

WADE, B. A.

1967. On the taxonomy, morphology and ecology of the beach clam, *Donax striatus* Linné. *Bull. Mar. Sci.* 17 (3): 723-739.

WARMKE, G. L. & R. T. ABBOTT

1961. *Caribbean Seashells*, x+348 pp. ills. Pennsylvania: Livingston Publishing Co.

WEBB, J. E.

1958. The Ecology of Lagos Lagoon. *Phil. Trans. roy. Soc. Lond. (B)* 241: 307-419.

YONGE, C. M.

1948. Formation of siphons in Lamellibranchia. *Nature* 161: 198-199.
 1949. On the structure and adaptation of the Tellinacea, deposit feeding Eulamellibranchia. *Phil. Trans. roy. Soc. Lond.* 234: 29-76.
 1957. Mantle fusion in the Lamellibranchia. *Pubbl. Staz. zool. Napoli.* 29: 151-171.

Papéis Avulsos de Zoologia

PAPÉIS AVULSOS ZOOL., S. PAULO, VOL. 27 (20): 263-278

29.I.1974

ARCHILESTRIS LOEW IN THE AMERICAS, WITH THE DESCRIPTION OF TWO NEW NEOTROPICAL SPECIES (DIPTERA, ASILIDAE, STENOPOGONINAE)

N. PAPAVERO

NELSON BERNARDI

ABSTRACT

Archilestris Loew is revised; the following species belong to this genus: capnoptera (Wiedemann, 1828; southeastern and southern Brazil and Paraguay); excellens Enderlein, 1914 (Ecuador and Bolivia); geijskesi, sp. n. (Surinam); magnifica (Walker, 1854; Mexico and USA: Arizona); and wenzeli, sp. n. (Guatemala). Comments on the hypothetical evolution of the species are given.

INTRODUCTION

Study of several collections of *Archilestris* Loew revealed the existence of two new species, which are described in this paper.

The senior author is greatly indebted to the John Simon Guggenheim Memorial Foundation, whose fellowship made possible the study of North American and European collections during 1971-72.

Abbreviations used in the text are listed below. We are greatly indebted to Drs. P. Wygodzinsky (AMNH) and P. van Heisdingen (RNH) for sending us specimens. To the curators of the museums and collections visited, our best thanks for their assistance and hospitality.

AMNH	American Museum of Natural History, New York (P. Wygodzinsky).
BMNH	British Museum (Natural History), London (H. Oldroyd).
CHM	Collection of Prof. Charles H. Martin, Tucson.
CNC	Canadian National Collection, Central Experimental Farm, Canada Department of Agriculture, Ottawa (D. M. Wood).
FMNH	Field Museum of Natural History, Chicago (R. L. Wenzel, H. Dybas).
IZPAN	Instytut Zoologiczny, Polska Akademia Nauk, Warsaw.
LAX	Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles (Charles L. Hogue).
MCZ	Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge (H. E. Evans).

KELLOGG, J. L.

1915. Ciliary mechanisms of lamellibranchs with descriptions of anatomy. *J. Morph.* 26 (4): 625-701.

KRUG, C.

1922. Morphologic und Histologie des Herzens und Pericards von *Anadonta cellensis*. *Z. wiss. Zool.* 119 (2): 155-246.

MAGNANINI, A. & A. F. COIMBRA FILHO

1964. *Animais da praia*. 64 pp., Dep. Rec. Nat. Secr. Econ. Rio de Janeiro.

MARCUS, E. & E. MARCUS

1959. Studies on Olividae. *Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. Zoologia* 22: 99-188, 11 pls.

NARCHI, W.

1965. A new species of *Pseudomycola* Yamaguti. *An. Acad. bras. Ciênc.* 37 (2): 359-361.
1966. Encontro de *Bucephalopsis haimeana* (Lacaze Duthiers) no Brasil. *Ciênc. e Cult.* 18 (1): 22-24.
- 1966a. The functional morphology of *Caratobornia cema*, new species of the Ericinacea (Mollusca, Eulamellibranchiata). *An. Acad. bras. Ciênc.* 38 (3, 4): 513-524.
1972. On the biology of *Iphigenia brasiliensis* Lamarck, 1818 — Bivalvia, Donacidae. *Proc. malacol. Soc. Lond.* 40 (2): 79-91.
- 1972a. Comparative study of the functional morphology of *Anomalocardia brasiliensis* (Gmelin, 1791) and *Tivela mactroides* (Eorn, 1778) (Bivalvia Veneridae). *Bull. Mar. Science* 22 (3): 643-670.

ODHNER, N.

1912. Morphologische und phylogenetische Untersuchungen über die Nephridien der Lamellibranchien. *Z. wiss. Zool.* 100: 287-391.

OWEN, G.

1953. On the biology of *Glossus humanus* (L.) *Isocardia cor* (Lam.). *J. Mar. biol. Ass. U. K.* 32: 85-106.

PALOMBI, A.

1934. Gli stadi larvali dei Trematodi del Golfo di Napoli. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*. 14 (1): 51-94.

PELSENEER, P.

1906. *A treatise on zoology. Part. V. Mollusca*. London. E. R. Lankester.
1911. Les lamellibranchs de l'expédition du Siboga. Partie Anatomique. *Siboga Expédition Monogr.* 53a: 1-125, 26 pls.

PRENANT, M.

1960. Études écologiques sur les sables intercotidaux. *Cah. Biol. Mar.* 1 (3): 295-340.

PURCHON, R. D.

1955. The structure and function of the British Pholadidae (Rock-Boring Lamellibranchia). *Proc. zool. Soc. Lond.* 124 (4): 859-911.
1956. The stomach in the Protobranchia and Septibranchia (Lamellibranchia). *Ibidem* 127: 511-525.
1957. The stomach in the Filibranchia and Pseudolamellibranchia. *Ibidem* 129: 27-60.
1958. *Phylogeny in the lamellibranchia*, in Proceedings Centenary and Bicentenary Congress of Biology, 69-82 pp. Singapore.
1959. Phylogenetic Classification of the Lamellibranchia, with special reference to the Protobranchia. *Proc. malac. Soc. Lond.* 33 (5): 224-230.
1960. The stomach in the Eulamellibranchia, stomach types IV and V. *Proc. zool. Soc. Lond.* 135 (3): 431-489.
1963. A note on the biology of *Egeria radiata* Lam. (Bivalvia, Donacidae). *Proc. malac. Soc. Lond.* 35 (6): 251-271.

RIDEWOOD, W. G.

1903. On the structure of the Gills of the Lamellibranchia. *Phil. Trans. roy. Soc. Lond. (B)* 195: 147-284.

RIOS, E. C.

1970. *Coastal Brazilian Seashells*. 255 pp., 4 maps, 60 pls. Fundação Cidade do Rio Grande. Museu Oceanográfico de Rio Grande.

SANTOS, E.

1955. *Moluscos do Brasil* (vida e costumes), 134 pp. Rio de Janeiro: F. Briguiet & Cia.

STEEDMAN, H. F.

1950. Alcian Blue 8GS; a new stain for Mucin. *Quart. J. micr. Sci.* 91: 477-479.

STASEK, C. R.

1963. Synopsis and Discussion of the Association of Ctenidia and Labial palps in the bivalved Mollusca. *The Veliger* 6 (2): 91-97.

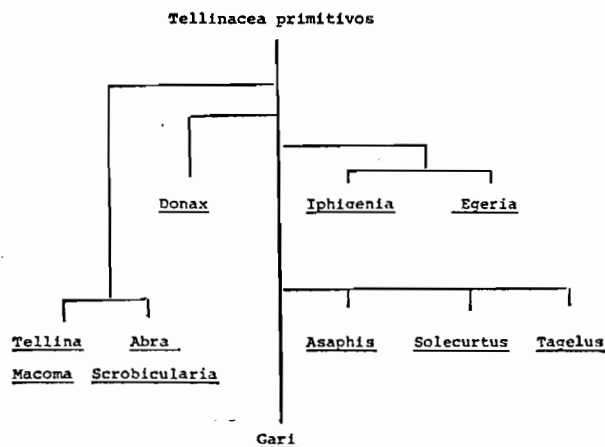
THIELE, J.

1886. Die Mundlappen der Lamellibranchiaten. *Z. wiss. Zool.* 44: 239-272, 2 pl.
1935. *Handbuch der systematischen Weichtierkunde, Teil 3, Classis Bivalvia*, i-v+779-1154 pp. Jena: Fischer.

Dentre os Tellinacea uma grande distinção pode ser feita entre os Psammobiidae e Donacidae de um lado e Tellinidae e Semelidae do outro. A condição menos especializada é encontrada em *Gari* com algumas linhas de especialização ulterior. Uma grande linha evolutiva (vide esquema) dentre os Psammobiidae (*Asaphis*, *Solecortus*, *Tagelus*) tendendo ao aumento do tamanho do animal à forma cilíndrica e à vida em buracos verticais, surgiu provavelmente a partir dos membros primitivos. *Donax* deve ter aparecido da linha evolutiva de *Gari*, mas com características especiais, como as da concha e do pé, correlacionadas à vida em substratos relativamente firmes. Outra linha da especialização pertence aos Tellinidae e Semelidae (muito próximos entre si), os quais são os mais adaptados dos Tellinacea. Próximo à linha evolutiva de *Donax* localiza-se a que deu origem a *Iphigenia* e *Egeria* que, apesar de guardarem certas características análogas a *Donax*, apresentam diferenças bem acentuadas, como por exemplo nos palpos labiais, no tipo dos ctenídios, no estômago Tipo 5, notadamente a elevação semicircular no assoalho do estômago e na concha, demonstrando notável transição entre Donacidae e Psammobiidae.

A relação entre as famílias Donacidae e Psammobiidae e a posição de *Iphigenia* e *Egeria* dentro dos Donacidae poderá ser estudada futuramente. Esses dois gêneros têm caracteres de transição e a colocação destes na família Donacidae ou Psammobiidae só poderá ser decidida após o estudo da relação entre elas. Conforme a decisão adotada talvez haja necessidade de separar *Iphigenia* e *Egeria* numa família que apresente caracteres intermediários entre as duas já estabelecidas. Um fato interessante, mas que complica a situação, é que os jovens de *Tellina* e *Iphigenia* são dificilmente distinguidos quer pelo aspecto geral, quer pelo comportamento do animal. A dentição de *Iphigenia* apresenta-se modificada em relação aos demais Donacidae.

O possível esquema da evolução dos Tellinacea é o seguinte:



REFERÊNCIAS

- ANSELL, A. D.
1961. The functional morphology of the British species of Veneracea (Eulamellibranchia). *J. Mar. biol. Ass. U. K.* 41 (2): 489-517.
- ATKINS, D.
1937. On the ciliary mechanisms and Interrelationships of lamellibranchs. Part. I: New observations on sorting Mechanisms. *Quart. J. Micr. Sci. (N. S.)* 79: 181-308, 10-11 pl.
1937. Part III. Types of Lamellibranch Gills and their food currents *Ibidem* 79: 375-421.
1938. Part VII. Latero-frontal cilia of the gill filaments and their Phylogenetic Value. *Ibidem* 80: 345-436, 1 pl.
- BUCKUP, L.
1957. Catálogo dos moluscos do Museu Riograndense de Ciências Naturais. *Iheringia* 1: 1-40.
- CARCELLES, A.
1944. Catálogo de los moluscos marinos de Puerto Quequén. *Rev. Mus. La Plata (N. S.), Zool.* 3: 233-309, 15 pls.
- COE, W. R.
1943. Sexual differentiation in Mollusks. *Quart. J. Rev. Biol.* 18 (2): 154-164.
- DALL, W. H.
1894. Contributions to the Tertiary Fauna of Florida; Part III, A new Classification of the Pelecypoda. *Trans. Wagner Inst. Sci. Philad.* 3: 485-570.
- DINAMANI, P.
1967. Variation in the stomach structure of the Bivalvia. *Malacologia* 5 (2): 225-268.
- GRAHAM, A.
1934. The structure and relationships of Lamellibranchs possessing a Cruciform Muscle. *Proc. roy. Soc. Edin.* 54: 158-187.
- GOFFERJÉ, C. N.
1950. Contribuição à zoogeografia da malacofauna do litoral do Estado do Paraná. *Arq. Mus. paranaense* 8: 221-282, 31-35 pls.
- IHERING, R. VON
1940. *Dicionário dos Animais do Brasil*. 898 pp., Sec. Agri. Comer. São Paulo.

águas calmas. Realmente elas são encontradas em praias arenosas de águas límpidas, ou em fundo lodo-arenoso, onde a movimentação da água praticamente inexiste, ou seja, em baías abrigadas onde não há arrebentação de ondas. O fato de apresentarem sífios semelhantes mostra uma convergência bem definida. O mesmo ocorre com *D. hanleyanus* e *T. mactroides*. Estas espécies, cujos tentáculos que cercam o sífio exalante são muito desenvolvidos e ramificados, levam-nos a concluir que estes são usados no processo de triagem de material, numa primeira seleção a ser efetuada pelo organismo desses animais. Assim devem viver em praias abertas arenosas, onde considerável quantidade de detritos e elementos orgânicos é constantemente suspensa pela ação intensiva da arrebentação das ondas.

Juntamente com os sífios, o manto funciona como um seletor de partículas. As espécies que vivem na zona de fluxo e refluxo das marés, onde a existência de partículas em suspensão é sempre maior, têm necessidade de maior proteção. Assim em *T. mactroides* e *D. hanleyanus* o afluxo de partículas de areia é evitado por ramificações ou aumento do número de tentáculos do manto, respectivamente, formando uma barreira natural contra a entrada de grãos de areia na cavidade paleal. A forma dos tentáculos em *Donax* e *Iphigenia* é caráter genotípico e filogenético, mas seu número é uma adaptação ao meio.

I. brasiliensis vive em águas calmas e se enterra a uma profundidade relativamente grande quando comparada com as outras espécies em estudo. Ali a movimentação da areia é mínima e a quantidade de partículas muito finas que constituem o lodo é limitada, motivo pelo qual não há necessidade de uma proteção muito grande (Tab. II, g4). Já em *A. brasiliana* que está enterrada superficialmente em zona onde predominam partículas pequenas (Tab. II, g1), a necessidade das pregas largas nos dois lados da abertura, fechando-a de maneira quase total, se faz sentir e tem função de impedir um afluxo muito grande de partículas na cavidade do manto.

Uma vez dentro da cavidade paleal as partículas ficam sujeitas à ação dos cílios presentes nas brânquias do animal e, segundo Atkins (1973: 419), a correlação entre tipo de brânquia, habitat e modo de vida é difícil de ser evidenciada. Das quatro espécies estudadas *D. hanleyanus* e *T. mactroides* têm o tipo mais eficiente no transporte de partículas sobre a demibrânquia. Estas espécies vivem em ambiente onde a ação das ondas faz com que haja sempre uma grande quantidade de material em suspensão. Evidentemente, maior número de partículas entra na cavidade do manto, implicando numa atuação mais incisiva dos elementos branquiais. O aparecimento de cílios limpadores nas duas espécies demonstra claramente a adaptação ao meio em que vivem. Das brânquias as partículas ou são enviadas aos palpos labiais ou eliminadas através da ação ciliar. Vivendo no mesmo ambiente, *D. hanleyanus* não apresenta o mesmo tipo de brânquia mas mostra certas convergências filogenéticas, mais adaptáveis ao meio.

Os palpos labiais são desenvolvidos e muito eficientes na separação das partículas, evitando que material não triado entre no trato digestivo.

Palpos grandes, como ocorrem em *I. brasiliensis*, são comuns em cavadores de lodo como os Tellinacea em geral (Yonge, 1949: 30) nos quais o material muito fino entra na cavidade do manto pela ação de sucção do sífio inalante.

Vivendo no mesmo habitat, isto é, águas calmas com partículas muito finas em suspensão, era de se esperar que possuindo o mesmo tipo de brânquias, *A. brasiliana* e *I. brasiliensis* tivessem aproximadamente o mesmo tipo de palpos labiais.

T. mactroides e *D. hanleyanus* têm palpos mais simples. Yonge (1949: 30) observou que os palpos de *D. vittatus* são comparativamente pequenos, contrariamente ao que sucede com *I. brasiliensis*. Associou-se o fato ao ambiente em que vivem estes animais. Realmente, *D. hanleyanus* apresenta palpos também pequenos, em consequência de sua vida em areia firme, onde partículas finas são quase inexistentes. (Tab. I, I₁).

Em decorrência do ambiente, as espécies que vivem em habitat mais lodoso têm uma complicação maior nas correntes encontradas nos palpos ao passo que, as que vivem em habitat com partículas maiores em suspensão, são mais simples e menos eficientes na seleção de partículas (Purchon, 1963: 270). Os palpos representam, portanto, elementos que demonstram grande adaptabilidade ao meio, havendo exemplos de típica convergência entre eles.

Alcançando a boca, as partículas entram no canal alimentar onde sofrerão a última triagem. O estômago, na concepção de Purchon (1959: 230), poderia ser usado para uma nova classificação dos Bivalvia. As espécies estudadas apresentam o estômago do Tipo 5 conforme a classificação de Purchon, com exceção de *D. hanleyanus* que tem o estômago do Tipo 4. Segundo o referido autor, o estômago do Tipo 4 é o tipo primitivo que ocorre até nossos dias e do qual o Tipo 5 se originaria por especialização.

As complexidades da estrutura do estômago do Tipo 5 são tais que evidenciam ser este um grupo monofilético ao passo que o 4 é provavelmente polifilético porque teria se originado através de juvenilização ou de simplificação secundária de formas do Tipo 5 (Purchon, 1959: 228). *D. hanleyanus* apresenta caracteres primitivos como apêndice pequeno, saco do estilete e intestino separados, redução das áreas de triagem, tiflosole menor ausente, poucas aberturas nos cecos digestivos. Esta espécie possivelmente teria dado recentemente o aparecimento de *I. brasiliensis*. De todos os membros da família Donacidae estudados, apenas *Egeria radiata* e *I. brasiliensis* têm estômago do Tipo 5 concordando com as espécies das famílias Tellinidae e Psammobiidae.

A característica mais interessante no interior do estômago dessas duas espécies é uma elevação semicircular no assoalho daquele órgão, já verificada em *Asaphis deflorata* e *Gari togata*, dois membros dos Psammobiidae, porém não em outra família. Purchon (1963: 268) cita seu aparecimento em *E. radiata* e os estudos de *I. brasiliensis* (Narchi, 1972) revelam a mesma formação.

Na evolução do grupo dos Tellinacea vários caracteres morfológicos tais como músculo cruciforme, brânquias e estômago mostram serem correlatos, assim como a presença de sífios separados e longos. Segundo Yonge (1949: 72) seria possível derivar os Tellinacea dos Filibranchiata, por essa razão.

O conectivo cérebro-pedal origina-se na superfície posterior e de cada gânglio cerebral, passa obliquamente em direção à região posterior e entra no gânglio pedal na superfície antero-dorsal.

Os gânglios viscerais ficam na face anterior do músculo adutor posterior. Situam-se próximos e são unidos por uma comissura visceral bem desenvolvida. Através dos conectivos cérebro-viscerais, que entram na região antero-dorsal dos gânglios, estão em contato com os gânglios cerebrais.

De cada gânglio visceral originam-se lateralmente três nervos mais desenvolvidos. Em direção anterior, ao longo do eixo dos ctenídios, existe o nervo ctenidial, o nervo adutor posterior que inerva o músculo adutor posterior e o nervo que vai até o processo sifonal e região posterior do manto. Este último ramifica-se e inerva grande parte do manto.

APARELHO REPRODUTOR

Nas quatro espécies estudadas as gônadas ocupam o espaço entre as regiões do canal alimentar na massa visceral, não se estendendo para o manto. Em todos os casos, as aberturas genitais ficam na superfície posterior dorsal da massa visceral, abaixo do nefrídio e abrem-se no espaço epibrânquial sobre a demibrânquia interna.

O exame de exemplares em diferentes ocasiões não possibilitou uma investigação definida das épocas de reprodução ou da ocorrência de sexualidade consecutiva. Fecundação artificial foi realizada quando possível em algumas com sucesso. Ansell (1961: 207) observou que o desenvolvimento da gônada de *Venus striatula* depende mais da presença de material alimentício no meio do que das reservas que o animal possui.

A. brasiliiana é unissexual e os testículos e ovários são esbranquiçados quando maduros. As gônadas amadurecem na primavera e verão e experiências de fecundação artificial em agosto não deram resultados. Em janeiro a fecundação foi realizada espontaneamente com sucesso e um número de velígeres aparentemente normais foi obtido, sendo a temperatura da água 24°C. Os produtos sexuais foram eliminados através do sifão exalante, em jatos intermitentes a curta distância, cerca de 2 a 4 cm do sifão para espécie, enquanto Ansell encontrou 6 a 8 cm dependendo do tamanho e força da corrente (1961: 195).

T. mactroides é unissexual; machos com espermatozoides bem desenvolvidos foram encontrados em setembro. Na ocasião não tive em mãos fêmeas para tentar fecundação artificial. Coe (1943: 156) coloca entre os bivalves conhecidos como hermafroditas algumas espécies do gênero *Tivela*, sem citar as espécies.

D. hanleyanus é unissexual e os testículos e ovários têm idêntica coloração. Animais coletados em setembro apresentavam-se imaturos e a tentativa de fecundação artificial, realizada em outubro foi infrutífera. Coe (1943: 161) coloca entre os bivalves de sexo separados, entre outros, *D. gouldii*.

Espécimes de *I. brasiliensis* examinados de maio a outubro incluíram um número de fêmeas que aparentemente estavam maduras. Em nenhuma ocasião, no entanto, tive em mãos um macho e, portanto, não foi possível tentar a fecundação artificial.

Estudos futuros do ciclo sexual destas espécies poderão ser efetuados para verificar se as espécies são de fato unissexuais,

ambissexuais sucessivas, sexuais consecutivas ou sexuais alternadas, conforme a classificação de Coe (1943).

CONCLUSÕES GERAIS

Deste trabalho delimita-se claramente que, das espécies estudadas, a maioria vive próxima à superfície, em um substrato que é classificado como mole. Todas alimentam-se de substâncias em suspensão, o que já era conhecido para os Veneracea, mas discutido nos Tellinacea. Os trabalhos de Wade (1967: 735) demonstram que *D. striatus* é bem adaptado a esse processo alimentar, o mesmo concluindo-se para *D. hanleyanus*. *I. brasiliensis*, pelo tipo de alimentação assim como pelo sifão, brânquias, palpos e canal alimentar, mostra claramente que a espécie está adaptada ao processo de alimentar-se de substâncias em suspensão. Yonge (1949: 71) mostrou que os Tellinacea ancestrais, dos quais *Donax* foi originário, foram certamente animais que se alimentavam de substâncias depositadas, vivendo em ambiente formado por lodo na zona do sublitoral e que após o desenvolvimento de uma série de adaptações especiais passaram a viver em substratos firmes na zona litorânea. Ao mesmo tempo e indiretamente, outra linha surgiu com o aparecimento de *Iphigenia*, vivendo em lodo, mas absolutamente não utilizando os mesmos processos dos comedores de depósito.

A linha final que evidencia a evolução das duas espécies vem da morfologia. Yonge (1949) demonstrou que uma adaptação importante para os comedores de depósitos é a presença de um apêndice externo, o "ceco póstero-dorsal", o qual serviria para acumular partículas grandes. Para os Donacidae, nos quais se nota a mudança para tipo de alimentação de material em suspensão, esse apêndice tornou-se menos importante e aqui pode ocorrer redução ou perda do órgão. Em *D. hanleyanus* o apêndice é vestigial, enquanto que em *I. brasiliensis* é mais desenvolvido e tem função limitada. Apesar desse fato poder ser interpretado de mais de um modo, parece que a melhor interpretação é que na evolução das duas espécies o apêndice teve maior tempo para desaparecer em *D. hanleyanus*, o que está refletido no relativo tamanho do órgão.

As adaptações maiores encontradas nos mais especializados comedores de material em suspensão estão restritas no hábito de cavar profundamente e à perda da mobilidade horizontal, o que ocorre somente em *Iphigenia*. As demais espécies retêm a mobilidade e são formas que se enterram superficialmente.

Considerando as relações entre os Veneracea, os mais importantes fatos anatómicos são os que se relacionam com o hábito de cavar e de alimentar-se de suspensões, notadamente a forma dos sifões, pé e estrutura do estômago. Dentre os Veneracea possuir sifões curtos e fundidos como ocorre em *A. brasiliiana* e *T. mactroides*, pode ser considerado como primitivo (Ansell, 1961: 511).

Um elemento essencial para os comedores de material em suspensão sem dúvida é o sifão inalante, através do qual a água e partículas são levadas para dentro da cavidade do manto. O estudo dos sifões e da presença de tentáculos já foi descrito e o fato de *A. brasiliiana* e *I. brasiliensis* terem tentáculos simples e pouco desenvolvidos nos faz concluir que estas espécies devem viver em

cio na região póstero-ventral do estômago. O intestino médio passa da região distal deste tubo alargado para a região anterior, no lado ventral do estômago, onde se enrola e continua para trás em direção dorsal, ao lado do saco do estilete, formando o intestino posterior. Este atravessa o pericárdio, penetra no ventrículo e bulbo aórtico, descreve um arco sobre o músculo adutor posterior e termina na papila anal. Os trabalhos de Narchi (1972, 1972a) dão uma descrição detalhada do estômago dessas espécies.

O estômago de *A. brasiliensis* e o de *T. mactroides* parecem estar bem adaptados a tratar rapidamente com partículas finas, ao passo que o de *D. hanleyanus* e de *I. brasiliensis* aceitam partículas maiores e o estilete atua como um eficiente órgão de trituração tornando praticamente desnecessária a presença de uma área de separação de partículas muito desenvolvida.

PERICÁRDIO

Está localizado dorsalmente, entre a extensão supra-axial das demibrânquias externas dos ctenídeos, envolvendo o coração (Fig. 6). Delimita-se nas regiões anterior, dorsal e lateral com as duas metades do manto, atrás com o músculo adutor posterior e ventralmente com o rim e o seio venoso. As indicações de Krug (1922: 157) foram seguidas para o estudo do pericárdio. O coração encontra-se perfurado pelo reto. O ventrículo é grande e globoso em *A. brasiliensis* e *T. mactroides*, sendo mais desenvolvido na região ventral e maior na última espécie.

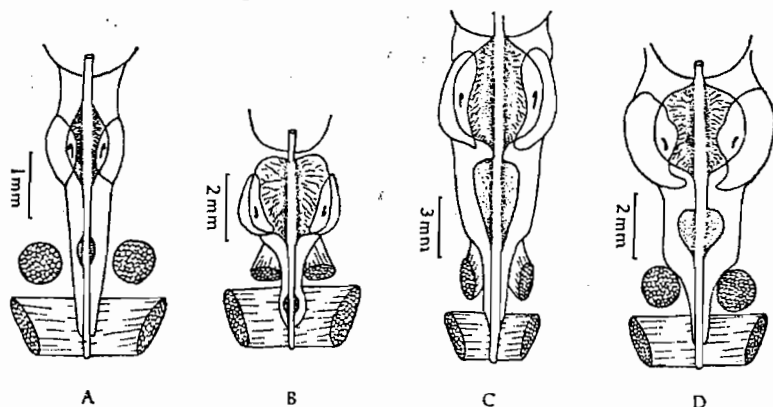


FIG. 6, Esquema da vista dorsal da região do pericárdio: A, *Donax hanleyanus*; B, *Tivela mactroides*; C, *Iphigenia brasiliensis*; D, *Anomalocardia brasiliensis*.

A união entre átrios e ventrículos ocorre na região latero-frontal, no lado ventral do ventrículo. A abertura é estreita, podendo ser fechada por válvulas átrio-ventriculares. A partir desse ponto os átrios alargam-se lateralmente, inserindo-se em todo o comprimento da parede ventral do pericárdio. A aorta anterior e posterior saem do ventrículo, sendo que na região posterior encontra-se o bulbo aórtico, maior em *A. brasiliensis* que em *T. mactroides*.

Em *I. brasiliensis* o ventrículo é quadrangular e maior que o de *D. hanleyanus*, que é alongado. O bulbo aórtico existe. É mais desenvolvido em *I. brasiliensis*, de forma alongada como acontece em *Asaphis* (Pelseneer, 1911: 62). Em *D. hanleyanus* é praticamente inexistente.

Glândulas pericardiais existem, sendo seu desenvolvimento maior na região posterior.

Bulbos aórticos desenvolvidos na aorta posterior são comumente encontrados em Veneridae, Petricolidae e Mactridae (Pelseneer, 1906: 75).

NEFRÍDIOS

Os nefrídios situam-se entre o pericárdio e o músculo adutor posterior, permanecendo na parte externa e anterior dos retratores do pé. De maneira geral constituem-se por um par de tubos comunicando o pericárdio com a cavidade externa do manto. Os dois nefrídios comunicam-se através de uma grande abertura mediana. Tem o formato de um U, iniciando-se por um largo funil ciliado no pericárdio (duto reno-pericardial), que representa um canal forrado por cílios e terminando no lado externo do corpo, próximo à base das brânquias, antes da abertura do duto reno-pericardial.

Segundo Odhner (1912: 290) a parte pericardial é a região proximal e a posterior a região distal.

A região proximal contém epitélio ciliado e a distal é excretora formada por células caliciformes com núcleos basais e luz da célula com concreções, que são produtos de excreção.

A abertura externa do nefrídio está situada externamente em relação ao conectivo cérebro-visceral, na frente e abaixo do nefrostômio e separada das aberturas genitais.

SISTEMA NERVOSO

O sistema nervoso é homogêneo quanto à sua estrutura e é composto por um sistema de nervos que varia pouco entre as espécies. Gânglios cerebrais, pedais e viscerais estão localizados respectivamente na região anterior dorsal, anterior ventral e posterior dorsal, do corpo do animal.

Os gânglios cerebrais, simples e bem desenvolvidos, localizam-se de cada lado do esôfago, atrás do músculo adutor anterior unidos por uma comissura supra-esofágica. O maior dos nervos da região anterior é o nervo paleal anterior, que se origina na face anterior do gânglio cerebral, contorna o músculo adutor anterior e inerva o manto. Na região ventral divide-se em dois ramos, um dorsal outro ventral, este continua-se ao longo da margem do manto como nervo circumpaleal, do qual numerosos nervos se originam. O ramo dorsal dirige-se junto à parte externa do músculo adutor anterior em direção dorsal. Os gânglios cerebrais estão em contato com os gânglios viscerais graças aos conectivos cérebro-viscerais que saem da face posterior dos primeiros.

Os gânglios pedais localizam-se na parte dorsal do pé, fundem-se e formam um gânglio arredondado situado na linha mediana ventral, junto ao intestino: dois grandes nervos ali originados inervam as duas faces do pé.

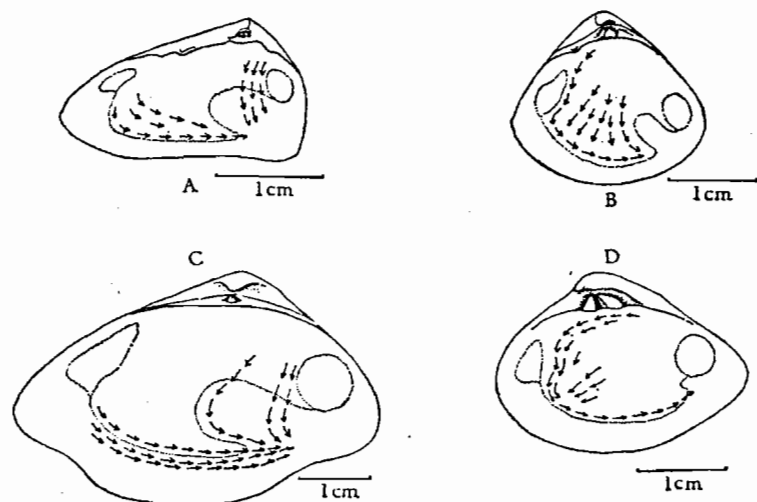


FIG. 4. Correntes ciliares sobre a superfície do manto. A massa visceral e os ctenídios foram removidos e o lobo direito do manto foi exposto em todos os casos: A, *Donax hanleyanus*; B, *Tivela mactroides*; C, *Iphigenia brasiliensis*; D, *Anomalocardia brasiliiana*.

em direção ventral, especialmente na metade distal do manto (Fig. 4). Tratos de rejeição dirigem partículas para baixo. Em direção posterior, próximo à margem do manto até à base do sifão inalante, há uma possante corrente de rejeição cujo trato é paralelo à borda livre do manto nas quatro espécies. Os cílios que formam este trato são maiores do que os que existem sobre a superfície do manto.

CANAL ALIMENTAR

A. Estrutura Geral

Dissecções foram realizadas sob uma lupa binocular com exemplares previamente anestesiados com sulfato de magnésio e depois fixados. A dissecção de exemplares assim tratados é mais simples, pois a remoção da gônada e do divertículo digestivo fica facilitada porque esses órgãos tornam-se extremamente quebradiços. Com isso pode-se expor o trato digestivo; este varia muito nas quatro espécies estudadas (Fig. 5). O esôfago é relativamente curto em *A. brasiliiana* e *T. mactroides*, e moderadamente longo em *I. brasiliensis* e *D. hanleyanus*. O esôfago abre-se antero-ventralmente nas duas primeiras espécies e antero-dorsalmente nas duas últimas. O estômago é globular, localizado na região mediana da massa visceral e apresenta a maior parte do divertículo digestivo na região anterior e aos lados dele.

Em *D. hanleyanus* e *I. brasiliensis* aparece um pequeno apêndice que foi chamado por Yonge (1949: 66), nos Tellinacea de "ceco

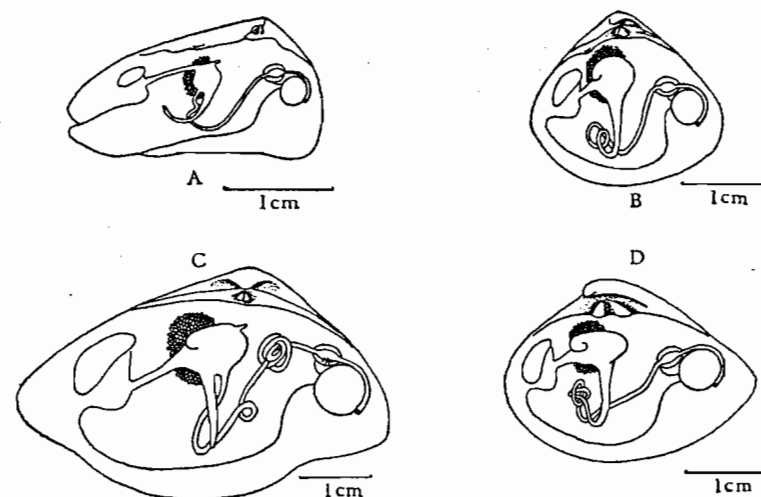


FIG. 5. Esquema do aparelho digestivo visto do lado esquerdo: A, *Donax hanleyanus*; B, *Tivela mactroides*; C, *Iphigenia brasiliensis*; D, *Anomalocardia brasiliiana*.

pósterio-dorsal" e que Purchon (1955: 886), nos Pholadidae, considerou homólogo ao achado de Yonge, denominando-o de "Apêndice".

O apêndice não existe nos Veneridae estudados. Purchon (1955: 887) considera-o como uma estrutura arcaica nos Bivalvia e por ter-se perdido independentemente num certo número de famílias, não tem valor sistemático. Segundo aquele autor, talvez represente um caráter de certo valor para a filogenia desses animais.

Em *D. hanleyanus* e em *I. brasiliensis*, ao contrário do que ocorre em *A. brasiliiana* e *T. mactroides*, o intestino médio e o saco do estilete abrem-se separadamente, mas próximos um do outro na parede antero-ventral do estômago. O saco do estilete dirige-se para a região anterior e basal do estômago e se estende até a região anterior do pé. O intestino curva-se na parte anterior da massa visceral, dorsalmente ao saco do estilete e então dirige-se para a região posterior, ao longo do lado direito do corpo, passando para a região posterior da massa visceral. Em *D. hanleyanus* o intestino dirige-se para a região dorsal como intestino posterior, chega ao pericárdio, atravessa o ventrículo, sai do pericárdio, passa sobre a superfície dorsal do músculo adutor posterior e vai se abrir no ânus de maneira típica. Em *I. brasiliensis* o intestino dá uma volta frouxa e depois três muito juntas antes de entrar no pericárdio, o que acontece também em *Scrobicularia plana* (Graham, 1934: 173) e *Egeria radiata* (Purchon, 1963: 265).

A. brasiliiana e *T. mactroides* apresentam esôfago achatado dorso-ventralmente. O saco do estilete e o intestino combinam-se e se continuam da região posterior basal para baixo em direção ao pé. A cavidade combinada do estilete cristalino e intestino médio, incompletamente separada pelas tiflosoles maior e menor, tem ini-

No trabalho de Kellogg (1915) foram estudadas trinta e duas espécies, dando a impressão que as correntes dirigem-se sempre para a margem livre nas duas demibrânquias, externa e interna. Isso ocorre em geral na demibrânquia interna, sendo regra para *T. mactroides*. Kellogg, no entanto, não revela a existência de sulco marginal na demibrânquia externa, o que ocorre com esta espécie.

Atkins (1937a: 415) encontrou, entre onze espécies de Veneridae estudadas, direção ventral em todas as correntes frontais de *Paphia pullastra* e *P. decussata*, mas não em *P. rhomboides*.

A. brasiliensis não apresenta esse fenômeno. Não se sabe se usualmente os membros de uma família têm o mesmo tipo de brânquia e correntes frontais (Atkins, 1937a: 418); assim um maior número de observações deverá ser feito para esclarecer o problema.

Segundo Atkins (1937a: 418), existe a possibilidade dos tipos C (1), C (1a) e C (2) formarem uma série natural demonstrando aumento de eficiência no transporte de partículas sobre a demibrânquia externa.

Nas formas mais simples, *A. brasiliensis* e *I. brasiliensis*, tipo C (1) (Fig. 3), as correntes frontais, nas lamelas ascendentes e descendentes da demibrânquia externa, são contínuas, não sendo interrompidas por nenhuma corrente na margem livre.

As partículas são carregadas principalmente por uma corrente longitudinal axial, que é forte.

Em *D. hanleyanus*, tipo C (1a), existe uma definida corrente oral na margem livre da demibrânquia externa, que tem pouco efeito na direção do batimento dos cílios frontais não modificados.

Em *T. mactroides*, tipo C (2), existe um sulco bem definido, com uma forte corrente oral na borda livre da demibrânquia externa em direção da qual batem os cílios frontais das lamelas descendentes e ascendentes.

Segundo Atkins é difícil ver a conexão entre tipo de brânquia, correntes frontais, habitat e modo de vida (1937a: 419), mas pode-se concluir que as espécies que vivem em regiões com turbulência da água apresentam cílios frontais maiores e maior atividade no transporte das partículas. Os cílios terminais destas duas espécies têm desenvolvimento maior e rendimento mais eficaz.

O aparecimento de cílios frontais grandes, funcionando como limpadores das brânquias, impede o acúmulo de grãos de areia sobre os ctenídios, e só existem em *D. hanleyanus* e *T. mactroides*, evidenciando o caráter adaptativo nessas duas espécies.

C. Palpos Labiais

Os palpos labiais das espécies estudadas têm a mesma estrutura básica. São achatados, geralmente de forma triangular, profundamente plicados nas suas superfícies opostas e lisos nos lados que estão voltados para o manto e massa visceral (Thiele, 1886: 240). Os palpos não são porções desmembradas do ctenídeo, não apenas pelo fato de sua estrutura conservar-se invariável, mas também pela posição que eles assumem em certos casos (Ridewood, 1903: 158). Os palpos apõem-se à demibrânquia interna nas quatro espécies estudadas, sendo que as faces com dobras estão voltadas para a demibrânquia interna. Sua forma é triangular em *A. brasiliensis*, *T. mactroides* e *I. brasiliensis*. *D. hanleyanus* tem palpos arredondados, sendo que as pregas formam em direção à boca arcos côncavos, fato verificado por Thiele para *D. trunculus* (1886: 250).

D. Aceitação de partículas

Partículas grandes de carborundum tendem a cair na parte mais profunda dos sulcos e permanecem mais ou menos paradas durante certo tempo antes que a corrente de rejeição finalmente as incorpore. Dirigem-se depois na direção ventral para fora dos sulcos e para a margem ventral dos palpos, de onde são enviadas para o ápice do palpo. Quando são aplicadas grandes quantidades de carborundum, as pregas tendem a se separar. Ao mesmo tempo existe a possibilidade da corrente em direção oral, no ápice da prega, enviar partículas para a região inferior, até o declive proximal da mesma prega e a parte profunda do sulco, onde as partículas são rejeitadas.

Quando partículas finas em pequena quantidade são colocadas nos palpos, aparecem duas correntes predominantes. Em *I. brasiliensis* algumas partículas são carregadas dorsalmente, ao longo da parte superior dos ápices das pregas. Outras são encaminhadas para a região oral, atravessando-as de ápice a ápice, através da corrente oral situada nos cumes das pregas.

Das partículas enviadas dorsalmente, algumas são tomadas pela corrente oral das dobras dos palpos e levadas para o ápice da próxima prega e muito desse material será rejeitado conforme descrito acima.

As partículas que alcançam o sulco do ctenídeo entre as bases dos palpos são encaminhadas do sulco para a boca.

Se não forem ingeridas, as partículas são aglutinadas com muco dos lábios da boca e rejeitadas ao longo da borda livre do palpo.

No caso de *A. brasiliensis* o mesmo se verifica, sendo que a corrente é ventral ao longo da parte superior das pregas e as partículas também podem ser carregadas pela corrente oral e enviadas para o ápice da prega seguinte.

Não é apenas o movimento dos cílios que impulsiona partículas em direção oral, mas também uma atividade muscular das pregas (Kellogg, 1915: 701), pois as mesmas têm certa atividade elevando-se e deitando-se uma sobre a outra, evidenciando determinadas correntes (Ansell, 1961: 501); quando as pregas estão deitadas, as correntes em direção oral se acentuam e quando as pregas estão eretas, as correntes predominantes são as de aceitação e reaceitação.

O que leva a considerações ulteriores é o tamanho dos palpos. Yonge (1949: 30) cita o aparecimento de palpos tem desenvolvidos em espécies que vivem em ambientes com lodo e onde o material muito fino é encontrado na cavidade do manto, fato confirmado para *I. brasiliensis*.

E. Correntes Ciliares da Superfície do Manto

Para estudar a ciliação da superfície interna do manto foram removidos a massa visceral e o ctenídeo. Após isso, colocou-se água do mar e a preparação foi deixada de lado para haver um certo relaxamento dos músculos e uma distensão do processo sifonal.

O estudo das correntes ciliares foi efetuado adicionando-se carmin em pó e seguindo as correntes ciliares de rejeição das partículas. A ação ciliar sobre a grande área do manto é sem dúvida alguma

a borda livre da adjacente, fechando a abertura do pé quando o animal está parado. Quando em movimento, tocam em toda extensão o pé do animal.

T. mactroides apresenta, como em *T. crassatelloides* (Kellogg, 1915: 644), um número grande de tentáculos ramificados, com ramos secundários e terciários na região proximal e distal da abertura do pé, ao passo que na região central são simples e pequenos. Quando o animal está parado os tentáculos de um lado se alternam com os do lado oposto, ficando, as ramificações de tal forma entrosadas que excluem a possibilidade de grãos de areia ou partículas maiores penetrarem na cavidade paleal. Ao se movimentarem, os tentáculos são justapostos ao pé formando neste caso uma espécie de peneira.

I. brasiliensis apresenta na dobra média e interna uma dupla fileira de tentáculos simples e que no ápice são mais alargados, dispostos em duas séries. Quando o animal está parado eles se alternam deixando entre si espaços muito pequenos e ao se movimentar os tentáculos encostam-se no pé.

D. hanleyanus, no entanto, apresenta cinco fileiras de tentáculos simples, semelhantes aos de *I. brasiliensis*, constituindo uma dupla fileira de tentáculos maiores e uma tripla de menores. Quando o animal está parado alternam-se com os do outro lado, fechando completamente a cavidade do pé. O animal ao se locomover coloca os tentáculos justapostos ao pé como acontece nas espécies precedentes.

CAVIDADE DO MANTO

A. Topografia

Nas quatro espécies estudadas, um certo grau de distorção foi evitado com o uso de mentol, seguido por sulfato de magnésio. Para facilitar a observação foi conveniente fazer desenhos de espécimes previamente anestesiados e subsequentemente fixados. Após isso, exemplares vivos puderam ser estudados calmamente e as correntes ciliares observadas; os dados coletados foram depois colocados nos desenhos anteriormente efetuados.

A disposição dos órgãos principais na cavidade do manto foi descrita por Narchi (1972 e 1972a). As comparações mais importantes são as que se seguem:

a) Os ctenídios estendem-se para trás até a base do processo sifonal. Todos têm região supra-axial, que é menos desenvolvida em *D. hanleyanus*.

b) As duas demibrânquias nas quatro espécies são plicadas, tendo menor desenvolvimento as de *D. hanleyanus* e *I. brasiliensis*.

c) Todas as espécies apresentam, com maior ou menor desenvolvimento, membranas sifonais presentes nas bordas proximais.

d) A fusão das bordas do manto na linha ventral mediana ocorre na região posterior e a abertura pedal é muito desenvolvida. O aparecimento do músculo cruciforme, na extremidade anterior da fusão posterior dos lobos internos do manto e imediatamente ventral à base do sifão, ocorre em *D. hanleyanus* e *I. brasiliensis*.

e) Os palpos labiais são pequenos em *D. hanleyanus*. Tem desenvolvimento regular em *A. brasiliensis* e *T. mactroides* e são muito desenvolvidos em *I. brasiliensis*.

B. Ctenídios

Os ctenídios foram examinados ao microscópio e as correntes ciliares observadas com a adição de carborundum em pó, granulação F3, ou carmim. Os detalhes das correntes ciliares sobre os ctenídios são melhor ilustrados em seções transversais esquemáticas do ctenídio, como foi feito por Ridewood (1903) e por Atkins (1937). A ilustração da Fig. 3 foi preparada com seções de espécies fixadas e detalhes das correntes ciliares adicionados após o estudo de animais vivos.

Os ctenídios das quatro espécies em questão são idênticos em muitos aspectos. Existe um sulco marginal na demibrânquia interna e uma corrente ciliar em direção à região oral nesse sulco e outra ao longo do eixo dos ctenídios.

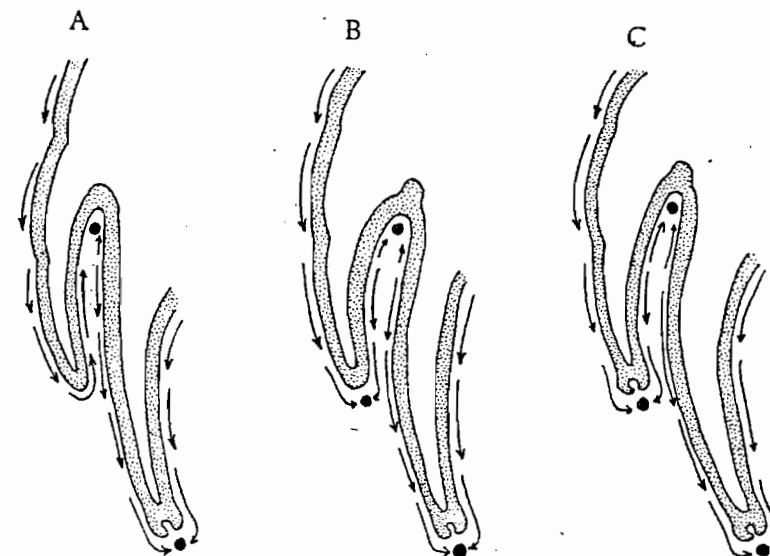


FIG. 3, Esquema da secção vertical através do ctenídio para mostrar a ação dos cílios frontais: A, *Anomalocardia brasiliensis* e *Iphigenia brasiliensis*; B, *Donax hanleyanus*; C, *Tivela mactroides* (corrente oral).

Nas quatro espécies estudadas a secção transversal dos ctenídios tem forma de W, o que, segundo Ridewood (1903: 150), ocorre na maioria dos Bivalvia.

Pelo menos nas quatro espécies existe uma extensão supra-axial da demibrânquia externa. Não há sulco marginal na demibrânquia externa em *A. brasiliensis*, *I. brasiliensis* e *D. hanleyanus*, apesar da última espécie apresentar uma corrente longitudinal oral.

SIFÕES

Uma descrição detalhada dos sifões das espécies estudadas foi feita por Narchi (1972, 1972a). A atividade dos sifões é diferente e característica: quando as valvas da concha se abrem, os sifões são projetados para o exterior e abrem-se ao mesmo tempo. Como as diferenças de forma dos sifões e a presença de tentáculos refletem mudanças importantes nos hábitos das diferentes espécies, analisarei comparativamente os sifões a fim de verificar quais são os reflexos da forma em relação ao habitat (Fig. 2).

No caso de *Donax*, o sifão inalante é um pouco maior que o exalante, como em *Egeria radiata* (Purchon, 1963: 257).

As descrições de *E. radiata* e a de *Donax vittatus* (Yonge, 1949: 31) demonstram que os sifões são muito semelhantes aos de *I. brasiliensis*.

A liberdade com que o material entra na cavidade paleal através do sifão inalante é grande, uma vez que os tentáculos deste estão voltados para fora e expõem a abertura com a forma de cor-

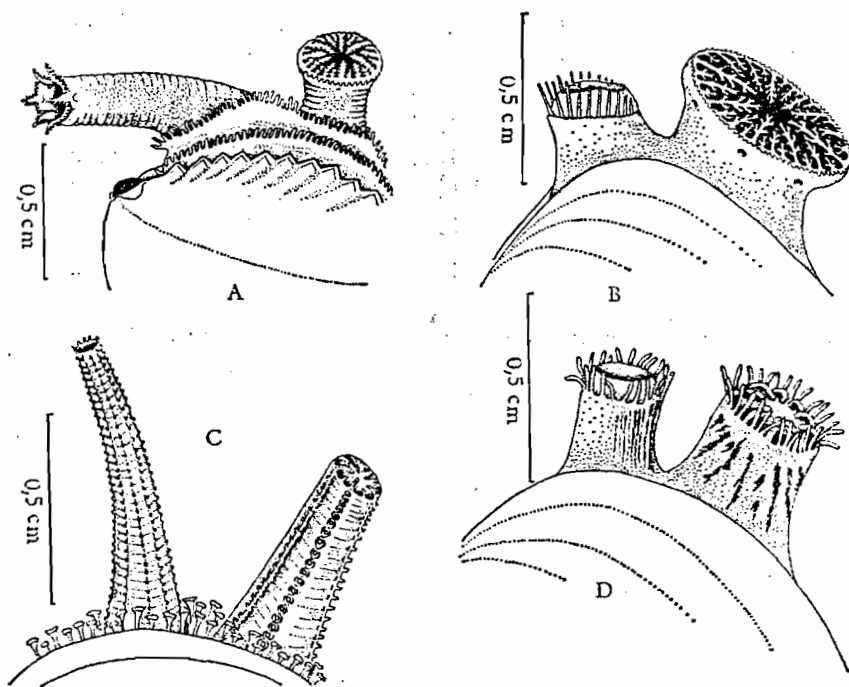


FIG. 2. Sifões durante o processo de introdução da água na cavidade do manto. O sifão inalante é sempre mais complexo do que o exalante: A, *Donax hanleyanus*; B, *Tivela mactroides*; C, *Iphigenia brasiliensis*; D, *Anomalocardia brasiliensis*.

neta. Os sifões são grandes e o exalante é bem mais longo que o inalante, permanecendo pouco acima do substrato. O orifício do sifão inalante também situa-se acima da superfície do fundo, fato já verificado em *Donax* (Yonge, 1949). Em *E. radiata* (Purchon, 1963: 257) e *I. brasiliensis* os sifões são muito semelhantes; o sifão exalante tem oito fileiras longitudinais de papilas sendo que em *I. brasiliensis* não aparecem estrias longitudinais laterais (Narchi, 1972).

O sifão inalante apresenta seis fileiras longitudinais de papilas ladeadas por estrias longitudinais escuras. Em *D. vittatus* os dois sifões apresentam seis linhas longitudinais opacas as quais terminam em seis lobos correspondentes. Segundo Yonge (1949: 39) eles não têm ação seletiva e o sifão apresenta pouca sensibilidade. O comprimento dos sifões em *I. brasiliensis* é extremamente maior, sendo mais comparável ao dos Tellinidae do que ao dos Donacidae já conhecidos.

Em *D. hanleyanus* o sifão inalante apresenta 6 tentáculos principais, intercalados com seis outros menores, todos eles ramificados e voltados para o interior da abertura do sifão. O exalante se caracteriza por um grupo de oito tentáculos, que apresenta pequenas elevações laterais que estão voltadas para fora.

Em *I. brasiliensis* os sifões não selecionam o material que entrará na cavidade do manto, pois pode-se encontrar pedaços de algas presos à parede interna do sifão inalante, fato aliás, comprovado em *E. radiata* (Purchon, 1963: 258). O próprio formato do sifão inalante demonstra ser ele mais um captador de partículas do que um seletor.

Em *D. hanleyanus*, a função primordial do sifão inalante parece ser de um seletor de partículas, pois os tentáculos maiores e menores ao redor da abertura são ramificados e dirigidos para a parte central da mesma, diminuindo sensivelmente a possibilidade da entrada de partículas grandes na cavidade do manto.

Os sifões de *A. brasiliensis* são sensíveis e o simples fato de colocar a mão sobre a placa de Petri, onde os animais estão, faz com que estes retraiam-se completamente. Esta sensibilidade evidencia o hábito do animal viver em águas calmas (Owen, 1953: 92).

Em *T. mactroides* o sifão inalante apresenta oito tentáculos maiores, muito ramificados, dirigidos em direção à abertura do sifão; outros tentáculos menores, entre estes, também são ramificados e voltam-se para a região interna da abertura, fechando-a como se fosse uma rede, demonstrando, como em *D. hanleyanus*, a função de seletor de partículas, e com isso, uma típica convergência adaptativa. O sifão exalante apresenta membrana valvular como em *A. brasiliensis*.

BORDA DO MANTO

A borda do manto nestes animais é constituída por três dobras. A externa secreta as duas camadas externas da concha; a média tem função sensorial e pode apresentar olhos e tentáculos; a interna, às vezes a maior e caracteristicamente móvel, muscular, controla a corrente da água para dentro ou fora da cavidade do manto (Yonge, 1957: 153).

A. brasiliensis apresenta a dobra média interna achatada e lisa, com algumas pregas largas, cuja borda livre entra em contato com

Tabela I. Análise granulométrica da Praia de Itaguá (resultados expressos em percentagens; tamanho dos grãos em milímetros; I₁-I₃ amostras da superfície até 15 cm de profundidade).

	I ₁ 0 - 5 cm	I ₂ 5 - 10 cm	I ₃ 10 - 15 cm
1,981	0,00	0,12	0,20
1,651	0,00	0,02	0,16
1,168	0,00	0,04	0,70
0,833	0,04	0,50	3,80
0,417	1,36	8,60	8,50
0,295	2,50	3,78	2,60
0,208	6,98	6,80	4,40
0,147	10,56	8,96	7,00
0,104	28,64	20,40	16,60
0,074	45,42	42,16	46,64
0,053	2,10	3,70	8,50
0,043	0,04	0,16	0,42
0,043	0,00	0,02	0,08
Calc.	0,84	0,60	0,54

O estudo comparativo das tabelas mostra diversidade dos sedimentos, não só em relação às localidades de amostragem como também em função das profundidades.

Na praia de Itaguá onde foram capturados exemplares de *T. mactroides* e *D. hanleyanus*, 70 a 80% das partículas estão compreendidas nos limites de 0,07 a 0,15 mm, sendo pouco abundantes nas mais profundas os grãos de dimensões maiores, bem como fragmentos de conchas, tanto de bivalves como de gastrópodos. Deve-se salientar que o material composto de finíssimas partículas de areia, menores do que 0,04 mm nesta região, é praticamente inexistente, nunca ultrapassando o valor de 0,08%, na região mais profunda (I₃).

Esse teor é, no entanto, bastante elevado nas amostras superficiais da praia do Góes e do Saco da Ribeira, que atinge o valor de 2% onde coletei *A. brasiliensis*.

Os resultados da análise referente à praia do Góes mostram sedimentos diversos com percentagens diferentes devido à profundidade. Assim, até 10 cm de profundidade, 80% das partículas estão compreendidas nos limites de 0,05 a 0,10 mm, ao passo que nas amostras mais profundas apenas 30% das partículas colocam-se

Tabela II. Análise granulométrica da Praia de Góes (resultados expressos em percentagens; tamanho dos grãos em milímetros; G₁-G₄ amostras da superfície até 20 cm de profundidade).

	G ₁ 0-5 cm	G ₂ 5-10 cm	G ₃ 10-15 cm	G ₄ 15-20 cm
1,981	0,20	1,66	3,80	5,40
1,651	0,30	1,90	3,40	3,00
1,168	0,60	2,40	9,62	12,20
0,833	0,80	5,20	15,36	18,20
0,417	0,60	7,00	22,84	20,64
0,295	0,60	1,40	2,96	2,96
0,208	1,20	1,40	2,24	2,40
0,147	2,60	2,60	2,20	2,20
0,104	27,30	24,80	12,60	11,80
0,074	54,00	42,24	19,50	16,24
0,053	8,00	6,24	2,70	2,70
0,043	1,60	1,50	0,42	0,22
0,043	2,10	1,04	0,02	0,00
Calc.	1,54	1,68	1,88	2,12

nesses limites; 50% das partículas estão compreendidas nos limites de 0,4 a 1,1 mm, onde vivem os exemplares de *I. brasiliensis*.

Portanto, deve-se admitir a ocorrência de *A. brasiliensis* em substratos com sedimento constituído por areias finas, com grãos na sua maioria compreendidos entre 0,05 e 0,10 mm e com um teor de "silt" e argila até 2%; parece haver uma preferência marcante pelas praias protegidas. Num futuro dever-se-ão analisar mais regiões onde estes animais ocorrem, para podermos generalizar a afirmação acima.

I. brasiliensis vive em região de substrato constituído por areia grossa, com grãos em sua maioria compreendidos entre 0,5 e 1,1 mm e com um teor de "silt" e argila inexistente.

D. hanleyanus e *T. mactroides* ocorrem na mesma região da praia de Itaguá, onde o teor de "silt" e argila é inexistente.

Uma concentração maior de "silt" e argila, com a conseqüente diminuição de permeabilidade, redução da velocidade de decomposição de matéria orgânica, aumento da dificuldade em se enterrar, parece impedir o estabelecimento de populações dessas duas espécies.

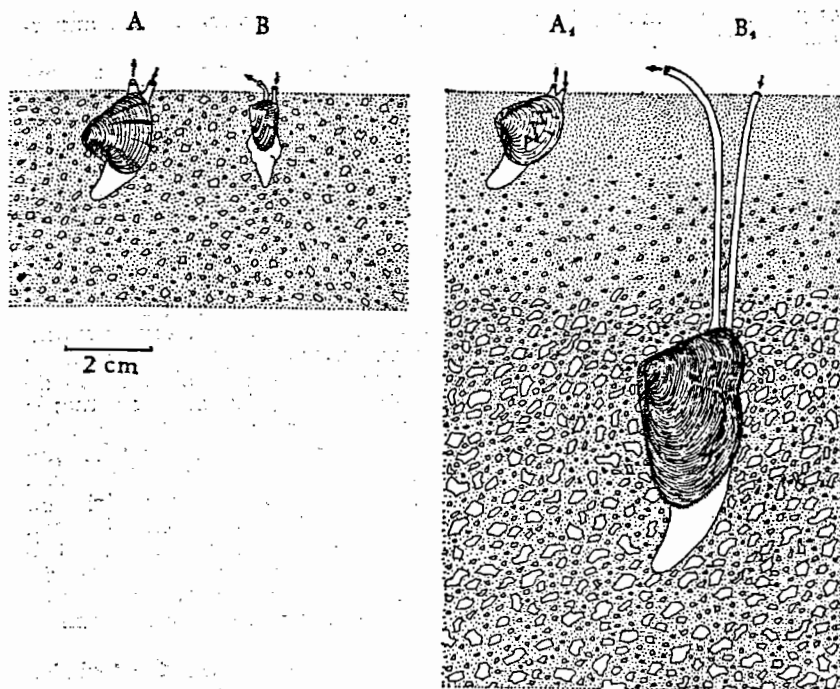


FIG. 1. Posição dos animais no ambiente natural: A, *Tivela mactroides*; B, *Donax hanleyanus*; A₁, *Anomalocardia brasiliana*; B₁, *Iphigenia brasiliensis*. (As flexas indicam a direção das correntes inalantes e exalantes)

(1966) verificou em *A. brasiliana* esporocistos com cercárias do trematodo *Bucephalopsis haimeana* (Lacaze Duthiers) encontrado em *Tapes aureus* por Palombi (1934).

D. hanleyanus e *T. mactroides* ocorrem junto a outras espécies, sendo as mais comuns *Terebra cinerea* (Prosobranchia) e *Lintrricula auricularia* (Prosobranchia). Sobre as valvas de *T. mactroides* foram encontradas desovas de *Lintrricula*, que é carnívora e talvez se alimente daquele bivalve. Segundo Marcus (1959: 106), o alimento comum de *Lintrricula* é *D. hanleyanus*. A associação de *Tivela* e *Lintrricula* parece ser favorável à minha hipótese. Em *T. mactroides*, preso aos palpos labiais, ctenídeos e massa visceral, encontrei um grande número de pólipos de Hydrozoa. Associados constantemente com os sífões de *I. brasiliensis* ocorrem copépodos. Outros aspectos da biologia desses animais serão descritos no decorrer deste trabalho.

Ao capturar os animais, consegui efetuar no local várias observações sobre locomoção e velocidade com que se enterram na areia da praia. De maneira geral esses animais, devido ao hábito de vida subterrânea, apresentam em seu comportamento aspectos especiais que devem ser levados em consideração.

Os sedimentologistas admitem, como princípio geral, que pela sua granulometria, um sedimento exprime as ações hidrodinâmicas a que é submetido. Para o ecólogo, ela é uma das propriedades do biótipo sedimentar, importante por servir de substrato, assim como apresentar outras condições essenciais porosidade, ar intersticial, água intersticial com composição própria, teor de matérias orgânicas, reação iônica, estado de oxi-redução livre, fermentações bacterianas, microfauna, microflora, etc. Ela resume ao mesmo tempo, para um biótipo estável, ações hidrodinâmicas que predominam localmente por sua repetição freqüente (Prenant, 1960: 297).

Assim sendo, para animais que vivem dentro de sedimentos, embora não se alimentem deste de maneira direta, o estudo de seu comportamento não seria completo se faltassem dados sobre granulometria. Tanto isto é verdade que, animais retirados de um tipo de sedimento e colocados em outro, ou não conseguiram se enterrar ou só o fizeram depois de muito esforço. A variação de quantidade de água que um sedimento pode manter, assim como a facilidade com que ela flui entre os diferentes grãos, pode limitar a distribuição de animais que nele vivem (Webb, 1958: 394).

Granulometria

Prenant (1960) fez um estudo detalhado das técnicas a serem seguidas num estudo granulométrico. Segundo as indicações desse autor escolhi locais de amostragem onde os animais foram coletados.

Na praia de Itaguá e na praia do Góes, as amostras foram obtidas desde a superfície até uma profundidade de 15 e 20 cm respectivamente. Nas amostras de Itaguá, *D. hanleyanus* e *T. mactroides* foram encontrados nos primeiros 5 cm da superfície. Na praia do Góes *A. brasiliana* ocorre nos 5 cm superficiais, ao passo que *I. brasiliensis* nos mais profundos. As amostras foram pesadas com água intersticial e depois lavadas cerca de três vezes com água destilada a fim de eliminar a parte salina solúvel, tendo-se a precaução de sedimentar as partículas mais finas antes de eliminar a água da lavagem. Secou-se o material em estufa a 105°C e após isso feito pesou-se novamente, agora sem água intersticial.

Obtiveram-se, em seguida, amostras de 50 gr. cada, que foram peneiradas através de uma série de tamis do tipo Tyler agitadas num aparelho Ro-Tap. Os diâmetros das malhas das peneiras, em milímetros, foram 1,981; 1,651; 1,168; 0,833; 0,417; 0,295; 0,208; 0,147; 0,104; 0,074; 0,053 e 0,043. O material retido em cada tamis foi pesado, sendo o resultado expresso em forma de percentagem de peso total da amostra.

As amostras coletadas só foram descalcificadas após a análise granulométrica (Prenant, 1960: 298), com ácido clorídico a 10% durante horas, até cessar toda e qualquer efervescência. Após isso, decantou-se o líquido em excesso e a amostra foi lavada com água destilada. Após secar em estufa a 105°C foi efetuada nova pesagem, determinando-se o teor calcário pela diferença com o peso original da amostra.

Os dados resultantes da análise do material serviram para a elaboração das tabelas (Tab. I e II) que darão melhor visão granulométrica das regiões onde ocorrem as espécies estudadas.

(São Vicente), Ponta da Praia e Praia do Góes (Santos) e na Enseada do Flamengo (Ubatuba). *A. brasiliensis* tem concha pesada e grossa cujo comprimento pode atingir 3,1 cm. De coloração amarelo esbranquiçado, apresenta estrias ou manchas de configuração variada formando desenhos em certas partes das valvas, ou mesmo pode se apresentar completamente escura. A superfície das valvas tem linhas concêntricas bem acentuadas e margens internas crenuladas.

Tivela mactroides (Born, 1778) vive das Índias Ocidentais até o Brasil (Warmke & Abbott, 1961: 188). No Brasil atinge o litoral do Estado do Paraná (Goffert, 1950: 265) e Santa Catarina (Rios, 1970: 188). Nos trabalhos especiais sobre a malacofauna do Rio Grande do Sul (Buckup, 1957) a espécie não figura. Encontra-se em praias de areia na região entre o fluxo e refluxo das marés. É conhecida com o nome de "sapinhoá" na região de Ubatuba e usada na alimentação do caçara. Lauro Travassos (citado por Ihering, 1940: 707) mencionou o caso de um molusco semelhante ao berbigão, também comestível, conhecido sob a denominação "sapinhaguá" o qual durante a maré alta pode ser coletado até com os pés e que deve ser a mesma espécie. Encontrada em abundância na praia de Itaguá, em Ubatuba. *T. mactroides*, cuja concha pode alcançar 3,0 cm de comprimento é triangular e facilmente reconhecível. A cor varia muito, desde branco amarelado até marrom, apresentando via de regra estrias escuras ao longo das valvas da concha. Tem concha sólida, triangular, de superfície lisa, com bico central proeminente.

Iphigenia brasiliensis Lamarck, 1818, ocorre na metade sul da Flórida e Índias Ocidentais, sendo relativamente comum em Porto Rico (Warmke & Abbott, 1961: 202). No Brasil atinge os Estados do Paraná e de Santa Catarina (Goffert, 1950: 272). Rios cita (1970: 206) sua ocorrência no Uruguai. A espécie é enterrada aproximadamente a 15 cm de profundidade, no fundo areno-argiloso ou lodoso de baías e enseadas. É comestível, fato comprovado por Goffert em Santa Catarina e confirmado por mim no litoral de São Paulo. *I. brasiliensis* tem concha grande, atingindo 5,5 cm de comprimento, é consideravelmente sólida e quase triangular na forma. Tem cor creme, com a região do umbo tingida de roxo ou ocasionalmente alaranjado. Perióstraco fino, lustroso e marrom. Superfície lisa com linhas de crescimento irregulares. O caçara a denomina de "tarioba".

Donax hanleyanus Philippi, 1945, vive em enseadas de mar aberto, seguindo o limite máximo das marés. Espécie comum no litoral do Estado de São Paulo, Paraná e de Santa Catarina, onde é usada como alimento (Goffert, 1950: 272) e seu nome vulgar é "nanini". Magnanini & Coimbra Filho (1964: 16) dão como nome vulgar "sernambi" aplicado por Ihering (1940: 726) a *Mesodesma mactroides* que se enterra também nas areias de praias batidas. Carcelles (1944: 303) indica Florianópolis como ponto sul extremo da distribuição, enquanto que Rios (1970: 206) cita seu aparecimento do Espírito Santo até o Uruguai. Atinge 3,9 cm de comprimento e apresenta concha com sulcos radiais na superfície: é obliquamente truncada na região posterior, sendo as margens das valvas fortemente crenuladas. Concha de coloração branca, com variação de azul, roxo, vermelho, amarelo e marrom. Raios escuros,

originados no umbo, formam desenhos os mais variados na superfície da concha.

A coleta dos bivalves estudados foi feita sempre da mesma maneira, isto é, cavando. Evidentemente, nas marés baixas, no caso de *A. brasiliensis*, ao pisarmos na areia forma-se um halo seco ao redor dos pés pela compressão realizada e nesta ocasião vê-se claramente o jato de água que esses animais emitem ao fecharem rapidamente as suas valvas. No local da emissão encontra-se o animal, sempre enterrado a poucos centímetros de profundidade. Para *T. mactroides* vê-se claramente em toda a extensão da praia do Itaguá, o local onde o animal está enterrado, devido ao aparecimento de pequenas elevações. *D. hanleyanus* exposto pelo fluxo das ondas, enterra-se rapidamente por ocasião do refluxo e pode ser coletado às centenas em poucos minutos. Vivendo enterrada a uma profundidade maior, *I. brasiliensis* é retirada cavando-se, mas assim mesmo é facilmente coletada durante a maré baixa, pela observação de dois pequenos orifícios deixados pelos sifões. Durante as marés mais altas *A. brasiliensis* e *T. mactroides* também podem ser coletadas dentro da água com as mãos ou com a ajuda dos pés, que expõem os animais que assim são retirados sem qualquer dificuldade.

O trabalho com espécimes vivos foi feito no laboratório do Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, em Ubatuba e no Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, onde os animais mantiveram-se em condições favoráveis por longo tempo. Experiências foram realizadas nos próprios locais de coleta e outros estudos foram feitos com animais fixados no Departamento acima mencionado.

Os desenhos foram realizados usando-se espécimes anestesiados e fixados. Sulfato de magnésio foi empregado como agente anestésico com resultado razoável. Desenhos pormenorizados foram efetuados e detalhes das correntes ciliares adicionados posteriormente. Correntes ciliares foram observadas usando suspensão de carmin, aquadag e carborundum bem fino. Cortes seriados de 6 a 8 μ foram feitos de animais fixados em Bouin e, às vezes, embebidos em celoidina. Corantes usados: hamatoxilina de Ehrlich, eosina e "Alcian Blue", específico para muco (Steedman, 1950); Azan e Mallory também foram empregados.

ASPECTOS ECOLÓGICOS

As espécies estudadas vivem a profundidades diferentes nas areias do litoral de São Paulo (Fig. 1). *A. brasiliensis* e *I. brasiliensis* foram encontradas em companhia de outros moluscos como *Chione intapurplea*, *C. granulata*, *Eurytellina* sp. e *Nassarius* sp. Animais e algas fixam-se sobre as valvas desse bivalves e muitos podem parasitá-los. Em *A. brasiliensis*, na região posterior, encontrei algas verdes do gênero *Enteromorpha* sp., cujo talo atingiu até cinco centímetros de comprimento. *Cracas* (Cirripedia) e desovas de *Nassarius* sp. (Prosobranchia) foram observadas na região posterior da concha. Esses dados indicam que a espécie vive durante muito tempo no mesmo lugar e em região de pouca turbulência. Poliquetos sedentários podem estar associados às valvas de *A. brasiliensis*. A presença de copépodos vivos no estômago desta, numa proporção de 7%, foi descrita pela primeira vez por Narchi (1965). Este autor

cando sua atitude baseando-se em fatos concludentes e não escolher um fato biológico apenas para simplificar seu ponto de vista.

No trabalho de Ridewood (1903) foi demonstrada a sequência dos estágios na união dos filamentos branquiais adjacentes. O próprio Ridewood não teve grande confiança no esquema que adotara e, com base nos defeitos apresentados pela sua classificação, outras apareceram, como a de Thiele (1935), baseada grandemente nos caracteres da concha.

Esta não teve uma aceitação geral, pois certas vezes havia a inclusão de animais bastante diferentes numa mesma ordem, por apresentarem apenas um caráter comum, como por exemplo, o tipo de charneira. Conforme observações de Dall (1894), a existência de um mesmo tipo de dentes na charneira (no caso, taxodonte), em estágios jovens de 4 famílias diferentes, que se modificavam no decorrer do desenvolvimento, torna esse caráter sem valor sistemático. Não apenas isso, mas também o fato de colocar animais da família Dimyidae, que são Isomyaria, pouco conhecidos, entre os Anisomyaria, ou os Trigoniidae que são Filibranchiata, entre os Eulamellibranchiata, concorreram para tornar a classificação de Thiele pouco aceita.

Segundo Purchon (1958), poder-se-ia voltar à antiga classificação de Dall, pois este afirmou que a forma dos dentes da charneira era amoldável às necessidades dinâmicas dos hábitos e habitat dos animais.

Atkins (1938), com os estudos dos cílios látero-frontais nos filamentos branquiais através da classe, dividiu os Bivalvia em 2 grupos de famílias. A falta de uma definição bem delimitada dos tipos dos cílios deprecia o estudo de Atkins. A presença ou ausência dos cílios eu-látero-frontais não é explicada. Estes poderiam ter surgido independentemente em duas ou mais linhagens de evolução paralela ou poderiam ter se perdido, sendo sua persistência considerada como um caráter primitivo.

Purchon (1956, 1957, 1958, 1959, 1960), observou a estrutura e função do estômago de 55 famílias dos Bivalvia e as modificações no interior do estômago foram cuidadosamente analisadas demonstrando que variações estruturais podem ter significado filogenético. Diferenças na tiflossole intestinal, no sulco intestinal indo do estômago ao intestino, nas relações adotadas entre essas estruturas e os orifícios dos dutos do divertículo digestivo, foram as bases do reconhecimento de 5 tipos de estômago na classe Bivalvia. Como Purchon afirma, outros caracteres anatômicos poderão dar maiores detalhes ao problema: o próprio estudo da borda do manto (Yonge, 1948) e suas fusões contribuirão para o conhecimento e compreensão maior da filogenia dos bivalves.

Dinamani (1967), estudando o estômago de 36 espécies de bivalves, concluiu que a variação da estrutura é devida à interação entre as paredes do estômago e os dutos do divertículo digestivo, o que parece ser significativo na evolução da morfologia do estômago; no entanto acrescentou que mais deve ser conhecido acerca das funções dos túbulos e dutos digestivos, do estilete cristalino e do epitélio do estômago.

Stasek (1963), ao estudar a associação das brânquias e dos palpos labiais, definiu três categorias principais de tipos, e segundo ele essa associação analisada juntamente com outros sistemas anatômicos, permitiu a análise de uma árvore filogenética obtida atra-

vés de dados fósseis, associação dos ctenídios e palpos labiais, tipo do estômago, da branquia e denticção.

O objetivo principal deste trabalho é o estudo de aspectos ecológicos e adaptativos de quatro espécies comuns de bivalves do litoral do Estado de São Paulo, e a tentativa de verificar se certas características seriam causadas pela adaptação ao meio, por convergências, ou coincidências. Dall (1894) observou a existência de modificações de um caráter tomado como básico na sua classificação e mostrou que as relações entre outros órgãos não deveriam ser ignoradas. O maior número de espécies observadas de cada família e o estudo mais detalhado possível da anatomia virão facilitar sobremaneira as relações filogenéticas a serem estudadas (Purchon, 1955: 859).

Analisarei aqui até onde um caráter filogenético atua, até que ponto os fatores ambientais e o comportamento do animal poderiam desenvolver, mudar ou adaptar as estruturas às diferentes condições a que são submetidas, concluindo as relações filogenéticas das famílias às quais os espécimes pertencem.

A escolha das espécies não ocorreu ao acaso; procurei estudar duas famílias distintas: Donacidae e Veneridae. O ideal teria sido o estudo de uma espécie que ocorresse em habitats diversos e assim observar as diferenças causadas pela adaptação. Não sendo isto possível, da família Veneridae foram estudados *Anomalocardia brasiliensis* (Gmelin, 1791) e *Tivela mactroides* (Born, 1778) e da Donacidae *Iphigenia brasiliensis* Lamarck, 1818 e *Donax hanleyanus* (Philippi, 1845). Estas espécies, apesar de pertencerem a famílias diferentes, vivem duas a duas no mesmo ambiente: *A. brasiliensis* e *I. brasiliensis* são encontradas e foram coletadas em enseadas fechadas, areno-lodosas, em águas calmas, ao passo que *D. hanleyanus* e *T. mactroides* vivem em enseadas abertas, arenosas, onde a movimentação da água durante o fluxo das marés é acentuada.

Da bibliografia consultada conclui-se que o que conhecemos dos nossos Bivalvia está restrito a estudos taxonômicos e notas de ocorrência. Estudos sobre a anatomia funcional e aspectos da ecologia foram realizados por Narchi (1966a, 1972, 1972a).

Na literatura mundial existem apenas algumas citações esparsas a respeito das espécies que tratarei a seguir.

MATERIAL E MÉTODOS

Anomalocardia brasiliensis (Gmelin, 1791) vive das Índias Ocidentais até o Brasil (Warmke & Abbott, 1961: 187). No Brasil, atinge o Rio Grande do Sul (Buckup, 1957: 16). Rios (1970: 187) cita seu aparecimento também no Uruguai. Encontra-se em baías, enseadas, enterrada em fundo arenoso, areno-lodoso, em água calma sem arrebentação. Aparece em bancos formados por exemplares de tamanho variados. É usada comumente na alimentação e encontra-se a venda nos mercados públicos, conhecida popularmente como "berbigão" ou "sarro-de-pito" (Ihering, 1940: 142). O nome é dado ao que, entre nós, chamamos "mija-mija". A denominação propagou-se e por confusão estendeu-se a outros bivalves e assim apontam sob o nome português de berbigão, *A. brasiliensis* e *Chione pectorina* (Santos, 1955: 31). Os espécimes encontram-se no litoral de São Paulo e foram coletados em grande quantidade no Mar Pequeno

CROWSON, R. A.

1955. *The Natural Classification of the Families of Coleoptera*. 187 pp., 212 figs., Nathaniel Lloyd & Co., London.

EL MOURS, A. A.

1961. A tentative classification of and a key to the North American genera of the family Byrrhidae (new sense) and family Syncalypidae (new status). *Col. Bull.* 15 (1): 9-15.
1970. The taxonomy of the Nearctic species of the genus *Byrrhus* Linnaeus (Coleoptera: Byrrhidae). *Quaest. Ent.* 6: 327-338, 24 figs.

FORBES, W. T. M.

1926. The wing folding patterns of the Coleoptera. *J. New York Ent. Soc.* 34: 42-68, 90-138, 145 figs.

FRANZ, H.

1967. Revision der Gattung *Syncalypa* Steph. (Coleopt., Byrrhidae). *Ann. Naturhistor. Mus. Wien* 70: 139-158, 20 figs.

GANGLBAUER, L.

1902. Revision der europ. Arten der Gattung *Syncalypa*. *München. Koleopt. Zeitschr.* 1: 50-52.

LENG, C. W.

1917. *Syncalypa spinosa* in North America. *J. New York Ent. Soc.* 25: 128-129, fig.

PAULUS, H. F.

1971. Neue Byrrhidae aus Asien: *Syncalypa magna* n. sp., *Byrrhus chinensis* n. sp., *B. tibetanus* n. sp. und *B. macrosetosus* n. sp., mit Bemerkungen zur systematischen Stellung von *Seminolus* Muls et Rey. *Ent. Blätt.* 68 (3): 163-174, 4 figs.

PIC, M.

1922. Nouveautés diverses. *Mélanges Exotico-Entomologiques* 36: 1-32.

PORTEVIN, G.

1931. Histoire Naturelle des Coléoptères de France. *Encyclopedie entomologique* (A) 13, vii + 542 pp., 5 pls., 553 figs., Paris.

REICHARDT, H.

1973. New and little known Neotropical Coleoptera II. The rediscovery of *Georyssus humeralis* Pic, 1923 (Georyssidae). *Papéis Avulsos Zool., S. Paulo*, 26 (20): 247-251, 7 figs.

WILLIAMS, I. W.

1938. The comparative morphology of the mouthparts of the order Coleoptera treated from the standpoint of phylogeny. *J. New York Ent. Soc.* 46: 245-289, 101 figs.

ASPECTOS ECOLÓGICOS E ADAPTATIVOS DE ALGUNS BIVALVES DO LITORAL PAULISTA

WALTER NARCHI

ABSTRACT

Ecological and adaptative features of four species of bivalves are analysed in this work. Two species belong to the Veneraceae: *Anomalocardia brasiliensis* and *Tivela mactroides* and two to the Tellinaceae: *Donax hanleyanus* and *Iphigenia brasiliensis*. As they live in different environments, they were analysed regarding to their adaptation to the habitat, their lines of convergence and the limitations due to phylogenesis.

A general comparison was made between the four species and several adaptative features observed were correlated to the habitat where they live.

Although belonging to different families *A. brasiliensis* and *I. brasiliensis* show some convergence in the anatomy due to adaptation to the habitat of calm waters and *D. hanleyanus* and *T. mactroides* to waters with disturbance of bottom deposits.

INTRODUÇÃO

Muitos autores tentaram sistematizar as famílias dos bivalves, mas até agora uma classificação filogenética satisfatória não apareceu. Realmente, uma classificação duvidosa invalida ordens e famílias que são catalogadas nas classes. A classificação de Pelseneer (1906, 1911), bastante usada e baseada na estrutura dos ctenídios, não oferece um quadro filogenético da classe. Ridewood (1903), após um estudo exaustivo da estrutura das branquias, demonstrou a natureza insatisfatória de uma sistematização baseada na variação de apenas um caráter e recomendou o estudo de outros caracteres que, juntos, deveriam mostrar um quadro mais real e lógico. Ao lado do estudo de Ridewood, outras classes foram estudadas com detalhes mas, segundo Purchon (1958), a comparação dos caracteres revelaria conflito na presença de certos elementos, causados por convergência, evolução paralela ou mesmo coincidência. Assim, havendo diferentes pontos de vista, é necessário saber se um caráter está sendo convenientemente julgado, se a evidência com que se apresenta será um fato filogenético básico para a classe, ou se sua aceitação terá caráter transitório.

É claro que o estudioso, ao eleger um caráter, pode selecioná-lo, colocando-o com maior importância onde julgar conveniente, expli-

Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Caixa Postal 20.520, Brasil.