

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/341788426>

Xenacelomorfi

Preprint · June 2020

CITATIONS

0

READS

430

5 authors, including:



Brenda Gavilán

11 PUBLICATIONS 160 CITATIONS

SEE PROFILE



Elena Perea Atienza

University of Barcelona

11 PUBLICATIONS 127 CITATIONS

SEE PROFILE



Pedro Martínez

University of Barcelona

173 PUBLICATIONS 5,264 CITATIONS

SEE PROFILE

Xenacelomorfi

(ZOOLOGIA, BOOK CHAPTER, In press)

Gavilan, B., Perea-Atienza, E., Chiodin, M., Sprecher, S.G., and Martinez, P.

Gli xenacelomorfi sono piccoli vermi a simmetria bilaterale (Fig. 1). Vivono in ecosistemi marini bentonici quali le sabbie della zona intertidale o gli ambienti profondi delle sorgenti idrotermali.

Hanno organizzazione corporea semplice, un epiderma multiciliato e la bocca rappresenta l'unica apertura del digerente. La loro morfologia semplice è caratterizzata dall'assenza di strutture presenti nella maggior parte degli altri bilateri; ad esempio, mancano di celoma e dei sistemi escretorio e circolatorio.

Analisi filogenetiche recenti, basate su dati molecolari e condotte in diversi laboratori, hanno portato a definire il phylum Xenacoelomorpha, che ha unificato tre taxa: Acoela, Nemertodermatida e Xenoturbellida. Le affinità filogenetiche di questi tre gruppi nell'ambito dei Metazoi sono state a lungo oggetto di intenso dibattito. Le classificazioni più recenti vedono il phylum suddiviso nei cladi Acoelomorpha, il gruppo meglio caratterizzato del phylum, formato da aceli e nemertodermatidi, e xenoturbellidi.

Nelle classificazioni precedenti l'analisi cladistica, gli acelomorfi venivano raggruppati all'interno dei plattelminti, per le loro evidenti somiglianze morfologiche; un phylum diviso in tre gruppi principali: Acoelomorpha, Catenulida e Rhabditophora (Fig. 2A). Tuttavia, tutti i caratteri che supportavano i plattelminti come gruppo monofiletico iniziarono presto ad essere messi in discussione e alcuni autori li definirono plesiomorfie. Comunque, anche se plesiomorfie, alcune delle caratteristiche specifiche condivise da aceli e rhabditofori, quali, ad esempio, il sistema di cellule staminali, la sostituzione delle cellule epidermali da precursori mesodermici, la bocca quale unica apertura del digerente, indicano chiaramente un alto grado di somiglianza tra i gruppi che necessita di spiegazione per capire come possano essere comparse indipendentemente, per convergenza evolutiva, nel corso dell'evoluzione dei bilateri.

I primi alberi filogenetici molecolari, costruiti sui dati delle sequenze nucleotidiche disponibili, suggerivano che i plattelminti fossero realmente polifiletici, e, di conseguenza, negli anni seguenti, diversi studi hanno proposto varie affinità filogenetiche degli acelomorfi. Nel 1999, Ruiz-Trillo and collaboratori iniziarono nuove analisi che tenevano conto della rapida evoluzione degli aceli (con la prima inclusione di specie con rami relativamente corti), che portarono alla conclusione che gli aceli fossero un primo ramo divergente dei bilateri (i nemertodermatidi venivano ancora raggruppati insieme agli altri plattelminti). Una tale posizione filogenetica degli aceli come sister group dei rimanenti bilateri è stata poi confermata da molti altri studi. Data la loro nuova posizione filogenetica, fu suggerito che gli aceli potessero rappresentare una buona approssimazione della complessità dei primi bilateri. In quel periodo, la posizione dei nemertodermatidi divenne poco chiara: essi sembravano separarsi dai bilateri dopo gli aceli o potevano rappresentare un sister group degli aceli, costituendo con questi ultimi gli acelomorfi. La posizione degli acelomorfi come sister group dei rimanenti bilateri veniva supportata da studi filogenomici condotti negli anni successivi, che facevano degli acelomorfi il miglior riferimento per comprendere l'evoluzione dei primi bilateri (Fig. 2B). Nel 2009, Hejnol e colleghi hanno condotto un'analisi filogenetica dettagliata che ha chiaramente dimostrato la posizione basale degli acelomorfi e ha raggruppatto *Xenoturbella* con gli acelomorfi con un forte supporto statistico (Hejnol et al., 2009). Tuttavia, due anni dopo, quando le affinità filogenetiche erano ormai saldamente stabilite, Philippe e collaboratori suggerivano una posizione alternativa per gli acelomorfi:

usando vari approcci filogenomici e tre set di dati separati, essi suggerivano che la posizione basale degli acelomorfi fosse il risultato di un artefatto derivato dall'attrazione dei rami lunghi (a causa del loro elevato tasso di sostituzione nucleotidica). Secondo il loro punto di vista, gli acelomorfi sarebbero il sister group degli Ambulacraria (echinodermi e emicordati), una posizione condivisa con i xenoturbellidi. Le affinità filogenetiche di xenoturbellidi e acelomorfi venivano qui chiaramente dimostrate. Gli autori hanno chiamato il nuovo gruppo monofiletico, Xenacoelomorpha: un clade elevato al rango di phylum (Philippe et al., 2011). Tutte queste controversie filogenetiche sono state ben raccolte da Ruiz-Trillo e Paps (Fig. 2C). È importante sottolineare che, come descritto in precedenza, prima degli studi filogenomici, *Xenoturbella* era stata messa in relazione agli acelomorfi sulla base di diversi criteri o approcci: morfologia generale, analisi cladistica dei caratteri morfologici e analisi di caratteri anatomici specifici. Tuttavia, anche in seguito all'introduzione delle metodiche molecolari, uno sfortunato errore portò, nel 1997, a porre *Xenoturbella* all'interno dei molluschi bivalvi. Nel 2003, una nuova analisi ha dimostrato che, causa della sbagliata posizione di *Xenoturbella*, sono state le sequenze genomiche derivate dall'alimentazione di *Xenoturbella*, e ha proposto una posizione filogenetica di deuterostoma per quest'ultima. Questa relazione è stata presentata in diversi studi. Alcuni di questi studi hanno definito *Xenoturbella* come deuterostoma ma hanno mantenuto gli acelomorfi come bilateri basali (Fig. 2B). Ciò derivava, in parte dall'analisi filogenetica usando il DNA mitocondriale di *S. roscoffensis* e dalla filogenesi dei bilateri di Paps et al. (2009). L'ultimo studio che ha proposto una posizione filogenetica entro i deuterostomi è stato quello di Philippe et al. (2011), che includeva l'analisi dei genomi mitocondriali e altri dati quali i geni codificanti nucleari e il contenuto di microRNA. Tuttavia, la proposta posizione filogenetica degli xenacoelomorfi entro i deuterostomi implica un gran numero di perdite di caratteri (genomici e morfologici) nei gruppi tuttora esistenti e non è stata supportata statisticamente.

La posizione di bilateri basali degli acelomorfi più *Xenoturbella* è stata suggerita per la prima volta nel 2009, basata su un'analisi completa che includeva nuove EST (Expressed Sequence Tags) e dati genomici di specie di aceli, e due nuove specie di nemertodermatidi che non erano mai state raccolte prima, con altre specie di riferimento di particolare interesse.

L'ultimo studio filo genomico, pubblicato nel 2016 da Cannon e collaboratori, riporta il gruppo monofiletico Xenacoelomorpha alla posizione di bilateri basali, come sister group del resto dei bilateri (Nephrozoa) (Fig. 2D). A quanto ci è dato capire, è difficile rifiutare la robusta analisi filogenetica sviluppata: la quantità e la qualità dei dati basati su undici trascrittomi di xenacoelomorfi e la ampia metodologia usata che fa riferimento a diversi modelli di evoluzione, rendono lo studio completo e robusto.

Indipendentemente dalla posizione finale del gruppo entro i bilateri, la relazione filogenetica tra Acoela, Nemertodermatida e Xenoturbellida sembra essere definitivamente chiarita. I nuovi approcci molecolari (genotipo) usati nell'analisi filogenetica e i caratteri morfologici condivisi (fenotipo) riflettono una unica relazione filogenetica tra i tre gruppi e giustificano l'elevazione del clade Xenacoelomorpha al rango di phylum.

Sistematica

• Xenoturbellida

Gli xenoturbellidi sono, dal punto di vista morfologico, i più semplici vermi appartenenti al phylum Xenacoelomorpha. Questo gruppo è attualmente composto di sole cinque diverse specie, quattro

delle quali sono state scoperte di recente (Rouse et al. 2016). Per molto tempo, le uniche specie studiate del gruppo sono state *Xenoturbella bocki* e *Xenoturbella westbladi*, le quali, dal momento che formano un singolo insieme di aplotipi con molte sequenze condivise, molto probabilmente rappresentano la stessa specie che è stata ora denominata *X. bocki* (Rouse et al. 2016). Pertanto, la maggior parte di quanto riportato in questo capitolo è riferita alla specie *X. bocki*.

● **Acoelomorpha**

Comprendono aceli e nemertodermatidi, accomunati da numerose caratteristiche morfologiche, come l'epiderma ciliato, l'organizzazione del digerente, la scarsa matrice extracellulare e alcune strutture ghiandolari e sensoriali. Si tratta del gruppo meglio caratterizzato del phylum dal punto di vista filogenetico.

●● **Nemertodermatida**

I nemertodermatidi sono vermi marini microscopici, con un lunghezza media di pochi millimetri. Il taxon comprende solo nove specie nominali. La morfologia di questi vermi è leggermente più complessa di quella degli xenoturbellidi.

●● **Acoela**

Gli aceli rappresentano il più noto clade del phylum Xenacoelomorpha che comprende circa 400 specie descritte, quasi tutte marine. Gli aceli sono vermi piatti a simmetria bilaterale che misurano tra due e quindici millimetri. La maggior parte sono animali marini a vita libera, ma alcuni sono parassiti, endosimbionti o vivono in ambienti dulciacquicoli. Caratteristico della maggior parte delle specie è un corpo trasparente, sebbene alcune presentino colorazioni dovute alla presenza di pigmenti, simbionti algali, o secrezioni ghiandolari chiamate rabdoidi. Un'indagine recente ha dimostrato che nelle profondità marine si trova una abbondanza di specie mai descritte, alcune di rilevante importanza tassonomica.

Morfologia generale

Xenoturbellida

Gli xenoturbellidi adulti misurano tra 1 cm (*Xenoturbella bocki*) e 20 cm (*Xenoturbella profunda*). La superficie corporea della specie di acque più superficiali è di un leggero colore giallo-marrone mentre le specie di acque più profonde appaiono più scure. Alcune macchie scure sono state osservate sulla superficie di *X. bocki* (Fig. 3A, B). Un solco trasversale circonda la parte mediana del corpo e sono visibili anche due solchi laterali. La bocca, (l'unica apertura esterna) è situata ventralmente e anteriormente al solco trasversale. L'epiderma è rivestito di ciglia usate per la locomozione ed è separato dai tessuti più interni da una lamina basale denominata complesso membranoso subepidermale (*subepidermal membrane complex*, SMC). Internamente al SMC, la muscolatura è organizzata con i muscoli circolari esterni e quelli longitudinali internamente. Il plesso nervoso è intersperso all'interno dell'epiderma. Il sistema digerente è una cavità sacciforme collegata con l'esterno attraverso la bocca. L'unico organo di senso descritto in *Xenoturbella* è la statocisti anteriore, sebbene la sua funzione rimanga ancora poco chiara. Alcuni autori hanno suggerito che i solchi rappresentino organi di senso e che la rete nervosa possa essere leggermente più densa in tali aree;

tuttavia la loro funzione rimane non chiara. Nessun altro organo definito o struttura è stato individuato nel verme, quali gonadi, sistema escretorio, cervello, altre aggregati nervosi o una cavità celomatica (Fig. 3C, D).

Nemertodermatida

La maggior parte delle caratteristiche morfologiche dei nemertodermatidi sono comuni a tutti gli xenacelomorfi. L'epitelio superficiale è completamente ciliato. Hanno una singola apertura del digerente, la bocca, connessa ad un intestino epiteliale sacciforme. Il sistema nervoso è situato alla base dell'epiderma e, come organo sensoriale principale, tutti presentano una statocisti con due statoliti, diversamente da quanto descritto negli aceli. La loro muscolatura è organizzata in uno strato di muscolatura circolare più esterno ed uno di muscolatura longitudinale più interno. Tra questi muscoli, è stata riportata la presenza di fibre diagonali, con molta probabilità limitate alla parte anteriore del corpo. Non è stata descritta alcuna faringe muscolare.

Acoela

Come suggerisce il nome, gli aceli, sono animali acelomati privi di cavità corporea (Fig. 3). Non vi è, pertanto, alcuno spazio vuoto tra l'intestino e la superficie corporea: la maggior parte dello spazio è occupato da cellule del parenchima ma anche da cellule di altro tipo, quali cellule ghiandolari o neoblasti (cellule staminali). La superficie corporea consiste di un epiderma multiciliato con abbondanti aperture ghiandolari. Le ciglia hanno una morfologia particolare con apici tronchi e un sistema peculiare di radichette ciliari che le interconnette (secondo Haszprunar (1996), una sinapomorfia di tutti gli xenacelomorfi). Le ghiandole epidermali unicellulari sono distribuite su tutta la superficie corporea, comprese le ghiandole rabdoidi e quelle mucose che, con tutta probabilità, permettono la locomozione ciliare. All'estremità apicale del verme, in profondità e a volte sotto la muscolatura corporea, è situato il cosiddetto organo frontale. L'organo sensoriale di maggior rilievo è la statocisti, situata nella parte anteriore dell'organismo, in profondità nella regione del cervello. La statocisti degli aceli è formata da un litocita centrale con uno statolite in una capsula che contiene anche due cellule parietali. Inoltre, diverse specie presentano un paio di ocelli. Questi ultimi, verosimilmente, contengono fotocettori, dal momento che è noto che molte specie di aceli percepiscono la luce. Ad esempio, alcuni studi hanno riportato che il comportamento di *Symsagittifera roscoffensis* è influenzato dalla luce. Altri organi di senso presenti negli aceli sono recettori unicellulari, per la maggior parte uniciliati.

Le uniche aperture del corpo degli aceli sono la bocca, in posizione ventrale, quale unica apertura del digerente e le piccole aperture dei gonopori. La posizione più o meno anteriore di tali strutture è alquanto variabile e dipende dal gruppo considerato. In alcune specie di Diopisthoporidae, Hallangidae, Hofsteniidae, e Solenofilomorphidae, e dei generi *Oligochoerus* (Convolutidae) e *Proporus* (Proporidae), la bocca si apre nell'intestino attraverso una faringe ciliata (Todt, 2009; Todt e Tyler, 2007). Non si sa molto del sistema digerente: manca di un ano e, di solito, forma un sincizio.

Habitat e ecologia

Xenoturbellida

Sono stati trovati in diversi ambienti di acque fredde che ospitano dense comunità di animali, quali, ad es., il fondale melmoso delle coste occidentali svedesi o, la costa pacifica del Nordamerica, dove alcune

popolazioni vivono in aree di sorgenti idrotermali. Le diverse specie sono state trovate a profondità variabili da 50 a 3700 metri. Vivono in superficie sui sedimenti fangosi sebbene, in laboratorio, *X. bocki* possa formare gallerie profonde fino a 15 cm. Gli xenoturbellidi non nuotano ma scivolano sul substrato usando le ciglia e ed il muco secreto (locomozione mucociliare). La locomozione è coadiuvata anche da vigorose contrazioni muscolari che ne alterano la morfologia.

Il ritrovamento di DNA di bivalve in questi animali ne suggerisce la predazione sui molluschi, probabilmente su stadi di sviluppo precoci, dal momento che gli animali adulti non posseggono strutture con le quali aprire le valve dei bivalvi: gli ambienti nei quali è stata trovata *Xenoturbella* supportano l'utilizzo di tale fonte alimentare. Tuttavia, non si è stati in grado di alimentare, in laboratorio, esemplari di *X. bocki* con spermi, larve, uova o giovanili di molluschi bivalvi. È stato anche suggerito che questi animali possano digiunare a lungo o, forse, filtrare materiale organico attraverso l'epiderma. In *X.bocki*, sono state trovate due specie di batteri simbiotici: un batterio del gruppo *Chlamydia* (Israelsson, 2007) e il gammaproteobatterio *Candidatus endoxenoturbellalovenii*, entrambi presenti in grandi quantità nell'intestino dell'animale. Batteri sono stati trovati anche nei gruppi di spermatidi, suggerendo la possibilità di trasmissione intergenerazionale.

Nemertodermatida

Le specie più studiate sono *Nemertoderma westbladi* e *Meara stichopi*. La prima, una specie a vita libera, vive nel fango o negli interstizi tra i sedimenti marini. La specie commensale *M. stichopi* vive nell'intestino anteriore di un'oloturia (genere *Stichopus*).

Acoela

La maggior parte delle specie si muove con locomozione muco-ciliare e vivono in diversi habitat marini: possono trovarsi nel fango o nella sabbia, specie tropicali vivono su alghe, coralli o sotto le rocce. La forma corporea è in stretta relazione con il loro habitat: specie che vivono nel fango sono compatte e con una forma a goccia, mentre specie che vivono nella sabbia tendono ad una forma allungata e sottile. A seconda del loro habitat, gli aceli possono essere predatori con una dieta che può variare da batteri e alghe unicellulari a crostacei, piccoli bivalvi, e vermi (o anche altri aceli). Alcune specie dei generi *Convolutriloba* e *Symsagittifera* acquisiscono alghe simbiotici dall'ambiente durante lo sviluppo da giovanile da adulto, il che conferisce agli animali il colore delle alghe (Achatz et al., 2013; Bourlat e Hejnol, 2009; Shannon e Achatz 2007).

Mesoderma e muscolatura

Nell'ambito della classica teoria dei tre foglietti embrionali, il mesoderma rappresenta il foglietto intermedio, posto tra ectoderma ed endoderma e dà origine (nei diversi bilateri) a tessuti quali muscolo, connettivo, osso, notocorda, sangue, e agli epiteli che rivestono certi tessuti. Il numero di tipi di cellule mesodermiche sembra essere alquanto ridotto negli xenacelomorfi, sebbene vi sia ancora discussione in merito. Questi includono le cellule muscolari e le cellule del tessuto mesenchimale chiamato parenchima, che riempie gli spazi del corpo posti tra il sincizio digestivo e la parete corporea. Inoltre, studi recenti suggeriscono che alcuni neoblasti e cellule germinali possano originare da precursori endomesodermici e debbano pertanto essere classificati come veri derivati mesodermici.

Il derivato mesodermico maggiormente studiato tra gli xenacelomorfi è la muscolatura.

Muscolatura

Xenoturbellida

Xenoturbella presenta una semplice disposizione di muscoli, posizionati sotto la lamina basale, con la muscolatura circolare esterna e quella longitudinale interna; inoltre, vi sono anche dei muscoli radiali. Le cellule muscolari contengono fasci irregolari di miofilamenti.

Nemertodermatida

La muscolatura dei Nemertodermatida è regolare e composta di muscoli circolari e longitudinali. Inoltre, si possono notare muscoli dorso-ventrali lungo il corpo. I muscoli diagonali formano uno strato distinto in *N. westbladi* ma, in *M. stichopi*, queste fibre si connettono ad entrambi gli altri strati di muscolatura.

Acoela

La muscolatura della parete corporea degli aceli consiste di un sottile strato di muscolatura circolare esterno e di uno strato più spesso di muscoli longitudinali più interni. I muscoli diagonali, che spesso si incrociano sulla linea mediana dorsale, si trovano di solito tra la muscolatura circolare e quella longitudinale. Negli aceli privi di faringe, la muscolatura della parete corporea ventrale presenta, di solito, una disposizione più complessa delle fibre rispetto alla parte dorsale. La differenza più evidente tra il lato dorsale e quello ventrale degli aceli è la presenza di muscoli longitudinali ventrali modificati in forma di muscoli a forma di U che circondano la bocca sul suo margine posteriore. Occasionalmente, in alcune specie, possono trovarsi muscoli accessori modificati, diagonali o longitudinali, associati con la bocca. Si pensa che questi muscoli ventrali modificati agiscano come una faringe funzionale, vista la stretta associazione con l'apertura buccale e la loro assenza negli aceli muniti di faringe.

Muscoli ventrali accessori addizionali sono gli sfinteri, che circondano l'apertura buccale, e i muscoli specifici degli organi copulatori. Nel caso specifico di *Isodiametra pulchra*, è stato dimostrato che l'organizzazione della muscolatura adulta della parete corporea consiste di parecchie centinaia di fibre longitudinali e circolari e pochi muscoli diagonali. La muscolatura degli organi riproduttori si sviluppa dopo la schiusa.

Di solito, i muscoli degli aceli sono mononucleati e di tipo liscio, sebbene esempi di pseudostriatura siano stati descritti in alcune specie.

Lo sviluppo della muscolatura è stato studiato nella specie *I. pulchra* ed avviene in due fasi distinte: dapprima la formazione di una disposizione ortogonale di muscoli precoci e, successivamente, il differenziamento di altri mioblasti sui muscoli precoci. I primi elementi della muscolatura ortogonale compaiono come corte fibre circolari isolate che poi si allungano a circondare completamente l'embrione. Le prime fibre longitudinali appaiono dopo, assieme ad altre nuove fibre circolari primarie. Più tardi, compaiono le fibre secondarie che usano le fibre primarie come modello. Il numero di muscoli circolari e longitudinali aumenta e, allo stesso tempo, i muscoli del parenchima cominciano a comparire. Il fatto che la muscolatura degli organi riproduttori si sviluppi dopo la schiusa suggerisce una miogenesi intensa anche durante lo sviluppo post-embriale. Un processo di sviluppo simile è stato osservato in *S. roscoffensis*.

Sistema digerente

Xenoturbellida

L'intestino di *Xenoturbella* è sacciforme. Comunica con l'esterno attraverso la bocca e manca di ano. Il gastroderma è monostratificato, le cellule sono prive di ciglia e possiedono molti granuli omogenei e sferoidali, probabilmente granuli lipidici o di tuorlo e l'intera struttura può essere estroflessa attraverso l'apertura buccale.

Nemertodermatida

La cavità intestinale dei nemertodermatidi è relativamente occlusa ma dotata di un vero rivestimento epiteliale che contiene cellule ghiandolari. La bocca può essere o non essere presente. Alcune specie hanno una proboscide eversibile (un cono di tessuto intestinale) associata con l'alimentazione.

Acoela

Il sistema digerente è a fondo cieco, mancando un ano, e, di solito forma un sincizio digestivo che può essere presente a partire da stadi di sviluppo precoci o formarsi in maniera transiente per la digestione. In quest'ultimo caso, il sincizio è formato da cellule parenchimali digerenti che, in alcune specie, non si fondono mai tra loro. Indipendentemente dalla presenza di un sincizio, un epitelio digestivo non è mai presente e manca un lume del digerente, forse con l'unica eccezione di *Paratomella rubra*. La bocca si apre nel digerente direttamente o attraverso una faringe muscolare ciliata. Sebbene quest'ultimo organo mostri una grande variabilità morfologica tra i diversi cladi di aceli, sembra che la presenza di una faringe sia lo stato plesiomorfico.

Sistema delle cellule staminali

Xenoturbellida e Nemertodermatida

Nessun tipo cellulare associabile a cellule staminali è stato finora descritto in xenoturbellidi e nemertodermatidi.

Acoela

Le cellule staminali, chiamate anche neoblasti, si trovano nel parenchima, in prossimità delle gonadi e sono le uniche cellule che mantengono la capacità di proliferare. Si tratta, di solito, di cellule piccole, con un grosso nucleo e un sottile anello di citoplasma esterno ad esso. A livello ultrastrutturale, sono riconoscibili per la cromatina poco condensata e la mancanza di un reticolo endoplasmatico. Esperimenti di marcatura con BrdU e successiva macerazione hanno indicato che i neoblasti possono differenziarsi in tutti i tipi cellulari, incluse le cellule germinali. Tuttavia, non può essere esclusa l'esistenza di sottopopolazioni pre-determinate di cellule staminali. Ad oggi, una caratterizzazione molecolare preliminare dei neoblasti degli aceli è stata condotta solo nella specie *I. pulchra*, e ha mostrato l'espressione del gene *piwi*, un marcatore di cellule staminali, in una sottopopolazione di neoblasti. Questa caratteristica è condivisa da aceli, platelminti rhabditofori e non bilateri (spugne e cnidari). I neoblasti sono importanti nei processi rigenerativi: nel corso della rigenerazione, tali cellule ricevono una informazione posizionale attraverso l'interazione con la muscolatura.

Sistema escretore

Gli organi escretori, quali reni e nefridi, sono una novità dei nefrozoi (tutti i bilateri esclusi gli xenacelomorfi) e non sono mai stati trovati negli xenacelomorfi e nemmeno nei non bilateri (con l'eccezione di un insieme di cellule specializzate, i dermonefridi, descritti nell'acele *Paratomella rubra*. In un recente studio, Andrikou et al. (2017), utilizzando gli acelomorfi *I. pulchra* (Acoela) e *M. stichopi* (Nemertodermatida) hanno dimostrato che geni collegati all'escrezione sono espressi in domini ben definiti in prossimità dei sistemi riproduttore e digerente (nessun dato è noto per gli xenoturbellidi). Inoltre, la maggior parte dei geni considerati è anche espresso in domini gastrodermali dell'antozoo *Nematostella vectensis*, il che dimostra chiaramente che in acelomorfi e cnidari, i geni coinvolti nell'escrezione sono espressi in domini associati al sistema digerente, indipendentemente dalla natura epiteliale o sinciziale dell'intestino. Sebbene la morfologia dell'intestino di questi due animali differisca significativamente (*I. pulchra* ha un intestino sinciziale senza un rivestimento epiteliale, mentre *M. stichopi* è caratterizzato da un intestino epiteliale ramificato), non sono state osservate grandi differenze riguardanti l'espressione dei geni collegati all'intestino, fatta eccezione per l'espressione di alcuni geni nell'epitelio intestinale di *M. stichopi* che in *I. pulchra* si localizza nel tessuto sinciziale o in altre regioni, quali la bocca. Comunque, in termini di espressione genica, questi domini non sembrano essere spazialmente separati o organizzati in domini funzionali corrispondenti ai nefridi, come nelle planarie o nei vertebrati. Il fatto che tali domini non presentino analogie topologiche con i domini nefridiali suggerisce che l'organizzazione spaziale dei geni che porta alla formazione di compartimenti escretori specializzati (ad es., i compartimenti nefridiali) abbia avuto luogo dopo la separazione dei Bilateria in xenacelomorfi e nefrozoi. Pertanto, queste osservazioni suggeriscono che, prima che evolvessero gli organi escretori specializzati dei bilateri, l'escrezione avveniva a livello di domini associati ad ampi tratti del digerente.

Sistema nervoso

Gli Xenacoelomorpha presentano una elevata variabilità morfologica nell'architettura del loro sistema nervoso, con diversi gradi di complessità osservabili, dalla "semplice" rete nervosa degli xenoturbellidi alla centralizzazione nervosa anteriore (negli aceli del taxon Crucimusculata). Nell'ultimo decennio, molti studi (la maggior parte dei quali condotti con metodi immunoistochimici o utilizzando la microscopia elettronica) hanno permesso di aumentare la conoscenza dell'organizzazione neurale in questi vermi (Fig. 5).

Xenoturbellida

Gli xenoturbellidi includono poche specie che presentano presumibilmente la più semplice anatomia neurale nell'ambito del phylum. Gli xenoturbellidi sono animali più grandi degli acoelomorfi, e di gran lunga più spessi. Come descritto in precedenza, il corpo di *Xenoturbella* è circondato internamente all'epiderma da un SMC, una membrana pluristratificata che separa l'epiderma dal gastroderma. Processi nervosi decorrono sopra il SMC, circondando l'intero corpo dell'animale a costituire la rete nervosa basiepidermale. La presenza di processi neurali è limitata all'epiderma e al SMC, dove sono innervate alcune fibre muscolari periferiche e recettori sensoriali. Nessun componente neurale è stato osservato sotto il SMC, entro il gastroderma.

L'analisi del sistema nervoso di *Xenoturbella* suggerisce la presenza di diverse popolazioni di neuroni di forma bipolare o multipolare e alcuni di essi, probabilmente, corrispondono a neuroni sensoriali come suggerito dalla presenza di processi esterni ciliati. Sinora, in *Xenoturbella*, non sono state descritte centralizzazioni nervose o strutture compatte (anelli, cordoni o cervello) e gli unici organi sensoriali noti sono la statocisti e, probabilmente, i tre solchi sensoriali. Tuttavia, la mancanza di studi ultrastrutturali approfonditi

sull'animale completo complete rende difficile avere un'idea accurata dell'architettura del sistema nervoso e, pertanto, è pure difficile il confronto con gli altri membri del phylum. Inoltre, tutte le informazioni sinora disponibili sono riferite all'organismo adulto e nulla è noto sullo sviluppo del sistema nervoso degli xenoturbellidi.

Nemertodermatida

La nostra conoscenza dell'organizzazione del sistema nervoso dei nemertodermatidi è leggermente migliore di quella degli xenacelomorfi (vedi oltre). Sono stati descritti disposizioni neurali in diverse specie. Tutte hanno in comune la presenza di un plesso nervoso periferico attorno al corpo e limitate (ma evidenti) concentrazioni neurali anteriori, in particolare attorno alla statocisti. Un numero variabile di cordoni decorre lungo l'asse antero-posteriore. La specie nella quale è stato meglio descritto il sistema nervoso è *N. westbladi* nella quale diversi studi riportano la presenza, nella parte anteriore dell'organismo, di un ampio anello periferico subepidermale di assoni, più spesso dorsalmente. Due cordoni, uno più ventrale e l'altro più dorsale, originano dall'anello e decorrono verso la parte posteriore del corpo. Questi cordoni sono connessi da sottili commessure. Il Sistema nervoso di *F. apelti* è organizzato anteriormente in un ampio neuropilo bilobato posto dorsalmente ad una proboscide (un organo anteriore caratteristico della specie) e in posizione subepidermale. La statocisti appare avvolta nel neuropilo e il neuropilo è connesso a un gran numero di neuroni unipolari e bipolari che sono anche interconnessi tra loro. Leggermente più complesso il neuropilo anteriore descritto in *Sterria* sp. È più spesso dorsalmente e contiene due cordoni che possono biforcarsi a darne quattro, tutti interconnessi da molte commessure. Sebbene in sistema nervoso di *M. stichopi* sia simile a quello di altri nemertodermatidi, la concentrazione anteriore (cerebro) contiene solo una singola commessura. *Meara* ha due cordoni che decorrono lungo il corpo, esternamente alla muscolatura. La presenza di una sola commessura semplice anteriore potrebbe essere in relazione con la vita parassitica di *M. stichopi* (nel canale alimentare di alcune oloturie).

Acoela

Gli aceli formano il clade più studiato degli xenacelomorfi, nel quale è stato descritto il sistema nervoso di diverse specie. Il sistema nervoso degli aceli è strutturalmente più complesso di quello dei membri del sister group Nemertodermatida e, naturalmente, anche di quello degli Xenoturbellida. Tutti gli aceli descritti sino ad oggi presentano una organizzazione generale simile del sistema nervoso, con un cerebro anteriore ben definito dal quale dipartono un numero variabile (da 3 a 5 paia) di cordoni longitudinali. I cordoni nervosi hanno diverse posizioni dorso-ventrali. Inoltre, un plesso periferico circonda l'intero corpo. In nessun caso è stato descritto un sistema nervoso stomatogastrico (associato con bocca, faringe o sincizio digestivo). Una rete nervosa (o plesso) periferica circonda l'intero corpo. Esistono tuttavia differenze tra i gruppi più 'basali' e quelli di derivazione più recente.

Il clade più basale è quello dei Diopistophoridae (Fig. 5), per il quale sono state descritte due specie: *Diopistoporus longitubus* e *D. gymnopharingeus*. Entrambe presentano una organizzazione simile del sistema nervoso, consistente in un cerebro organizzato in due anelli (il secondo anello è ridotto dorsalmente in *D. gymnopharingeus*), tre paia di cordoni e un plesso periferico. La linea filogenetica successiva è quella dei Paratomellidae (Fig. 5). Il cerebro della specie *Paratomella rubra* consiste di due anelli neurali connessi da due commessure; al centro delle due commessure, diversi neuroni sono concentrati attorno alla statocisti. Un paio di cordoni originano dal cerebro e decorrono verso la parte posteriore del corpo.

Tra i Prosophringida, in *Hofstemia* sp., il cervello consiste di un ampio anello neurale subepidermale, più spesso dorsalmente, con alcuni neuriti attorno alla statocisti, e alcune fibre nervose e corpi cellulari sono situate appena all'interno della muscolatura corporea. Singolare il fatto che, negli Hofsteniidae, la posizione dei cordoni rispetto all'epiderma sembra cambiare tra le diverse specie e, in alcuni casi anche tra i cordoni nella stessa specie. Per esempio, in *Marcusiola tinga*, il cordone dorsale è basiepiteliale mentre i restanti sono chiaramente posizionati sotto l'epiderma. La conoscenza del taxon Solenofilomorphidae è limitata alle descrizioni fornite da Crezé (1975), basate su osservazioni *in toto* e su sezioni seriali. Il cervello è formato da uno-tre anelli con commessure, con otto cordoni longitudinali lungo l'asse corporeo antero-posteriore. Ci sono due diversi tipi di cordoni: quelli che sono chiaramente separati dall'epiderma e quelli che ne sono associati.

L'ultimo gruppo è quello dei Crucimusculata: gli aceli di questo gruppo (chiamati anche aceli "superiori") hanno sistemi nervosi più complessi. I cerebri sono formati da masse bilobe compatte con una cortex cellulare e un denso neuropilo centrale. Il resto del sistema nervoso consiste di un numero variabile di cordoni che originano dal cervello e decorrono lungo l'asse corporeo maggiore con un gran numero di commessure e fibre nervose minori che connettono i cordoni. Vi è la presenza di un notevole plesso nervoso periferico. Per molte specie appartenenti al genere *Haploposthia* e la specie *Kuma albiventer*, è stata riportata una centralizzazione anteriore (cervello) chiamata "ganglio della statocisti", oltre ad un plesso periferico ben sviluppato. In un'altra specie, *Faerlia glomerata*, il piccolo cervello è superficiale ed è formato da diverse commessure organizzate in anelli. Diversi cordoni nervosi originano dal cervello e scompaiono nel plesso periferico lungo l'asse antero-posteriore. Un altro esempio di questo taxon è *Avagina incola*, nel quale il cervello è pronunciato e simmetrico bilateralmente, posto dorsalmente e profondamente immerso nel parenchima. Le più accurate descrizioni del sistema nervoso degli aceli sono quelle delle specie usate come organismi modello, appartenenti ai Crucimusculata: *I. pulchra* (Isodiametridae) e *Symsagittifera roscoffensis* (Convolutidae). Il cervello di *I. pulchra* è formato da una spessa commessura, leggermente dorsale e posteriore alla statocisti. Il cervello è suddiviso in due masse neurali: una a livello della commessura (lobo posteriore) e l'altra più anteriore (lobo anteriore). La parte più anteriore dell'animale contiene un anello frontale prominente (davanti al lobo anteriore). Otto cordoni nervosi originano dal neuropilo; le paia di cordoni dorsali e ventrali sono connesse al lobo posteriore, mentre le paia laterali e medioventrali sono collegate al lobo anteriore. Nessun marcatore ha permesso di rilevare la presenza di un sistema nervoso stomatogastrico.

Il sistema nervoso di *S. roscoffensis* è stato ampiamente studiato: contiene un prominente cervello anteriore che consiste di cellule neurali (cortex) che circondano un neuropilo ventrale, che può essere visualizzato in forma di due domini triangolari connessi da tre commessure chiamate commessura dorsale posteriore, dorsale anteriore e ventrale anteriore. Inoltre, una quarta commessura minore è situata anteriormente alla statocisti, localizzata vicino alla commessura dorsale anteriore. I domini dorsali e ventrali di queste commessure circondano la statocisti. Un paio di ocelli fotosensibili è stato descritto nella regione del cervello. Sei cordoni longitudinali originano dal cervello e si estendono lungo l'asse antero-posteriore. Nella regione del cervello, commessure ben evidenti connettono i diversi cordoni; allontanandosi dal cervello, le commessure diventano più sottili. È inoltre visibile un plesso periferico attorno al corpo, connesso ai componenti neurali descritti. Sono stati studiati anche altri membri dei Convolutidae, ad esempio alcune specie appartenenti al genere *Convolutriloba*. Il loro sistema nervoso è caratterizzato dalla presenza di un

cerebro formato da una massa biloba con un neuropilo commesurale e sei cordoni nervosi longitudinali. È presente un plesso nervoso diffuso all'interno della muscolatura della parete corporea. Inoltre, studi sullo sviluppo di *Neochildia fusca* hanno rivelato la presenza di un cerebro anteriore compatto con i corpi cellulari (cortex) che circondano un neuropilo centrale.

Il sistema riproduttore

Xenoturbellida

Poco è noto riguardo al sistema riproduttore degli xenoturbellidi. Gli organi riproduttivi (gonadi e gonopori) sono assenti in *Xenoturbella*.

Nemertodermatida

I nemertodermatidi sono animali ermafroditi e le loro gonadi non sono delimitate da epiteli. Possono portare testicoli ed ovari appaiati o singoli. Le strutture riproduttive accessorie sono alquanto variabili nei diversi generi. Gli organi copulatori maschili, presenti in tutti i generi, si aprono (gonoporo maschile) in posizione terminale superiore o inferiore, sebbene in alcuni casi, come in *Nemertinoidea*, l'organo sia situato in posizione dorsale molto anteriore. La presenza di un gonoporo femminile (vagina?) e di un organo accessorio (borsa copulatrice?) per ricevere e conservare gli spermatozoi è nota solo in alcune specie.

Aceli

Gli aceli sono ermafroditi, e la morfologia delle loro gonadi è alquanto variabile tra le diverse specie. Le gonadi degli aceli possono essere diffuse o compatte, miste o no, appaiate o singole, ma sono sempre situate all'interno e, in molti casi, non sono in avvolte da alcun tessuto, risultando così simili a quelle di cnidari e ctenofori piuttosto che alle gonadi degli altri bilateri.

Gli ovogoni sono, di solito, situati piuttosto anteriormente nel parenchima. Gli ovociti maturi si trovano più facilmente in prossimità della bocca, dalla quale escono le uova fecondate, sebbene in alcuni taxa le uova fecondate vengano liberate per lacerazione della parete corporea. Esiste una separazione dorso-ventrale tra la posizione degli ovari e dei testicoli nello stesso animale. Gli spermatozoi non sono regionalizzati lungo l'asse antero-posteriore. In *I. pulchra*, la maturazione degli spermatozoi avviene in direzione prossimo-distale, con gli spermatozoi maturi prossimi alla linea mediana del corpo. Gli aceli hanno spermatozoi biflagellati caratteristici e la struttura dell'assonema si è rivelata un carattere prezioso per risolvere la filogenesi interna. Oltre alle gonadi, gli aceli hanno organi copulatori maschili e femminili specializzati. Gli organi riproduttori femminili consistono, nella maggior parte dei casi, in una borsa copulatrice nella quale vengono conservati gli spermatozoi, spesso associata a uno sfintere che permette la selezione degli spermatozoi, una vagina e un gonoporo femminile. Gli organi riproduttori maschili consistono invece di vescichette seminali (ne esistono anche di false, rappresentate da aggregati di spermatozoi) e un antro. La parete delle vescichette seminali è tipicamente ricca di muscolatura e, in alcuni casi, ospita un pene che è un carattere tassonomico distintivo di alcuni taxa. L'organo copulatore maschile è una struttura muscolare facilmente riconoscibile *in vivo* e dopo colorazione con falloidina.

Riproduzione, ciclo vitale, sviluppo e rigenerazione

Xenoturbellida

Il primo studio su *X. bocki*, condotto da Westblad (1949), ha suggerito che l'animale si riproduca, nelle coste svedesi, nel corso di una stagione riproduttiva invernale. Questa osservazione è stata in seguito confermata da altri studi. Tuttavia, ad oggi non si conosce cosa induca l'emissione di gameti. Westblad ha studiato anche le uova e gli spermatozoi. Più recentemente, Nakano e collaboratori (2013) hanno confermato la presenza di sperma tra l'epitelio e la cavità digerente, adesi alla superficie dell'intestino e anche tra le cellule dell'intestino. Alcuni studi hanno studiato l'ultrastruttura degli spermatozoi classificandoli come appartenenti al tipo "primitivo" dei bilateri o ectoquaspermatozoi, presenti anche in altra specie di metazoi, quali bivalvi, policheti, emicordati, priapulidi, e sipunculi. La maggior parte degli organismi citati, anche se non tutti, è caratterizzata da fecondazione esterna. Lo studio di Obst e collaboratori (Obst et al., 2011), ha riportato la presenza di spermatozoi uniflagellati con una testa rotondeggiante e tipici mitocondri alla base, con una struttura 9+2 dell'assonema, come descritto per alcune specie di aceli.

Xenoturbella ha sviluppo diretto e i ricercatori si stanno concentrando ora sull'analisi dello sviluppo, sebbene la nostra conoscenza sia ancora molto limitata. Diversamente da altri invertebrati marini, i gameti di *Xenoturbella*, raccolti da animali adulti maturi per dissezione degli stessi, non permettono la fecondazione *in vitro*. La sola maniera per ottenere gameti vitali è attraverso il rilascio naturale. Nakano e collaboratori sono riusciti ad ottenere alcuni embrioni, sia non schiusi, sia natanti, in laboratorio. Tali embrioni sono uniformemente ciliati e portano un ciuffo apicale di ciglia in prossimità del polo anteriore. I giovanili hanno morfologia e comportamento simili agli adulti. Il loro epiderma sembra avere lo stesso grado di differenziamento di quello degli adulti. Cinque giorni dopo la schiusa, sono in grado di contrarre la muscolatura e strisciare usando le ciglia. La difficoltà ad ottenere embrioni ha impedito l'accesso ad ulteriori informazioni sugli stadi di sviluppo, e a nuove manipolazioni sperimentali.

I ricercatori non hanno mai osservato la riproduzione asessuale negli xenoturbellidi. Tuttavia, sono state osservate limitate rigenerazioni da ferite. In questi casi, rigenerava solo la parte anteriore, contenente la statocisti.

Nemertodermatida

Il loro sviluppo è molto simile a quello degli aceli e i loro embrioni seguono il programma di segmentazione a duetto tipico degli aceli, con poche differenze.

Acoela

Le uova fecondate sono deposte come uova singole o raggruppate in bozzoli, a seconda delle specie. I giovanili crescono entro gli involucri ovulari fino alla schiusa e la loro organizzazione corporea è simile a quella dell'adulto con l'eccezione della mancanza di sistema riproduttore e l'assenza di alghe simbiotiche. Gli embrioni degli aceli hanno uno sviluppo iniziale che è unico tra tutti i phyla sinora studiati (ma con somiglianze a quello dei nemertodermatidi). Il primo piano di segmentazione passa attraverso l'asse animale-vegetativo (A-V), dividendo lo zigote in due blastomeri uguali. Tuttavia, la seconda divisione, contrariamente a quanto avviene negli altri metazoi (dove normalmente passa per o è perpendicolare all'asse A-V) è orientata a 45° gradi rispetto all'asse A-V, portando alla formazione di un primo duetto di piccole cellule (micromeri) e un duetto di macromeri. La specificazione di questi blastomeri e la generazione dei diversi destini sono stati studiati nella specie *Neochildia fusca*. In tale studio, è stato dimostrato che i primi tre duetti di micromeri danno origine all'ectoderma (precursori epidermali e neurali) e il terzo duetto di macromeri dà origine all'endomesoderma (parenchima, muscoli, sistema digerente e neoblasti). Durante gli

ultimi stadi di segmentazione, le cellule che derivano dai primi tre micromeri avvolgono i discendenti dei macromeri, formando uno strato esterno. Il gruppo di cellule interno, discendente dai macromeri, dà origine all'endoderma e al mesoderma. La gastrulazione degli aceli è diversa dal classico processo di gastrulazione che implica l'internazionalizzazione di un foglietto esterno di cellule. Al suo posto, alcune cellule (che si comportano da cellule staminali embrionali) producono i tessuti futuri. Nel secondo giorno post-fecondazione, in *Neochildia*, l'embrione è pieno di cellule mesenchimali omogenee e più tardi, si forma un primordio epidermale esterno e sotto l'epiderma, può essere osservato un piccolo foglietto di cellule, compresi i precursori di muscoli e cervello. Nel terzo giorno post-fecondazione, inizia la formazione e il differenziamento degli organi. L'epitelio inizia a presentare la tipica ciliatura e si può osservare l'abbozzo del cervello nella parte anteriore. L'abbozzo del cervello è visibile in posizione sub-epidermale ed è diviso simmetricamente in due zone di circa 250 cellule ciascuna. Dopo il differenziamento, la popolazione di cellule staminali neoblastiche contribuirà alla formazione dei diversi tessuti durante l'accrescimento post-embriionale.

Molti aceli sono capaci di rigenerare le parti mancanti del corpo sostituendo organi o tessuti specifici. Tale capacità è legata alla presenza dei neoblasti, cellule staminali somatiche localizzate nel parenchima, capaci di differenziare qualsiasi tipo cellulare, comprese le cellule germinali. Alcune specie utilizzano questa capacità rigenerativa per la riproduzione asessuale, come, ad esempio, *Convolutriloba longifissura*. Poco è noto riguardo agli eventi molecolari che sottendono alla rigenerazione degli aceli ma, recentemente, studi condotti nell'acelo *Hofstenia miamia* hanno fornito alcuni chiari indizi sui meccanismi che regolano la rigenerazione e sul ruolo della muscolatura nel fornire l'informazione posizionale ai nuovi tessuti in formazione.

Alcuni organismi modello usati nello studio degli xenacelomorfi

Data la posizione filogenetica degli xenacelomorfi, il loro studio sistematico, che dovrebbe includere gli aspetti comparativi, è cruciale per la comprensione dell'origine dei bilateri. Di seguito vengono presentati alcuni modelli animali che oggi sono usati per descrivere aspetti basilari della morfologia e dei meccanismi di sviluppo in questo gruppo.

Xenoturbella bocki

La maggior parte delle nostre conoscenze sul clade Xenoturbellida derivano dallo studio di una singola specie: *X. bocki* (Westblad, 1949) (Fig. 3A). Questo animale viene raccolto nel Gullmarsfjord (sulla costa occidentale svedese) ad una profondità compresa tra 50 e 150 m. L'interesse verso la comprensione della morfologia e della biologia molecolare di questo verme enigmatico è aumentato negli ultimi vent'anni. Nonostante, di recente, si siano acquisite nuove informazioni sullo sviluppo della specie; gli sforzi di diversi ricercatori per allevare e far riprodurre *Xenoturbella* in laboratorio, non sono stati coronati da successo. Inoltre, è molto difficile ottenere un numero sufficiente di organismi vivi (nei diversi stadi di sviluppo) per il lavoro sperimentale. La popolazione nel Gullmarsfjord fluttua negli anni e gli animali non sono disponibili ogni inverno.

Oggi, sono disponibili genoma e trascrittoma sequenziati di *X.bocki* per analisi molecolari comparative. Attualmente, il lavoro in laboratorio si limita ad analisi immunoistochimiche e ibridazioni in situ, tutte su sezioni istologiche di adulti. Nel prossimo futuro, bisognerebbe fare uno sforzo per rendere gli animali accessibili agli studi sullo sviluppo.

Symsagittifera roscoffensis

L'acele *S. roscoffensis* (Graff Ludwig von, 1891) (Fig. 4B), appartiene al clade Convolutidae ed è stato rinvenuto nelle coste atlantiche europee e nel canale della Manica dove la specie forma colonie di milioni di individui nella zona intertidale di spiagge sabbiose che, a prima vista, sembrano biofilm algali. Infatti, ciò che colpisce le persone che osservano *S. roscoffensis* per la prima volta è il colore verde degli adulti, legato alla presenza di alghe endosimbionti fotosintetiche (*Tetraselmis convolutae*) che forniscono utili all'organismo. Gli organismi adulti maturi misurano tra 400 e 1000 μm , con una larghezza media di 550 μm e uno spessore medio di 80 μm ; mentre i giovanili sono lunghi circa 200 μm e larghi 200 μm . Una caratteristica tipica di questi animali è la presenza di una struttura sclerotizzata aghiforme, contenuta in una capsula e associata agli organi copulatori, chiamata sagittocisti, per la quale sono state ipotizzate diverse funzioni nell'accoppiamento, nella difesa e persino nella cattura delle prede. Il periodo riproduttivo va da settembre a giugno; la popolazione bretonne presenta un picco riproduttivo che va dalla fine di marzo all'inizio di giugno. Durante questo periodo, gli adulti di *S. roscoffensis* depongono da 20 a 30 uova, tutte contenute entro una capsula elaborata (bozzolo). In condizioni di laboratorio, lo sviluppo embrionale avviene in circa 5 giorni, così come osservato in natura. Tuttavia, a seconda del periodo dell'anno e della temperatura ambientale, la durata può variare. Una volta schiusi, i giovanili continuano a nutrirsi dei loro rivestimenti esterni per circa due settimane, fino a che non incorporano le alghe endosimbionti. Poco dopo, i vermi adulti iniziano a sviluppare gonadi appaiate, situate nella medesima posizione, con gli ovari ventrali e i testicoli più dorsali. Ventralmente, la posizione dell'apertura buccale è anteriore a quella dell'organo copulatore femminile e di quello maschile e degli annessi gonopori.

Gli adulti di *S. roscoffensis* sono capaci di rigenerare organi, tessuti e parti mancanti del corpo. Rigenerano sia le parti anteriori, sia quelle posteriori, a partire da una minima quantità di tessuto. Ciò rende l'animale interessante per lo studio, ad esempio, della rigenerazione di un intero cervello a partire da frammenti di organismo.

Studi comportamentali suggeriscono come questa specie possa essere un buon modello per lo studio della funzionalità di geni e circuiti neurali. Il sequenziamento del genoma e del trascrittoma dei giovanili di *S. roscoffensis* sono importanti fonti di dati molecolari, assieme alla collezione di EST embrionali usate in precedenti analisi molecolari.

Isodiametra pulchra

I. pulchra (Smith e Bush 1991) è un acele, non pigmentato, di un leggero colore marroncino se osservato a luce trasmessa e bianco in luce riflessa (vedi Fig. 4C). Gli adulti sono lunghi 400–800 μm . *I. pulchra* appartiene al taxon Isodiametridae e, come indica il nome, un importante carattere di questo acele è la presenza di un pene isometrico nell'organo copulatore maschile. Questa specie vive in spiagge fangose della costa occidentale del Nord-Atlantico e, sebbene la raccolta non sia facile, può essere facilmente allevato in laboratorio, alimentato con la diatomea *Nitzschia curvi lineata*.

L'organizzazione dei tessuti corporei rispecchia quella già descritta di *S. roscoffensis*. *I. pulchra* è stata usata per comprendere l'attività di diversi geni regolatori, compresi quelli dei geni Hox, delle cellule staminali e del mesoderma. Questo acele rappresenta un interessante organismo modello per lo studio dello sviluppo e della rigenerazione dal momento che metodi quali ibridazione in situ, immunostaining, marcatura con BrdU e RNA interference sono stati applicati con successo in questa specie.

Hofstenia miamia

La specie *H. miamia* è un nuovo organismo modello, molto promettente, introdotto in laboratorio da poco per studiare gli aspetti basilari della rigenerazione. È comunemente noto come “verme pantera a tre bande”, nome che deriva dalle evidenti bande brune e bianche. Il disegno è unico per ciascun individuo e può includere bande solide e screziate. La distribuzione geografica è ampia e la specie è stata raccolta in Giappone, Mar Rosso, isole Bahama del nord, Caiabi e Bermuda. L'habitat è rappresentato sia dall'intertidale roccioso, sia dal substrato ricco di foglie e radici di mangrovie, alla profondità di circa 1 m o meno. Sono predatori voraci che misurano 4-9 mm di lunghezza e si alimentano di micrometazoi.

Hofstenia, come organismo modello, ha un ulteriore vantaggio filogenetico o evolutivo dal momento che appartiene ad uno dei gruppi basali di aceli, gli Hofsteniidae, e ciò lo rende una buona approssimazione dell'acele ancestrale ipotetico. *H. miamia* è stata descritta per la prima volta nel 1960, quando un singolo esemplare fu raccolto a Miami, in Florida. *Hofstenia* ha forma cilindrica, spesso con una piccola coda appuntita. Una faringe muscolare è situata nel terzo anteriore dell'animale dove si trova anche un organo copulatore maschile anteriore, ventrale alla faringe. Non è presente alcun organo copulatore femminile e l'inseminazione avviene per via ipodermica, col pene reversibile che penetra nella parte posteriore del partner. Gli spermatozoi migrano attraverso il parenchima fino a raggiungere gli ovociti.

Le sue ampie capacità rigenerative e la possibilità di manipolarne il processo mediante tecniche di interferenza a RNA hanno attratto l'attenzione di molti ricercatori. Grazie all'introduzione della genomica e delle metodiche di soppressione genica (RNAi) *H. miamia* sta dando importanti contributi sull'utilizzo di diverse vie di trasduzione del segnale per stabilire la polarità corporea durante la rigenerazione e sul ruolo della muscolatura nel fornire informazioni posizionali ai tessuti rigeneranti. Embrioni, giovanili e adulti di *Hofstenia* sono facilmente ottenibili in laboratorio.

Bibliografia di riferimento

- Achatz, J. G., Chiodin, M., Salvenmoser, W., Tyler, S. and Martínez, P. (2013). The Acoela: on their kind and kinships, especially with nemertodermatids and xenoturbellids (Bilateria incertae sedis). *Org. Divers. Evol.* 13, 267–286.
- Andrikou, C., Thiel, D., Ruiz-Santesteban, D. and Hejnal, A. (2017). Excretion through digestive tissues predates the evolution of excretory organs.
- Børve, A. and Hejnal, A. (2014). Development and juvenile anatomy of the nemertodermatid *Meara stichopi* (Bock) Westblad 1949 (Acoelomorpha). *Front. Zool.* 11, 50.
- Bourlat, S. J. and Hejnal, A. (2009). Acoels. *Curr. Biol.* 19, R279-80.
- Brusca, R. C., Moore, W. and Shuster, S. M. (2016). Introduction to the Bilateria, and the Phylum Xenacoelomorpha: Triploblasty and Bilateral Symmetry Provide New Avenues for Animal Radiation. *Invertebrates*.
- Cannon, J. T., Vellutini, B. C., Smith, J., Ronquist, F., Jondelius, U. and Hejnal, A. (2016). Xenacoelomorpha is the sister group to Nephrozoa. *Nature* 530, 89–93.
- De Mulder, K., Kuaes, G., Pfister, D., Willems, M., Egger, B., Salvenmoser, W., Thaler, M., Gorny, A.-K., Hrouda, M., Borgonie, G., et al. (2009). Characterization of the stem cell system of the acoel *Isodiametra pulchra*. *BMC Dev. Biol.* 9, 69.
- Hejnal, A. and Pang, K. (2016). Xenacoelomorpha's significance for understanding bilaterian evolution. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 39, 48–54.
- Hejnal, A., Obst, M., Stamatakis, A., Ott, M., Rouse, G. W., Edgecombe, G. D., Martínez, P., Baguñà, J., Bailly, X., Jondelius, U., et al. (2009). Assessing the root of bilaterian animals with scalable phylogenomic methods. *Proc. R. Soc. B* 276, 4261–4270.
- Israelsson, O. (2008). Xenoturbella (Deuterostomia) probably feeds on dissolved organic matter. *Mar. Biol. Res.* 4, 384–391.
- Jondelius, U., Ruiz-Trillo, I., Baguñà, J. and Riutort, M. (2002). The Nemertodermatida are basal bilaterians and not members of the Platyhelminthes. *Zool. Scr.* 31, 201–215.

- Martínez, P., Hartenstein, V., & Sprecher, S. (2017-07-27). Xenacoelomorpha Nervous Systems. Oxford Research Encyclopedia of Neuroscience. <http://neuroscience.oxfordre.com/view/10.1093/acrefore/9780190264086.001.0001/acrefore-9780190264086-e-203>.
- Nakano, H., Lundin, K., Bourlat, S. J., Telford, M. J., Funch, P., Nyengaard, J. R., Obst, M., Thorndyke, M. C. (2013). *Xenoturbella bocki* exhibits direct development with similarities to Acoelomorpha. *Nat. Commun.* 4, 1537.
- Philippe, H., Brinkmann, H., Martínez, P., Riutort, M. and Baguña, J. (2007). Acoel flatworms are not Platyhelminthes: Evidence from phylogenomics. *PLoS One* 2, 1–5.
- Rouse, G. W., Wilson, N. G., Carvajal, J. I. and Vrijenhoek, R. C. (2016). New deep-sea species of *Xenoturbella* and the position of Xenacoelomorpha. *Nature* 530, 94–97.
- Ruiz-Trillo, I. (1999). Acoel Flatworms: Earliest Extant Bilaterian Metazoans, Not Members of Platyhelminthes. *Science* 283, 1919–1923.
- Todt, C. (2009). Structure and evolution of the pharynx simplex in acoel flatworms (Acoela). *J. Morphol.* 270, 271–290.