal entre Chordata e Ambulacraria (BOURLAT et al., 2006; SIMAKOV et al., 2015). Análises recentes sob modelos site-heterogêneos com mitigação de erros sistemáticos questionam, entretanto, a robustez estatística desse próprio clado, sugerindo que o suporte à monofilia de Deuterostomia no sentido tradicional pode ser inflado por artefatos de atração de ramos longos (KAPLI et al., 2021; SERRA SILVA et al., 2025; TELFORD, 2025). Há ainda uma assimetria relevante: apesar de Protostomia ser robustamente suportado por dados moleculares (microRNAs únicos, NIPs, alterações em NAD5 mitocondrial e quebra oculta no rRNA 28S), suas sinapomorfias morfológicas inequívocas são poucas, restringindo-se essencialmente à combinação de cordão nervoso ventral e cérebro dorsal (TELFORD, 2025), o que ilustra que a robustez filogenética de um clado pode ser sustentada por classes de evidência muito desiguais entre si. Dentro de Chordata, as evidências apontam para a posição basal de Cephalochordata e para o clado Olfactores (Urochordata mais Vertebrata) como grupo derivado.

A revisão evidencia que os antigos critérios embrionários já não bastam, isoladamente, para diagnosticar Deuterostomia. As fendas faríngeas e o complexo regulatório associado à faringe permanecem como candidatos importantes, mas mesmo esses caracteres dependem de interpretação evolutiva, especialmente diante da ausência em equinodermos atuais, hoje interpretada como perda secundária. Assim, sinapomorfias funcionam como hipóteses sobre origem, perda, homologia e polaridade, e não como meras listas de caracteres.

Lacunas específicas incluem: (1) a expressão do cluster gênico faríngeo em Xenacoelomorpha ainda não foi caracterizada, o que permitiria um teste direto da hipótese Xenambulacraria; (2) a ausência de fósseis inequívocos de xenacoelomorfos limita a calibração de divergências; (3) falta uma análise sistemática de quais caracteres embriológicos podem ser polarizados com confiança na raiz de Bilateria. Pesquisas futuras que integrem dados genômicos completos com análises de evolução de caracteres morfogenéticos são essenciais para resolver essas questões.

4.5 Limitações

Conduzida por um único revisor, esta revisão apoia-se em uma estratégia de rastreamento de citações adequada ao caráter histórico do tema, mas não equivalente a uma

busca sistemática exaustiva, o que pode introduzir viés de seleção das fontes. O recorte privilegiou a literatura sobre a história do conceito de Deuterostomia e sobre a controvérsia atual em torno de Xenacoelomorpha, de modo que aspectos correlatos foram tratados apenas na medida em que se conectam a esse eixo. A síntese é qualitativa e interpretativa, e não substitui uma reanálise filogenômica formal das hipóteses discutidas.

5 CONCLUSÕES

Esta revisão de escopo percorreu a trajetória histórica e conceitual do clado Deuterostomia e organizou criticamente, à luz da literatura, o debate atual sobre a posição de Xenacoelomorpha na base de Bilateria e sobre a monofilia de Deuterostomia. As principais conclusões, organizadas em tópicos, são as seguintes.

1. O termo Deuterostomia foi cunhado por Grobbs (1908) a partir do destino do blastóporo, que nesse grupo contribui para a formação do ânus. Grobbs, porém, partiu de mais de um caráter: ao destino do blastóporo somou o modo de formação do celoma por enterocelia, herdado da tradição de Hatschek e dos irmãos Hertwig, e o padrão de clivagem radial, consolidado sobretudo por autores seguintes. Todos eles se mostraram, mais tarde, evolutivamente maleáveis e deixaram de garantir, sozinhos, a delimitação do clado.

2. Sob a hipótese tradicional de monofilia, o clado, em sua circunscrição moderna que reúne Echinodermata, Hemichordata e Chordata, sustenta-se principalmente pela presença de fendas faríngeas e, de modo mais condicional, pelo endóstilo, cuja contribuição depende de uma homologia ainda em aberto entre cordados e ambulacrários. O cluster gênico faríngeo é apontado como evidência genômica complementar, embora sua interpretação como sinapomorfia exclusiva de Deuterostomia permaneça em debate na literatura recente. Caso as topologias alternativas se confirmem, as fendas faríngeas passam a ser lidas como plesiomorfia bilateriana.

3. Aceita essa monofilia, a topologia interna mais recorrente reúne Echinodermata e Hemichordata no clado Ambulacraria, grupo-irmão de Chordata. No interior de Chordata, Cephalochordata ocupa posição basal, e Urochordata e Vertebrata formam o clado Olfactores, padrão sustentado por dados moleculares e por candidatos a sinapomorfias do complexo faríngeo e de células migratórias semelhantes à crista neural em tunicados.

4. O suporte filogenômico ao próprio clado Deuterostomia tem sido questionado em análises com modelos site-heterogêneos e mitigação de erros sistemáticos (KAPLI et al., 2021; SERRA SILVA et al., 2025; TELFORD, 2025). Essa controvérsia é conceitualmente distinta da posição de Xenacoelomorpha e tem implicações sobre quais caracteres podem ser tratados como sinapomorfias do clado e quais são plesiomorfias bilaterianas. As duas topologias alternativas a Deuterostomia, Orthozoa e Centroneuralia, foram propostas por Kapli et al. (2021). Sob o modelo CAT-Poisson de Serra Silva et al. (2025), as três topologias não puderam ser distinguidas, embora o modelo de melhor ajuste ainda favoreça estreitamente

Deuterostomia. Os autores recomendam, no estado atual dos métodos, tratar a relação como não resolvida.

5. A posição de Xenacoelomorpha permanece em disputa. A hipótese Nephrozoa é frequentemente recuperada em análises filogenômicas amplas, enquanto a hipótese Xenambulacraria emerge sobretudo em análises que enfatizam a mitigação de erros sistemáticos e a atração de ramos longos, sem que a diferença se reduza à classe do modelo de substituição.

6. As realocações de Lophophorata, de Chaetognatha e de fósseis cambrianos previamente classificados como deuterostômios, incluindo *Saccorhytus*, hoje atribuído a Ecdysozoa, e cambroernídeos, hoje recuperados como ambulacrários basais, ilustram o caráter dinâmico do sistema de classificação, dependente da integração de evidências moleculares, morfológicas, embriológicas e paleontológicas.

7. Pesquisas futuras que integrem amostragem taxonômica ampla, modelos analíticos com mitigação de erros sistemáticos, novos dados genômicos e cis-regulatórios, e calibrações paleontológicas atualizadas são essenciais para resolver os nós ainda em disputa e aprofundar a compreensão da diversificação dos bilaterios.

A contribuição principal desta revisão está em mostrar que a controvérsia atual pode ser lida, em boa medida, como um problema de confiabilidade da evidência, de adequação dos modelos e de interpretação das ausências, e em organizar criticamente a trajetória histórica e conceitual que conduziu a esse impasse, sem propor uma resolução definitiva para a árvore de Bilateria.

REFERÊNCIAS

- ABALDE, S.; JONDELIUS, U. A phylogenomic backbone for Acoelomorpha inferred from transcriptomic data. *Systematic Biology*, v. 74, n. 1, p. 70-85, 2025.
- ABITUA, P. B. et al. Identification of a rudimentary neural crest in a non-vertebrate chordate. *Nature*, v. 492, p. 104-107, 2012.
- ÁLVAREZ-ARMADA, N. et al. Heterochrony and parallel evolution of echinoderm, hemichordate and cephalochordate internal bars. *Proceedings of the Royal Society B*, v. 289, art. 20220258, 2022.
- ANDRIKOU, C. et al. Molecular patterning during the development of *Phoronopsis harmeri* reveals similarities to rhynchonelliform brachiopods. *EvoDevo*, v. 10, art. 33, 2019.
- BATESON, W. The ancestry of the Chordata. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, v. 26, p. 535-571, 1886.
- BATHER, F. A. The Echinoderma. In: LANKESTER, E. R. (ed.). *A Treatise on Zoology*. Part III. London: Adam & Charles Black, 1900.
- BERNT, M. et al. A comprehensive analysis of bilaterian mitochondrial genomes and phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 69, n. 2, p. 352-364, 2013.
- BLAIR, J. E.; HEDGES, S. B. Molecular phylogeny and divergence times of deuterostome animals. *Molecular Biology and Evolution*, v. 22, n. 11, p. 2275-2284, 2005.
- BOURLAT, S. J. et al. *Xenoturbella* is a deuterostome that eats molluscs. *Nature*, v. 424, n. 6951, p. 925-928, 2003.
- BOURLAT, S. J. et al. Deuterostome phylogeny reveals monophyletic chordates and the new phylum Xenoturbellida. *Nature*, v. 444, n. 7115, p. 85-88, 2006.
- BRUSCA, R. C.; GIRIBET, G.; MOORE, W. *Invertebrates*. 4. ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2022.
- CAMERON, C. B. A phylogeny of the hemichordates based on morphological characters. *Canadian Journal of Zoology*, v. 83, n. 1, p. 196-215, 2005.
- CAMERON, C. B.; GAREY, J. R.; SWALLA, B. J. Evolution of the chordate body plan: new insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 97, n. 9, p. 4469-4474, 2000.
- CANNON, J. T. et al. Xenacoelomorpha is the sister group to Nephrozoa. *Nature*, v. 530, n. 7588, p. 89-93, 2016.
- CARLISLE, E. M. et al. Ediacaran origin and Ediacaran-Cambrian diversification of Metazoa. *Science Advances*, v. 10, n. 46, eadp7161, 2024.
- CASTRESANA, J. et al. The mitochondrial genome of the hemichordate *Balanoglossus carnosus* and the evolution of deuterostome mitochondria. *Genetics*, v. 150, n. 3, p. 1115-1123, 1998.

- CHOU, C. et al. Tracing the evolutionary origin of chordate somites in the hemichordate *Ptychodera flava*. *Integrative and Comparative Biology*, v. 64, n. 5, p. 1226-1242, 2024.
- DE ROSA, R. Molecular data indicate the protostome affinity of brachiopods. *Systematic Biology*, v. 50, n. 6, p. 848-859, 2001.
- DELSUC, F. et al. Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates. *Nature*, v. 439, n. 7079, p. 965-968, 2006.
- DELSUC, F. et al. Additional molecular support for the new chordate phylogeny. *Genesis*, v. 46, n. 11, p. 592-604, 2008.
- DUNN, C. W. et al. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. *Nature*, v. 452, n. 7188, p. 745-749, 2008.
- EGGER, B. et al. To be or not to be a flatworm: the acoel controversy. *PLOS ONE*, v. 4, n. 5, e5502, 2009.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE, É. Considérations générales sur la vertèbre. *Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle*, v. 9, p. 89-119, 1822.
- GILBERT, S. F.; BARRESI, M. J. F. *Developmental Biology*. 11. ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2016.
- GILLIS, J. A.; FRITZENWANKER, J. H.; LOWE, C. J. A stem-deuterostome origin of the vertebrate pharyngeal transcriptional network. *Proceedings of the Royal Society B*, v. 279, n. 1727, p. 237-246, 2012.
- GIRIBET, G.; EDGECOMBE, G. D. *The Invertebrate Tree of Life*. Princeton: Princeton University Press, 2020.
- GREENHALGH, T.; PEACOCK, R. Effectiveness and efficiency of search methods in systematic reviews of complex evidence: audit of primary sources. *BMJ*, v. 331, n. 7524, p. 1064-1065, 2005.
- GROBBEN, K. Die systematische Einteilung des Tierreiches. *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*, v. 58, p. 491-511, 1908.
- HAECKEL, E. *Generelle Morphologie der Organismen*. Berlin: G. Reimer, 1866.
- HAECKEL, E. *Die Kalkschwämme: Eine Monographie*. Berlin: G. Reimer, 1872.
- HAECKEL, E. Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, v. 8, p. 1-55, 1874.
- HALANYCH, K. M. et al. Evidence from 18S ribosomal DNA that the lophophorates are protostome animals. *Science*, v. 267, n. 5204, p. 1641-1643, 1995.
- HALANYCH, K. M. Convergence in the feeding apparatuses of lophophorates and pterobranch hemichordates revealed by 18S rDNA: an interpretation. *Biological Bulletin*, v. 190, n. 1, p. 1-5, 1996.

HAN, J. et al. Meiofaunal deuterostomes from the basal Cambrian of Shaanxi (China). *Nature*, v. 542, n. 7640, p. 228-231, 2017.

HATSCHEK, B. *Lehrbuch der Zoologie, eine morphologische Übersicht des Tierreiches zur Einführung in das Studium dieser Wissenschaft*. Jena: Gustav Fischer, 1888.

HEJNOL, A. et al. Assessing the root of bilaterian animals with scalable phylogenomic methods. *Proceedings of the Royal Society B*, v. 276, n. 1677, p. 4261-4270, 2009.

HEJNOL, A.; MARTÍN-DURÁN, J. M. Getting to the bottom of anal evolution. *Zoologischer Anzeiger*, v. 256, p. 61-74, 2015.

HELFENBEIN, K. G. et al. The mitochondrial genome of *Paraspadella gotoi* is highly reduced and reveals that chaetognaths are a sister group to protostomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 101, n. 29, p. 10639-10643, 2004.

HELMKAMPF, M.; BRUCHHAUS, I.; HAUSDORF, B. Phylogenomic analyses of lophophorates (brachiopods, phoronids and bryozoans) confirm the Lophotrochozoa concept. *Proceedings of the Royal Society B*, v. 275, n. 1645, p. 1927-1933, 2008.

HENNIG, W. *Phylogenetic Systematics*. Tradução de D. D. Davis e R. Zangerl. Urbana: University of Illinois Press, 1966.

HERTWIG, O.; HERTWIG, R. *Die Coelomtheorie: Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes*. Jena: Gustav Fischer, 1881.

HOLLAND, L. Z. The origin and evolution of chordate nervous systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, v. 370, n. 1684, art. 20150048, 2015.

HORIE, T. et al. Shared evolutionary origin of vertebrate neural crest and cranial placodes. *Nature*, v. 560, n. 7717, p. 228-232, 2018.

JEFFERY, W. R. et al. Migratory neural crest-like cells form body pigmentation in a urochordate embryo. *Nature*, v. 431, n. 7009, p. 696-699, 2004.

JONDELIUS, U. et al. The Nemertodermatida are basal bilaterians and not members of the Platyhelminthes. *Zoologica Scripta*, v. 31, n. 2, p. 201-215, 2002.

KAPLI, P. et al. Lack of support for Deuterostomia prompts reinterpretation of the first Bilateria. *Science Advances*, v. 7, n. 12, eabe2741, 2021.

KARDONG, K. V. *Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution*. 8. ed. New York: McGraw-Hill Education, 2019.

KHALTURIN, K. et al. Polyzoa is back: the effect of complete gene sets on the placement of Ectoprocta and Entoprocta. *Science Advances*, v. 8, n. 26, eabo4400, 2022.

KOCOT, K. M. et al. Phylogenomics of Lophotrochozoa with consideration of systematic error. *Systematic Biology*, v. 66, n. 2, p. 256-282, 2017.

KOWALEVSKY, A. Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Petersbourg, Série 7*, v. 10, n. 15, p. 1-19, 1866.

- KOWALEVSKY, A. Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Petersbourg, Série 7*, v. 11, n. 4, p. 1-17, 1867.
- LANKESTER, E. R. On some new points in the structure of *Amphioxus*, and their bearing on the morphology of Vertebrata. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, v. 15, p. 257-267, 1875.
- LANKESTER, E. R. Notes on the embryology and classification of the animal kingdom. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, v. 17, p. 399-454, 1877.
- LAVROV, D. V.; LANG, B. F. Poriferan mtDNA and animal phylogeny based on mitochondrial gene arrangements. *Systematic Biology*, v. 54, n. 4, p. 651-659, 2005.
- LI, Y. et al. Cambrian stem-group ambulacrarians and the nature of the ancestral deuterostome. *Current Biology*, v. 33, n. 12, p. 2359-2366.e2, 2023.
- LIN, C.-Y. et al. Chromosome-level genome assemblies of 2 hemichordates provide new insights into deuterostome origin and chromosome evolution. *PLOS Biology*, v. 22, n. 6, e3002661, 2024.
- LIU, Y. et al. *Saccorhytus* is an early ecdysozoan and not the earliest deuterostome. *Nature*, v. 609, n. 7927, p. 541-546, 2022.
- LOWE, C. J. et al. Anteroposterior patterning in hemichordates and the origins of the chordate nervous system. *Cell*, v. 113, n. 7, p. 853-865, 2003.
- LOWE, C. J. et al. The deuterostome context of chordate origins. *Nature*, v. 520, n. 7548, p. 456-465, 2015.
- LOWE, C. J. Molecular insights into deuterostome evolution from hemichordate developmental biology. *Current Topics in Developmental Biology*, v. 141, p. 75-117, 2021.
- MAISEY, J. G. Heads and tails: a chordate phylogeny. *Cladistics*, v. 2, n. 4, p. 201-256, 1986.
- MANNI, L. et al. Neurogenic and non-neurogenic placodes in ascidians. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, v. 302B, n. 5, p. 483-504, 2004.
- MARLÉTAZ, F. et al. Chaetognath phylogenomics: a protostome with deuterostome-like development. *Current Biology*, v. 16, n. 15, p. R577-R578, 2006.
- MARLÉTAZ, F. et al. *Amphioxus* functional genomics and the origins of vertebrate gene regulation. *Nature*, v. 564, n. 7734, p. 64-70, 2018.
- MARLÉTAZ, F. et al. A new spiralian phylogeny places the enigmatic arrow worms among gnathiferans. *Current Biology*, v. 29, n. 2, p. 312-318.e3, 2019.
- MARTÍN-DURÁN, J. M. et al. Deuterostomic development in the protostome *Priapulius caudatus*. *Current Biology*, v. 22, n. 22, p. 2161-2166, 2012.

- MARTINDALE, M. Q.; HEJNOL, A. A developmental perspective: changes in the position of the blastopore during bilaterian evolution. *Developmental Cell*, v. 17, n. 2, p. 162-174, 2009.
- METSCHNIKOFF, E. Über die systematische Stellung von *Balanoglossus*. *Zoologischer Anzeiger*, v. 4, p. 139-157, 1881.
- MOROZ, L. L. et al. The ctenophore genome and the evolutionary origins of neural systems. *Nature*, v. 510, n. 7503, p. 109-114, 2014.
- MULHAIR, P. O. et al. Filtering artifactual signal increases support for Xenacoelomorpha and Ambulacraria sister relationship in the animal tree of life. *Current Biology*, v. 32, n. 23, p. 5180-5188.e3, 2022.
- MUSSINI, G. et al. A new interpretation of *Pikaia* reveals the origins of the chordate body plan. *Current Biology*, v. 34, n. 13, p. 2980-2989.e2, 2024.
- NANGLU, K. et al. Worms and gills, plates and spines: the evolutionary origins and incredible disparity of deuterostomes revealed by fossils, genes, and development. *Biological Reviews*, v. 98, n. 1, p. 316-351, 2023.
- NESNIDAL, M. P. et al. New phylogenomic data support the monophyly of Lophophorata and an ectoproct-phoronid clade and indicate that Polyzoa and Kryptotrochozoa are caused by systematic bias. *BMC Evolutionary Biology*, v. 13, art. 253, 2013.
- NIELSEN, C.; SCHARFF, N.; EIBYE-JACOBSEN, D. Cladistic analyses of the animal kingdom. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 57, n. 4, p. 385-410, 1996.
- NIELSEN, C. *Animal evolution: interrelationships of the living phyla*. 3. ed. Oxford: Oxford University Press, 2011.
- PAPILLON, D. et al. Identification of chaetognaths as protostomes is supported by the analysis of their mitochondrial genome. *Molecular Biology and Evolution*, v. 21, n. 11, p. 2122-2129, 2004.
- PATTERSON, C. Morphological characters and homology. In: JOYSEY, K. A.; FRIDAY, A. E. (org.). *Problems of phylogenetic reconstruction*. London: Academic Press, 1982. p. 21-74.
- PENNERSTORFER, M.; SCHOLTZ, G. Early cleavage in *Phoronis muelleri* (Phoronida) displays spiral features. *Evolution & Development*, v. 14, n. 6, p. 484-500, 2012.
- PÉREZ-POSADA, A. et al. Hemichordate cis-regulatory genomics and the gene expression dynamics of deuterostomes. *Nature Ecology & Evolution*, v. 8, p. 2213-2227, 2024.
- PETERS, M. D. J. et al. Updated methodological guidance for the conduct of scoping reviews. *JBI Evidence Synthesis*, v. 18, n. 10, p. 2119-2126, 2020.
- PHILIPPE, H. et al. Acoelomorph flatworms are deuterostomes related to *Xenoturbella*. *Nature*, v. 470, n. 7333, p. 255-258, 2011.

- PHILIPPE, H. et al. Mitigating anticipated effects of systematic errors supports sister-group relationship between Xenacoelomorpha and Ambulacraria. *Current Biology*, v. 29, n. 11, p. 1818-1826.e6, 2019.
- PUTNAM, N. H. et al. The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype. *Nature*, v. 453, n. 7198, p. 1064-1071, 2008.
- REDMOND, A. K. Acoelomorph flatworm monophyly is a long-branch attraction artefact obscuring a clade of Acoela and Xenoturbellida. *Proceedings of the Royal Society B*, v. 291, n. 2031, art. 20240329, 2024.
- ROBERTSON, H. E. et al. Single cell atlas of *Xenoturbella bocki* highlights limited cell-type complexity. *Nature Communications*, v. 15, art. 2469, 2024.
- RUIZ-TRILLO, I. et al. Acoel flatworms: earliest extant bilaterian Metazoans, not members of Platyhelminthes. *Science*, v. 283, n. 5409, p. 1919-1923, 1999.
- RUIZ-TRILLO, I.; PAPS, J. Acoelomorpha: earliest branching bilaterians or deuterostomes? *Organisms Diversity & Evolution*, v. 16, n. 2, p. 391-399, 2016.
- RUPPERT, E. E. Key characters uniting hemichordates and chordates: homologies or homoplasies? *Canadian Journal of Zoology*, v. 83, n. 1, p. 8-23, 2005.
- RYAN, J. F. et al. The genome of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its implications for cell type evolution. *Science*, v. 342, n. 6164, art. 1242592, 2013.
- SACKVILLE, M. A. et al. Ion regulation at gills precedes gas exchange and the origin of vertebrates. *Nature*, v. 610, n. 7933, p. 699-703, 2022.
- SATOH, N.; ROKHSAR, D.; NISHIKAWA, T. Chordate evolution and the three-phylum system. *Proceedings of the Royal Society B*, v. 281, n. 1794, art. 20141729, 2014.
- SCHAEFFER, B. Deuterostome monophyly and phylogeny. *Evolutionary Biology*, v. 21, p. 179-235, 1987.
- SCHIFFER, P. H. et al. Insights into early animal evolution from the genome of the xenacoelomorph worm *Xenoturbella bocki*. *eLife*, v. 13, e94948, 2024.
- SEMON, R. Die Entwicklung der *Synapta digitata* und die Stammesgeschichte der Echinodermen. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, v. 22, p. 175-309, 1888.
- SERRA SILVA, A. et al. Is the deuterostome clade an artifact? *Current Biology*, v. 35, n. 15, p. 3611-3623.e3, 2025.
- SIMAKOV, O. et al. Hemichordate genomes and deuterostome origins. *Nature*, v. 527, n. 7579, p. 459-465, 2015.
- SIMAKOV, O. et al. Deeply conserved synteny and the evolution of metazoan chromosomes. *Science Advances*, v. 8, n. 5, eabi5884, 2022.
- SIMION, P. et al. A large and consistent phylogenomic dataset supports sponges as the sister group to all other animals. *Current Biology*, v. 27, n. 7, p. 958-967, 2017.

- STEENWYK, J. L.; KING, N. The promise and pitfalls of synteny in phylogenomics. *PLOS Biology*, v. 22, n. 5, e3002632, 2024.
- SUN, W. et al. Developmental biology of *Spiralicellula* and the Ediacaran origin of crown metazoans. *Proceedings of the Royal Society B*, v. 291, art. 20240101, 2024.
- SWALLA, B. J. et al. Urochordates are monophyletic within the deuterostomes. *Systematic Biology*, v. 49, n. 1, p. 52-64, 2000.
- SWALLA, B. J.; SMITH, A. B. Deciphering deuterostome phylogeny: molecular, morphological and palaeontological perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, v. 363, n. 1496, p. 1557-1568, 2008.
- SWALLA, B. J. Deuterostome ancestors and chordate origins. *Integrative and Comparative Biology*, v. 64, n. 5, p. 1175-1181, 2024.
- TELFORD, M. J.; HOLLAND, P. W. H. The phylogenetic affinities of the chaetognaths: a molecular analysis. *Molecular Biology and Evolution*, v. 10, n. 3, p. 660-676, 1993.
- TELFORD, M. J.; BUDD, G. E.; PHILIPPE, H. Phylogenomic insights into animal evolution. *Current Biology*, v. 25, n. 19, p. R876-R887, 2015.
- TELFORD, M. J. Weighing the evidence for a deuterostome branch of animals and implications for understanding chordate origins. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 56, p. 421-444, 2025.
- TOPPER, T. P. et al. A stem group echinoderm from the basal Cambrian of China and the origins of Ambulacraria. *Nature Communications*, v. 10, art. 1366, 2019.
- TSAGKOGEOGA, G. et al. Accelerated evolutionary rate of housekeeping genes in tunicates. *Journal of Molecular Evolution*, v. 71, n. 2, p. 153-167, 2010.
- WADA, H.; SATOH, N. Details of the evolutionary history from invertebrates to vertebrates, as deduced from the sequences of 18S rDNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 91, n. 5, p. 1801-1804, 1994.
- WENNBERG, S. A.; JANSSEN, R.; BUDD, G. E. Early embryonic development of the priapulid worm *Priapulid caudatus*. *Evolution & Development*, v. 10, n. 3, p. 326-338, 2008.
- WILEY, E. O.; LIEBERMAN, B. S. *Phylogenetics: Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. 2. ed. Hoboken: Wiley-Blackwell, 2011.
- WOODGATE, S. C. et al. A new Cambrian stem-group echinoderm reveals the evolution of the anteroposterior axis. *Current Biology*, v. 35, n. 14, p. 3488-3495.e3, 2025.
- ZAMORA, S. et al. Re-evaluating the phylogenetic position of the enigmatic early Cambrian deuterostome *Yanjiahella*. *Nature Communications*, v. 11, n. 1, art. 1286, 2020.

APÊNDICE A – Quadro de extração de dados (charting) das 112 fontes incluídas na revisão

Quadro completo do charting das 112 fontes incluídas na revisão de escopo, com autor e ano, categoria de tipo de estudo, tipo de dados predominante, táxon principal e achados-chave.

#	Autor (ano)	Categoria	Tipo de dados	Táxon principal	Resumo / Achados-chave
1	Abitua et al. (2012)	Evo-devo	Desenvolvimentais	Urochordata, Vertebrata	Identifica células rudimentares semelhantes à crista neural em embrião de tunicado, sugerindo origem da crista neural antes da divergência do clado Olfactores.
2	Andrikou et al. (2019)	Evo-devo	Desenvolvimentais	Phoronida (Lophophorata)	Padronização molecular durante o desenvolvimento de Phoronopsis harmeri exibe similaridades com braquiópodes rinconeliformes, corroborando a afinidade espiralana de lofoforados.
3	Bateson (1886)	Obras históricas (pré-cladísticas)	Morfológicos	Hemichordata, Chordata	Propõe afinidade entre enteropneustos e cordados via suposta homologia entre estomocorda hemicordada e notocorda cordada; contribuição que se traduziria, sob a sistematização posterior, em parte da fundamentação para Deuterostomia.
4	Bernt et al. (2013)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Mitogenômicos	Bilateria	Análises de genomas mitocondriais de bilatérios indicam que o clado Olfactores (Urochordata + Vertebrata) não é recuperado de forma consistente em mitogenômica, evidenciando limitação do marcador para resolver a topologia interna de Chordata.
5	Blair e Hedges (2005)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Moleculares	Deuterostomia	Filogenia molecular multigênica consolida Ambulacraria como clado-irmão de Chordata; estima divergências profundas no Pré-Cambriano por relógio molecular.
6	Bourlat et al. (2003)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Moleculares	Xenoturbellida, Deuterostomia	Filogenia molecular de três genes demonstra que classificações anteriores de Xenoturbella como bivalve eram artefato de contaminação por bivalves na dieta; estabelece Xenoturbella como deuterostômio relacionado a Ambulacraria.
7	Bourlat et al. (2006)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Moleculares	Xenoturbellida, Chordata	Filogenia multigênica (170 genes nucleares e 13 mitocondriais) confirma a monofilia de Chordata e estabelece Xenoturbellida como novo filo dentro de Deuterostomia, próximo a Ambulacraria.
8	Brusca, Giribet e Moore (2022)	Revisões e obras de referência	Combinados	Invertebrata (geral)	Síntese contemporânea da zoologia de invertebrados (Invertebrates, 4ª edição); obra de referência para a circunscrição moderna de Deuterostomia e suas linhagens internas.

9	Cameron (2005)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Morfológicos	Hemichordata	Análise morfológica cladística sustenta a monofilia de Hemichordata; propõe Pterobranchia como o ramo mais basal e recupera Ptychoderidae + Spengelidae em Enteropneusta.
10	Cannon et al. (2016)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Moleculares	Xenacoelomorpha, Bilateria	Análise filogenômica de 11 transcriptomas de xenacoelomorfos sob diferentes modelos evolutivos: suporte robusto para Xenacoelomorpha como grupo-irmão de Nephrozoa (Protostomia + Deuterostomia); termo Nephrozoa retomado de Jondelius et al. (2002).
11	Carlisle et al. (2024)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Moleculares	Metazoa	Cronograma metazoário recalibrado com fósseis atualizados (incluindo Auroralumina): estima a origem de Bilateria no Ediacarano superior, em melhor acordo com o registro fóssil do que estimativas anteriores.
12	Castresana et al. (1998)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Mitogenômicos	Hemichordata, Deuterostomia	Sequencia o genoma mitocondrial de Balanoglossus carnosus; o arranjo gênico mitocondrial é essencialmente o mesmo de vertebrados, indicando conservação desde o ancestral comum, enquanto os equinodermos passaram por extensos rearranjos.
13	De Rosa (2001)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Moleculares	Brachiopoda (Lophophorata)	Análise de genes Hox indica afinidade protostômica de braquiópodes, corroborando a exclusão de lofoforados de Deuterostomia.
14	Delsuc et al. (2006)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Moleculares	Chordata, Olfactores	Estudo seminal: análise filogenômica em larga escala mostra que tunicados (não cefalocordados) são os parentes vivos mais próximos dos vertebrados; estabelece o clado Olfactores.
15	Delsuc et al. (2008)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Moleculares	Chordata, Olfactores	Reanálise filogenômica com amostragem expandida fornece suporte adicional à topologia Olfactores e refina as relações internas de cordados.
16	Dunn et al. (2008)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Moleculares	Metazoa	Amostragem filogenômica ampla resolve a árvore animal usando expressed sequence tags; Olfactores é recuperado com alto suporte estatístico.
17	Egger et al. (2009)	Revisões e obras de referência	Conceituais	Acoela	Revisa a controvérsia das acoelas; sintetiza tensões entre o sinal molecular (acoelas como bilatérios basais) e a interpretação morfológica tradicional (afinidade com platelmintos).
18	Gilbert e Barresi (2016)	Revisões e obras de referência	Desenvolvimentais	Metazoa, Vertebrata	Developmental Biology, 11ª edição: texto canônico de biologia do desenvolvimento; base conceitual para gastrulação, folhetos

					germinativos e neurulação utilizadas na revisão.
19	Gillis, Fritzenwanker e Lowe (2012)	Evo-devo	Desenvolvimentais	Hemichordata, Vertebrata	Caracteriza a rede transcricional faríngea em <i>Saccoglossus kowalevskii</i> e demonstra conservação substancial entre hemicordados e vertebrados; suporta origem stem-deuterostomia da faringe.
20	Giribet e Edgecombe (2020)	Revisões e obras de referência	Combinados	Invertebrata (geral)	The Invertebrate Tree of Life: obra de referência para a árvore filogenética de invertebrados; síntese atualizada das relações dentro de Deuterostomia e dos principais clados de Bilateria.
21	Greenhalgh e Peacock (2005)	Estudos metodológicos	Conceituais	N/A (metodologia)	Audita métodos de busca em revisões sistemáticas; sustenta empiricamente a abordagem de citation tracking adotada nesta revisão.
22	Grobben (1908)	Obras históricas (pré-cladísticas)	Conceituais	Bilateria	Cunha os termos Protostomia e Deuterostomia com base no destino do blastóporo (formação primária da boca vs. do ânus); obra fundadora da dicotomia clássica ainda usada na zoologia.
23	Haeckel (1866)	Obras históricas (pré-cladísticas)	Conceituais	Metazoa	Em <i>Generelle Morphologie der Organismen</i> , cunha os termos Ontogenia e Filogenia e o reino Protista, e formula o princípio da recapitulação (base da lei biogenética fundamental); alicerce do pensamento recapitulacionista do século XIX.
24	Haeckel (1872)	Obras históricas (pré-cladísticas)	Morfológicos	Metazoa (via Porifera)	Monografia sobre esponjas calcárias; propõe homologia universal de ectoderme e endoderme em todos os Metazoa, base para reconstruções embriológicas posteriores.
25	Haeckel (1874)	Obras históricas (pré-cladísticas)	Conceituais	Metazoa	Apresenta a teoria da gastraea como ancestral hipotético de Metazoa baseado na gastrulação; influência prolongada no pensamento embriológico e na inferência de ancestrais comuns.
26	Halanych (1996)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Conceituais	Lophophorata, Hemichordata	Aplica os três critérios de homologia de Patterson (similaridade, conjugação e congruência) à comparação entre lofoforados e tentáculos de pterobrânquios; demonstra que a similaridade falha no critério de congruência, evidenciando convergência alimentar.
27	Halanych et al. (1995)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Moleculares	Lophophorata	Análise filogenética de 18S rDNA: cunha o nome Lophotrochozoa para reunir lofoforados, moluscos, anelídeos e grupos afins; demonstra que lofoforados são

					protostômios, rompendo definitivamente com a leitura deuterostomia tradicional.
28	Han et al. (2017)	Paleontologia	Paleontológicos	Saccorhytus	Descreve Saccorhytus do Cambriano basal de Shaanxi (China) e o interpreta como deuterostômio meiofaunal mais antigo conhecido com base em supostas aberturas faríngeas; interpretação posteriormente revisada por Liu et al. (2022).
29	Hatschek (1888)	Obras históricas (pré-cladísticas)	Morfológicos	Bilateria	No Lehrbuch der Zoologie, cunha o termo Bilateria (equivalente a Heteraxonia); entre os celomados reconhece grupos como Zygoneura, Ambulacraria (no sentido de Ambulacraria) e Chordonia, arranjo que prefigura a bipartição Protostomia/Deuterostomia formalizada por Grobber.
30	Hejnal e Martín-Durán (2015)	Revisões e obras de referência	Conceituais	Bilateria	Revisa a evolução do destino do blastóporo em Bilateria; demonstra plasticidade evolutiva do caráter, invalidando-o como sinapomorfia universal das duas linhagens principais.
31	Hejnal et al. (2009)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Moleculares	Bilateria	Filogenômica em matrizes amplas de até 1487 genes sustenta Acoelomorpha (mais tarde Xenacoelomorpha) como grupo-irmão de Nephrozoa; aplica métodos escaláveis à raiz de Bilateria.
32	Helfenbein et al. (2004)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Mitogenômicos	Chaetognatha	Genoma mitocondrial de Paraspadella gotoi (Chaetognatha) reforça a exclusão de chaetognatas de Deuterostomia, posicionando-as como linhagem associada a Protostomia.
33	Helmkamp et al. (2008)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Moleculares	Lophophorata	Filogenômica multigênica de braquiópodes, foronídeos e briozoários confirma a alocação de lofoforados em Lophotrochozoa, corroborando sua exclusão de Deuterostomia.
34	Hennig (1966)	Revisões e obras de referência	Conceituais	N/A (sistemática)	Phylogenetic Systematics: obra fundadora da sistemática filogenética; estabelece os conceitos de monofilia, sinapomorfia e parafilia, base operacional do raciocínio cladístico moderno.
35	Hertwig e Hertwig (1881)	Obras históricas (pré-cladísticas)	Morfológicos	Bilateria	Teoria celomática: distingue enterocelia (formação do celoma a partir de bolsas do arquêntero) e esquizocelia (por divisão da mesoderma maciça); critérios que se tornariam diagnósticos da dicotomia formalizada por Grobber.
36	Holland (2015)	Revisões e obras de referência	Desenvolvimentos	Chordata, Deuterostomia	Revisa origem e evolução do sistema nervoso de cordados; discute a reconstrução do

					programa neural ancestral deuterostômio com base em dados de hemicordados e cordados.
37	Horie et al. (2018)	Evo-devo	Desenvolvimentais	Urochordata, Vertebrata	Demonstra origem evolutiva compartilhada de crista neural e placódios cranianos em vertebrados e tunicados; potencial sinapomorfia adicional de Olfactores.
38	Jeffery et al. (2004)	Evo-devo	Desenvolvimentais	Urochordata	Identifica células migratórias semelhantes à crista neural em embrião de tunicado; suporte para origem profunda da crista em Olfactores.
39	Kapli et al. (2021)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Genômicos	Deuterostomia, Bilateria	Análises filogenômicas com mitigação de erros sistemáticos mostram que o ramo deuterostômio é curto e estatisticamente sensível; identifica fragmentos do cluster gênico faríngeo em diversos protostômios, sugerindo possível origem bilateriana ancestral; reinterpreta caracteres tradicionalmente reconstruídos como sinapomorfias deuterostômias como plesiomorfias bilaterianas.
40	Kardong (2019)	Revisões e obras de referência	Morfológicos	Vertebrata, Chordata	Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution: texto canônico de anatomia comparada de vertebrados; síntese da embriologia de cordados, mesoderme paraxial e neurulação.
41	Kocot et al. (2017)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Moleculares	Lophotrochozoa	Filogenômica de Lophotrochozoa com mitigação de erro sistemático: nós profundos do clado dependem criticamente de curadoria de ortólogos, seleção de modelos e mitigação de vies composicional.
42	Kowalevsky (1866)	Obras históricas (pré-cladísticas)	Desenvolvimentais	Urochordata	Embriologia das ascídias; aproxima invertebrados (tunicados) e vertebrados em base ontogenética, contribuindo para a futura inclusão de Urochordata em Chordata.
43	Kowalevsky (1867)	Obras históricas (pré-cladísticas)	Desenvolvimentais	Cephalochordata	Embriologia do anfioxo; consolida a proximidade entre cordados invertebrados e vertebrados com base em padrões de desenvolvimento.
44	Lankester (1875)	Obras históricas (pré-cladísticas)	Morfológicos	Cephalochordata	Estudo morfológico do anfioxo com implicações comparativas para Vertebrata; integra a tradição embriológica do século XIX que aproximou cordados invertebrados e vertebrados.
45	Lankester (1877)	Obras históricas (pré-cladísticas)	Conceituais	Bilateria	Propõe interpretação enterocélica para a origem do celoma em Bilateria a partir de bolsas associadas ao arquêntero em um ancestral hipotético; precursor direto da teoria celomática de Hertwig e Hertwig.

46	Li et al. (2023)	Paleontologia	Paleontólogos	Cambroernida, Ambulacraria	Análise filogenética e morfológica dos cambroernídeos, incluindo <i>Rotadiscus grandis</i> e <i>Eldonia eumorpha</i> : recuperados como ambulacrários ancestrais, com cobertura tipo cordada de um celomóporo (não fendas faríngeas), sugerindo evolução por convergência de caracteres como região pós-anal, barras branquiais e intestino em U entre as principais linhagens deuterostômias.
47	Lin et al. (2024)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Genômicos	Hemichordata, Deuterostomia	Genomas em escala cromossômica de <i>Ptychodera flava</i> e <i>Schizocardium californicum</i> ; reinterpreta os fragmentos do cluster faríngeo identificados em protostômios como três blocos microssintênicos pré-existent, sustentando que o cluster faríngeo permanece deuterostômio-específico via rearranjo cromossômico.
48	Liu et al. (2022)	Paleontologia	Paleontólogos	Saccorhytus	Reanálise de <i>Saccorhytus</i> com material adicional: as supostas aberturas faríngeas são reinterpretadas como artefatos tafonômicos; o fóssil é reposicionado como ecdisozoário-tronco, removendo-o de Deuterostomia.
49	Lowe et al. (2003)	Evo-devo	Desenvolvimentais	Hemichordata, Chordata	Análise da expressão de genes de patterning anteroposterior em <i>Saccoglossus kowalevskii</i> : 22 genes do programa de patterning ectodérmico estão expressos em arranjo virtualmente idêntico ao de cordados, sugerindo um programa molecular conservado de regionalização do sistema nervoso no ancestral deuterostômio.
50	Lowe et al. (2015)	Revisões e obras de referência	Combinados	Deuterostomia, Chordata	Síntese integrativa do contexto filogenético, morfológico e desenvolvimental da origem dos cordados dentro de Deuterostomia.
51	Maisey (1986)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Morfológicos	Chordata	Análise cladística clássica de cordados baseada em morfologia; defende a hipótese Notochordata (Cephalochordata + Vertebrata como grupo-irmão de Urochordata).
52	Manni et al. (2004)	Evo-devo	Desenvolvimentais	Urochordata	Identifica placódios neurogênicos e não-neurogênicos em ascídios; amplia a base de sinapomorfias estruturais entre tunicados e vertebrados, reforçando o clado Olfactores.
53	Marlétaz et al. (2006)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Moleculares	Chaetognatha	Comunicação curta em filogenômica: chaetognatas são protostômios cujo desenvolvimento embriológico exibe convergência com características deuterostômicas, refutando atribuição prévia.

54	Marlétaz et al. (2018)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Genômicos	Cephalochordata, Chordata	Sequencia o genoma do anfioxo Mediterrâneo (<i>Branchiostoma lanceolatum</i>) com epigenômica e transcriptômica em múltiplos estágios; demonstra alta conservação da paisagem cis-regulatória entre cefalocordados e vertebrados, com pico em fase filotípica média embrionária.
55	Marlétaz et al. (2019)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Moleculares	Chaetognatha (Gnathifera)	Filogenômica resolve Chaetognatha como integrante de Gnathifera dentro de Spiralia, consolidando sua exclusão definitiva de Deuterostomia.
56	Martín-Durán et al. (2012)	Evo-devo	Desenvolvimentais	Priapulida (Ecdysozoa)	Documenta desenvolvimento deuterostômico (blastóporo dando origem ao ânus) no protostômio ecdisoário <i>Priapulid</i> <i>caudatus</i> , evidenciado pela expressão conservada de marcadores de intestino posterior (<i>brachyury</i> , <i>caudal</i>) no blastóporo/ânus e de intestino anterior (<i>foxA</i> , <i>gooseoid</i>) na boca; sugere que a deuterostomia foi possivelmente o modo ancestral de desenvolvimento em Bilateria e evidencia a plasticidade evolutiva do destino do blastóporo.
57	Martindale e Hejnol (2009)	Revisões e obras de referência	Conceituais	Bilateria	Revisão evo-devo sobre a evolução da posição do blastóporo; demonstra plasticidade evolutiva do caráter, invalidando-o como sinapomorfia universal de Protostomia/Deuterostomia.
58	Metschnikoff (1881)	Obras históricas (pré-cladísticas)	Morfológicos	Hemichordata, Echinodermata	Estabelece Ambulacraria com base em similaridades larvais entre equinodermos e enteropneustos (Hemichordata); o termo "dipleurula" só viria a ser cunhado por Semon em 1888.
59	Moroz et al. (2014)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Genômicos	Ctenophora	Genoma de ctenóforo (<i>Pleurobrachia bachei</i>) sustenta a hipótese Ctenophora-first para a raiz de Metazoa; relevante indiretamente para o enraizamento de Bilateria e a polarização de caracteres.
60	Mulhair et al. (2022)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Moleculares	Xenacoelomorpha, Ambulacraria	Filtragem de sinal artefactual em datasets filogenômicos aumenta o suporte para Xenambulacraria (Xenacoelomorpha como grupo-irmão de Ambulacraria).
61	Mussini et al. (2024)	Paleontologia	Paleontológicos	Pikaia, Chordata	Reinterpretação morfológica de <i>Pikaia gracilens</i> (Burgess Shale, Cambriano médio) a partir de novas observações e técnicas de imageamento de espécimes já conhecidos: identifica um cordão nervoso dorsal e um canal digestivo, com o corpo reinterpretado em orientação dorsoventralmente invertida, e resolve <i>Pikaia</i> como cordado-tronco

					inequívoco, em um grau com Yunnanozoon e vetulicolianos, reforçando a presença da linhagem-tronco de Chordata no Cambriano médio.
62	Nanglu et al. (2023)	Revisões e obras de referência	Combinados	Deuterostomia	Síntese ampla das origens evolutivas e da disparidade de Deuterostomia, integrando registro fóssil, dados moleculares e desenvolvimentais.
63	Nesnidal et al. (2013)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Moleculares	Lophophorata	Filogenômica multigênica sustenta a monofilia de Lophophorata (Brachiopoda + Phoronida + Bryozoa); agrupamentos alternativos como "Polyzoa" e "Kryptrochozoa" são interpretados como artefatos de viés sistemático.
64	Nielsen (2011)	Revisões e obras de referência	Morfológicos	Metazoa	Animal Evolution: Interrelationships of the Living Phyla, 3ª edição: síntese das interrelações dos filos vivos; obra de referência para a discussão histórica e morfológica de Deuterostomia.
65	Nielsen, Scharff e Eibye-Jacobsen (1996)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Morfológicos	Metazoa	Análise cladística da árvore animal com base em caracteres morfológicos; sustenta a hipótese Notochordata para as relações internas de Chordata.
66	Papillon et al. (2004)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Mitogenômicos	Chaetognatha	Análise mitogenômica de chaetognatas reforça a afinidade protostômica (cordão nervoso ventral, estruturas quitinosas); os caracteres deuterostômio-símbios do grupo são de natureza embriológica e passam a ser reinterpretados como plesiomorfias bilaterianas ou convergências.
67	Pennerstorfer e Scholtz (2012)	Evo-devo	Desenvolvimentais	Phoronida	Reanálise da clivagem em Phoronis muelleri por microscopia confocal time-lapse 4D documenta clivagem espiral, oferecendo apoio morfológico à afinidade espiraliana de foronídeos.
68	Pérez-Posada et al. (2024)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Genômicos	Hemichordata, Deuterostomia	Transcriptomas e cromatina aberta de Ptychodera flava em múltiplos estágios do desenvolvimento; identifica fase filotípica deuterostômica durante a gastrulação, com redes de regulação gênica e interações cis-regulatórias conservadas entre hemicordados, equinodermos e cordados.
69	Peters et al. (2020)	Estudos metodológicos	Conceituais	N/A (metodologia)	Atualização das diretrizes JBI para condução de revisões de escopo; base metodológica complementar adotada neste TCC.
70	Philippe et al. (2011)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Moleculares	Xenacoelomorpha	Análise filogenômica posiciona acoelomorfos como deuterostômios relacionados a Xenoturbella (hipótese Xenambulacraria);

					cunha informalmente o termo Xenacoelomorpha para o agrupamento.
71	Philippe et al. (2019)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Moleculares	Xenacoelomorpha , Ambulacraria	Mitigação de erros sistemáticos sob modelos site-heterogêneos sustenta a relação Xenacoelomorpha + Ambulacraria, corroborando a hipótese Xenambulacraria.
72	Putnam et al. (2008)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Genômicos	Cephalochordata	Sequencia o genoma de Branchiostoma floridae (anfioxo); revela cariótipo cordado conservado e fortalece a posição basal de Cephalochordata em Chordata.
73	Redmond (2024)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Moleculares	Acoelomorpha, Xenoturbellida	Demonstra que a monofilia tradicional de Acoelomorpha é artefato de atração de ramos longos; sob mitigação do erro sistemático, Acoela e Xenoturbellida formam um clado (Xenacoela). Os resultados indicam ainda que Nephrozoa é provavelmente um artefato sistemático, mas não recuperam de forma consistente Xenambulacraria, deixando irresoluto o grupo-irmão de Xenacoelomorpha.
74	Robertson et al. (2024)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Genômicos	Xenoturbellida	Atlas single-cell de Xenoturbella bocki revela complexidade celular limitada; oferece argumento celular complementar para a hipótese Xenambulacraria.
75	Ruiz-Trillo e Paps (2016)	Revisões e obras de referência	Conceituais	Acoelomorpha	Revisão das hipóteses concorrentes para Acoelomorpha (basais a Bilateria ou aninhados em deuterostômios); confronta as duas leituras à luz dos dados moleculares e morfológicos disponíveis.
76	Ruiz-Trillo et al. (1999)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Moleculares	Acoela	Análise pioneira de 18S rDNA sugere que acoelas não pertencem a Platyhelminthes, mas constituem uma linhagem basal em Bilateria; resultado posteriormente questionado por possível atração de ramos longos, mas inicia o debate sobre Acoelomorpha.
77	Ruppert (2005)	Revisões e obras de referência	Morfológicos	Hemichordata, Chordata	Revisa caracteres morfológicos unindo hemicordados e cordados; questiona a homologia tradicional entre estomocorda e notocorda com base em diferenças no desenvolvimento e ultraestrutura.
78	Ryan et al. (2013)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Genômicos	Ctenophora	Genoma de Mnemiopsis leidyi sustenta Ctenophora-first; relevância indireta para o enraizamento de Metazoa e a polarização de caracteres em Bilateria.
79	Sackville et al. (2022)	Evo-devo	Desenvolvimentais	Vertebrata, Deuterostomia	Mostra que a regulação iônica nas brânquias precede a função respiratória e a origem dos vertebrados; sugere origem stem-

					deuterostomia da osmorregulação branquial associada às fendas faríngeas ancestrais.
80	Satoh et al. (2014)	Revisões e obras de referência	Combinados	Chordata	Sintetiza a evolução de Chordata e propõe o sistema de três filós (three-phyllum system): eleva Chordata a superfilo, com Cephalochordata, Urochordata e Vertebrata reclassificados de subfilos a filós; sugere, pela expressão compartilhada de FoxE, homologia da estomocorda hemicordada com o endóstilo cordado, em vez de com a notocorda.
81	Schaeffer (1987)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Morfológicos	Deuterostomia	Análise cladística morfológica de Deuterostomia; sustenta a monofilia do clado com base em fendas faríngeas e caracteres do sistema nervoso e desenvolvimento.
82	Schiffer et al. (2024)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Genômicos	Xenoturbellida	Genoma de alta qualidade de Xenoturbella bocki; revela que a simplicidade morfológica do organismo não corresponde a redução genômica e que a ligação gênica ancestral está conservada, contribuindo para o debate sobre o posicionamento de Xenacoelomorpha.
83	Serra Silva et al. (2025)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Moleculares	Deuterostomia	Reanálise filogenômica sob modelos site-heterogêneos com mitigação de atração de ramos longos: o suporte estatístico ao clado Deuterostomia desaparece em diversos protocolos, aproximando-se de uma politomia tripla entre Chordata, Ambulacraria e Protostomia.
84	Simakov et al. (2015)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Genômicos	Hemichordata, Deuterostomia	Genomas dos hemicordados Saccoglossus kowalevskii e Ptychodera flava; identifica cluster gênico faríngeo deuterostômio-específico associado ao desenvolvimento das fendas faríngeas, proposto como sinapomorfia inicial de Deuterostomia.
85	Simakov et al. (2022)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Genômicos	Metazoa, Bilateria	Reconstrução de Ancestral Linkage Groups (ALGs) preservados desde o ancestral bilateriano; identifica fusões e rearranjos cromossômicos específicos em Deuterostomia.
86	Simion et al. (2017)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Moleculares	Metazoa	Dataset filogenômico amplo com mitigação de erros sistemáticos sustenta Porifera-first; relevante para o enraizamento de Metazoa e a polarização de caracteres ancestrais em Bilateria.
87	Sun et al. (2024)	Paleontologia	Paleontológicos	Spirallicellula, Metazoa	Microtomografia de Spirallicellula da biota de Weng'an rejeita afinidade crown-metazóaria para o gênero e demais componentes do depósito; reduz a probabilidade de

					diversificação crown-metazoária anterior ao Ediacarano inicial.
88	Swalla e Smith (2008)	Revisões e obras de referência	Combinados	Deuterostomia	Revisão abrangente da filogenia de Deuterostomia: integra evidências moleculares, morfológicas e paleontológicas até 2008; obra de síntese central para a circunscrição moderna de Deuterostomia.
89	Swalla et al. (2000)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Moleculares	Urochordata, Deuterostomia	Análise filogenética de 18S rDNA sustenta a monofilia de Urochordata e seu posicionamento dentro de Deuterostomia.
90	Telford e Holland (1993)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Moleculares	Chaetognatha	Análise molecular pioneira (18S rDNA) que não recupera Chaetognatha como deuterostômio: primeira evidência molecular contra a atribuição clássica de Grobben.
91	Telford (2025)	Revisões e obras de referência	Combinados	Deuterostomia	Revisão integrativa que pesa as evidências morfológicas, embriológicas e moleculares para Deuterostomia; conclui que apenas as fendas faríngeas e provavelmente o endóstilo (com homólogos em hemicordados) são caracteres exclusivos compartilhados por Chordata e Ambulacraria.
92	Telford, Budd e Philippe (2015)	Revisões e obras de referência	Combinados	Bilateria, Metazoa	Revisão sintética das evidências filogenômicas para a árvore animal; destaca que o suporte para Deuterostomia é fraco em comparação com Protostomia (ramo deuterostômio curto) e trata a posição de Xenacoelomorpha como controvérsia não resolvida, entre um ramo basal externo a Protostomia e Deuterostomia e o grupo-irmão de Ambulacraria.
93	Topper et al. (2019)	Paleontologia	Paleontológicos	Echinodermata, Yanziahella	Descreve Yanziahella biscarda do Cambriano basal (Fortuniano) da China e propõe seu posicionamento como stem-equinodermoplesiomórfico, com implicações para a origem de Ambulacraria.
94	Tsagkogeorga et al. (2010)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Moleculares	Urochordata	Documenta taxas excepcionalmente aceleradas de evolução molecular em tunicados, ajudando a explicar artefatos de atração de ramos longos que afetam a recuperação de Olfactores em mitogenômica.
95	Wada e Satoh (1994)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Moleculares	Deuterostomia, Chordata	Análise de 18S rDNA sustenta monofilia de Deuterostomia (com exceção de Chaetognatha) e indica cefalocordados como o grupo deuterostômio mais próximo de vertebrados.
96	Wiley e Lieberman (2011)	Revisões e obras de referência	Conceituais	N/A (sistemática)	Texto canônico moderno de sistemática filogenética; síntese operacional dos critérios de Hennig (monofilia, sinapomorfia) e

					Patterson (homologia) usados na inferência filogenética contemporânea.
97	Zamora et al. (2020)	Paleontologia	Paleontólogos	Yanjiahella, Ambulacraria	Reavaliação do enigmático deuterostômio cambriano Yanjiahella biscarpa: contesta a interpretação de Topper et al. (2019) e mostra que sob ajustes paramétricos modestos a posição é equívocal entre stem-equinodermos, stem-hemicordado ou stem-ambulacrário.
98	Bather (1900)	Obras históricas (pré-cladísticas)	Morfológicos	Echinodermata	Monografia clássica sobre Echinodermata (A Treatise on Zoology, Parte III); sistematiza e ilustra canonicamente o conceito de dipleurula como tipo larval ancestral dos equinodermos.
99	Geoffroy Saint-Hilaire (1822)	Obras históricas (pré-cladísticas)	Conceituais	Bilateria	Formula a hipótese de inversão do eixo dorsoventral entre artrópodes e vertebrados; precursora histórica da discussão moderna sobre inversão DV em Chordata, hoje corroborada por padrões de expressão de BMP/chordin.
100	Jondelius et al. (2002)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Moleculares	Xenacoelomorpha, Bilateria	Análise molecular posiciona Nemertodermatida e Acoela como bilaterais basais; cunha o termo Nephrozoa para o clado que reúne Protostomia e Deuterostomia, excluindo esses grupos.
101	Lavrov e Lang (2005)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Mitogenômicos	Metazoa	Análise de rearranjos de genes mitocondriais na filogenia animal; a ordem gênica mitocondrial sustenta fortemente Protostomia, mas não recupera rearranjos sinapomórficos nem suporte positivo para a monofilia de Deuterostomia. O resultado reforça a assimetria de sinal molecular entre Protostomia e Deuterostomia sem projetar retrospectivamente a hipótese Orthozoa, nomeada apenas em estudos posteriores.
102	Semon (1888)	Obras históricas (pré-cladísticas)	Desenvolvimentais	Echinodermata	Estudo embriológico de Synapta digitata; cunha o termo dipleurula para a larva ancestral comum dos equinodermos, conceito posteriormente estendido a Ambulacraria.
103	Lowe (2021)	Revisões e obras de referência	Desenvolvimentais	Hemichordata, Deuterostomia	Revisão da biologia do desenvolvimento de hemicordados aplicada à evolução de Deuterostomia; reafirma o cluster gênico faríngeo de seis genes (quatro fatores de transcrição) como a homologia mais bem sustentada entre hemicordados e cordados, questiona a homologia estomocorda/notocorda e registra o desafio de Kapli et al. à monofilia clássica de Deuterostomia.

104	Swalla (2024)	Revisões e obras de referência	Combinados	Deuterostomia, Chordata	Revisão de síntese da filogenômica e evo-devo de Deuterostomia; defende a monofilia do clado, a hipótese Ambulacraria e o cluster gênico faríngeo (Pax1/9, Eya, Six1) como sinapomorfia; reconstrói o ancestral deuterostômio como verme bentônico com fendas faríngeas e exclui Xenacoelomorpha de Deuterostomia, posicionando-a como grupo-irmão de Nephrozoa.
105	Álvarez-Armada et al. (2022)	Paleontologia	Paleontólogos	Echinodermata (Stylophora), Hemichordata, Cephalochordata	Tomografia de alta resolução e morfometria multivariada mostram que as barras internas de estilóforos mitratos extintos ocupam o mesmo morfoespaço das barras branquiais de enteropneustos e cefalocordados, sustentando a homologia das aberturas faríngeas e sua presença no ancestral deuterostômio, com perda secundária tardia (pós-Carbonífero) na linhagem dos equinodermos.
106	Abalde e Jondelius (2025)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Moleculares	Acoelomorpha (Xenacoelomorpha)	Backbone filogenômico de Acoelomorpha a partir de 48 transcriptomas; recupera Paratomella como primeira linhagem de Acoela, reconstruindo o ancestral acoelo sem faringe, e demonstra atração de ramos longos interna ao clado. Assume a monofilia de Acoelomorpha como estabelecida e permanece agnóstico quanto à posição de Xenacoelomorpha (Nephrozoa vs. Xenambulacraria), datando divergências sob ambas as topologias.
107	Khalturin et al. (2022)	Filogenômica e genômica (escala genômica)	Moleculares	Lophotrochozoa (Ectoprocta, Entoprocta)	Filogenômica com matrizes de alta completude gênica recupera Polyzoa (Ectoprocta + Entoprocta + Cycliophora), não corroborando a monofilia de Lophophorata; demonstra ainda que esquemas de recoding (Dayhoff-6) podem violar a monofilia de Deuterostomia, ilustrando a sensibilidade da topologia ao tratamento dos dados.
108	Woodgate et al. (2025)	Paleontologia	Paleontólogos	Echinodermata (Ctenocystoidea)	Descreve Atlascystis acantha, o equinodermo bilateral mais antigo (Cambriano), conhecido de múltiplos estágios ontogenéticos; análise bayesiana e reconstrução de estados ancestrais sustentam uma sequência de transformação bilateral, assimétrico, trirradial e pentaradial e um ancestral dos equinodermos bilateral, com sistema tentacular hidrovacular semelhante ao de pterobrânquios.
109	Chou et al. (2024)	Evo-devo	Desenvolvimentais	Hemichordata	Transcriptômica com perturbação de FGF em Ptychodera flava mostra que o protocelo é

					compartimentalizado molecularmente e dependente de FGF, resultado compatível com a hipótese de uma relação evolutiva entre celomas anteriores hemicordados e estruturas mesodérmicas anteriores dos cordados, sem demonstrar origem direta de todos os somitos cordados.
110	Steenwyk e King (2024)	Estudos metodológicos	Conceituais	N/A (metodologia)	Ensaio sobre o potencial e as armadilhas da sintenia e das mudanças genômicas raras como caracteres filogenéticos; discute convergência de rearranjos, saturação de sinal, atração de ramos longos e a dependência de amostragem de táxons e de genomas de alta qualidade.
111	Wennberg, Janssen e Budd (2008)	Evo-devo	Desenvolvimentais	Priapulus caudatus	Descreve a clivagem radial e o desenvolvimento embrionário inicial do priapulídeo <i>Priapulus caudatus</i> (protostômio), evidência de que a clivagem radial e o destino do blastóporo não são exclusivos de Deuterostomia, mas plesiomorfias bilaterianas.
112	Cameron, Garey e Swalla (2000)	Filogenia clássica (morfológica e molecular)	Moleculares	Hemichordata	Filogenia de 18S rRNA dos deuterostômios: recupera duas linhagens principais (Chordata e Ambulacraria) e sustenta a monofília de Hemichordata, mas recupera os pterobrânquios aninhados entre os enteropneustos, indicando parafília de Enteropneusta e implicando um ancestral deuterostômio vermiforme.

Fonte: elaborado pelo autor (2026).