

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS  
INSTITUTO DE BIOLOGIA



PEDRO RIBEIRO PIFFER

Biologia e anatomia comparada de espécies  
de Tellinidae (Mollusca: Bivalvia) do litoral  
do Estado de São Paulo, Brasil

Este exemplar corresponde à redação final  
da tese defendida pelo(a) candidato (a)  
PEDRO RIBEIRO PIFFER  
Flávio Dias Passos  
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação de Mestrado apresentada ao  
Instituto de Biologia da Universidade  
Estadual de Campinas para a obtenção  
do Título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Flávio Dias Passos

Campinas, 2011

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR  
ROBERTA CRISTINA DAL' EVEDOVE TARTAROTTI – CRB8/7430  
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

P621b Piffer, Pedro Ribeiro, 1985-  
Biologia e anatomia comparada de espécies de  
Tellinidae (Mollusca: Bivalvia) do litoral do Estado de São  
Paulo, Brasil / Pedro Ribeiro Piffer. – Campinas, SP:  
[s.n.], 2011.

Orientador: Flávio Dias Passos.  
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de  
Campinas, Instituto de Biologia.

1. Tellinidae – Anatomia. 2. Tellinidae –  
Comportamento. 3. Tellinidae – Biologia. I. Passos,  
Flávio Dias, 1971-. II. Universidade Estadual de  
Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

**Título em Inglês:** Biology and compared anatomy of Tellinidae species (Mollusca: Bivalvia) from São Paulo state coast, Brazil

**Palavras-chave em Inglês:**

Tellinidae - Anatomy

Tellinidae - Behavior

Tellinidae - Biology

**Área de concentração:** Ecologia

**Titulação:** Mestre em Ecologia

**Banca examinadora:**

Flávio Dias Passos [Orientador]

Sônia Godoy Bueno Carvalho Lopes

Gisele Orlandi Introíni

**Data da defesa:** 15-12-2011

**Programa de Pós Graduação:** Ecologia

Campinas, 15 de Dezembro de 2011

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Flávio Dias Passos (Orientador)



---

Assinatura

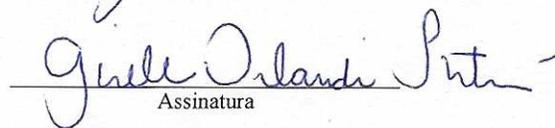
Profa. Dra. Sônia Godoy Bueno Carvalho Lopes



---

Assinatura

Dra. Gisele Orlandi Introíni



---

Assinatura

Prof. Dr. Wagner Eustáquio Paiva Avelar

---

Assinatura

Profa. Dra. Antonia Cecília Zacagnini Amaral

---

Assinatura

A todos aqueles que já trilharam  
este caminho.

**“A imaginação é mais importante que a ciência, porque a ciência é limitada, ao passo que a imaginação abrange o mundo inteiro.”**

**"A coisa mais bela que podemos experimentar é o mistério.  
Essa é a fonte de toda a arte e ciências verdadeiras."**

**Albert Einstein**

# AGRADECIMENTOS

A realização deste trabalho não seria possível sem a participação de diversas pessoas e o auxílio de certas instituições. Meu sincero muito obrigado:

Ao Prof. Dr. Osmar Domaneschi (*in memoriam*) por ter me aceito como seu aluno, me oferecido a oportunidade de desenvolver minha Iniciação Científica sob sua orientação e me ensinado a fazer ciência. O Prof. Osmar foi um dos grandes pesquisadores em sua área e me apresentou o maravilhoso mundo da Malacologia. Sua paixão pelo seu trabalho despertou em mim o interesse por esses curiosos animais. Obrigado pela paciência e carinho que demonstrou durante todo o meu tempo como seu aluno, aqui deixo o meu mais profundo carinho, respeito, admiração e gratidão a essa pessoa maravilhosa que foi um exemplo para mim.

À Profa. Dra. Sônia Godoy Bueno Carvalho Lopes, por ter aceitado meu pedido de estágio quando era ainda um graduando e me iniciado no Laboratório de Malacologia - USP. Agradeço também toda sua atenção, orientação e incentivo durante toda minha trajetória acadêmica e por ter cedido as dependências e equipamentos de seu laboratório durante as atividades do meu mestrado.

Ao meu orientador e amigo Prof. Dr. Flávio Dias Passos por todos os seus valiosos ensinamentos, por sua orientação e pela constante exigência e incentivo durante esses quase dois anos e meio de mestrado na UNICAMP, o que possibilitou a realização deste trabalho. Agradeço também seu companheirismo e paciência, obrigado por essa oportunidade.

Aos meus colegas malacólogos Eliane Pintor de Arruda e José Eduardo Marian pela sua colaboração e constante incentivo desde meu início na Malacologia.

Ao Departamento de Biologia Animal do Instituto de Biologia da UNICAMP e ao Centro de Biologia Marinha (CEBIMar) - USP, pelo apoio logístico oferecido e pela utilização de sua infra-estrutura.

À CAPES – Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, IB-UNICAMP pelo auxílio financeiro concedido.

Às Profas. Dras. Antonia Cecília Zacagnini Amaral e Fosca Pedini Pereira Leite pelos valiosos ensinamentos de ecologia marinha e pela utilização de seus equipamentos e laboratórios.

Às Dras. Lenita Tallarico e Gisele Orlandi por sua amizade e pela prazerosa companhia durante nossas coletas.

Aos meus colegas no Laboratório de Malacologia - UNICAMP, pelo companheirismo e pelas risadas durante os longos dias de trabalho. Um abraço especial para meu amigo Fabrício Marcondes Machado, obrigado pela sua amizade, pela boa companhia no laboratório e nas coletas, pelo companheirismo, pelas discussões sobre os moluscos e por tornar a vida em Campinas mais divertida.

Aos colegas do laboratório da Profa. Cecília Amaral: Rachel, Nathália, Thalita, Micael, Leonardo, Guilherme e Camila pela amizade e companhia, pelas risadas e idas ao bar e por todos os bons momentos que passei com vocês.

A todos meus colegas de Pós-Graduação pela amizade e companheirismo durante as disciplinas, curso de campo e nossas idas ao bar. Um abraço especial aos meus amigos Danilo, Mateus e Mastronelli pelos momentos de descontração e diversão, pelas importantes discussões sobre biologia e temas aleatórios da vida e por terem me ensinado muito de ecologia. É muito bom encontrar pessoas na nossa vida que compartilham das mesmas idéias e sabem apreciar as coisas divertidas como RPG, quadrinhos, videogames e filmes de ação! Definitivamente a vida levada muito a sério perde toda a graça.

A todos os meus amigos, especialmente ao Galvão, Carbonell, Thio, Vinícius, Gerba, Daniel, Thomaz, Di e Rafa pela amizade e diversão nas horas vagas, sem eles eu não conseguiria completar essa etapa. Um agradecimento especial aos meus amigos biólogos, Márcia, Gilda, Daniela, Gabriel e El não só por isso, mas também pelas importantes discussões sobre biologia durante o mestrado. Os amigos são parte importante de nossas vidas e sem eles ela não teria tanta graça.

À Manoela pelo seu carinho, companheirismo, ajuda e incentivo não só durante esses dois anos e meio de mestrado, mas em todo o tempo que nos conhecemos. Obrigado por todos os bons momentos e por ter feito minha vida mais feliz.

E por fim, as pessoas mais importantes da minha vida, minha família. Agradeço meu pai José Roberto, minha mãe Rosana, minha irmã Laura e minha “segunda mãe” Iraci, por todo seu apoio, carinho e amor. Vocês sempre me apoiaram e me incentivaram em cada escolha e passo importante na minha vida e por isso sou eternamente grato a vocês. Sem vocês não teria chegado onde cheguei.

# ÍNDICE

<b>RESUMO</b>	1
<b>ABSTRACT</b>	2
<b>INTRODUÇÃO GERAL</b>	3
<b>OBJETIVOS</b>	7
<b>MATERIAIS E MÉTODOS</b>	8
1. Obtenção e manutenção dos espécimes vivos	8
2. Investigações em espécimes fixados	9
3. Estudos com espécimes vivos	9
<b>CAPÍTULO 1: TELLININAE</b>	11
1. INTRODUÇÃO	12
2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	13
3. RESULTADOS	14
3.1. Concha	14
3.2. Hábitat e comportamento	18
3.3. Manto e sífões	22
3.4. Ctenídios e palpos labiais	30
3.5. Pé e musculatura associada	47
3.6. Trato digestivo	54
4. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES	58
<b>CAPÍTULO 2: MACOMINAE</b>	69
1. INTRODUÇÃO	70
2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	71
3. RESULTADOS	72
3.1. Concha	72

3.2. Hábitat e comportamento	75
3.3. Manto e sifões	78
3.4. Ctenídios e palpos labiais	89
3.5. Pé e musculatura associada	102
3.6. Trato digestivo	106
4. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES	110
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b>	119
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	126

## RESUMO

---

O estudo da anatomia das partes moles de moluscos é fundamental para o entendimento dos diversos aspectos da biologia desses animais e, além de resolver problemas taxonômicos insolúveis por características conquiliológicas, subsidia estudos diversos de comportamento, ecologia, fisiologia, filogenia, entre muitos outros. Porém, tanto no Brasil quanto em escala mundial, relativamente poucos grupos de moluscos são bem conhecidos em seus aspectos anatômicos, sendo isso particularmente comum para famílias muito diversificadas em número de espécies e com ampla distribuição geográfica. Entre os Bivalvia, pode-se citar como uma dessas famílias, Tellinidae, uma das maiores e mais diversificadas em águas tropicais e subtropicais. Para suprir essa lacuna, o presente estudo teve como objetivo a comparação da biologia de cinco espécies de Tellinidae facilmente encontradas na região entremarés em praias do litoral norte do Estado de São Paulo, contemplando a análise detalhada da anatomia e do funcionamento dos órgãos do complexo palial, bem como a descrição da musculatura associada ao pé e da configuração do trato digestivo, que fornecem informações importantes sobre as adaptações das espécies ao seu habitat. As características morfológicas e comportamentais dos órgãos da cavidade palial indicam que as espécies estudadas possuem eficientes mecanismos para lidar com o grande aporte de partículas que entra nessa cavidade através dos longos sifões. Rapidamente, as correntes ciliares selecionam materiais para ingestão e encaminham o excesso indesejado para tratos de rejeição no manto. Tais características, aliadas ao comportamento dos sifões, que são longos e ativos, e à configuração geral do trato digestivo, com intestino longo e enovelado, fazem com que essas espécies possam ser classificadas principalmente como comedoras de depósito, sendo que em determinadas condições ambientais podem também se comportar como comedoras de suspensão.

## ABSTRACT

---

The study of the molluscan soft parts is a fundamental key to understand several aspects of the biology of these animals and, besides solving taxonomic problems insoluble by shell characteristics, subsidizes diverse studies on behavior, ecology, physiology, phylogeny among many others. However, for both in Brazil and world wide, relatively few groups of mollusks are well known in their anatomic aspects, being this particularly common for highly diversified families in number of species and with wide geographic distribution. Among the Bivalvia, we can quote the family Tellinidae as an example, one of the biggest and most diversified families within the superfamily Tellinoidea. To fulfill this gap, the main purpose of the present work was a compared study of the biology of five Tellinidae species easily found in the intertidal zone of beaches along the northern shore of São Paulo state, contemplating the detailed analysis of the descriptive and functional anatomy of the organs of the pallial cavity, as well as the descriptive anatomy of the associated foot's musculature and of the digestive tract, all of which provides vital information on the species adaptations to their habitats. The morphological e behavioral characteristics of the organs of the pallial cavity indicate that the studied species possesses efficient mechanisms to deal with the great inflow of particles that enters this cavity through the long siphons. The cilliary currents quickly select the material for ingestion and direct the undesired excess to the rejection tracts of the mantle. These characteristics, complemented by the siphons behavior, long and very active, and by the general configuration of the digestive tract, with long and entangled intestine, classifies these species mainly as deposit feeders, but in some specific environmental conditions they can also behave as suspension feeders.

## INTRODUÇÃO GERAL

---

Como é tradição na taxonomia da grande maioria dos moluscos, a identificação desses organismos inicia-se pelo estudo de sua concha, quando presente, a qual reúne muitos dos caracteres diagnósticos específicos. O estudo das partes moles, por outro lado, além de resolver problemas taxonômicos não solucionáveis pelas características conquiliológicas, é fundamental também para o entendimento dos diversos aspectos da biologia desses animais, subsidiando estudos de comportamento, ecologia, fisiologia, filogenia, entre muitos outros. De fato, relativamente poucos grupos de moluscos são bem conhecidos em seus aspectos anatômicos, sendo isso particularmente comum para grupos muito diversificados em número de espécies e com ampla distribuição geográfica. Assim, associado a isso, espécies pertencentes a esses grupos são também pouco conhecidas em relação à sua história natural, conhecimentos estes básicos para o entendimento das interações dessas espécies com ambiente físico ao seu redor, bem como com os demais componentes das comunidades onde ocorrem.

Entre os Bivalvia, pode-se citar como um desses grupos os Tellinoidea Blainville, 1814, uma das maiores e mais diversificadas superfamílias de Mollusca. Suas espécies são caracterizadas pela presença do músculo cruciforme na base do sifão inalante, com adaptações ao hábito infaunal, vivendo em uma grande variedade de tipos de sedimento. Possui distribuição quase cosmopolita, só não ocorrendo em águas antárticas e sendo, em geral, mais abundante e diversificada em regiões tropicais e subtropicais (COAN *et al.* 2000). Muitas de suas espécies são ecologicamente importantes em termos de densidade e biomassa e podem constituir em recursos alimentares e econômicos para muitas populações costeiras (COAN *et al.*, 2000). Para o litoral brasileiro, RIOS (1994, 2009) registrou a ocorrência de 71 espécies dessa superfamília, pertencentes às famílias Donacidae Fleming, 1828, Psammobiidae Fleming, 1828, Semelidae Stoliczka, 1870 e Tellinidae Blainville, 1814, esta última a mais bem representada, com 43 espécies. Desde os estudos de YONGE (1949), o conhecimento acerca do modo de vida dos telinóideos cresceu consideravelmente, revelando que a superfamília é composta tanto por espécies comedoras de depósito quanto por espécies comedoras de suspensão (ex. BRAFIELD & NEWELL, 1961; POHLO, 1969, 1982; NARCHI, 1972, 1978; GILBERT, 1977a; DOMANESCHI, 1995; ARRUDA *et al.*,

2003; PASSOS & DOMANESCHI, 2004). No primeiro caso, os sífões dessas espécies são longos, não fundidos e muito ativos, típico de muitos Tellinidae, enquanto no segundo são mais diversificados, culminando, no outro extremo, com os membros da família Donacidae, que apresentam sífões curtos e passivos.

A família Tellinidae é caracterizada entre os Tellinoidea por possuir conchas relativamente alongadas, inequilaterais, equivalves a inequivalves, frequentemente com uma curvatura posterior para a direita. Outras características conquiliológicas são bem conhecidas para este grupo, como a presença de ligamento externo e charneira com dois dentes cardinais em cada valva. O seio palial é profundo, frequentemente assimétrico, relacionado à ocorrência de sífões longos e separados, relativamente móveis quando comparados com os de espécies de outras famílias (COAN *et al.*, 2000; ARRUDA, 2005). Os Tellinidae são cavadores ativos e infaunais, ocorrendo em substratos arenosos, arenolodosos ou lodosos, muitas vezes enterradas a profundidades de até 40 centímetros (COAN *et al.*, 2000). Alimentam-se predominantemente de matéria orgânica depositada no substrato, a qual é aspirada através do sífão inalante, mas podem também se alimentar de material em suspensão na coluna d'água (YONGE, 1949). De fato, ambos os hábitos alimentares podem ser verificados até para uma mesma espécie, como registrado para *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758) por BRAFIELD & NEWELL (1961) e GILBERT (1977a). A família teve origem no Cretáceo e compreende duas subfamílias presentes na fauna recente, Tellininae Blainville, 1814 e Macominae Olsson, 1961, a primeira se distinguindo pela posse de dentes laterais na charneira e a segunda pela ausência desses dentes (KEEN, 1969; COAN, 1971; ABBOTT, 1974; BOSS, 1982; RIOS, 1994, 2009; COAN *et al.*, 2000). A subfamília Tellininae é mais bem representada em águas tropicais e subtropicais enquanto a subfamília Macominae ocorre com maior diversidade em águas temperadas ou mais frias (BOSS, 1969b). No Brasil, registrou-se a ocorrência de 43 espécies de Tellinidae, distribuídas em cinco gêneros – *Tellina* Linnaeus, 1758, *Macoma* Leach, 1819, *Strigilla* Turton, 1822, *Cymatoica* Dall, 1889, e *Temnoconcha* Dall, 1921 – com os três primeiros sendo os mais representativos em termos de número de espécies (RIOS, 1994, 2009; ARRUDA, 2005). Em alguns locais, muitas vezes a diversidade de telinídeos (e de telinóideos em geral) provavelmente é subestimada, uma vez que várias de

suas espécies apresentam conchas muito similares, sendo a distinção entre elas mais fácil com o estudo acurado de sua morfologia, incluindo as partes moles.

A importância ecológica da superfamília Tellinoidea é refletida pelos numerosos estudos de suas espécies em escala mundial. Os principais estudos sobre taxonomia e levantamento de espécies foram realizados por BOSS (1966, 1968, 1969a, 1969b), KEEN (1969), COAN (1971, 1973, 1983, 1988), WILLIAN (1993) e COAN *et al.*, (2000). A biologia e anatomia de espécies de Tellinoidea foram foco de inúmeros trabalhos, dentre os quais se destacam os de YONGE (1949), HOLME (1961), PURCHON (1960, 1963), POHLO (1967, 1969, 1972, 1982), VILLARROEL & STUARDO (1977), BERG & ALATALO (1985), MORTON (1990) e MORTON & SCOTT (1990), sendo grande a contribuição de pesquisadores brasileiros como NARCHI (1972, 1974, 1978, 1980, 2003), NARCHI & DOMANESCHI (1977, 1993), DOMANESCHI (1992, 1995), SIMONE (1998), MORIYA (1999, 2005), PASSOS & DOMANESCHI (2004), DOMANESCHI & SHEA (2004), SIMONE & DOUGHERTY (2004) e ARRUDA & DOMANESCHI (2005).

Para a família Tellinidae, especificamente, os trabalhos mais importantes acerca da taxonomia, distribuição geográfica e levantamento de espécies foram os de COAN (1971), que estudou a família ao longo da costa oeste americana; os de BOSS (1966, 1968, 1969a, 1969b), com extensos levantamentos da subfamília Tellininae no Atlântico Oeste e no sul da África; e DUNNIL & ELLIS (1969) e AMANO *et al.* (1999), com espécies de *Macoma*, subfamília Macominae, das Ilhas Britânicas e do noroeste do Pacífico respectivamente. Para o Brasil, estudos dessa natureza foram conduzidos por TENÓRIO (1984), TENÓRIO *et al.* (1986), RIOS (1994, 2009), ARRUDA (2005) e AMARAL *et al.* (2006). Estudos de anatomia e biologia de espécies de Tellinidae foram conduzidos por BRAFIELD & NEWELL (1961), BOSS & KENK (1964), REID & REID (1969), GILBERT (1977a, 1977b), BÁRON & CIOCCO (1997, 1998), CIOCCO & BÁRON (1998) e WILSON (1990). Para espécies brasileiras, podemos citar os estudos de GERALDES (1982), ARRUDA *et al.* (2003), NARCHI (2003) e ARRUDA & DOMANESCHI (2005).

Apesar do grande número de estudos acima citados, poucas espécies de Tellinidae do litoral brasileiro são bem conhecidas sob aspectos de anatomia, sendo eles praticamente restritos a duas espécies de *Macoma*, *M. constricta* (GERALDES, 1982; NARCHI, 2003) e *M. biota* (ARRUDA & DOMANESCHI, 2005) e *Temnoconcha brasiliana* (BOSS &

KENK, 1964). Nenhuma espécie de *Strigilla* foi alvo de qualquer estudo anatômico detalhado até o momento e somente uma espécie de *Tellina* teve sua anatomia estudada, *T. petitiana* (BÁRON & CIOCCO, 1997, 1998; CIOCCO & BÁRON, 1998).

Para suprir essa lacuna, o presente projeto teve como objetivo o estudo comparado da biologia de cinco espécies de Tellinidae encontradas na região entremarés de praias do litoral norte do Estado de São Paulo, contemplando a análise da anatomia e do funcionamento dos diversos órgãos e estruturas que compõem as partes moles desses animais, fornecendo informações importantes sobre as adaptações das espécies ao seu habitat. O estudo anatômico contemplou a análise detalhada dos órgãos do complexo palial, investigados tanto em espécimes vivos quanto em exemplares fixados, determinando também os mecanismos muco-ciliares atuantes nos processos de seleção do material a ser ingerido, e dos mecanismos de limpeza da cavidade palial, ambos cruciais para a compreensão da biologia dos bivalves em geral. Além da anatomia macroscópica, foram empregadas técnicas histológicas para complementar o entendimento da anatomia e dos mecanismos muco-ciliares empregados por órgãos específicos do complexo palial.

Concomitante à análise dos órgãos e estruturas do complexo palial, o estudo anatômico contemplou ainda a análise de parte dos órgãos da massa visceral, incluindo a musculatura associada ao pé e aqueles constituintes do trato digestivo. Foram destacados, em particular, a anatomia externa do estômago e o trajeto do intestino, elementos fundamentais para o melhor entendimento das adaptações das diferentes espécies aos seus habitats e modos de vida específicos. Ainda, para complementar a compreensão da história de vida dessas espécies, foram feitas observações do comportamento dos indivíduos *in situ*, ou seja, na praia, e em condições de laboratório, para determinar como elas interagem com seu ambiente.

Para tal finalidade, procurou-se selecionar espécies que representassem os três maiores gêneros da família Tellinidae ocorrentes no Brasil, *Macoma*, *Strigilla* e *Tellina*. As espécies foram selecionadas com base nos trabalhos de ARRUDA (2005) e AMARAL *et al* (2006), que realizaram um amplo levantamento de espécies de bivalves (Veneroida) da costa sudeste do Brasil a partir do material coletado nos programas BIOTA e REVIZEE. Utilizou-se principalmente o critério de abundância e facilidade de obtenção de espécimes, visando espécies que constituíssem fonte segura de material biológico necessário para o

desenvolvimento do projeto, selecionando-se assim aquelas que comumente são encontradas na zona entremarés. Assim, foram examinadas: *Macoma biota*, *M. constricta*, *Strigilla carnaria*, *S. pisiformis* e *Tellina lineata*.

A comparação entre as espécies acima citadas, principalmente entre aquelas congêneres e simpátricas, evidencia como diferentes espécies lidam com as mesmas condições ambientais e a variedade de adaptações envolvidas que as permitem colonizar seu habitat. No texto dessa Dissertação optou-se por expor esse estudo na forma de dois Capítulos, um abordando os Tellininae, com a análise de *T. lineata*, *S. carnaria* e *S. pisiformis*, e outro, com as investigações relacionadas aos Macominae *M. constricta* e *M. biota*.

## **OBJETIVOS**

---

### **Objetivo principal**

O presente trabalho teve como principal objetivo ampliar o entendimento da biologia de cinco espécies de Tellinidae do litoral do Estado de São Paulo, *M. biota*, *M. constricta*, *S. carnaria*, *S. pisiformis* e *T. lineata*, por meio da investigação do comportamento dos indivíduos no ambiente natural e em condições de laboratório; da anatomia e do funcionamento dos diversos órgãos e estruturas que compõem o complexo palial; e da estrutura da musculatura associada ao pé e da configuração geral do trato digestivo. Em conjunto, essas informações fornecem elementos importantes para o entendimento de como as diferentes espécies interagem com o ambiente, compreendendo suas adaptações a habitats específicos, ou, alternativamente, permitem entender como diferentes espécies que habitam o mesmo local, lidam com as mesmas condições ambientais, descrevendo assim a variedade de adaptações existentes em um mesmo grupo de bivalves.

### **Objetivos específicos**

Como objetivos específicos são propostos:

1. A investigação, através de espécimes vivos, da atuação do pé e da concha nos mecanismos de escavação, da posição e profundidade adotada pelo animal no interior do

sedimento ao final desse processo, e o estudo do comportamento dos sífões na captura do alimento;

2. Em espécimes fixados, o estudo da morfologia dos órgãos e estruturas que compõem o complexo palial, confirmando posteriormente nos indivíduos vivos sua real configuração;

3. O estudo sobre o funcionamento das estruturas e órgãos do complexo palial, com especial atenção aos mecanismos muco-ciliares responsáveis pela seleção do material a ser ingerido e aqueles responsáveis pela limpeza da cavidade palial, possibilitando assim o entendimento das adaptações morfológicas, anatômicas e funcionais que essas espécies possuem para explorar os recursos alimentares disponíveis e colonizar e interagir com o ambiente físico e biológico que constituem seu habitat;

4. A investigação sobre a composição da musculatura associada ao pé e a configuração geral do trato digestivo, destacando-se a anatomia externa do estômago e o trajeto do intestino.

## **MATERIAIS E MÉTODOS**

---

### **1. Obtenção e manutenção dos espécimes vivos**

O material foi coletado na região entremarés de praias do litoral norte do Estado de São Paulo. Para se obter os espécimes, o sedimento era cavado durante a maré baixa utilizando uma pá comum. Indivíduos maiores eram recolhidos manualmente e os menores eram obtidos após a passagem do sedimento por peneiras com malhas de 0,5 e 0,2 mm de abertura. As amostragens foram qualitativas, visando reunir um número satisfatório de espécimes de diferentes tamanhos.

Parte das observações feitas com espécimes vivos foi realizada nas dependências do Centro de Biologia Marinha da Universidade de São Paulo (CEBIMar-USP), que dispõe de equipamentos ópticos e infraestrutura para a manutenção de aquários com água do mar circulante. Em algumas ocasiões, entretanto, exemplares vivos foram mantidos no Departamento de Biologia Animal do Instituto de Biologia da UNICAMP, em uma sala de aquários. O sedimento recolhido do ambiente natural constituiu o substrato para os animais mantidos nesses aquários; salinidade, temperatura e transparência da água eram monitorados. A água era renovada sempre que se apresentava com aspecto inadequado e a

salinidade corrigida com o acréscimo de água destilada, à medida que ocorria a evaporação, para que oscilasse próximo daquela medida no ambiente natural. A temperatura nos aquários era a mesma do ambiente interno da sala, controlada por aparelho de ar condicionado regulado para oscilar entre 18 e 22°C. Nessas condições os espécimes se mantiveram vivos por até 60 dias consecutivos.

## **2. Investigações em espécimes fixados**

Para a obtenção de animais bem preservados e com as partes moles relaxadas para os estudos anatômicos, alguns espécimes recém coletados foram anestesiados lentamente por gotejamento de solução de cloreto de magnésio a 4% ou com o uso de cristais de mentol, acompanhado de resfriamento concomitante em geladeira. Detectada a falta de reação a estímulos mecânicos, alguns espécimes foram fixados em formol a 4%, para a análise por dissecações e em outros casos, órgãos de interesse como palpos labiais e ctenídios foram fixados em glutaraldeído e depois transferidos para tampão cacodilato, para o preparo de lâminas histológicas.

As dissecações de animais vivos e animais fixados em formol foram feitas sob estereomicroscópio e as estruturas e órgãos de interesse foram registrados por meio de desenhos científicos e fotografias. Os desenhos científicos foram feitos com o auxílio de câmara lúcida acoplada ao estereomicroscópio Zeiss, modelo STEMI SV-6, e as fotos foram obtidas com uso de uma câmera fotográfica digital Canon Rebel XSi e AxioCam MRc5, esta última também acoplada ao estereomicroscópio.

Para a obtenção de lâminas histológicas, palpos labiais e ctenídios foram incluídos em historesina e microtomizados seriadamente em cortes de 3-5 µm de espessura. A seguir os cortes foram montados em lâminas histológicas e corados com hematoxilina e eosina.

## **3. Estudos com espécimes vivos**

O comportamento dos animais foi investigado tanto no ambiente natural, quanto em condições de laboratório, com especial atenção aos mecanismos de escavação, incluindo a atuação do pé e concha nesse processo. Foi observada a posição adotada pelos indivíduos no interior do sedimento, o que traz indícios sobre o provável hábito alimentar das espécies de Tellinidae (ARRUDA *et al.*, 2003).

Para a compreensão do funcionamento das estruturas e órgãos do complexo palial, espécimes foram colocados em cuba com água do mar com uma das valvas e seu respectivo lobo do manto removidos. Dessa forma, a cavidade palial era exposta e assim podiam ser observados os mecanismos de introdução de material na cavidade do manto (corrente inalante, atuação do pé, brânquias, bordas do manto), de seleção desse material para a ingestão ou rejeição. Esses mecanismos, muco-ciliares em geral, foram também observados em relação à atuação da musculatura sobre as bordas do manto e em órgãos especiais como ctenídios e palpos labiais.

Para o entendimento desses mecanismos foram criadas simulações das condições naturais, com a utilização de partículas inorgânicas inertes, como carmim e areia, introduzidas na água da cuba, ao redor do animal, e também diretamente na cavidade palial, precipitando-as sobre os diversos órgãos nos espécimes dissecados vivos. O contato das partículas, e em quantidades variáveis, sobre os ctenídios, lábios e palpos labiais, epitélios do pé, do manto e da massa visceral, bem como a ação dos tratos ciliares e reações musculares desencadeadas sobre esses órgãos e estruturas, indicam como cada espécie:

- a)** seleciona o material a ser ingerido e aproveitado na alimentação;
- b)** libera o material excedente ou indesejável, impedindo que ocorra seu acúmulo na cavidade palial e, em particular, sobre os ctenídios, causando o comprometimento e bloqueio dos mecanismos ciliares de filtração da água;
- c)** canaliza as pseudofezes, concentra-a em pontos específicos do manto e promove sua expulsão, disponibilizando muco e outros materiais para a fauna bentônica ao seu redor.

# Capítulo 1

## TELLININAE



## 1. INTRODUÇÃO

---

A subfamília Tellininae teve origem no Cretáceo e possui cinco gêneros recentes (COAN *et al.* 2000), com dois deles presentes ao longo da costa brasileira, *Strigilla* e *Tellina* (RIOS, 1994, 2009). Este último é de longe o mais representativo, com 46 espécies registradas para o Atlântico Oeste (BOSS, 1966, 1968), 28 das quais ocorrendo no litoral brasileiro (TENÓRIO, 1984; RIOS, 1994, 2009). Para o gênero *Strigilla* são conhecidas cinco espécies no Brasil, *S. carnaria* (Linnaeus, 1758), *S. pisiformis* Linnaeus, 1758, *S. mirabilis* (Philippi, 1841), *S. producta* Tryon, 1870 e *S. gabbi* Olson & McGinty, 1958 (RIOS, 1994, 2009).

As espécies de *Tellina* são caracterizadas por possuírem concha oval, oval-alongada, elíptica ou trigonal e freqüentemente apresentando uma curvatura posterior para a direita. A superfície externa é lisa, pode conter escultura constituída de estrias e costelas comarginais e a coloração é em tonalidades de rosa, vermelho e branco. O ligamento é externo e a charneira apresenta dois dentes cardinais e dois laterais em cada valva. O seio palial é profundo e geralmente simétrico nas duas valvas (RIOS, 1994, 2009; ARRUDA, 2005). Existem na literatura inúmeras proposições de subdivisão deste gênero em subgêneros, que muitas vezes são considerados como gêneros (exemplo, MIKKELSEN & BIELER, 2008).

As espécies de *Strigilla* são caracterizadas por possuírem conchas pequenas a médias, subcircular oval a suboval, inequilateral, com superfície externa apresentando escultura constituída de estrias regularmente separadas e umbos centrais ou subcentrais. O ligamento é externo e a charneira apresenta dois dentes cardinais e dois laterais em cada valva. O seio palial é profundo e simétrico nas duas valvas (RIOS, 1994, 2009; ARRUDA, 2005). As espécies brasileiras desse gênero são distribuídas em dois subgêneros, que podem ser distinguidos pela escultura da concha (ARRUDA, 2005; RIOS, 1994, 2009).

Assim como outros telínídeos, as espécies de *Strigilla* e *Tellina* são infaunais, vivendo em substratos arenosos, areno-lodosos e lodosos. As espécies de *Tellina* são predominantemente depositívoras, se alimentando de matéria orgânica depositada no substrato (GILBERT, 1977b; WILSON, 1990; ARRUDA *et al.*, 2003). Até o presente momento nenhum estudo de biologia e comportamento com espécies do gênero *Strigilla* foi realizado para determinar seu hábito alimentar.

A subfamília Tellininae foi alvo de diversos estudos em escala mundial como, por exemplo, os extensos levantamentos realizados por BOSS (1966, 1968, 1969a, 1969b) para o Atlântico Oeste e para o sul da África. Dos dois gêneros de Tellininae presentes no Brasil, *Tellina* foi de longe o mais estudado, tendo diversas espécies estudadas sob aspectos de anatomia, comportamento, biologia e ecologia. Um estudo completo sobre a anatomia de *Tellina petitiana* Orbigny, 1846 foi realizado por, BÁRON & CIOCCO (1997, 1998) e CIOCCO & BÁRON (1998), enquanto GILBERT (1977b) estudou aspectos alimentares de três espécies de *Tellina* das Bermudas. WILSON (1990) estudou a morfologia dos palpos labiais e ctenídios de duas espécies de *Tellina*, relacionando essa com aspectos alimentares dessas espécies.

Sobre os representantes de Tellininae do litoral brasileiro, além dos estudos que abordam a taxonomia e a distribuição geográfica (TENÓRIO, 1984; RIOS, 1994, 2009; ARRUDA, 2005; AMARAL *et al*, 2006) e dos trabalhos de BÁRON & CIOCCO (1997, 1998) e CIOCCO & BÁRON (1998) com *T. petitiana*, ARRUDA *et al.* (2003) estudaram o comportamento alimentar de duas espécies de *Tellina*, *T. lineata* e *T. versicolor*. No entanto, há no Brasil uma carência de estudos detalhados de natureza anatômica para espécies da subfamília Tellininae, principalmente do gênero *Tellina*, grupo tão diverso em nossa costa. Uma breve descrição da anatomia de órgãos e estruturas do complexo palial de duas espécies de *Strigilla* foi realizada por ARRUDA (2005), através de exemplares fixados.

Dados os escassos estudos em anatomia das espécies de Tellininae brasileiros, urge uma necessidade em investigá-los em mais detalhes, com o fim de se entender como esses animais interagem com o ambiente à sua volta, fornecendo também elementos básicos para a taxonomia e filogenia dos Tellininae, em geral. Tendo isso em vista, no presente Capítulo são apresentados os resultados dos Tellininae, em particular, utilizando como espécies-alvo representantes dessa subfamília facilmente encontrados na zona entremarés de praias do litoral do Estado de São Paulo, *Tellina lineata*, *Strigilla carnaria* e *S. pisiformis*.

## **2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

---

Além dos objetivos específicos estabelecidos anteriormente, para os Tellininae, especificamente, foram também objetivos do presente capítulo:

1. Investigar caracteres da anatomia e da biologia de *Tellina lineata*, *Strigilla carnaria* e *S. pisiformis* de valor funcional, que permitam entender como essas três espécies vivem, interagem e exploram os recursos alimentares em seu ambiente natural;
2. Investigar caracteres da anatomia e da biologia de *T. lineata*, *S. carnaria* e *S. pisiformis* que por ventura possam ser importantes na sistemática e filogenia desses gêneros ou mesmo de Tellininae como um todo.

### 3. RESULTADOS

---

#### 3.1. Concha (Figs. 1, 2 e 3)

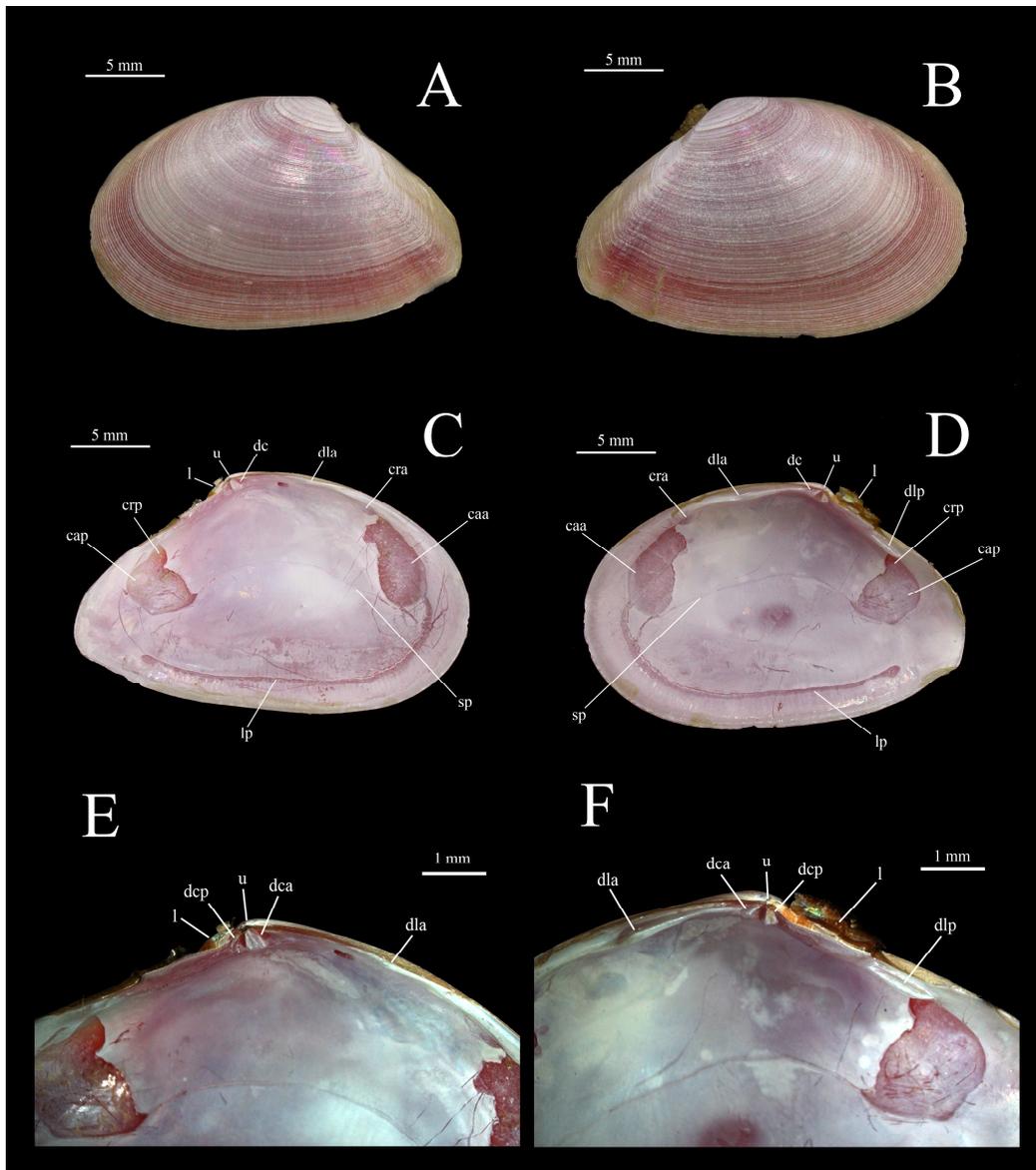
As conchas de *Tellina lineata*, *Strigilla carnaria* e *S. pisiformis* foram descritas detalhadamente por ARRUDA (2005). Nesse item segue somente uma breve comparação da concha de *T. lineata* e das espécies de *Strigilla*, ressaltando suas principais diferenças, como também entre *S. carnaria* e *S. pisiformis*.

A principal diferença entre a concha de *T. lineata* e das espécies de *Strigilla* é o formato, sendo oval-alongada em *T. lineata* e suboval em *S. carnaria* e *S. pisiformis* (Figs. 1, 2 e 3). Uma outra diferença é a forte curvatura posterior pra direita em *T. lineata*, ausente nas espécies de *Strigilla*. A superfície externa da concha de *T. lineata* é lisa, brilhante, de coloração branca, vermelha ou em várias tonalidades de rosa e ornamentada com estrias comarginais regulares. Já em *S. carnaria* e *S. pisiformis* a superfície externa apresenta coloração rosa ou branca, com escultura constituída de estrias regularmente separadas. O perióstraco é ausente nas três espécies.

As duas espécies de *Strigilla* estudadas podem ser distinguidas pela escultura da concha. Em *S. carnaria* as estrias formam, na região posterior, uma dobra ou divaricação com ângulo agudo direcionado ventralmente, enquanto em *S. pisiformis* formam duas divaricações, a primeira com ângulo agudo direcionado ventralmente e a segunda com ângulo agudo direcionado dorsalmente.

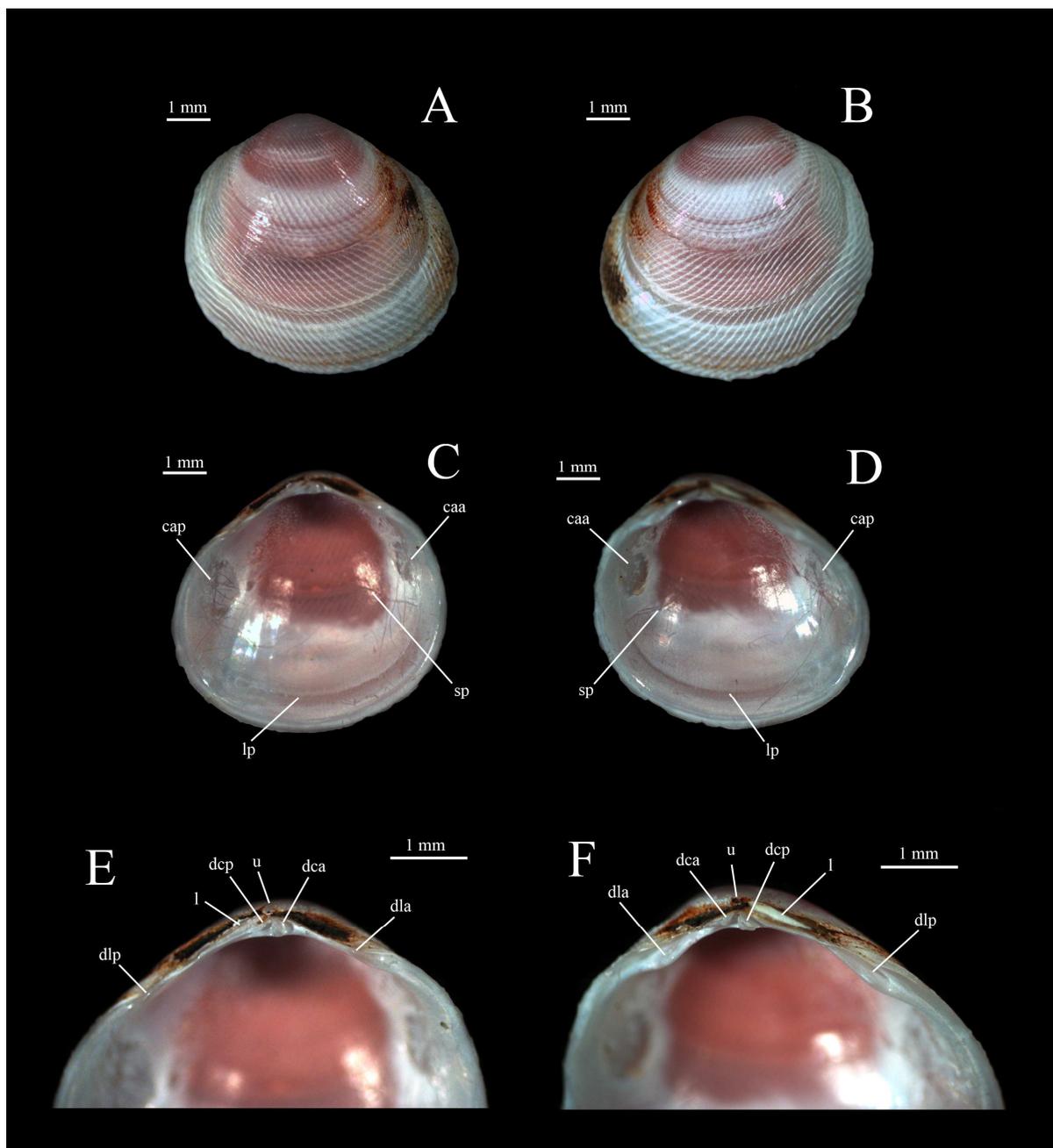
Nas três espécies a charneira conta com dois dentes cardinais em cada valva e os dentes laterais são mais desenvolvidos na valva direita. A cicatriz do músculo adutor

anterior é alongada e a do músculo adutor posterior subcircular. O seio palial é profundo e simétrico.



**Figura 1:** Concha de *Tellina lineata*. A e B: Vista externa das valvas esquerda e direita respectivamente; C e D: Vista interna das valvas esquerda e direita respectivamente, evidenciando as cicatrizes musculares; E e F: Charneira das valvas esquerda e direita respectivamente. **caa**, cicatriz do músculo adutor anterior; **cap**, cicatriz do músculo adutor posterior; **cra**, cicatriz do músculo retrator anterior do pé; **crp**, cicatriz do músculo retrator posterior do pé; **dca**, dente cardinal anterior; **dcp**, dente cardinal posterior; **dla**, dente lateral anterior; **dlp**, dente lateral posterior; **l**, ligamento; **lp**, linha palial; **sp**, seio palial; **u**, umbo.



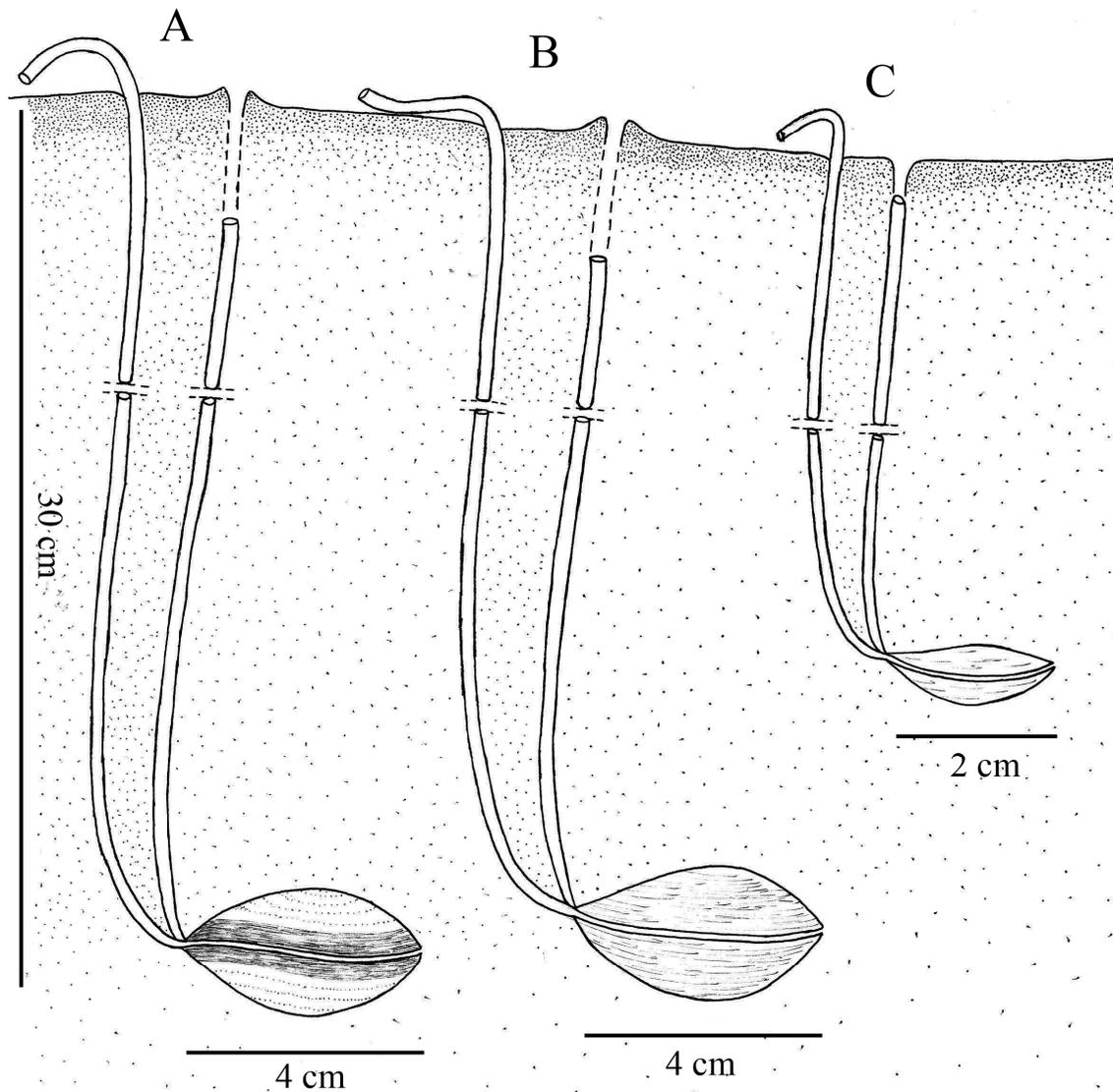


**Figura 3:** Concha de *Strigilla pisiformis*. A e B: Vista externa das valvas esquerda e direita respectivamente; C e D: Vista interna das valvas esquerda e direita respectivamente, evidenciando as cicatrizes musculares; E e F: Charneira das valvas esquerda e direita respectivamente. **caa**, cicatriz do músculo adutor anterior; **cap**, cicatriz do músculo adutor posterior; **dca**, dente cardinal anterior; **dcp**, dente cardinal posterior; **dla**, dente lateral anterior; **dlp**, dente lateral posterior; **l**, ligamento; **lp**, linha palial; **sp**, seio palial; **u**, umbo.

### 3.2. Hábitat e comportamento (Figs. 4 e 5)

Os espécimes de *T. lineata* foram coletados na extremidade norte da Praia da Cidade, uma praia protegida próxima ao centro urbano do município de Caraguatatuba. Vivem enterrados no substrato areno-lodoso típico deste local, a profundidades de 10 a 20 cm na zona entremarés (Fig. 4). As características físicas do local foram descritas por ARRUDA & DOMANESCHI (2005), que identificaram o sedimento como constituído basicamente de areia fina a muito fina ( $\phi$  médio do grão =2,13), contendo 0,7% de matéria orgânica, 3,34% de carbonato de cálcio e salinidade da água intersticial de 21‰.

*Strigilla carnaria* e *S. pisiformis* são espécies infaunais, que vivem na zona entremarés e em profundidades rasas do infralitoral, em locais de sedimento areno-lodoso e arenoso. Espécimes de *S. carnaria* foram coletados em duas praias protegidas no litoral norte do Estado de São Paulo: na Praia de Cidade e na Praia de Barequeçaba, próxima ao centro urbano do município de São Sebastião. Exemplares de *S. pisiformis* foram coletados somente na Praia de Barequeçaba. Na Praia da Cidade, os exemplares de *S. carnaria* foram coletados na extremidade norte, mesmo local de coleta de *T. lineata*, onde o sedimento é areno-lodoso e lodoso. Na Praia de Barequeçaba, os exemplares de *S. carnaria* foram coletados ao longo da região entremarés principalmente nas suas duas extremidades. Na extremidade norte ocorreu junto à *S. pisiformis*, já na sul, ocorreu juntamente à espécie *Sanguinolaria sanguinolenta* (Gmelin, 1791) (Psammobiidae). *Strigilla pisiformis* foi encontrada somente na extremidade norte da Praia de Barequeçaba, em uma faixa inferior da zona entremarés, contígua ao infralitoral. O sedimento da Praia de Barequeçaba é predominantemente arenoso, constituído principalmente de areia fina a muito fina (grãos medindo de 0,250 a 0,062 mm), com frações desprezíveis de silte e argila (<0,062mm) (SHIMIZU, 1991).



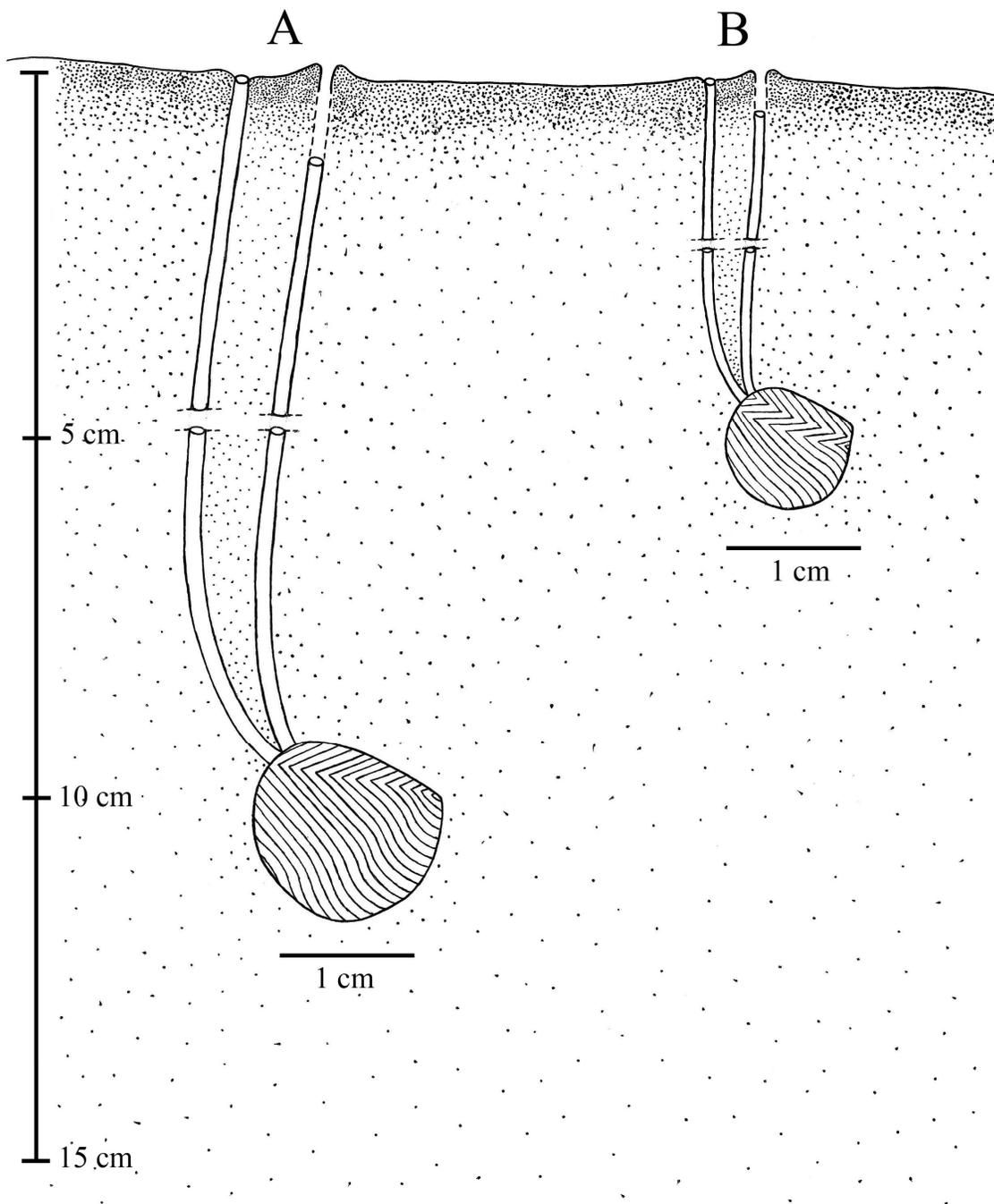
**Figura 4:** Espécimes completamente enterrados em seu ambiente natural, apoiados sobre a valva esquerda. A: *Macoma biota*; B: *M. constricta*; C: *Tellina lineata*.

Quando removidos do sedimento e deixados apoiados sobre a superfície desse sem nenhuma perturbação, espécimes das três espécies quase que imediatamente retomavam o processo de escavação. Espécimes de *T. lineata* com cerca de 3 cm de comprimento se enterram até o desaparecimento completo da concha em aproximadamente 10 segundos. Espécimes de *S. carnaria* medindo entre 1,2 e 1,5 cm de comprimento enterravam-se até o

desaparecimento completo da concha em aproximadamente 10 segundos. Na natureza, *S. carnaria* vive enterrada no substrato a profundidades entre 5 a 15 cm, sendo que a maioria dos espécimes coletados foi encontrada a profundidades próximas de 10 cm (Fig. 5). Espécimes de *S. pisiformis* enterravam-se até o desaparecimento completo da concha mais rapidamente, em aproximadamente 3 segundos. Devido ao seu tamanho diminuto, *S. pisiformis* vive enterrada próximo à superfície. Em condições de laboratório, indivíduos medindo cerca de 0,5 cm de comprimento se enterravam a profundidades de 3 a 5 cm; já indivíduos maiores medindo cerca de 1 cm de comprimento se enterravam a profundidades de até 10 cm, sendo 7 cm a média (Fig. 5).

O processo de escavação inicia-se com a protração do pé lingüiforme, que tateia o sedimento antes de se enterrar. Uma vez com o pé ancorado no substrato, o animal contrai os músculos retratores, assumindo uma posição quase vertical em relação à superfície e começa a se enterrar. Além da ação do pé, o processo de escavação é facilitado por fechamentos bruscos das valvas, que expelle a água contida na cavidade palial, removendo o sedimento e abrindo passagem para a penetração da concha. Nas duas espécies de *Strigilla*, o processo também é auxiliado por movimentos oscilatórios da concha no sentido horário e anti-horário (“rocking movements”).

Uma vez enterrados, espécimes de *T. lineata* assumem uma posição horizontal no interior do sedimento, apoiados sempre sobre a valva esquerda (Fig. 4) e com os sifões distendidos além da superfície do sedimento, reiniciando a tomada de água e alimento. Um grande indício do hábito de permanecer apoiado sobre a valva esquerda é a flexão para a direita na região posterior da concha, exatamente onde o animal protraí os sifões. Já os espécimes de *S. carnaria* e *S. pisiformis* assumem uma posição vertical no interior do sedimento e os sifões permanecem distendidos no interior do substrato, mantendo contato com a coluna d’água (Fig. 5).



**Figura 5:** Espécimes completamente enterrados em seu ambiente natural. A: *Strigilla carnaria*; B: *S. Pisiformis*.

### 3.3. Manto e sifões (Figs. 6 a 12)

Os músculos adutores de *T. lineata*, *S. carnaria* e *S. pisiformis* são subiguais, com o anterior alongado dorso-ventralmente e o posterior ovalado. Na base do sifão inalante encontra-se o músculo cruciforme, estrutura exclusiva dos Tellinoidea e originada da hipertrofia e especialização da musculatura palial (GRAHAM, 1934; YONGE, 1949; MOUEZA & FRENKIEL, 1974). Esse músculo é composto por dois feixes musculares, cada qual se fixando pela extremidade anterior a uma das valvas e se estendendo ao mesmo tempo em direção posterior e de encontro à valva oposta, onde se fixam novamente. A meio caminho entre os pontos de fixação às valvas, as fibras de cada feixe se cruzam e depois voltam a reconstituir o feixe original. Anterior ao cruzamento dos feixes, cada feixe muscular é separado completamente por uma fenda, a qual se comunica com um órgão sensorial típico dos bivalves telinóides.

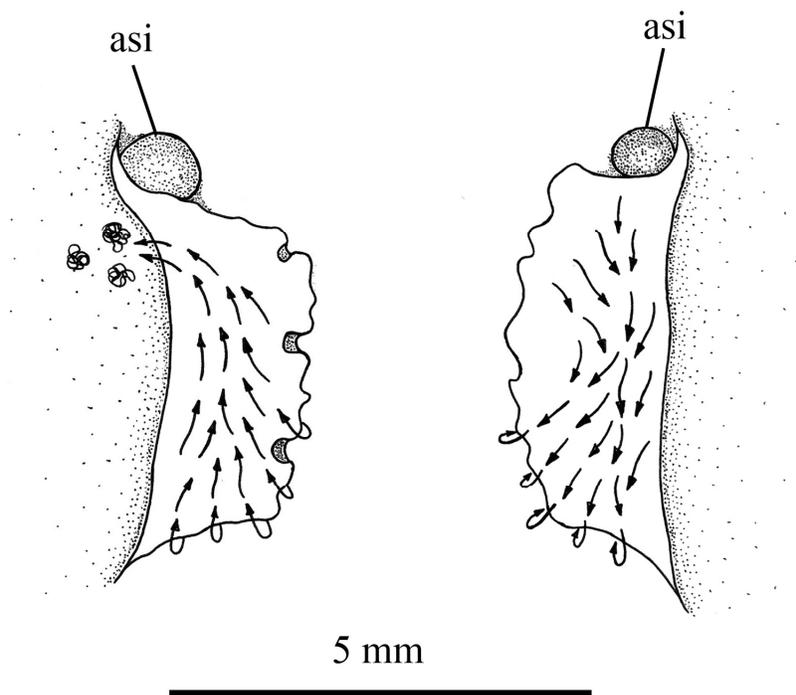
O manto da três espécies é delgado, semi-transparente e de coloração esbranquiçada. Em *T. lineata* o manto apresenta, ao longo de sua extensão, inúmeras pontuações de coloração branco leitoso opaco, maiores e mais conspícuas na região ventral. A borda de cada lobo do manto é espessada, muscular e apresenta as três pregas típicas dos Bivalvia. Os lobos do manto são contínuos na região do istmo e, além dos limites anterior e posterior deste, a união desses lobos se dá pela fusão das pregas internas de cada lado; esses setores de fusão das pregas estendem-se por todo o dorso e face externa dos adutores. Além desses dois setores de fusão, outros dois ocorrem entre os sifões exalante e inalante, e um terceiro exatamente ventral à base do sifão inalante. Neste último setor, a musculatura palial hipertrofia, dando origem ao músculo cruciforme. Anterior a estes músculos e se estendendo até o músculo adutor anterior as margens dos lobos do manto permanecem livres, deixando uma extensa abertura pediosa para a saída e movimentação do pé.

Nas três espécies de Tellininae estudadas, a prega interna da margem livre de cada lobo do manto está representada ao longo de toda a extensão da abertura pediosa por uma crista muito baixa, delgada, de difícil visualização mesmo sob estereomicroscópio. A prega mediana, de função predominantemente sensorial, é mais conspícua por apresentar numerosos tentáculos captados. Em *T. lineata* e *S. carnaria* os tentáculos estão arranjados em uma única fileira, regularmente espaçados entre si, já em *S. pisiformis* os tentáculos também estão regularmente espaçados entre si, mas estão arranjados em duas fileiras, sendo

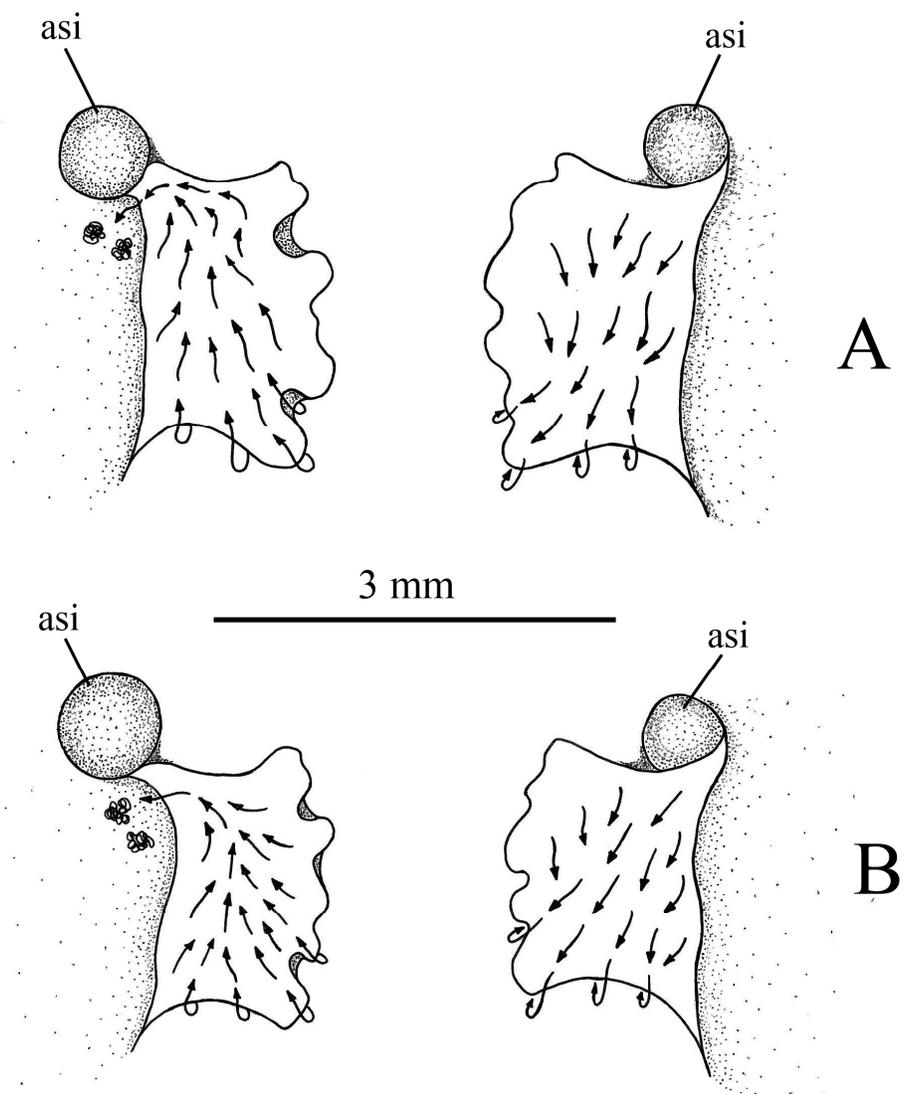
que a posição dos tentáculos nelas se intercala. A prega externa, responsável pela secreção da camada prismática da valva, é igualmente de difícil visualização.

Na abertura proximal do sifão inalante de *T. lineata*, *S. carnaria* e *S. pisiformis* se encontra o órgão sifonal (Figs. 6 e 7). Trata-se de uma prega do epitélio do lobo do manto, unilateral, ou seja, presente somente no lado esquerdo do animal. Nessas três espécies essa estrutura é mais espessa e almofadada na base e apresenta uma margem livre lobulada e sem ramificações. Em *T. lineata* o órgão sifonal é relativamente bem desenvolvido e mais longo que nas espécies de *Strigilla*.

Nas três espécies estudadas, o órgão sifonal apresentou correntes ciliares bem ativas em ambas as faces (Figs. 6 e 7). Na face dorsal do órgão sifonal, nas três espécies, o material é conduzido em direção anterior até a margem livre, onde é acumulado e transferido para a face ventral. Nesta face, as correntes ciliares conduzem o material posteriormente, onde é acumulado nas próprias margens do órgão sifonal, próximo à sua base, e daí transferido para próximo da abertura proximal do sifão inalante.



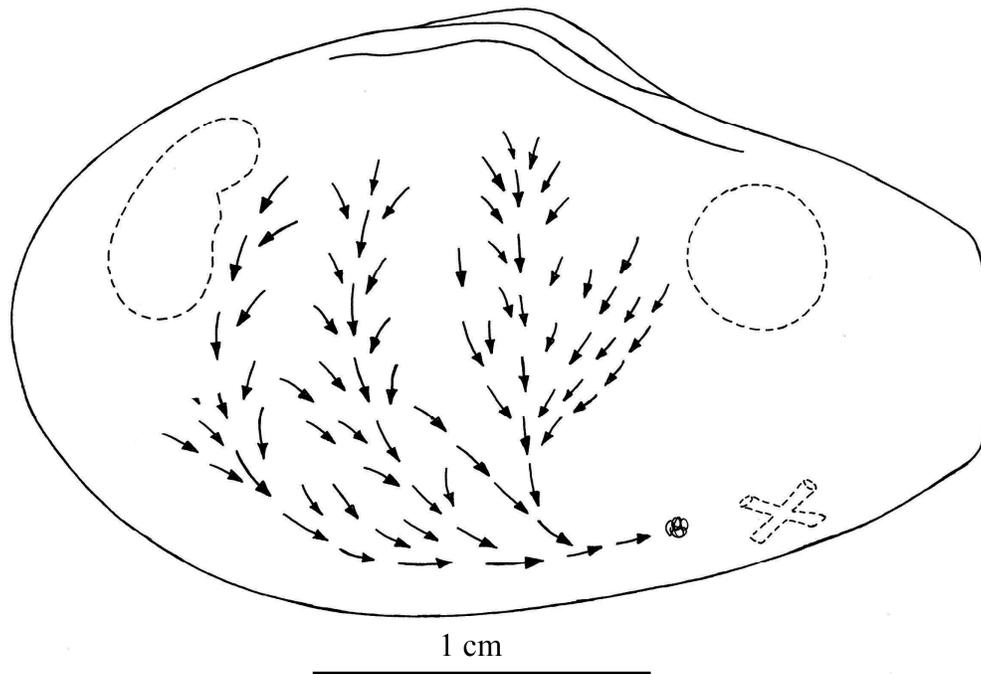
**Figura 6:** *Tellina lineata*. Correntes ciliares na superfície do órgão sifonal unilateral esquerdo. Esquerda: face ventral; Direita: face dorsal. asi: abertura proximal do sifão inalante.



**Figura 7:** Correntes ciliares na superfície do órgão sifonal unilateral esquerdo. A: *Strigilla carnaria*; B: *Strigilla pisiformis*; Esquerda: face ventral; Direita: face dorsal. asi: abertura proximal do sifão inalante.

Em *T. lineala*, o material que entra em contato com o epitélio interno do manto é rapidamente conduzido por meio de quatro correntes ciliares muito ativas (Fig. 8). Três delas apresentam direção dorso-ventral, coletando o material precipitado em toda a porção dorsal e mediana do epitélio interno do manto, entre os músculos adutores anterior e

posterior, e transferindo-o para uma quarta corrente. Esta, tem início nas proximidades do músculo adutor anterior e direciona as partículas posteriormente, concentrando-as próximo à base do sifão inalante.

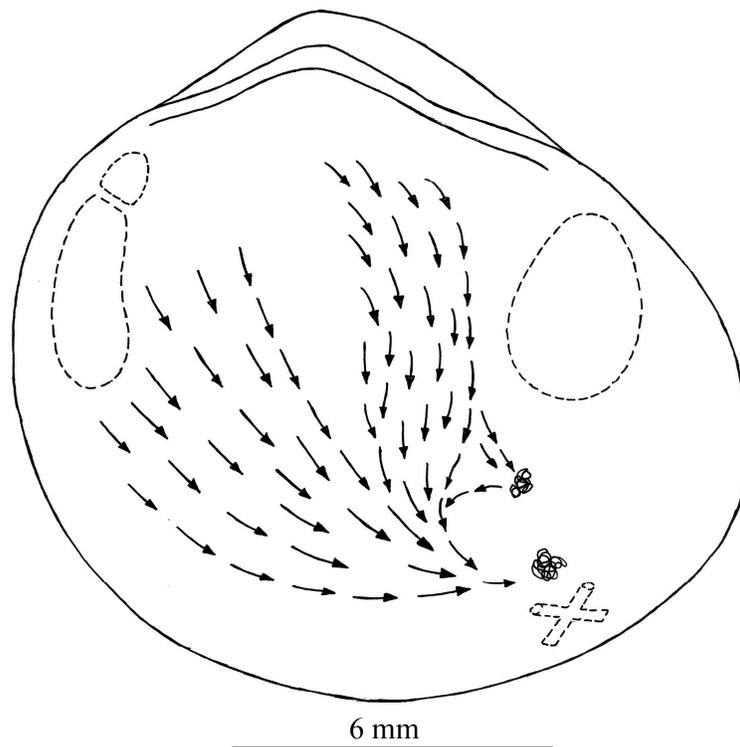


**Figura 8:** *Tellina lineata*. Correntes ciliares na superfície do lobo direito do manto.

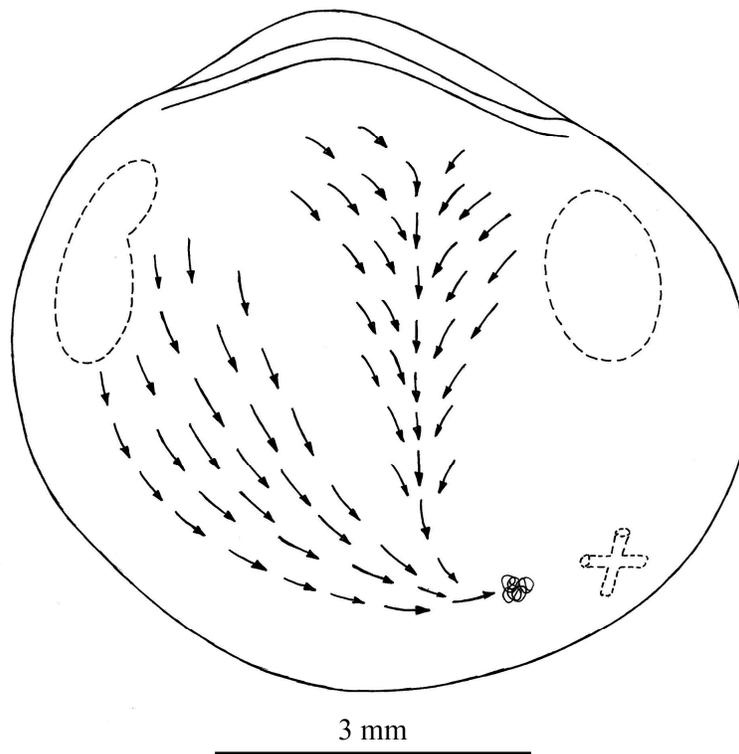
Em ambas as espécies de *Strigilla*, o material que entra em contato com o epitélio interno do manto é rapidamente conduzido em direção ventral e posterior por meio de duas correntes ciliares muito ativas (Figs. 9 e 10). A primeira corrente coleta o material precipitado nas proximidades do músculo adutor anterior e o direciona posteriormente para a base do sifão inalante. A segunda tem direção dorso-ventral e coleta o material precipitado em regiões mais dorsais e próximas ao adutor posterior, direcionando-o ventralmente até depois dos órgãos sifonais, onde é concentrado nas proximidades da base do sifão inalante. Em *S. carnaria* a segunda corrente descreve uma trajetória mais irregular e sinuosa, já em *S. pisiformis* essa corre praticamente reta a 90°. No epitélio do manto direito de *S. carnaria* ocorre ainda um pequeno acúmulo de partículas dorsalmente ao órgão sifonal devido a algumas pequenas correntes que divergem da corrente principal que corre

dorso-ventralmente, mas esse material é rapidamente capturado e carregado de volta para a corrente principal.

Todo material proveniente das correntes de rejeição dos ctenídios, palpos labiais, epitélio da massa visceral e do manto, é concentrado junto à abertura proximal do sifão inalante e, após uma forte adução das valvas, é eliminado como pseudofeces através do sifão inalante.



**Figura 9:** *Strigilla carnaria*. Correntes ciliares na superfície do lobo direito do manto.



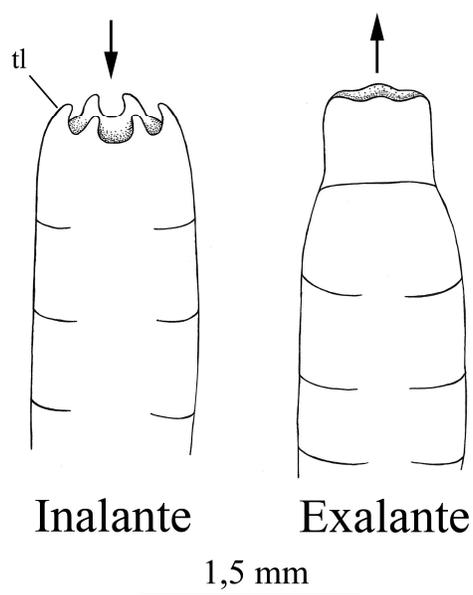
**Figura 10:** *Strigilla pisiformis*. Correntes ciliares na superfície do lobo direito do manto.

Os sífões de *T. lineata*, *S. carnaria* e *S. pisiformis* são formados exclusivamente pela união e hipertrofia das pregas internas do manto na região posterior do animal, pertencendo ao tipo A de YONGE (1948, 1957, 1982, 1983). Os sífões são longos, cilíndricos e podem movimentar-se livremente. Em *T. lineata* os sífões podem atingir até 4 vezes o comprimento da concha e diminuem gradualmente de diâmetro em direção ao seu ápice. O inalante é o maior em comprimento e também apresenta um calibre maior que o exalante, sendo mais dilatado principalmente em sua base. Em *S. carnaria* o sífão inalante também apresenta um calibre maior que o exalante, já em *S. pisiformis* os dois possuem o mesmo calibre. Em ambas as espécies de *Strigilla* os sífões podem atingir várias vezes o comprimento da concha quando distendidos (mais de 5 vezes), sendo o inalante maior em comprimento.

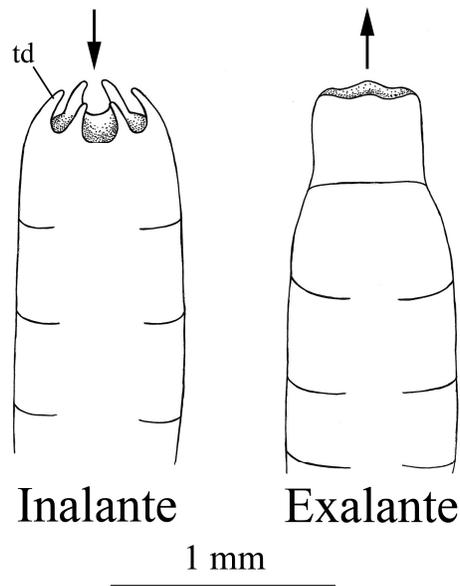
Nas três espécies as paredes dos sífões são semitransparentes e de coloração esbranquiçada. Em *S. carnaria* e *S. pisiformis* o exalante é mais delgado e translúcido que o inalante. Na parede de cada sífão são visíveis, por transparência, seis linhas branco-leitosas

longitudinais, igualmente distanciadas, que correspondem aos cordões nervosos, que no sifão inalante das três espécies terminam no interior dos seis pequenos tentáculos ao redor da abertura.

As aberturas e as paredes sifonais são sensíveis a estímulos mecânicos, respondendo com contrações localizadas e/ou retração dos sifões como um todo para dentro do sedimento ou da concha. Em *T. lineata*, *S. carnaria* e *S. pisiformis* o sifão inalante apresenta seis pequenos tentáculos lobados em sua abertura distal (Figs. 11 e 12), sendo que em *S. pisiformis* adquirem um formato mais digitiforme quando bem distendidos. Já a abertura do sifão exalante nas três espécies é simples e desprovida de tentáculos



**Figura 11:** *Tellina lineata* e *Strigilla carnaria*. Desenho semi-esquemático da extremidade distal dos sifões, evidenciando a abertura inalante com seis tentáculos lobados e abertura exalante simples, desprovida de tentáculos. **tl**, tentáculo lobado.



**Figura 12:** *Strigilla pisiformis*. Desenho semi-esquemático da extremidade distal dos sifões, evidenciando a abertura inalante com seis tentáculos digitiformes e abertura exalante simples, desprovida de tentáculos. **td**, tentáculo digitiforme.

O comportamento alimentar de *T. lineata* foi estudado por ARRUDA *et al.* (2003), que classificaram a espécie como predominantemente depositívora. Em condições de laboratório, espécimes de *T. lineata* mantidos em aquários apresentaram comportamento semelhante ao descrito pelos autores acima citados, curvando o sifão inalante em “U”, colocando a abertura em contato com a superfície do substrato. Após curvar o sifão para o sedimento, esse descrevia movimentos circulares de até 360°, aspirando o material assentado no sedimento, deixando pequenos rastros no substrato. O sifão exalante permanece grande parte do tempo dentro do substrato e com a abertura abaixo da superfície do sedimento, mas quando está parcialmente exposto na coluna d’água, mantém-se passivo a maior parte do tempo, assim como observado para *Semele purpuracens* (Gmelin, 1791) por DOMANESCHI (1995) e *Sanguinolaria sanguinolenta* por MORIYA (1999).

Em condições do laboratório, ambas as espécies de *Strigilla* estudadas mantiveram ambos os sifões dentro do substrato quando completamente enterradas. Não foi observada a protração do sifão inalante para fora do limite do substrato e nem um comportamento alimentar ativo desse sugando alimento depositado no sedimento ou marcas deixadas no

substrato como observado em *T. lineata*. Neste caso, a abertura do sifão inalante é mantida próxima da superfície do sedimento de forma com que as partículas entrem no sifão ao caírem devido à perturbação no local, como também sugadas pela corrente inalante, produzida pelo batimento dos cílios das brânquias.

### 3.4. Ctenídios e palpos labiais (Figs. 13 a 28)

A configuração geral dos órgãos e estruturas da cavidade palial de *T. lineata*, *S. carnaria* e *S. pisiformis* estão representadas nas Figuras 13 a 20 e a descrição da morfologia geral dos palpos labiais e ctenídios segue abaixo.

Os ctenídios de *T. lineata*, *S. carnaria* e *S. pisiformis* são completos, eulamelibrânquios e totalmente lisos. Cada ctenídio possui demibrânquias interna e externa com comprimento e altura diferentes, sendo a externa mais curta e ligeiramente menor em altura. A demibrânquia interna é formada pelas lamelas descendente e ascendente, sendo que a ascendente possui somente  $2/3$  da altura da descendente; a demibrânquia externa possui apenas a lamela descendente, que é rebatida para o dorso. A demibrânquia interna possui ao longo da margem livre um sulco alimentar marginal raso. O eixo ctenidial está localizado diagonalmente em relação ao eixo ântero-posterior do corpo e se estende desde próximo à concavidade do umbo até a base dos sifões. Os ctenídios dessas três espécies são homorháblicos na concepção de RIDWOOD (1903), uma vez que os filamentos branquiais são todos morfologicamente similares.

As correntes ciliares presentes nos ctenídios de *T. lineata*, *S. carnaria* e *S. pisiformis* estão representadas na Fig. 21. O material introduzido na cavidade palial pela corrente inalante e que atinge a demibrânquia externa é conduzido para o eixo do ctenídio e então é transferido para a lamela descendente da demibrânquia interna. Não foi registrada, nas três espécies de Tellininae estudadas, a presença de uma corrente oral de aceitação no eixo do ctenídio.

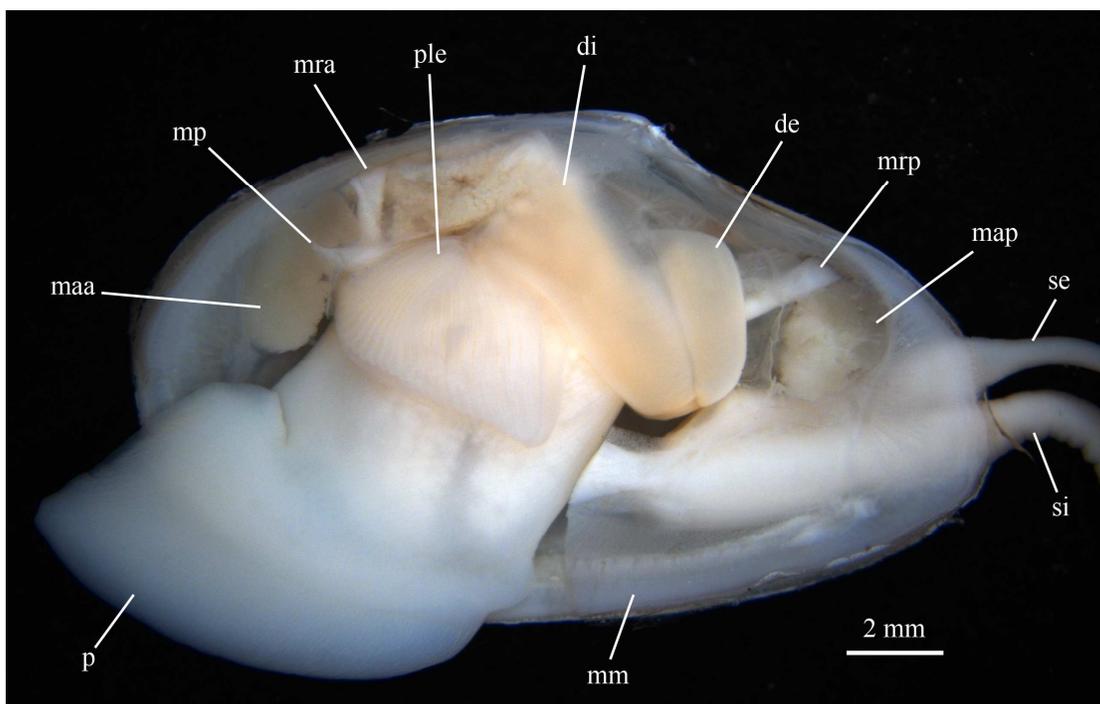
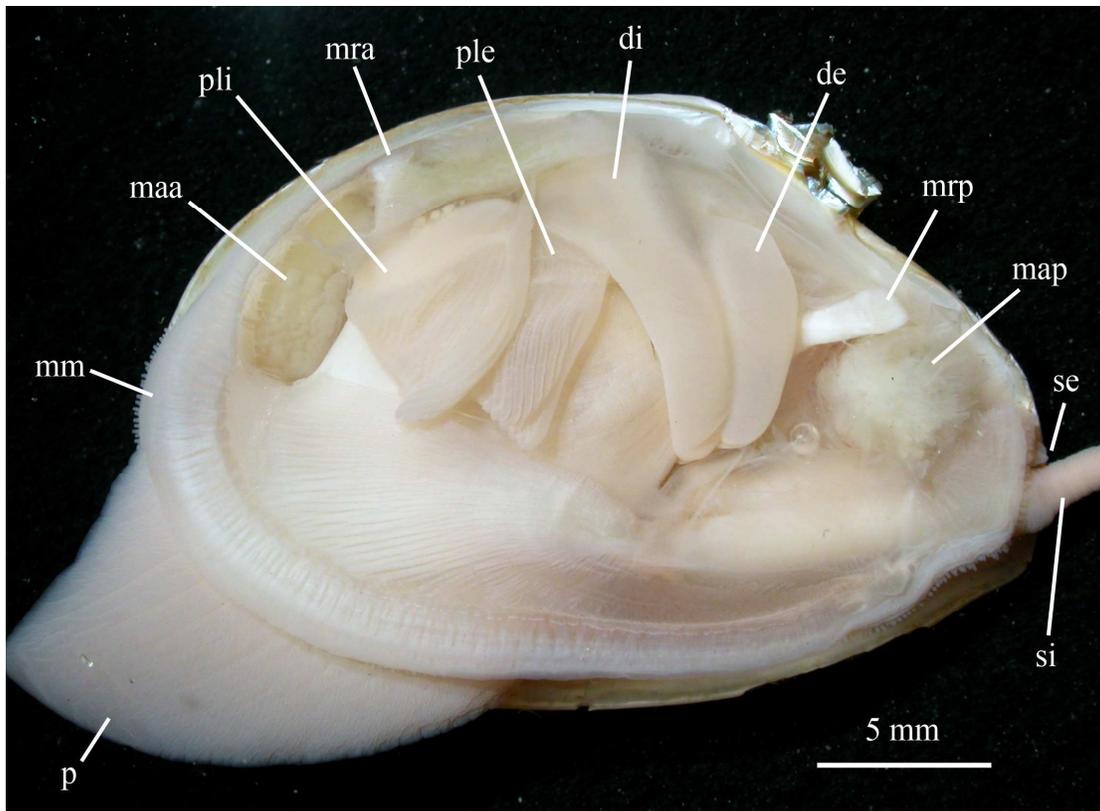
Em ambas as lamelas da demibrânquia interna as correntes ciliares conduzem o material em direção à margem livre, onde partículas pequenas aglutinadas em muco são transferidas para o interior do sulco alimentar marginal e conduzidas em direção oral para ingestão, ou para nova seleção nos palpos. Partículas grandes, aglomerados de partículas e

material excedente em contato com essa demibrânquia são descartadas da margem livre para o epitélio do manto.

Os palpos labiais de *T. lineata*, *S. carnaria* e *S. pisiformis* são largos, de contorno trigonal e possuem cerca de 2/3 do comprimento da concha. Esses órgãos têm extensão equivalente àquela dos ctenídios, fato que evidencia o hábito de vida desses animais, que lidam com grandes aportes de matéria depositada trazida pela corrente inalante. Os palpos internos situam-se entre a massa visceral e a lamela ascendente da demibrânquia interna e os palpos externos localizam-se entre o manto e a lamela descendente da mesma demibrânquia. A associação entre os ctenídios e os palpos labiais nas três espécies (Figs. 22 a 24) é do tipo III de STASEK (1963).

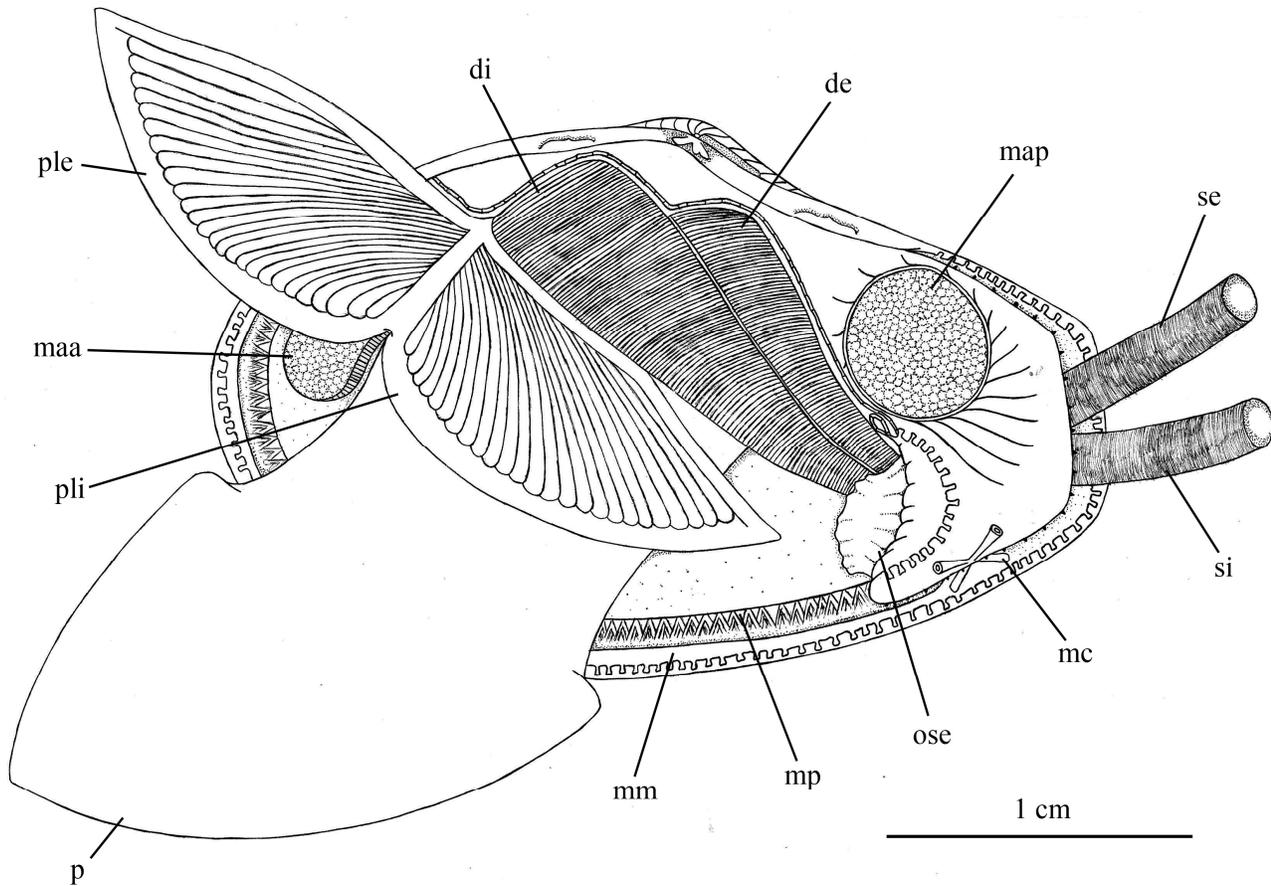
Nas três espécies, as superfícies externas dos palpos são lisas e as internas intensamente pregueadas, sendo as pregas muito evidentes e igualmente espaçadas entre si. *Tellina lineata* apresentou aproximadamente 25 pregas na face pregueada dos palpos labiais, *S. carnaria* cerca de 30 pregas. Já em *S. pisiformis* esse número variou de 20 a 25 pregas. A face lisa dos palpos de *T. lineata* apresentou pequenas pontuações, semelhantes a papilas, mais conspícuas na porção ventral do palpo, formando algumas fileiras contínuas que seguem as linhas das pregas. Nas três espécies a face pregueada é guarnecida por duas bordas lisas e largas, uma dorsalmente e outra ventralmente. Nas duas espécies de *Strigilla* a borda livre ventral acaba antes da extremidade distal dos palpos labiais, aproximadamente na metade desses, a partir desse ponto as porções distais das pregas avançam para frente da borda.

Cortes histológicos revelaram que em ambas as espécies de *Strigilla* as pregas dos palpos têm a face oral lisa e a face aboral mais elaborada, apresentando espessamentos longitudinais que as conferem um aspecto sinuoso. Em *T. lineata* um espessamento longitudinal forma um pequeno “degrau” na face aboral das pregas.

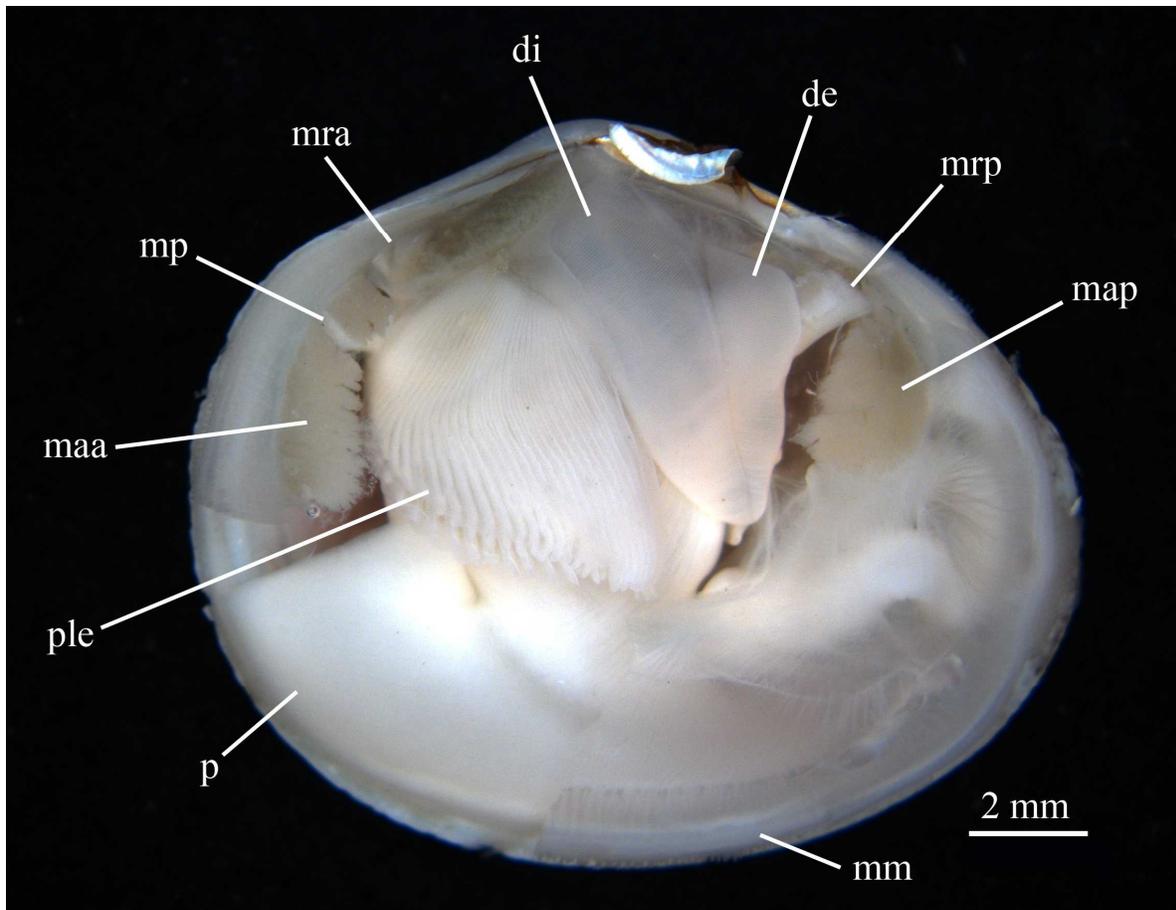


**Figuras 13 e 14:** *Tellina lineata*. Topografia da cavidade do manto, após a remoção da valva e lobo esquerdo do manto de dois exemplares fixados. Notar a diferença na contração dos órgãos e estruturas. **de**, demibrânquia externa; **di**, demibrânquia interna; **maa**, músculo

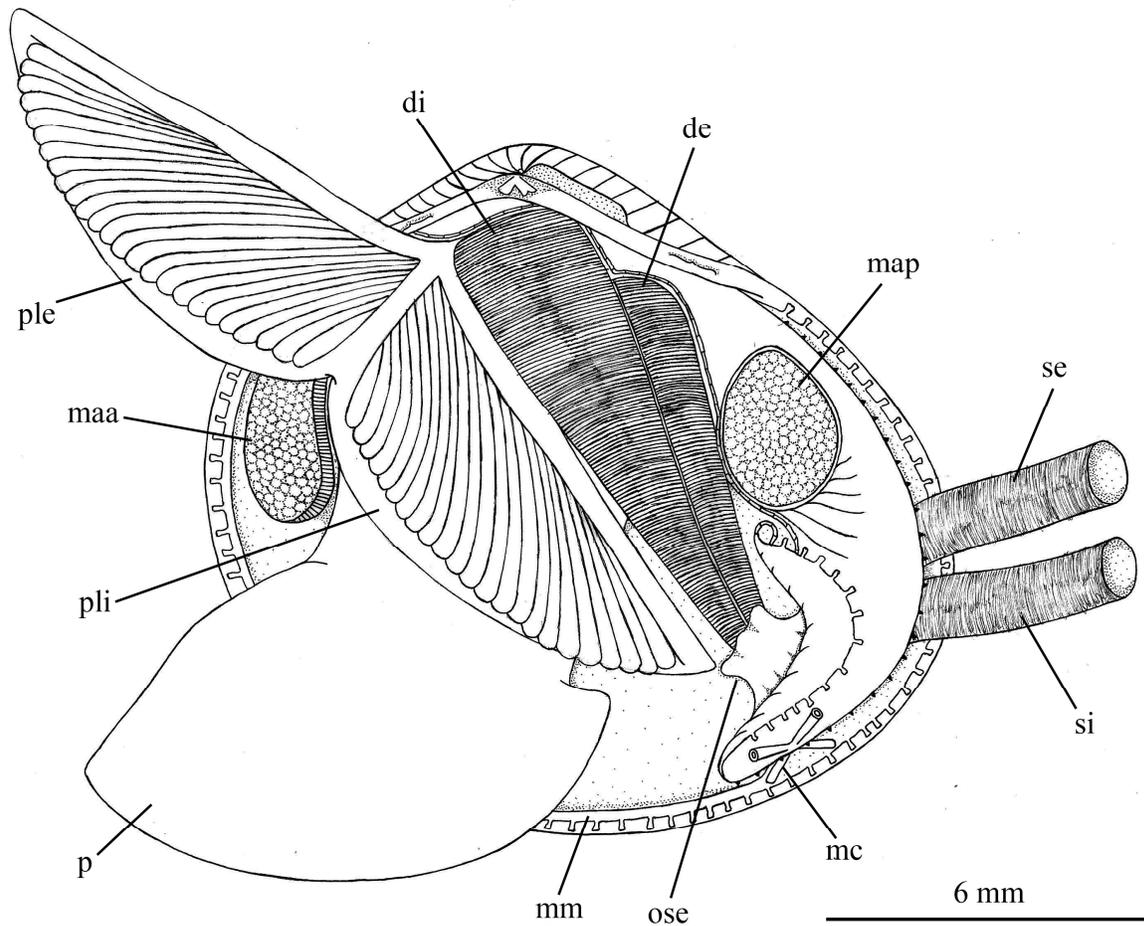
adutor anterior; **map**, músculo adutor posterior; **mm**, margem do manto; **mp**, músculo protrator do pé; **mra**, músculo retrator anterior do pé; **mrp**, músculo retrator posterior do pé; **p**, pé; **ple**, palpo labial externo; **pli**, palpo labial interno; **se**, sifão exalante; **si**, sifão inalante.



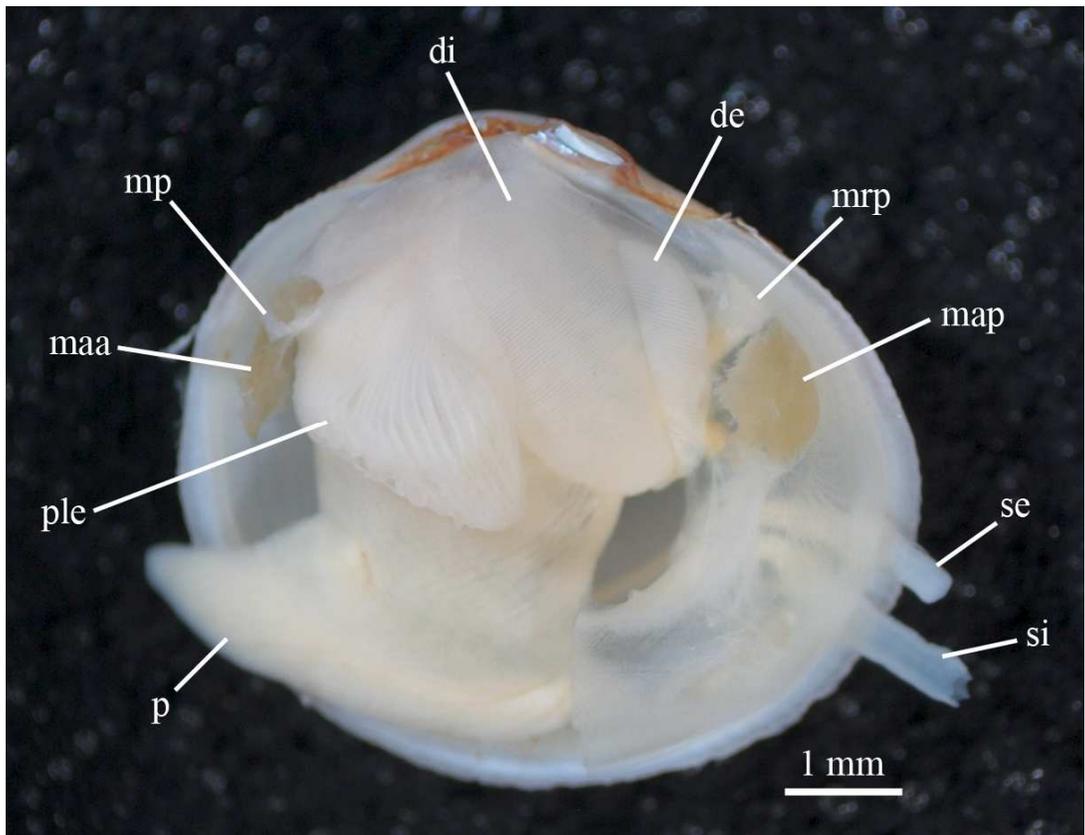
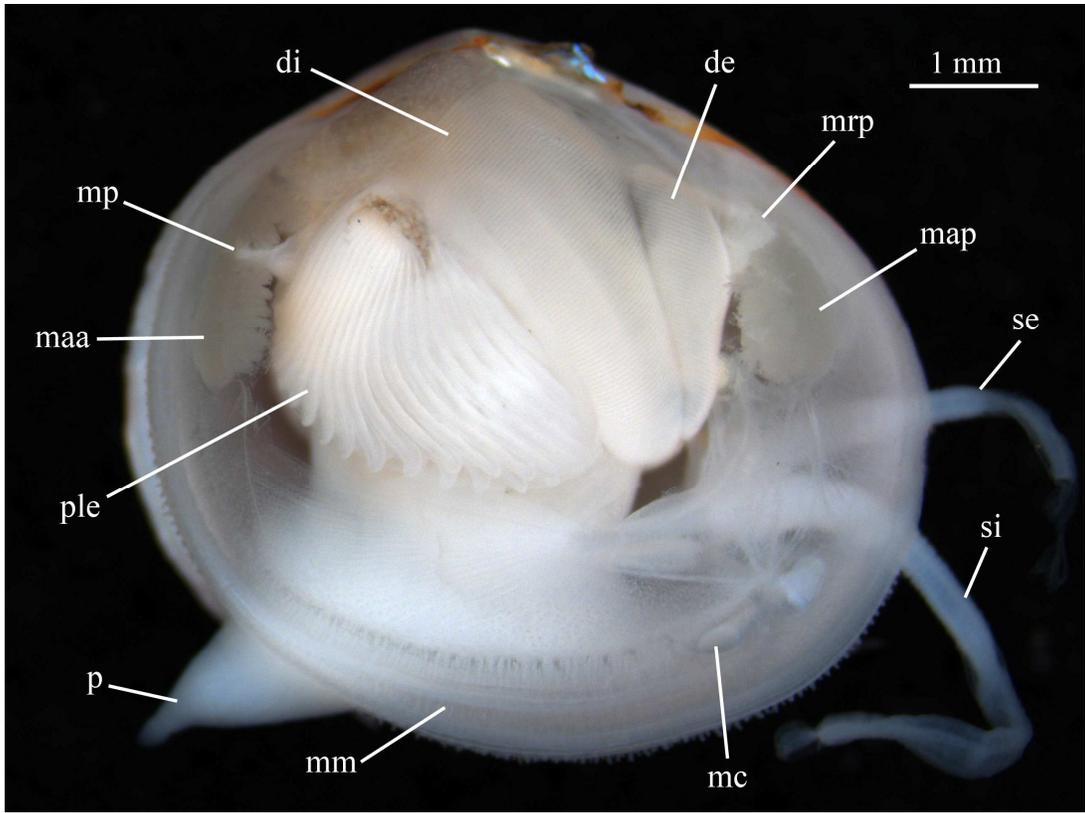
**Figura 15:** *Tellina lineata*. Desenho semi-esquemático representando a topografia da cavidade do manto após a remoção da valva esquerda e respectivo lobo do manto. Órgãos e estruturas em suas proporções próximas das reais. **de**, demibrânquia externa; **di**, demibrânquia interna; **maa**, músculo adutor anterior; **map**, músculo adutor posterior; **mc**, músculo cruciforme; **mm**, margem do manto; **mp**, musculatura palial; **ose**, órgão sifonal esquerdo; **p**, pé (porção distal); **ple**, palpo labial externo rebatido; **pli**, palpo labial interno; **se**, sifão exalante; **si**, sifão inalante.



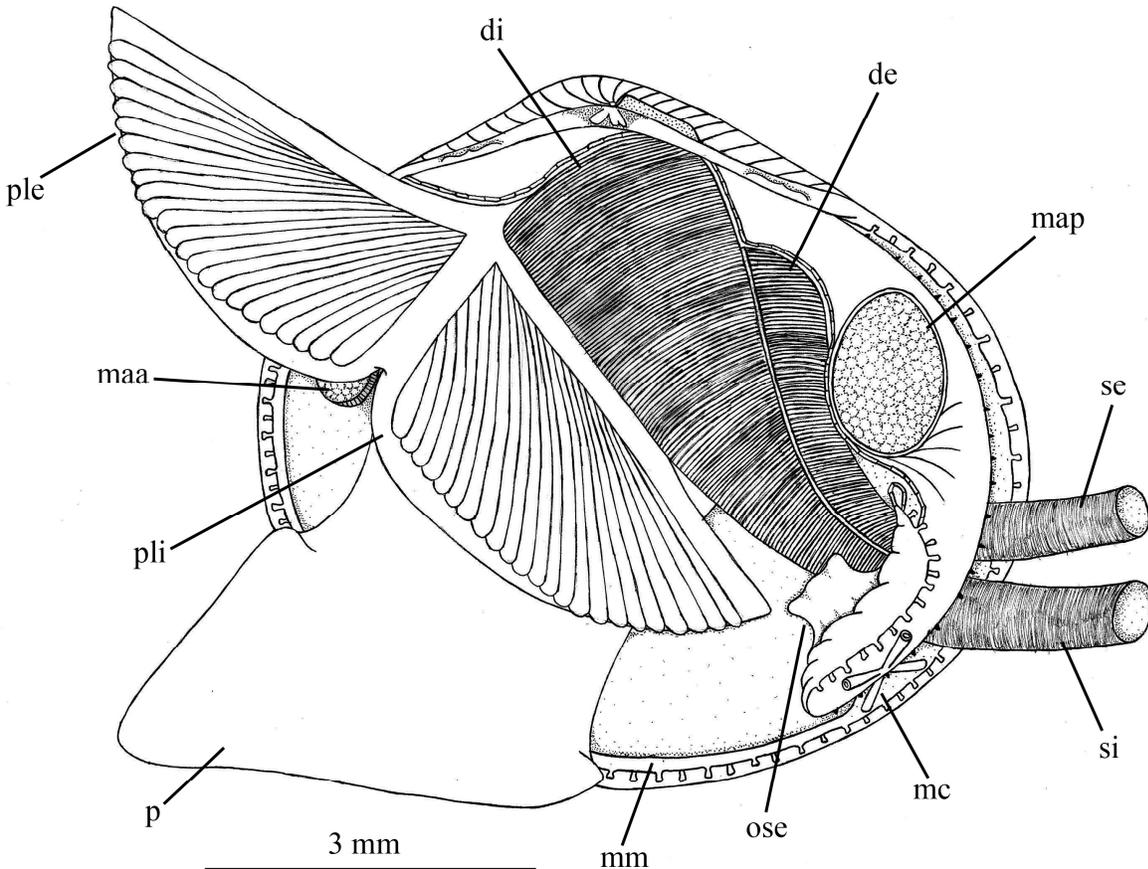
**Figura 16:** *Strigilla carnaria*. Topografia da cavidade do manto, após a remoção da valva e lobo esquerdo do manto. **de**, demibrânquia externa; **di**, demibrânquia interna; **ma**, músculo adutor acessório; **maa**, músculo adutor anterior; **map**, músculo adutor posterior; **mm**, margem do manto; **mp**, músculo protrator do pé; **mra**, músculo retrator anterior do pé; **mrp**, músculo retrator posterior do pé; **p**, pé; **ple**, palpo labial externo; **pli**, palpo labial interno.



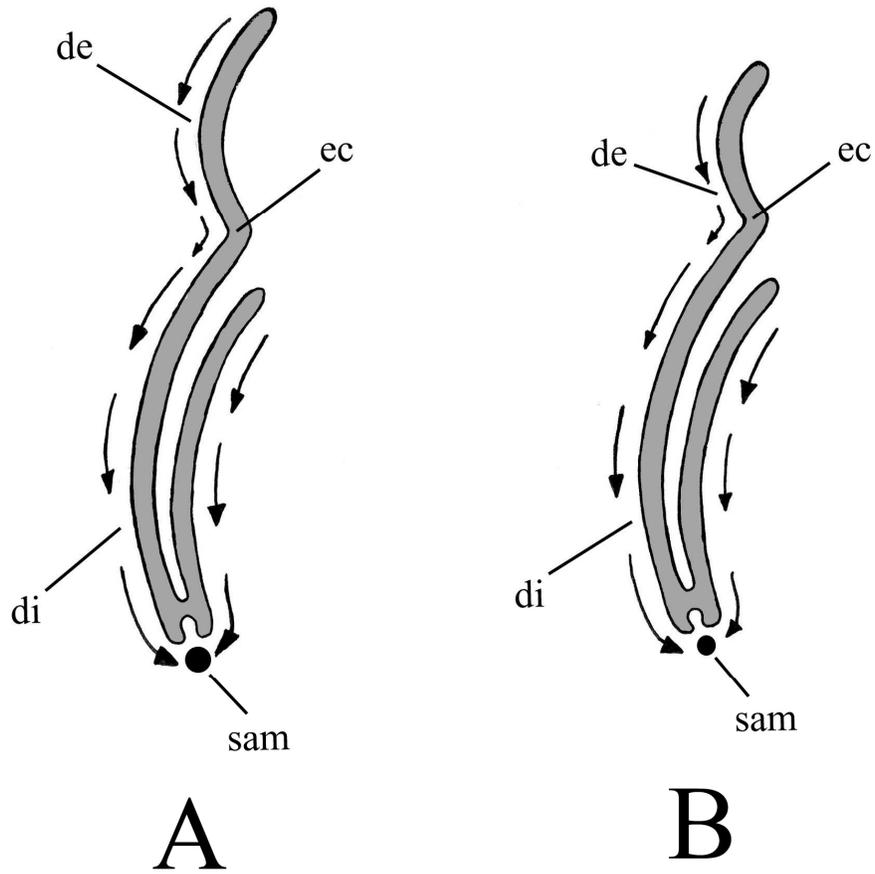
**Figura 17:** *Strigilla carnaria*. Desenho semi-esquemático representando a topografia da cavidade do manto após a remoção da valva esquerda e respectivo lobo do manto. Órgãos e estruturas em suas proporções próximas das reais. **de**, demibrânquia externa; **di**, demibrânquia interna; **maa**, músculo adutor anterior; **map**, músculo adutor posterior; **mc**, músculo cruciforme; **mm**, margem do manto; **ose**, órgão sifonal esquerdo; **p**, pé (porção distal); **ple**, palpo labial externo rebatido; **pli**, palpo labial interno; **se**, sifão exalante; **si**, sifão inalante.



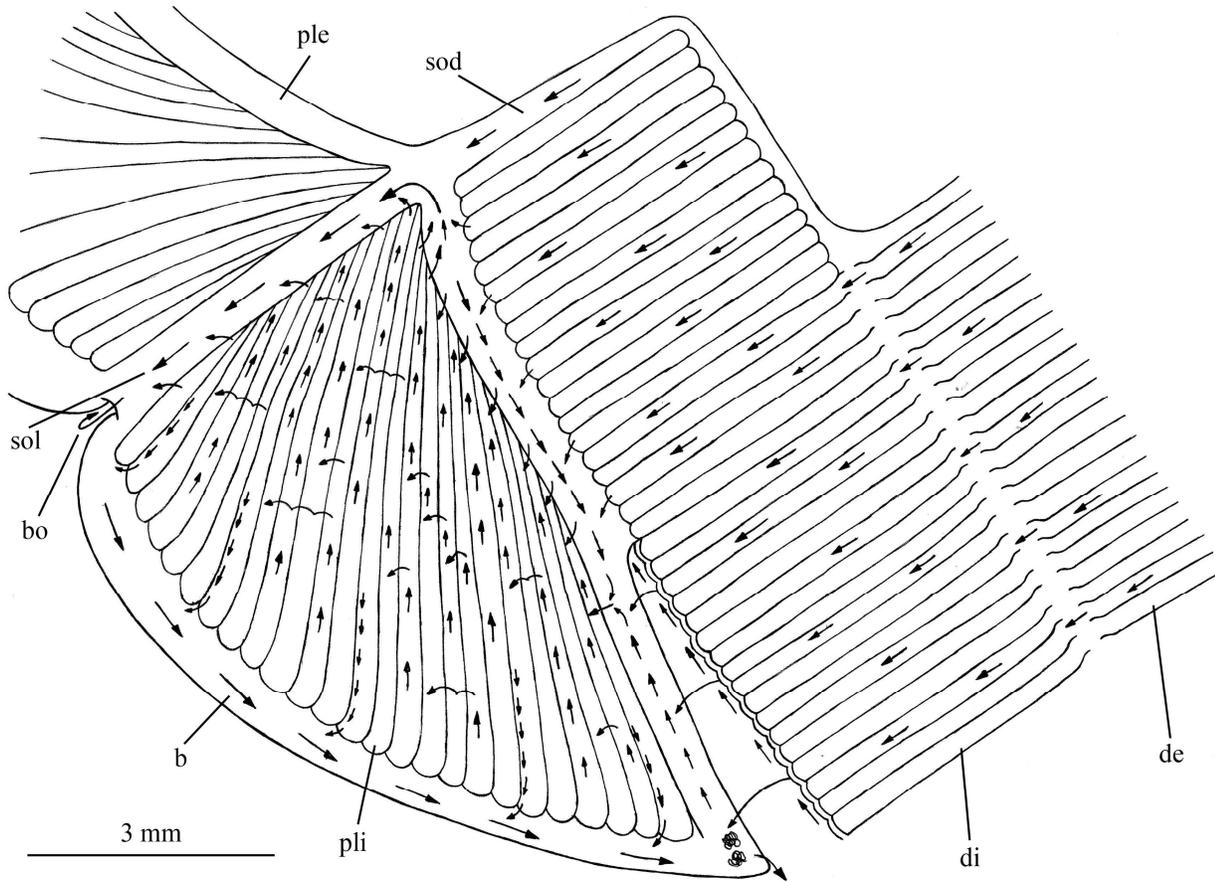
**Figuras 18 e 19:** *Strigilla pisiformis*. Topografia da cavidade do manto, após a remoção da valva e lobo esquerdo do manto de dois exemplares fixados. Notar a diferença na contração dos órgãos e estruturas. **de**, demibrânquia externa; **di**, demibrânquia interna; **maa**, músculo adutor anterior; **map**, músculo adutor posterior; **mc**, músculo cruciforme; **mm**, margem do manto; **mp**, músculo protrator do pé; **mrp**, músculo retrator posterior do pé; **p**, pé; **ple**, palpo labial externo; **pli**, palpo labial interno; **se**, sifão exalante; **si**, sifão inalante.



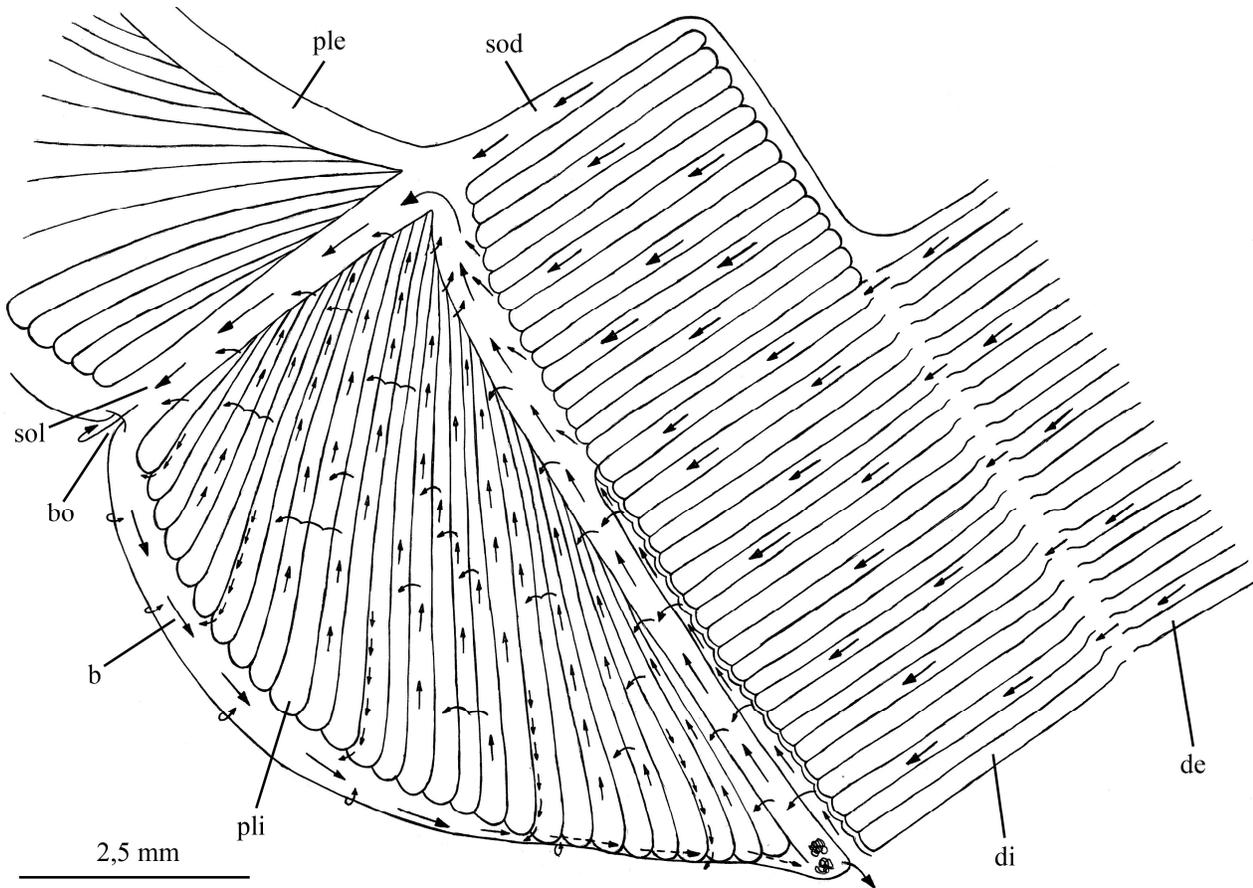
**Figura 20:** *Strigilla pisiformis*. Desenho semi-esquemático representando a topografia da cavidade do manto após a remoção da valva esquerda e respectivo lobo do manto. Órgãos e estruturas em suas proporções próximas das reais. **de**, demibrânquia externa; **di**, demibrânquia interna; **maa**, músculo adutor anterior; **map**, músculo adutor posterior; **mc**, músculo cruciforme; **mm**, margem do manto; **ose**, órgão sifonal esquerdo; **p**, pé (porção distal); **ple**, palpo labial externo rebatido; **pli**, palpo labial interno; **se**, sifão exalante; **si**, sifão inalante.



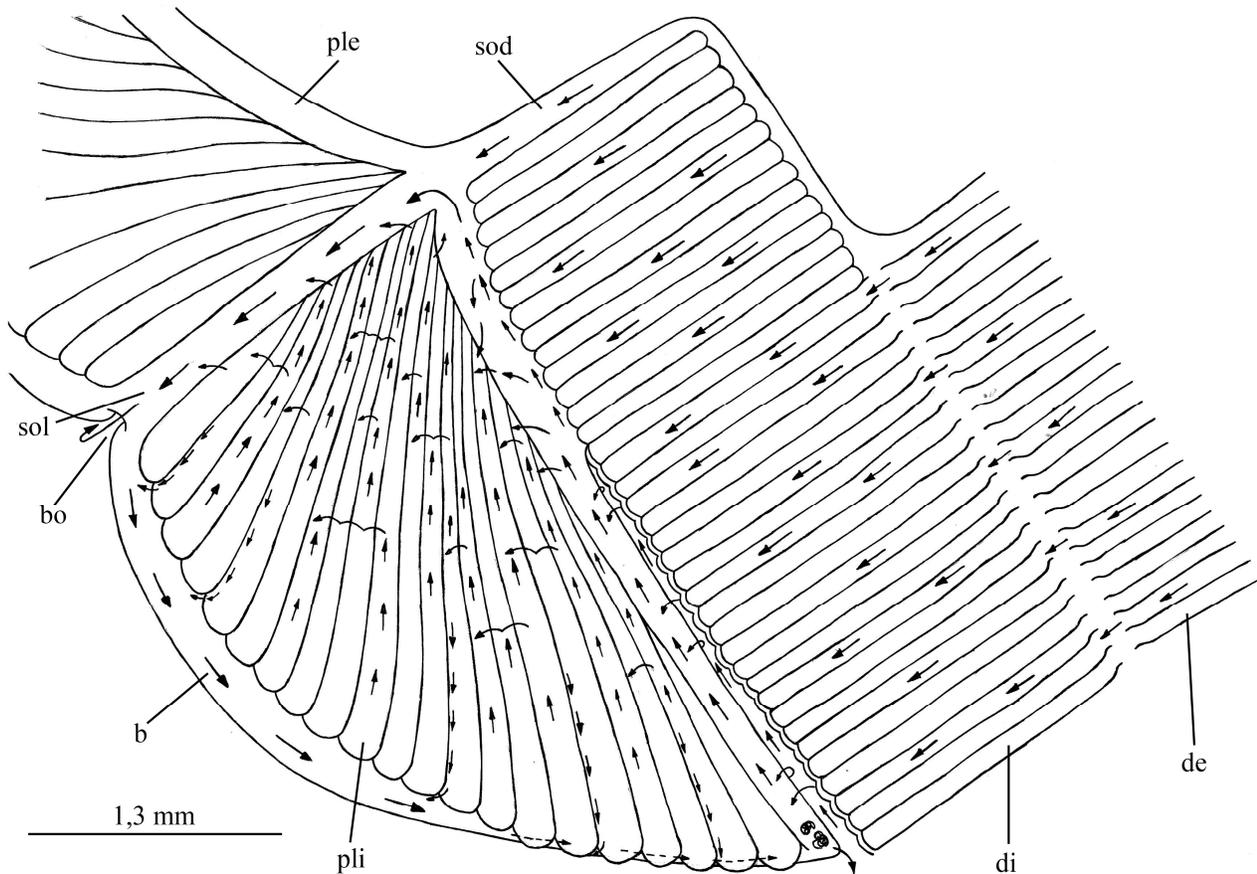
**Figura 21:** Representação esquemática de um corte perpendicular ao eixo do ctenídio. As setas indicam as correntes ciliares de seleção e os círculos negros as correntes de aceitação em direção oral. A: *Tellina lineata*; B: *Strigilla carnaria* e *S. pisiformis*. **de**, demibrânquia externa; **di**, demibrânquia interna; **ec**, eixo do ctenídio; **sam**, sulco alimentar marginal.



**Figura 22:** *Tellina lineata*. Desenho mostrando a região da interação entre palpos labiais e a demibrânquia interna. As setas indicam as correntes ciliares de seleção do material a ser ingerido e daquele sendo rejeitado. **b**, corrente de rejeição na borda livre ventral; **bo**, boca; **de**, demibrânquia externa; **di**, demibrânquia interna; **ple**, palpo labial externo; **pli**, palpo labial interno; **sod**, sulco oral distal; **sol**, sulco lateral lateral.



**Figura 23:** *Strigilla carnaria*. Desenho mostrando a região da interação entre palpos labiais e a demibrânquia interna. As setas indicam as correntes ciliares de seleção do material a ser ingerido e daquele sendo rejeitado. **b**, corrente de rejeição na borda livre ventral; **bo**, boca; **de**, demibrânquia externa; **di**, demibrânquia interna; **ple**, palpo labial externo; **pli**, palpo labial interno; **sod**, sulco oral distal; **sol**, sulco lateral lateral.

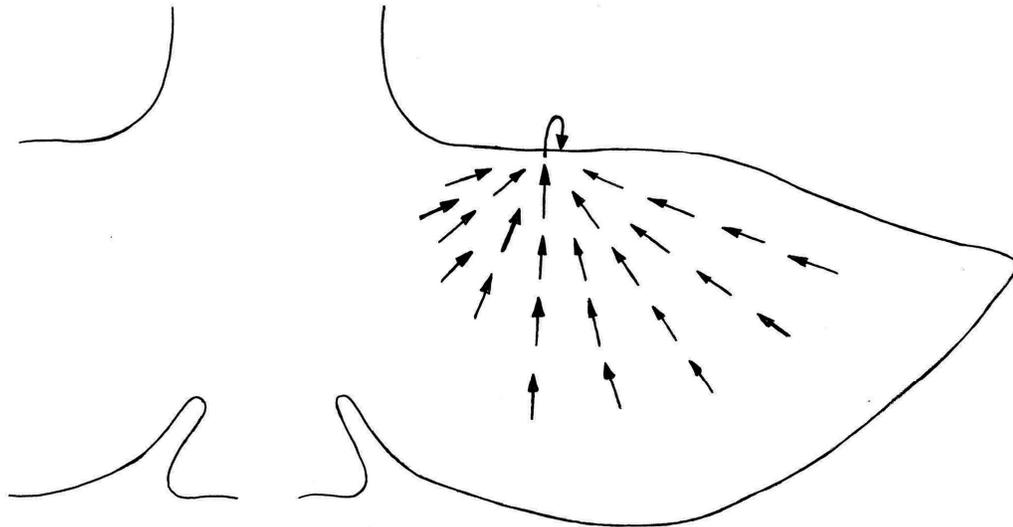


**Figura 24:** *Strigilla pisiformis*. Desenho mostrando a região da interação entre palpos labiais e a demibrânquia interna. As setas indicam as correntes ciliares de seleção do material a ser ingerido e daquele sendo rejeitado. **b**, corrente de rejeição na borda livre ventral; **bo**, boca; **de**, demibrânquia externa; **di**, demibrânquia interna; **ple**, palpo labial externo; **pli**, palpo labial interno; **sod**, sulco oral distal; **sol**, sulco lateral lateral.

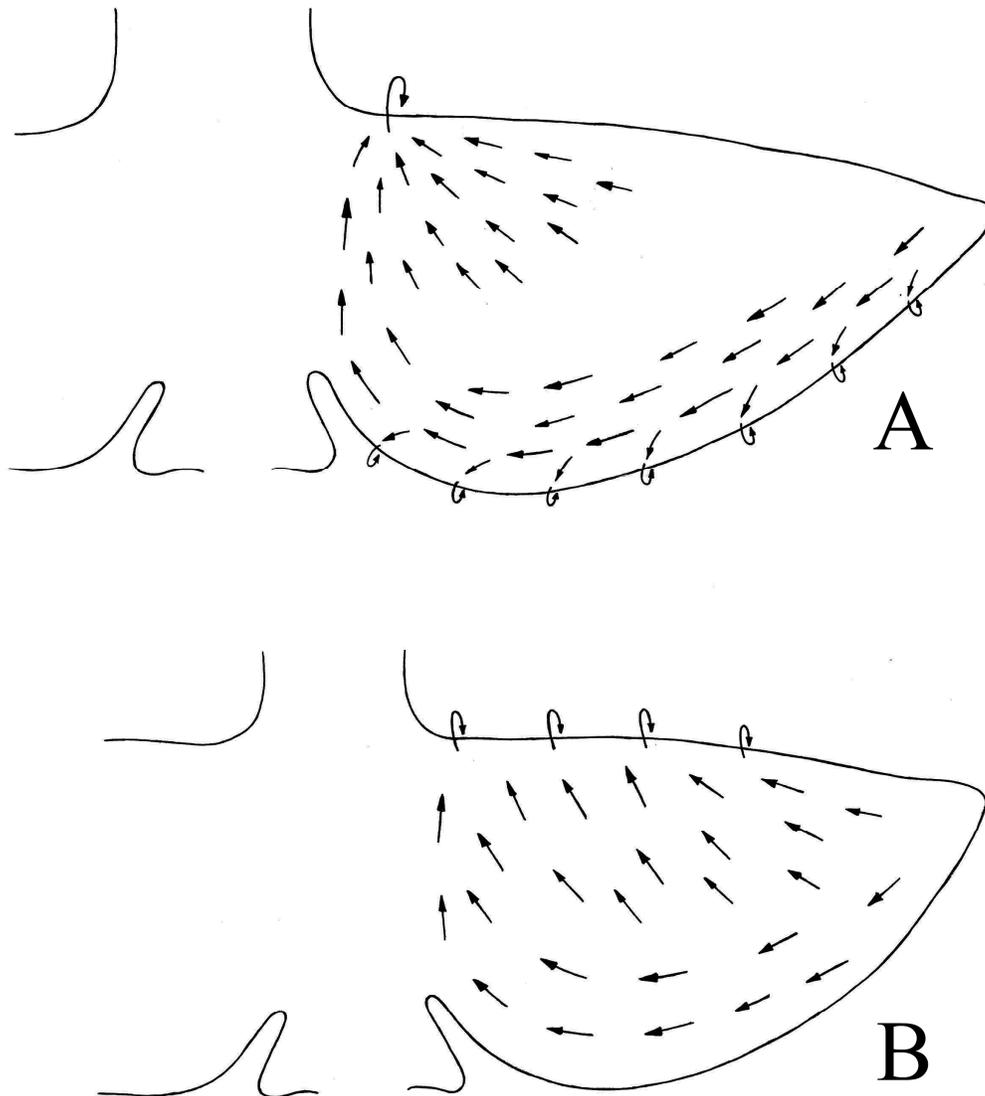
Nas três espécies de Tellininae estudadas, partículas que entram em contato com a face externa lisa dos palpos são imediatamente transferidas para a face interna pregueada. Em *T. lineata*, as partículas que entram em contato com a face externa lisa dos palpos são direcionadas dorsalmente e concentradas em um ponto na margem dorsal, onde são transferidas para a face pregueada (Fig. 25). Quando há uma grande concentração de material na face lisa, o palpo se enrola, aproximando as bordas lisas ventral e dorsal da face lisa e capturando parte das partículas acumuladas, acelerando o processo de seleção. Em *S. carnaria*, há uma corrente que percorre toda a margem ventral da face externa, carregando

as partículas dorsalmente até um ponto específico na margem dorsal, onde são transferidas para a face pregueada (Fig. 26A). Neste ponto também se concentra o material capturado por outras correntes da porção dorsal desta face. Conforme as partículas são transportadas ao longo da margem ventral, elas também são gradativamente transferidas para a borda livre ventral da face pregueada. Em *S. pisiformis*, o material que entra em contato com a face lisa dos palpos é direcionado para a margem dorsal por correntes muito ativas em quase toda sua superfície e transferido para a face pregueada (Fig. 26B).

Para a área pregueada também chegam partículas isoladas vindas de face frontal dos filamentos mais anteriores da demibrânquia interna e do sulco alimentar marginal.



**Figura 25:** *Tellina lineata*. Desenho esquemático mostrando as correntes ciliares na face externa lisa dos palpos labiais. As setas indicam as correntes ciliares.



**Figura 26:** Desenho esquemático mostrando as correntes ciliares na face externa lisa dos pelpos labiais. As setas indicam as correntes ciliares. A: *Strigilla carnaria*; B: *Strigilla pisiformis*.

Em *T. lineata*, *S. carnaria* e *S. pisiformis*, diferentes tratos ciliares na face pregueada dos palpos labiais exercem uma rigorosa seleção do material a ser ingerido (Figs. 22, 23, 24, 27 e 28). Em *T. lineata*, correntes longitudinais convergentes, na borda livre dorsal, concentram o material em um ponto específico, recuado da extremidade distal do

órgão, onde são transferidas para as pregas para seleção. Conforme as partículas são deslocadas, elas também podem ser gradativamente capturadas pelas correntes ciliares presentes na porção pregueada (Fig. 22).

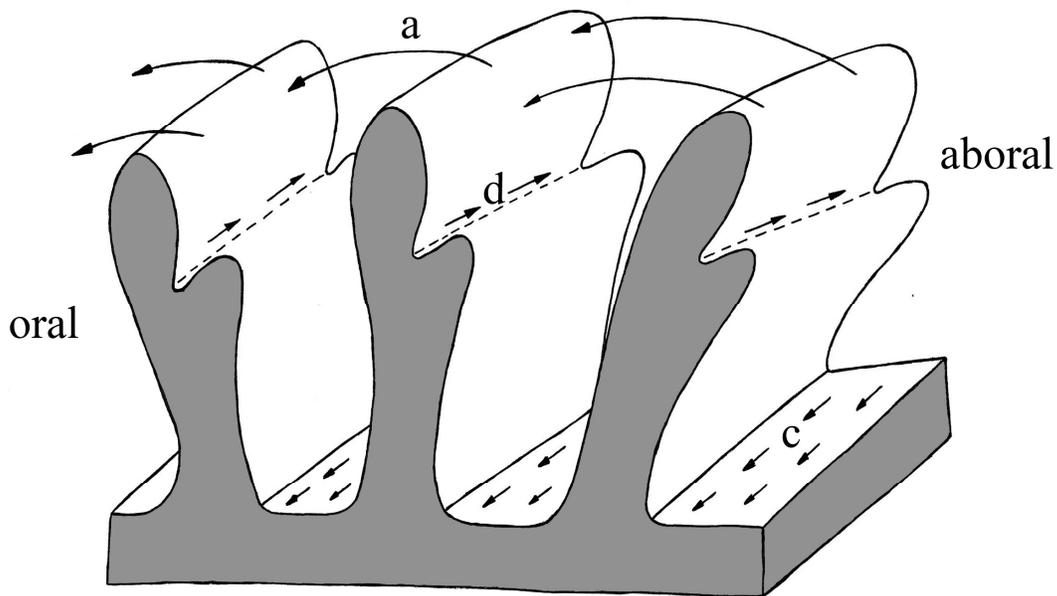
Já nas duas espécies de *Strigilla*, as correntes longitudinais presentes na borda livre dorsal carregam o material em direção dorsal até o sulco oral proximal e conforme as partículas são transportadas elas são gradualmente capturadas pela porção pregueada em *S. carnaria* ou transferidas para as pregas em um ponto específico em *S. pisiformis* (Figs. 23 e 24).

Nas três espécies, uma corrente bem ativa (**a**) transporta partículas isoladas e aglomerados de partículas perpendicularmente às cristas das pregas, transferindo-os de uma prega a outra, crista a crista (Figs 27 e 28). A inclinação das pregas nesta face faz com que o material seja conduzido em direção anterior e ventral, podendo ser transferido para o sulco oral proximal entre os palpos, de onde chega à boca ou para uma forte corrente longitudinal de rejeição (**b**) ao longo da borda lisa ventral do órgão. O material nesta corrente “**b**” é conduzido para a extremidade livre distal do palpo, de onde é descartado para o epitélio do manto.

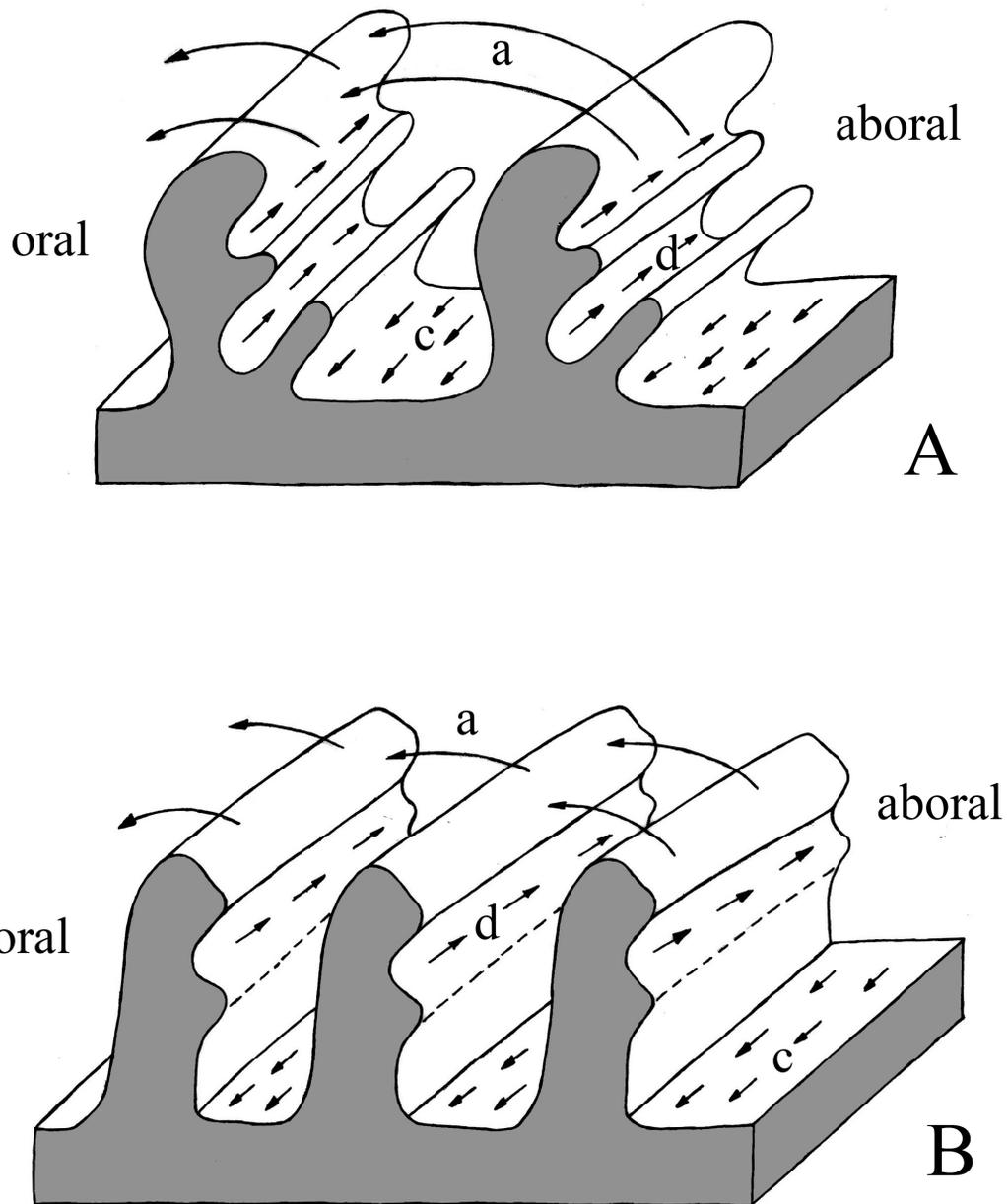
As três espécies apresentaram na face aboral das pregas uma corrente longitudinal (**d**) que atua na seleção de partículas para ingestão, direcionando o material para o sulco oral proximal e para a boca. Em *T. lineata* essa corrente ocorre na crista formada por um espessamento na face aboral das pregas, já nas espécies de *Strigilla* nas reentrâncias formadas na face aboral das pregas. Essa corrente captura partículas das correntes “**a**”, impedindo seu descarte imediato e fazendo com que elas permaneçam mais tempo sobre a face pregueada, sendo gradativamente selecionadas para ingestão ou rejeição. A interação entre as correntes “**a**” e “**d**” é responsável pela trajetória em ziguezague do material, conduzindo-o em direção à base dos palpos e assim evitando que alcancem o trato de rejeição “**b**” na borda lisa ventral. Partículas finas que precipitam para o assoalho no sulco entre as pregas são conduzidas longitudinalmente (corrente “**c**”) para o trato de rejeição “**b**” na margem livre ventral do palpo (Figs. 27 3 28).

Partículas grandes, isoladas, ou aglomerados de partículas precipitados em grandes quantidades sobre as pregas são prontamente capturados pelas correntes “**a**” e conduzidos para o trato de rejeição “**b**” na borda livre ventral do palpo. Essa atividade aumenta quando

a ação muscular promove uma aproximação entre as pregas ou o enrolamento desses órgãos; aproximando as pregas, o bivalve cria uma barreira que impede a penetração de partículas entre elas, ocorrendo o predomínio das correntes “a”, atuando como corrente de rejeição. O enrolamento do órgão também resulta na barreira acima mencionada, como também facilita a captação de materiais pela corrente de rejeição “b”.



**Figura 27:** *Tellina lineata*. Representação semi-esquemática de uma seção com três pregas de um dos palpos labiais e das correntes ciliares sobre elas. **a**, corrente crista a crista; **c**, corrente de rejeição no assoalho entre as pregas; **d**, corrente longitudinal de aceitação.



**Figura 28:** Representação semi-esquemática de uma secção com algumas pregas de um dos palpos labiais e das correntes ciliares sobre elas. **a**, corrente crista a crista; **c**, corrente de rejeição no assoalho entre as pregas; **d**, corrente longitudinal de aceitação. A: *Strigilla carnaria*; B: *Strigilla pisiformis*.

Em alguns espécimes de *T. lineata* dissecados foram encontrados pequenos pólipos de cnidários vivendo aderidos na face externa não pregueada dos palpos labiais e nos ctenídios, regiões onde há um maior aporte de matéria orgânica trazida pela corrente inalante. Aparentemente, a presença desses comensais não tem impacto negativo sobre os indivíduos, que se apresentaram saudáveis e ativos. Esses pólipos provavelmente pertencem à espécie de hidróides *Eutima sapinhoa* Narchi & Hebling, 1975, descrita e encontrada pelos autores na espécie de bivalve *Tivela mactroides* (Born, 1778).

### **E. Pé e musculatura associada (Figs. 29 a 32)**

O pé de *T. lineata* é amplo e pode ser claramente dividido em duas porções distintas, a porção proximal, que abriga a massa visceral e permanece permanentemente encerrada entre as valvas, e a porção distal, muito musculosa, de formato triangular e pontiaguda (Fig. 29). *Strigilla canaria* e *S. pisiformis* possuem um pé semelhante em forma, bem amplo e, assim como em *T. lineata*, também pode ser claramente dividido em duas porções distintas. A porção proximal abriga a massa visceral e está permanentemente encerrada entre as valvas, já a porção distal é muito musculosa e apresenta formato triangular, sendo mais pontiaguda em *S. pisiformis* e mais arredondada em *S. canaria* (Figs. 30 e 31). As três espécies apresentaram a região distal do pé muito ativa, com grande capacidade de distensão, projetando-se ântero-ventralmente através de uma longa abertura pediosa.

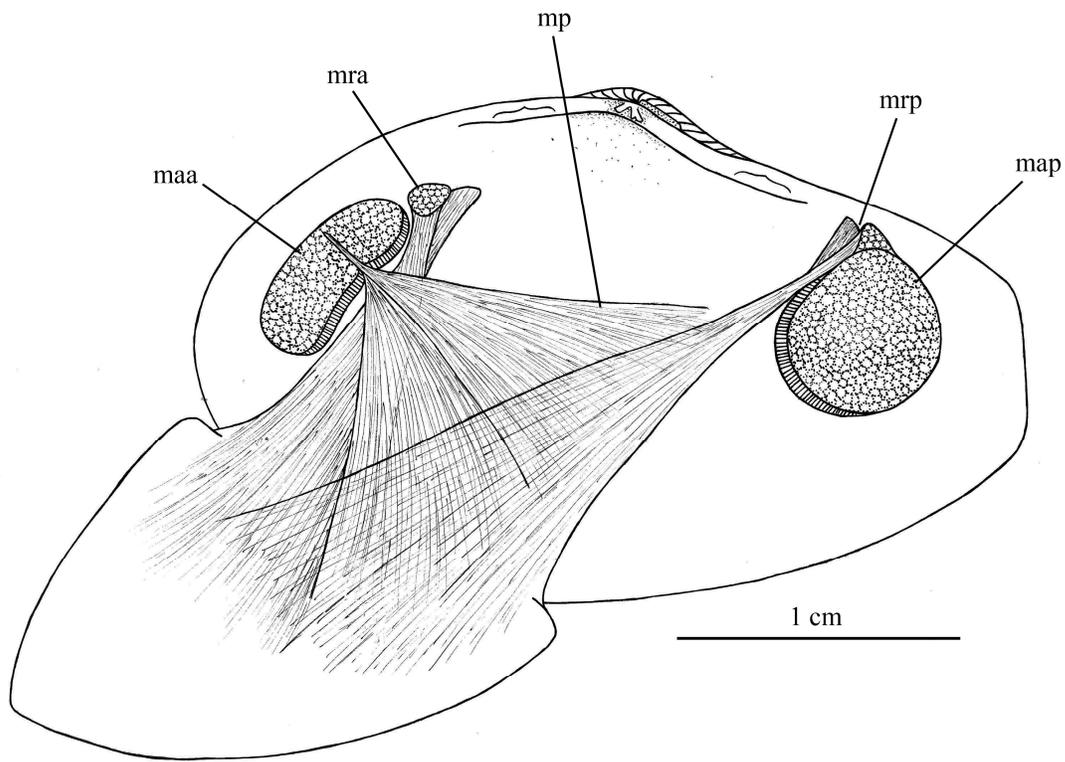
De acordo com GRAHAM (1934), a musculatura associada ao pé dos bivalves pode ser classificada em intrínseca e extrínseca. A musculatura intrínseca nos telinídeos é composta por dois tipos de feixes musculares: os dispostos transversalmente, unindo o epitélio dos dois lados do pé e os dispostos obliquamente nas paredes laterais de todo o pé.

A musculatura extrínseca em *T. lineata*, *S. canaria* e *S. pisiformis* é formada por três pares de feixes que se fixam na concha e se prolongam para diferentes regiões do pé, sendo eles: um par de músculos protratores e dois pares de músculos retratores (anterior e posterior) (Figs. 29 a 31). Nas três espécies os retratores anteriores (**mra**) ocupam a região mais interna do pé e se dirigem quase que ventralmente. Os feixes musculares da cada um dos retratores anteriores se encontram na porção mediana destes, formando uma região mais espessa e curta e em seguida dirigem-se cada um para um lado do pé.

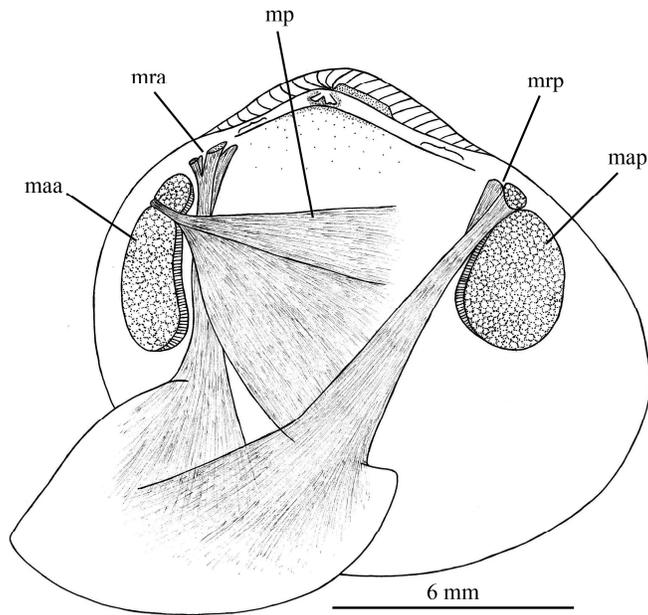
Em *T. lineata* os retratores anteriores (**mra**) de cada lado estão inseridos acima do adutor anterior, não se apóiam sobre a porção dorsal deste, e deixam uma cicatriz de formato triangular nas valvas (Fig. 29). Em *S. carnaria* os retratores anteriores também estão inseridos acima do adutor anterior e não se apóiam sobre a porção dorsal deste. Antes de sua inserção na concha, os retratores anteriores se dividem em duas porções, sendo a mais anterior menor, concentrando cerca de 1/3 dos feixes musculares, e a posterior maior, concentrando cerca de 2/3 dos feixes musculares (Fig. 30). A porção anterior deixa uma cicatriz de formato circular nas valvas, já a porção posterior deixa uma cicatriz alongada e de formato ovalado. Em *S. pisiformis* os retratores anteriores também estão inseridos acima do adutor anterior, mas diferentemente de *S. carnaria* não se dividem e estão apoiados sobre sua face dorsal e deixam uma pequena cicatriz ovalada nas valvas.

Nas três espécies os retratores posteriores (**mrp**) de cada lado se apóiam sobre o dorso do adutor posterior, deixando nas valvas uma cicatriz de formato triangular em *T. lineata*, triangular ovalada em *S. carnaria* e elíptica, alongada dorso-ventralmente, em *S. pisiformis* (Figs. 29 a 31). Ocupam uma posição intermediária no pé, entre o músculo retrator anterior e o protrator. Os retratores posteriores confluem pouco antes do rim, onde as fibras de cada feixe se entrecruzam e depois se dividem, irradiando-se por toda a lateral do pé.

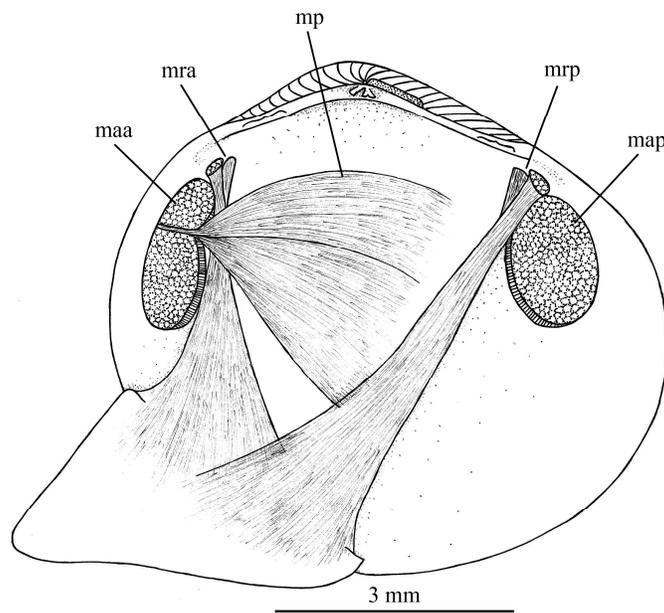
Nas três espécies os músculos protratores (**mp**) de cada lado do corpo penetram no adutor anterior, se fixando na respectiva valva junto com as fibras deste. A partir de sua inserção nas valvas os protratores se irradiam em leque por toda a região proximal do pé que abriga a massa visceral, os feixes musculares mais externos se irradiam para as porções mais dorsais, já os mais internos se irradiam para as porções mais ventrais. Os protratores formam a camada muscular mais externa do pé (Figs. 29 a 31).



**Figura 29:** *Tellina lineata*. Musculatura do pé vista pelo lado esquerdo. **maa**, músculo adutor anterior; **map**, músculo adutor posterior; **mp**, músculo protrator do pé; **mra**, músculo retrator anterior do pé; **mrp**, músculo retrator posterior do pé.



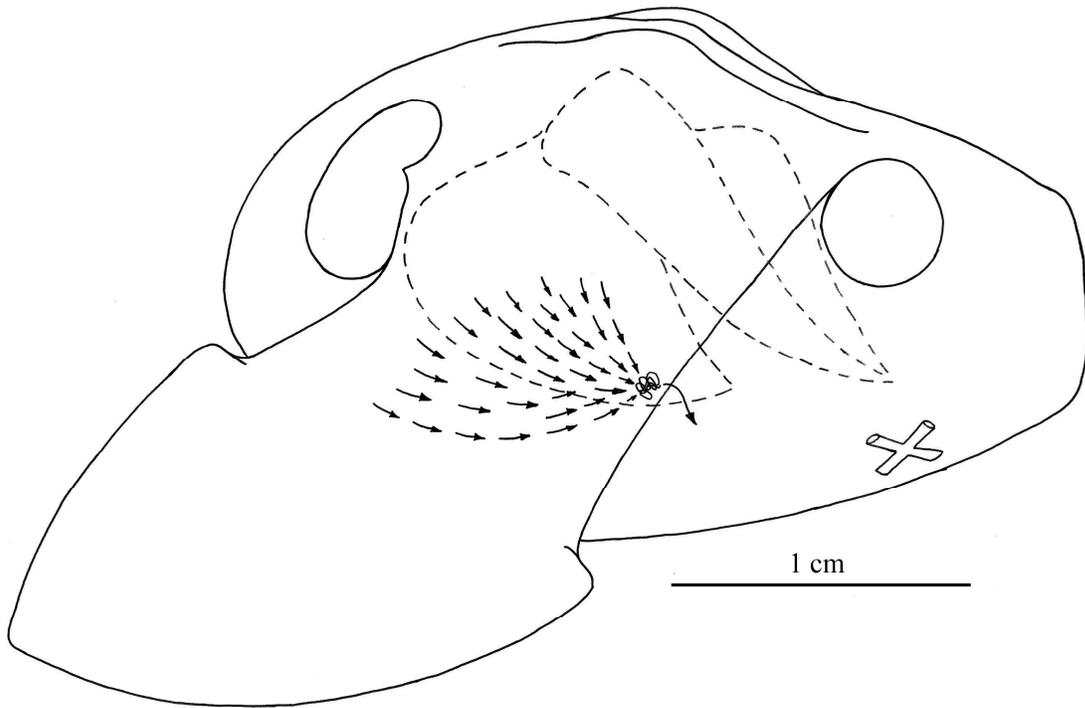
**Figura 30:** *Strigilla carnaria*. Musculatura do pé vista pelo lado esquerdo. **maa**, músculo adutor anterior; **map**, músculo adutor posterior; **mp**, músculo protrator do pé; **mra**, músculo retrator anterior do pé; **mrp**, músculo retrator posterior do pé.



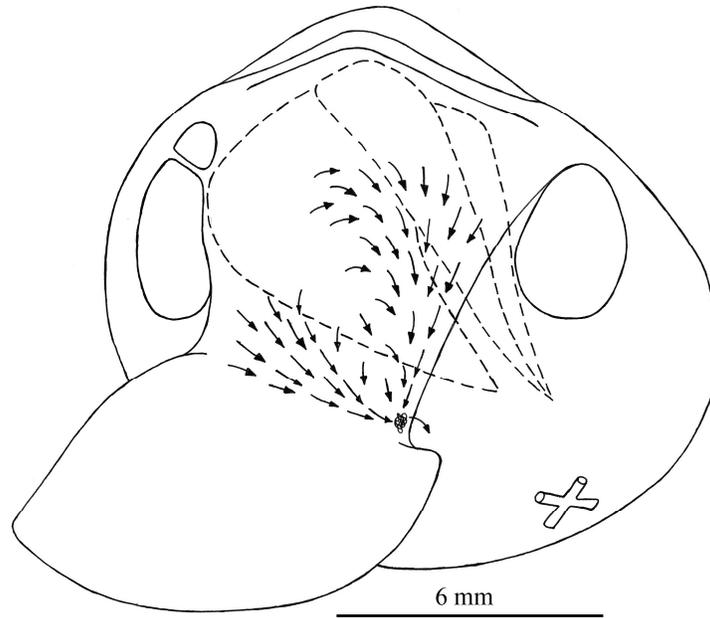
**Figura 31:** *Strigilla pisiformis*. Musculatura do pé vista pelo lado esquerdo. **maa**, músculo adutor anterior; **map**, músculo adutor posterior; **mp**, músculo protrator do pé; **mra**, músculo retrator anterior do pé; **mrp**, músculo retrator posterior do pé.

Em *T. lineata*, o epitélio do pé exibe atividade ciliar somente na porção que abriga a massa visceral, pouco acima do “calcanhar” formado antes do início de sua porção distal muscular, na área de contato com os palpos labiais internos e próximo às demibrânquias (Fig. 32). As correntes ciliares direcionam o material em direção ventral e posterior, onde é acumulado próximo ao “calcanhar” do pé. Esse material aglutinado por muco precipita para o manto onde é transferido para próximo da abertura do sifão inalante e rejeitado como pseudofeces. Quando há um excesso de material precipitado, o pé se contrai aproximando a região do “calcanhar” da abertura do sifão inalante, agilizando o processo de descarte de material excedente indesejado.

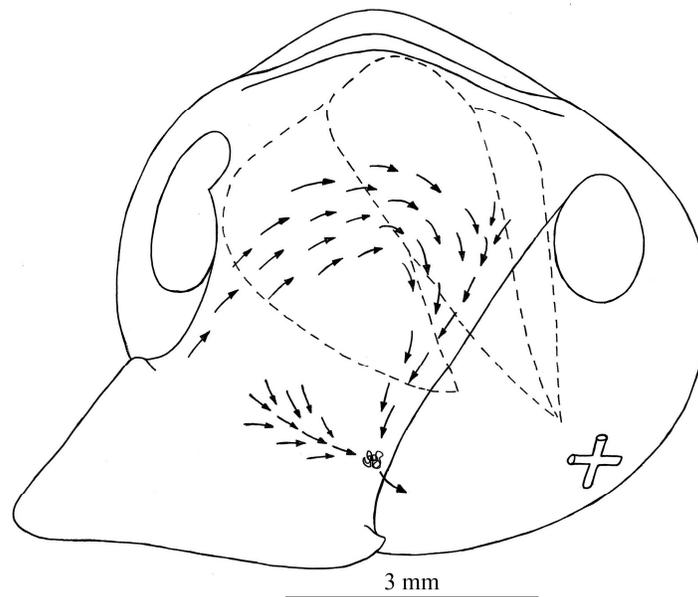
As duas espécies de *Strigilla* estudadas apresentaram correntes ciliares muito ativas no epitélio do pé, mas somente na porção que abriga a massa visceral, pouco acima do “calcanhar” formado antes do início de sua porção distal muscular, na área de contato com os palpos labiais internos e próximo às demibrânquias. A atividade ciliar no epitélio do pé é muito semelhante em ambas as espécies (Figs. 33 e 34), onde duas correntes atuam no local. A primeira, mais forte em *S. carnaria*, recolhe o material próximo à “divisão” entre as duas porções do pé e corre quase que horizontalmente, direcionando as partículas posteriormente para próximo do “calcanhar” do pé. A segunda captura partículas nas regiões mais dorsais do epitélio do pé, e no caso de *S. pisiformis* em porções mais anteriores também, e as direcionam ventralmente, correndo ao longo da margem posterior da porção do pé que abriga a massa visceral. A segunda corrente termina junto com a primeira, próximo do “calcanhar” do pé, onde todo o material é concentrado, aglutinado por muco e transferido para os tratos de rejeição do manto, onde será descartado como pseudofeces.



**Figura 32:** *Tellina lineata*. Correntes ciliares sobre o epitélio da região proximal do pé que abriga a massa visceral. Contornos em linha tracejada indicam a posição dos palpos labiais, da demibrânquia interna e demibrânquia externa.



**Figura 32:** *Strigilla carnaria*. Correntes ciliares sobre o epitélio da região proximal do pé que abriga a massa visceral. Contornos em linha tracejada indicam a posição dos palpos labiais, da demibrânquia interna e demibrânquia externa.



**Figura 32:** *Strigilla pisiformis*. Correntes ciliares sobre o epitélio da região proximal do pé que abriga a massa visceral. Contornos em linha tracejada indicam a posição dos palpos labiais, da demibrânquia interna e demibrânquia externa.

## F. Trato digestivo (Figs. 33, 34 e 35)

A configuração geral do trato digestivo de *T. lineata*, *S. carnaria* e *S. pisiformis* está representada nas Figuras 33, 34 e 35 e sua descrição segue abaixo.

Após a boca (**b**), segue-se o esôfago (**eso**) que se prolonga em direção posterior. Nas três espécies o esôfago é achatado dorso-ventralmente, relativamente longo e se une ao estômago na região dorsal-anterior deste, logo abaixo do capuz dorsal.

As três espécies apresentaram estômago (**est**) globular, com paredes finas, frágeis, de coloração branco opaca e semitransparentes. O estômago em *T. lineata*, *S. carnaria* e *S. pisiformis* pertence ao tipo V de PURCHON (1960), uma vez que a tiflossole maior penetra em ambos os cecos digestivos, passando primeiro pelo direito e depois pelo esquerdo, onde, na família Tellinidae, acaba em uma espiral longa. Da região posterior do teto do estômago, projeta-se o apêndice (**ap**) alongado e com formato digitiforme, estrutura homóloga ao “ceco póstero-dorsal” como denominado por YONGE (1949). As paredes do apêndice apresentam grande poder de distensão, de forma que a estrutura assume uma forma diferente dependendo da quantidade e do local do material no interior desta. O apêndice é muito desenvolvido em *S. carnaria* e se alonga posteriormente, se entremeando no segundo conjunto de voltas do intestino. Ainda do teto do estômago, projetando-se para a esquerda, se encontra o amplo capuz dorsal (**cd**), que se curva em direção posterior. Do lado esquerdo do estômago, sob o capuz dorsal, situa-se a bolsa esquerda (**be**), que se abre na região anterior do estômago, abaixo da desembocadura do esôfago. Em *T. lineata* a bolsa esquerda é ampla, alongada e possui dois ramos, um que se estende anteriormente e outro que se estende posteriormente. Essa bolsa recebe dutos vindos dos divertículos digestivos nas extremidades distais de seus dois ramos. Em ambas as espécies de *Strigilla* a bolsa esquerda não é tão desenvolvida, se prolonga posteriormente e recebe dutos do divertículo digestivo em sua extremidade distal.

O restante dos dutos vindos da densa massa de divertículos digestivos, que cobre grande parte das regiões frontal e lateral esquerda e direita do estômago e saco do estilete, abre-se no estômago pelos cecos direito e esquerdo. Em *T. lineata* o ceco direito (**cdi**) é curto, altamente reduzido, abre-se do lado direito do estômago e se estende anteriormente. O ceco direito recebe dutos do divertículo digestivo principalmente em sua extremidade distal anterior, mas alguns ramos também desembocam próximo de seu início. Em ambas

as espécies de *Strigilla* estudadas, o ceco direito (**cdi**) é ainda mais reduzido que em do que observado em *T. lineata*. O ceco direito, muito curto e quase vestigial, recebe dutos do divertículo digestivo quase que diretamente na parede do estômago, no lado direito.

Nas três espécies, o ceco esquerdo (**ces**) abre-se na região anterior do estômago, ao lado do início da bolsa esquerda, é cilíndrico, muito desenvolvido, recebendo vários dutos dos divertículos digestivos e se estendendo ventralmente até metade do saco do estilete cristalino. Neste ponto, em *T. lineata*, o ceco esquerdo se bifurca em duas porções, uma se ramificando para lado direito do saco do estilete e outra para o lado esquerdo. Em *S. carnaria*, o ceco esquerdo se bifurca em duas porções iguais na metade de sua extensão, que se estendem ventralmente.

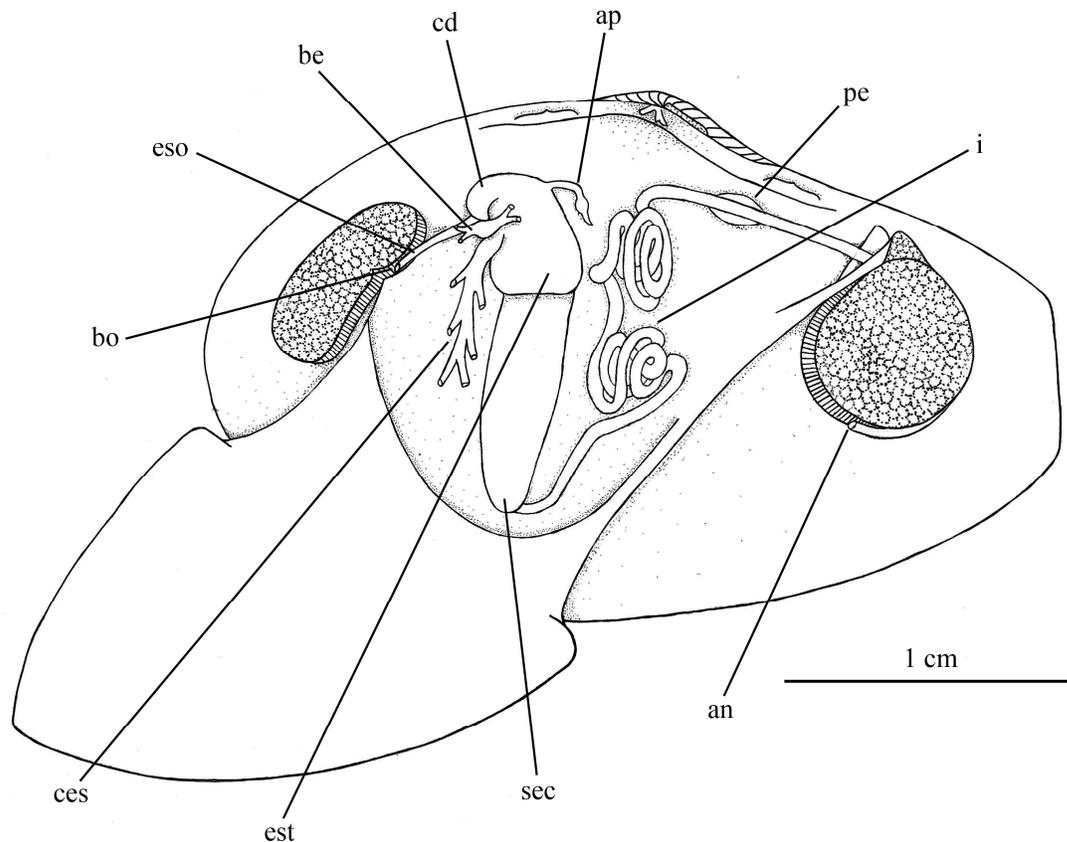
Nas três espécies o saco do estilete cristalino (**sec**) e o intestino (**i**) abrem-se juntos no assoalho do estômago na região póstero-ventral deste, separados pelas tiflossoles maior e menor. O saco do estilete possui formato cônico e prolonga-se em direção ventral. O estilete cristalino possui formato de bastão, é bem rígido, está sempre presente em espécimes vivos e fixados e sua extremidade distal projeta-se para dentro do estômago, ocupando grande parte do espaço interno desse órgão.

O intestino continua a partir da região distal do saco do estilete, do lado direito e dirige-se para o interior do corpo do bivalve. Há gônadas entremeadas nas alças do intestino, formando uma massa bem compacta, mas se desprendem com facilidade. As paredes do intestino são brancas, semitransparentes e muito elásticas, apresentando grande poder de distensão. O calibre do intestino é praticamente constante ao longo de toda sua extensão. Nas três espécies o intestino descreve um número considerável de voltas, assumindo a forma de um novelo, típico de bivalves comedores de depósito. As voltas estão divididas em dois conjuntos distintos, o primeiro na altura do saco do estilete cristalino e o segundo na altura do estômago.

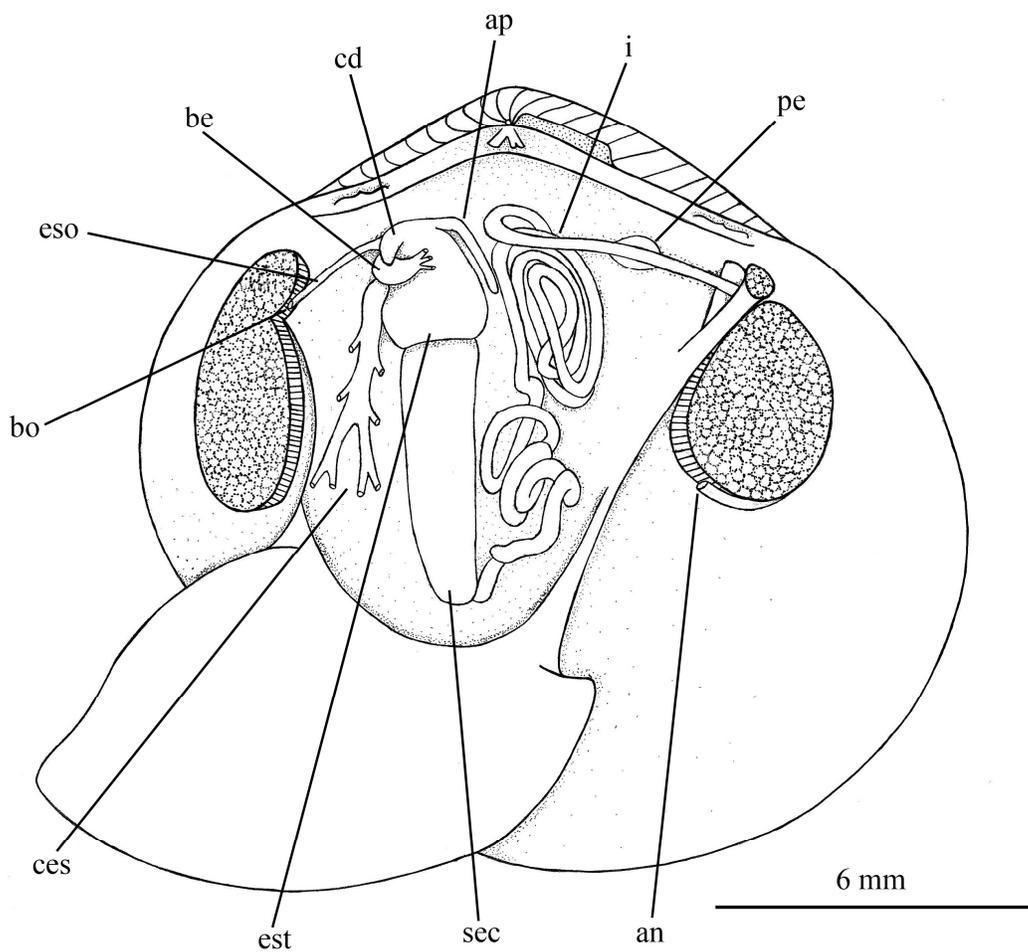
Em *T. lineata*, o primeiro conjunto consiste em quatro voltas em um plano vertical, já no segundo conjunto, o intestino descreve outras três voltas circulares nesse mesmo plano. Em *S. carnaria*, o intestino descreve uma pequena volta no plano horizontal e depois dá continuidade ao primeiro conjunto de voltas, composto por quatro voltas no plano vertical. O segundo conjunto é composto por três a quatro voltas, também no plano vertical, que concentram grande parte das pelotas fecais. Em *S. pisiformis*, o primeiro conjunto

consiste em três pequenas voltas no plano vertical, já no segundo conjunto, o intestino descreve mais duas a três voltas também nesse mesmo plano.

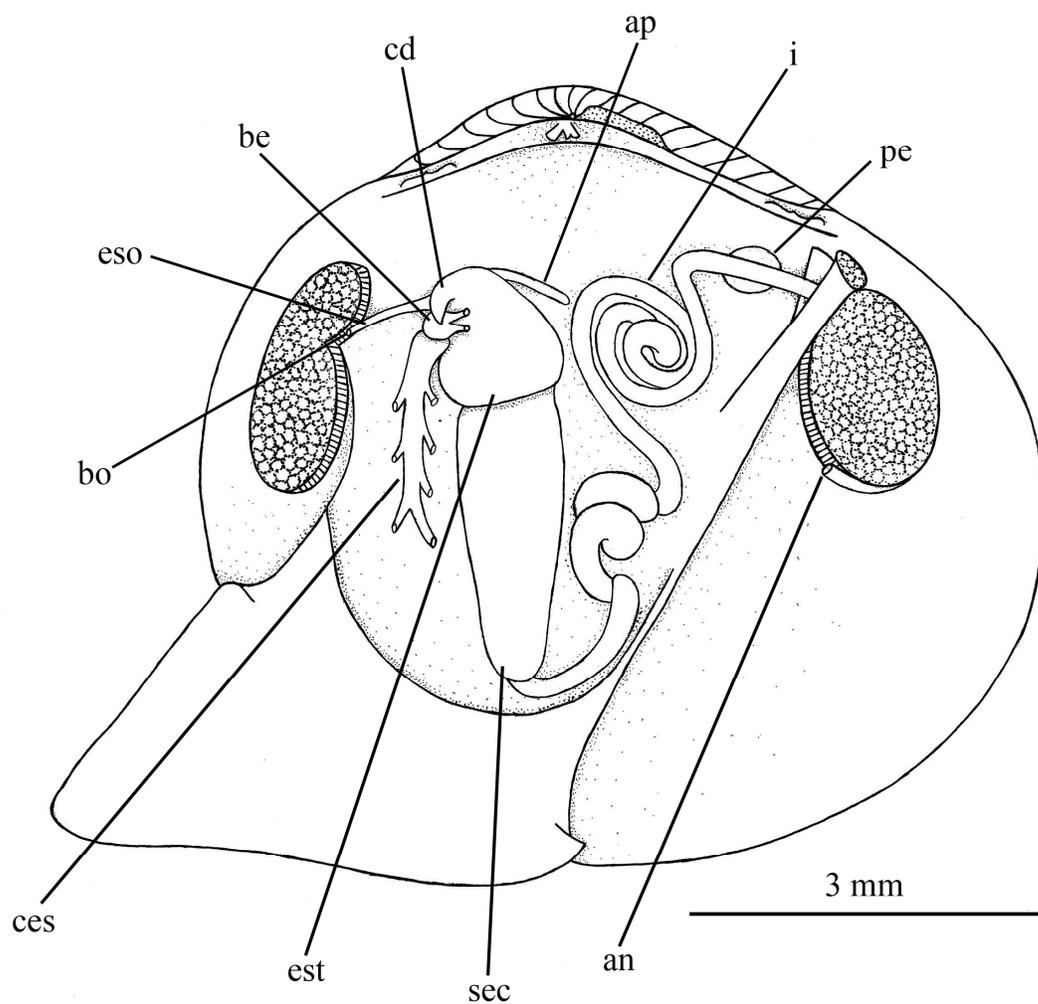
Após o segundo conjunto de voltas o intestino atinge o pericárdio, atravessa o ventrículo e passa sobre a superfície dorsal do adutor posterior, desembocando no ânus (**an**).



**Figura 33:** *Tellina lineata*. Configuração geral do trato digestivo visto pelo lado esquerdo do animal, após a retirada dos órgãos da cavidade do manto, das glândulas do divertículo digestivo e gônadas. **an**, anus; **ap**, apêndice; **be**, bolsa esquerda; **bo**, boca; **cd**, capuz dorsal; **ces**, ceco esquerdo; **dd**, divertículo digestivo; **eso**, esôfago; **est**, estômago; **i**, intestino; **pe**, pericárdio; **sec**, saco do estilete cristalino.



**Figura 34:** *Strigilla carnaria*. Configuração geral do trato digestivo visto pelo lado esquerdo do animal, após a retirada dos órgãos da cavidade do manto, das glândulas do divertículo digestivo e gônadas. **an**, anus; **ap**, apêndice; **be**, bolsa esquerda; **bo**, boca; **cd**, capuz dorsal; **ces**, ceco esquerdo; **dd**, divertículo digestivo; **eso**, esôfago; **est**, estômago; **i**, intestino; **pe**, pericárdio; **sec**, saco do estilete cristalino.



**Figura 35:** *Strigilla pisiformis*. Configuração geral do trato digestivo visto pelo lado esquerdo do animal, após a retirada dos órgãos da cavidade do manto, das glândulas do divertículo digestivo e gônadas. **an**, anus; **ap**, apêndice; **be**, bolsa esquerda; **bo**, boca; **cd**, capuz dorsal; **ces**, ceco esquerdo; **dd**, divertículo digestivo; **eso**, esôfago; **est**, estômago; **i**, intestino; **pe**, pericárdio; **sec**, saco do estilete cristalino.

#### 4. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

---

Os dois gêneros da subfamília Tellininae presentes no litoral brasileiro, *Tellina* e *Strigilla*, foram contemplados no presente estudo. As três espécies selecionadas, *T. lineata*, *S. carnaria* e *S. pisiformis*, são comuns na zona entre marés em praias calmas e protegidas

do litoral norte do Estado de São Paulo. De fato, essas espécies ocorrem somente em pequenas profundidades, sendo mais características da zona entre marés, como registrado por RIOS (1994, 2009) e ARRUDA (2005).

Das três espécies de Tellininae estudadas, *T. lineata* é a mais comum, apresentando uma ampla distribuição nas praias do litoral norte do Estado de São Paulo, como registrado por DENADAI *et al.* (2005), ocorrendo tanto em praias de sedimento arenoso (DENADAI *et al.*, 2001), quanto em praias de sedimento lodoso (ARRUDA AMARAL, 2003). No presente estudo, *T. lineata* foi coletada somente na Praia da Cidade, onde o sedimento é predominantemente lodoso, apresentando altas quantidades de silte/argila e matéria orgânica. As duas espécies de *Strigilla* estudadas apresentam uma distribuição mais restrita no litoral norte de São Paulo (DENADAI *et al.*, 2005). *Strigilla carnaria* foi coletada em duas praias, na Praia da Cidade, onde o sedimento é lodoso e na Praia de Barequeçaba, onde o sedimento é arenoso. Já *S. pisiformis* foi encontrada e coletada somente na Praia de Barequeçaba. Nota-se uma maior plasticidade de *T. lineata* e *S. carnaria* em relação ao tipo do ambiente que habitam, uma vez que ocorrem tanto em locais de sedimento arenoso quanto em locais de sedimento lodoso. *Strigilla. pisiformis* apresenta uma maior seletividade quanto ao tipo de ambiente, sendo mais restrita a locais de sedimento arenoso.

Em condições de laboratório, *T. lineata* apresentou o mesmo comportamento que exibe em seu ambiente natural, de permanecer profundamente enterrada no substrato e sempre apoiada na valva esquerda, fato corroborado pela curvatura da concha para a direita na região posterior, onde os sifões são protraídos. O comportamento de permanecer apoiado sobre a valva esquerda quando enterrados foi registrado para outras espécies de *Tellina* por HOLME (1961), que relacionou essa característica ao hábito de vida depositívoro, uma vez que permanecer na horizontal facilita a migração horizontal pelo substrato, permitindo o bivalve explorar novos locais, e a dispersão dos indivíduos no ambiente. As espécies de *Strigilla* estudadas assumem uma posição vertical quando estão enterradas no substrato e não apresentam nenhuma curvatura da concha para a direita na região posterior.

As três espécies de Tellininae estudadas apresentam sifões muito longos e que atingem várias vezes o comprimento da concha, o que permite que elas se enterrem a profundidades consideravelmente maiores que o seu tamanho. Como o tamanho dos sifões nas espécies de Tellinidae é diretamente proporcional ao tamanho do indivíduo, logo, a

profundidade que cada espécie consegue alcançar vai variar de acordo com o seu tamanho de concha. *Tellina lineata* e *S. carnaria* se enterram a profundidades maiores, a primeira atingindo 20 cm e a segunda 15 cm. *S. pisiformis*, devido ao seu tamanho diminuto, se enterra a profundidades menores (em média 5 a 7 centímetros), correndo assim um risco maior de ser desenterrada e retirada do substrato.

Algumas características dos bivalves da superfamília Tellinoidea são bons indicativos do seu modo alimentar, como por exemplo, a relação de tamanho entre os palpos labiais e os ctenídios, a presença de ctenídios incompletos com demibrânquia externa rebatida para o dorso, e o comportamento do sifão inalante (YONGE, 1949). De fato, o comportamento do sifão inalante é um elemento crucial para se determinar o modo de alimentação de uma espécie, como já demonstrado em alguns estudos, como por exemplo, REID & REID (1969) e GILBERT (1977a) com espécies de *Macoma*. De uma forma geral, quando o sifão inalante se mantém passivo, estendido na coluna d'água ou retraído dentro do substrato, é um forte indício de suspensivoria; já um sifão inalante muito ativo e que suga ativamente o substrato é indicativo de um bivalve comedor de depósito.

*Tellina lineata* apresenta um sifão inalante muito ativo, que se curva em “U”, colocando a abertura próxima do substrato, sugando ativamente a matéria orgânica depositada, o que pode classificar a espécie como predominantemente depositívora. O comportamento alimentar da espécie foi estudado por ARRUDA *et al.* (2003) e os resultados encontrados pelos autores foi confirmado pelo presente estudo. Além do sifão inalante muito ativo, a espécie apresenta outras características de um bivalve comedor de depósito típico, como palpos labiais muito grandes em relação aos ctenídios e a posição horizontal adotada no sedimento. O comportamento alimentar em espécies de *Tellina* já foi estudado por alguns autores como, entre eles, YONGE (1949), que descreveu o comportamento alimentar de *T. tenuis*. Diferentemente de *T. lineata*, nessa espécie o sifão inalante permanece apoiado sobre a superfície do substrato, aparentemente passivo, mas suga o sedimento e a matéria orgânica depositada nele, permitindo assim o autor classificar a espécie como comedora de depósito.

Durante as observações feitas com espécimes vivos mantidos em aquários, ambas as espécies de *Strigilla* estudadas permaneceram com os sifões no interior do substrato. O fato de permanecer com o sifão inalante passivo e dentro do substrato é indicativo de um hábito

alimentar suspensívoro (YONGE, 1949; ARRUDA *et al.*, 2003) e dificulta a determinação do hábito alimentar nessas espécies, uma vez que também apresentam várias outras características típicas de bivalves depositívoros. Também não foram detectados marcas ou rastros que indicassem a presença de *S. carnaria* no seu ambiente natural (*S. pisiformis* ocorreu somente no infralitoral), como ocorre em outras espécies de Tellinidae depositívoras, como por exemplo *M. constricta* (ARRUDA *et al.*, 2003) e *M. balthica* (BRAFIELD & NEWELL, 1961; GILBERT, 1977a). Tendo como base somente o comportamento dos sífões, *S. carnaria* e *S. pisiformis* seriam classificadas como suspensívoras, mas ambas apresentam várias características de bivalves depositívoros como ctenídios com demibrânquia externa incompleta e rebatida para o dorso; palpos labiais mais desenvolvidos que os ctenídios; presença de órgãos sifonais; e intestino longo e enrolado. Esse mosaico de características que classificam essas espécies tanto como suspensívoras quanto depositívoras já foi observado para outras espécies de Tellinoidea como *Semele profícua* e *Semele purpurascens* (DOMANESCHI, 1995) e *Sanguinolaria sanguinolenta* (MORIYA, 1999). Espécies com essas características podem ser classificadas como depositívoras passivas, uma vez que o sífão inalante permanece deitado sobre a superfície do substrato ou com a abertura bem próxima de seu limite, e pode, de forma passiva, aspirar o sedimento junto com a corrente d'água inalante. Tais espécies são consideradas etapas intermediárias entre os dois extremos encontrados nos Tellinoidea, os suspensívoros e os depositívoros.

O sífão inalante dessas três espécies, bem ativo em *T. lineata* e aparentemente passivo nas espécies de *Strigilla*, com abertura simples rodeada por tentáculos lobados ou digitiformes curtos, não possuem barreiras que efetivamente impeçam a entrada de grandes quantidades de partículas na cavidade palial. Ao chegar a essa cavidade, no entanto, as partículas são rapidamente selecionadas pela intensa atividade ciliar dos órgãos dessa região, que apresentam adaptações para lidar com esse grande aporte de material. O material selecionado para a ingestão é rapidamente direcionado para a boca e o excesso indesejado para os tratos de rejeição do manto.

A forma dos ctenídios de *T. lineata*, *S. carnaria* e *S. pisiformis*, com demibrânquia interna completa e externa incompleta e rebatida para o dorso é uma das adaptações para lidar com um grande aporte de material, de acordo com YONGE (1949). Essa conformação

do órgão, propicia uma maior eficiência no transporte e triagem do material que entra em contato com os ctenídios, uma vez que a demibrânquia externa e a lamela ascendente da demibrânquia interna formam uma superfície contínua, como também contribui para um menor risco de danificação destes. A presença de um sulco alimentar marginal nessas espécies aumenta a eficiência no transporte de partículas para a região oral e o volume de material direcionado para a boca.

Nessa região, os palpos labiais, mais desenvolvidos que os ctenídios desempenham grande papel na seleção das partículas que serão ingeridas. A grande atividade ciliar dos palpos labiais observada nessas espécies está relacionada tanto com o reaproveitamento de partículas, selecionando ao máximo o material trazido pela corrente inalante e evitando seu descarte imediato, quanto com a limpeza da cavidade palial, aumentando sua eficiência ao se enrolar, formando um cone, prevalecendo assim as correntes de rejeição na margem ventral livre dos palpos.

A importância da anatomia na determinação do hábito alimentar nas espécies de Tellinidae, principalmente as relações morfológicas e funcionais entre os palpos labiais e ctenídios, já foi demonstrada nos estudos de GILBERT (1977b) e WILSON (1990). GILBERT (1977b) estudou aspectos do hábito alimentar de três espécies de *Tellina*, *T. gouldii*, *T. candeana* e *T. sybaritica*, que coexistem em Tuckertown Bay, Bermudas. Algumas diferenças na morfologia dos palpos labiais (tamanho, altura e número de pregas) e na anatomia interna do estômago foram registradas nessas espécies de *Tellina* comedoras de depósito e a autora relacionou essas diferenças com a capacidade dessas de coexistir no mesmo ambiente, uma vez que exploram os recursos alimentar de forma diferenciada. *Tellina candeana* e *T. sybaritica* apresentaram preferência por sedimentos mais finos (com partículas de menor tamanho) e *T. gouldii* apresentou preferência por sedimento mais grosso (grãos de maior tamanho), fato evidenciado também pelo tamanho médio das partículas encontradas no estômago dos indivíduos analisados. WILSON (1990) estudou a morfologia dos ctenídios e palpos labiais de duas espécies de *Tellina*, *T. tenuis* e *T. fabula*, especificamente a relação de tamanho entre esses dois órgãos e relacionou tal aspecto com seu hábito alimentar, uma vez que palpos labiais maiores que os ctenídios é um indício e uma adaptação ao hábito de vida depositívoro (YONGE, 1949). *Tellina fabula* apresentou uma maior relação de tamanho palpo/ctenídio que *T. tenuis*, uma vez que a primeira

apresenta as brânquias consideravelmente menores que a última. O autor relacionou a maior relação de tamanho entre os palpos labiais e os ctenídios em *T. fabula* com sua presença em locais de sedimento mais fino, onde não foi registrada a presença de *T. tenuis*, que pode não conseguir lidar com grandes quantidades de partículas ou não consegue competir com *T. fabula* nesses ambientes. O sedimento tem papel fundamental na dieta dessas duas espécies, que podem também se alimentar de material em suspensão na coluna d'água, dificultando assim a classificação do seu hábito alimentar. Mas o autor conclui que, de uma forma geral, *T. fabula* está melhor adaptada ao modo de vida depositívoro, devido a maior relação de tamanho entre palpo/ctenídio encontrada na espécie.

Outros caracteres anatômicos são bons indícios do hábito de vida de espécies de bivalves, como por exemplo, a presença de órgãos sifonais nas adjacências da abertura proximal do sifão inalante. A ocorrência de estruturas originadas dos lobos do manto é bastante comum em alguns grupos de Tellinoidea e muitas vezes está intimamente ligada a espécies que capturam grandes quantidades de material com o sifão inalante e que apresentam o hábito alimentar de comedor de depósito. Os órgãos sifonais já foram descritos para várias espécies de *Tellina* (YONGE, 1949; MORIYA, 2005) e ocorrem em *T. lineata*, *S. carnaria* e *S. pisiformis*. Nessas três espécies, o órgão sifonal é unilateral, presente somente do lado esquerdo e é simples, apresentando uma margem livre lobulada desprovida de ramificações. Apesar de não serem muito desenvolvidos, os órgãos sifonais nessas espécies apresentaram correntes ciliares bem ativas, selecionando rapidamente o material que entrou em contato com sua superfície. A presença de órgãos sifonais aumenta a área de triagem do manto, acelerando o processo de descarte de material indesejado, encaminhando o excesso para próximo da base do sifão inalante para ser eliminado como pseudofeces. Os órgãos sifonais são sensíveis a estímulos e apresentam grande poder de contração e expansão, o que exerce algum controle sobre o fluxo de material que entra pela corrente inalante. Se há um grande aporte de material, essas estruturas podem se expandir, formando uma barreira contra a entrada de partículas, já iniciando a seleção das partículas trazidas pela corrente inalante, ao se contraírem, não bloqueiam o caminho, deixando livre a entrada de material para a cavidade palial. As três espécies de Tellininae estudadas não apresentaram outras estruturas originadas dos lobos do manto como as pregas adicionais ou quartas pregas, que formam o canal de rejeição (“waste channel”).

*Tellina lineata*, *Strigilla carnaria* e *S. pisiformis* apresentaram, de uma forma geral, o trato digestivo muito semelhante morfológicamente, com um intestino longo e enrolado. Assim como já descrito para outros tellínídeos por PURCHON (1960) e YONGE (1949), o ceco digestivo direito nas três espécies é reduzido e o esquerdo é bem desenvolvido, se estendendo ventralmente até cerca da metade do saco do estilete cristalino, recebendo vários dutos da densa massa de divertículos digestivos. O estômago de *T. lineata*, *S. carnaria* e *S. pisiformis* pertence ao tipo V de PURCHON (1960), assim como registrado pelo autor para outros Tellinidae. O intestino com trajeto longo e enovelado é característico de comedores de depósito (YONGE (1949), fato relacionado à necessidade de acumular grandes quantidades de partículas provenientes do estômago, para consolidá-las finalmente como fezes. *Strigilla pisiformis* apresentou um intestino com trajeto mais simples e curto que as outras duas espécies, *T. lineata* e *S. carnaria*, onde esse é mais elaborado, descrevendo várias voltas, assumindo um aspecto enovelado. Tal fato pode estar relacionado com o tamanho diminuto de *S. pisiformis*, como também ao tipo de ambiente onde a espécie ocorre. *Strigilla pisiformis* ocorre somente em locais de sedimento arenoso, enquanto *S. carnaria* e *T. lineata* ocorrem tanto em praias de sedimento arenoso quanto lodoso. Logo, *S. pisiformis* lida com menores quantidades de material que *T. lineata* e *S. carnaria*, que apresentam de um intestino mais longo para poder consolidar as pelotas fecais e todo o material ingerido. Um padrão encontrado nas três espécies de Tellininae estudadas e que aparentemente ocorre em vários outros Tellinidae, é a trajetória do intestino que descreve dois conjuntos de voltas distintas, sendo o segundo conjunto mais desenvolvido e onde se concentra a grande maioria das pelotas fecais.

A morfologia geral dos órgãos e estruturas da cavidade palial de *T. lineata* é muito semelhante ao descrito na literatura para outras espécies do gênero, como *T. tenuis* (YONGE, 1949), *T. fabula* (WILSON, 1990) e *T. petitiana* (BÁRON & CIOCCO, 1997; CIOCCO & BARÓN, 1998). Dessas três espécies citadas, *T. lineata* se assemelha mais à de *T. petitiana*, que teve sua anatomia detalhadamente estudada por BÁRON & CIOCCO (1997, 1998) e CIOCCO & BARÓN (1998). Todas as espécies, incluindo *T. lineata*, apresentam ctenídios com demibrânquia externa incompleta e rebatida para o dorso e palpos labiais bem desenvolvidos. A relação de tamanho entre os palpos labiais e os ctenídios encontrada em *T. lineata* é mais semelhante ao descrito para *T. fabula* (WILSON,

1990) e *T. petitiana* (CIOCCO & BARÓN, 1998), onde os palpos labiais são bem mais desenvolvidos que os ctenídios, diferentemente do que ocorre em *T. tenuis* (YONGE, 1949; WILSON, 1990) onde a relação de tamanho palpo/ctenídio não é tão grande e os ctenídios possuem tamanho considerável. A ocorrência de palpos labiais mais desenvolvidos que os ctenídios está relacionada com a necessidade do bivalve de lidar com grandes quantidades de material que entram na cavidade palial, presença em locais de sedimento fino e é um forte indício do hábito de comedor de depósito. O formato do pé nas espécie de *Tellina* também é bem característico, a porção distal é diferenciada da porção proximal que abriga a massa visceral, possui formato triangular, é muito muscular e exibe grande atividade. A configuração geral do trato digestivo de *T. lineata* também se assemelha a de várias outras espécies do gênero, como descrito por YONGE (1949), PURCHON (1960), GILBERT (177b), e CIOCCO & BARÓN (1998).

As características morfológicas e comportamentais de *T. lineata* apresentadas neste estudo classificam a espécie como uma comedora de depósito típica e indicam que essa possui eficientes mecanismos para lidar com grandes quantidades de partículas que entram na cavidade palial, rapidamente selecionando materiais para ingestão e encaminhando materiais indesejados para tratos de rejeição no manto. Dentre as características que contribuem para essa classificação de seu hábito alimentar, pode-se citar a grande atividade ciliar presente no manto e nos órgãos e estruturas da cavidade palial; sifão inalante muito ativo e que se curva em “U” para o substrato, sugando matéria orgânica depositada no sedimento; posição horizontal adotada no interior do sedimento; ctenídios com demibrânquia externa incompleta e rebatida para o dorso; palpos labiais mais desenvolvidos que os ctenídios; presença de órgãos sifonais; e intestino longo e enrolado.

O gênero *Strigilla* foi muito pouco estudado tanto em âmbito nacional quanto em escala global e ainda são inéditos na literatura dados sobre a anatomia e biologia de espécies do grupo. Até o presente trabalho, nenhum estudo detalhado de tal natureza foi conduzido com espécies de *Strigilla*, somente ARRUDA (2005) fez uma breve descrição da conformação geral dos órgãos e estruturas do complexo palial de duas espécies do gênero, *S. carnaria* e *S. producta*, com o intuito de fornecer alguns elementos que auxiliassem a identificação dessas duas espécies, que pertencem ao mesmo subgênero. Nesse caso, a concha dos jovens de *S. carnaria* é muito semelhante externamente a dos adultos de *S.*

*producta*, mas sua anatomia interna é diferente, sendo uma importante ferramenta taxonômica. O grupo recebeu mais atenção em estudos de taxonomia e distribuição geográfica mais gerais para espécies de Tellinidae ou Tellininae, como os de BOSS (1969a, 1969b), COAN (1971), RIOS (1994, 2009), COAN *et al.* (2000) e ARRUDA (2005).

De uma forma geral, *S. carnaria* e *S. pisiformis* apresentam anatomia muito similar. De fato, a morfologia e o funcionamento dos órgãos e estruturas da cavidade palial; o comportamento dos sifões e suas respectivas aberturas; as correntes ciliares presentes no epitélio do manto do pé; a morfologia do pé e sua musculatura associada; e a configuração geral do trato digestivo nessas duas espécies são muito semelhantes. Apesar dessa grande semelhança em termos anatômicos, as duas espécies são facilmente distinguidas por caracteres conquiliológicos. *Strigilla pisiformis* já apresenta um tamanho bem menor que *S. carnaria*, mas a principal diferença entre as duas espécies está na ornamentação na concha e o número de dobras que ocorrem na região posterior. *Strigilla carnaria* possui somente uma dobra com ângulo agudo direcionado ventralmente, já *S. pisiformis* possui duas dobras, a primeira com ângulo agudo direcionado ventralmente e a segunda com ângulo agudo direcionado dorsalmente.

As características anatômicas de *S. carnaria* e *S. pisiformis* indicam que as duas espécies possuem eficientes mecanismos para lidar com grandes quantidades de partículas que entram na cavidade palial, rapidamente selecionando o material a ser ingerido e encaminhando o excesso indesejado para os tratos de rejeição do manto. Entre essas características pode-se citar a grande atividade ciliar presente no manto e nos órgãos e estruturas da cavidade palial; ctenídios com demibrânquia externa incompleta e rebatida para o dorso; palpos labiais mais desenvolvidos que os ctenídios; presença de órgãos sifonais; e intestino longo e enrolado. Essas características são típicas de bivalves comedores de depósito e poderiam classificar *S. carnaria* e *S. pisiformis* como predominantemente depositívoras, mas ambas as espécies apresentaram um sifão inalante passivo que permaneceu no interior do substrato todo o tempo que indivíduos foram mantidos em laboratório. Tal fato dificulta a determinação exata do hábito alimentar nessas espécies, uma vez que esse comportamento é indício de suspensivoria e típico de bivalves que se alimentam de matéria orgânica em suspensão na coluna d'água. Para POHLO (1969) e REID (1971), o comportamento do sifão inalante é um componente chave na classificação

do hábito alimentar de uma espécie de bivalve e seguindo esse critério, as espécies de *Strigilla* seriam, portanto, classificadas como predominantemente suspensívoras. De fato, essas espécies apresentam um mosaico de características que podem classificá-las tanto como depositívoras quanto suspensívoras, mas elas podem ser classificadas de uma terceira forma, como depositívoras passivas, uma forma intermediária entre os dois extremos, uma vez que o sifão inalante permanece com a abertura bem próxima do limite do substrato e pode, de forma passiva, aspirar sedimento junto com a corrente d'água inalante. Estudos futuros, focados no comportamento alimentar dessas duas espécies, são necessários para se determinar com exatidão o seu hábito alimentar e complementar os dados anatômicos obtidos no presente trabalho.

Alguns caracteres analisados possuem grande valor taxonômico para os gêneros *Tellina* e *Strigilla*, como também para Tellininae como um todo, uma vez que apresentaram diferenças morfológicas nas três espécies estudadas e auxiliam na sua diagnose. Como alguns exemplos temos: a conformação das pregas dos palpos labiais; diferenças nas correntes ciliares presentes nos diferentes órgãos e estruturas; a musculatura associada ao pé, principalmente o músculo restrator anterior; entre outros. Mas alguns caracteres também podem ter utilidade para a filogenia desses gêneros e até mesmo de Tellininae. Entre esses caracteres, pode-se citar, por exemplo: o número de fileiras de tentáculos na segunda prega do manto (diferente em *S. pisiformis*); o número de voltas e a conformação do intestino; e a morfologia do órgão sifonal. Mas para atribuir seu exato valor filogenético ainda são necessários estudos subseqüentes que englobem mais espécies desses dois gêneros como também estudos da ontogenia desses órgãos e estruturas.



## Capítulo 2

# MACOMINAE



## 1. INTRODUÇÃO

---

A subfamília Macominae, provavelmente polifilética, teve origem no Eoceno e possui nove gêneros recentes com distribuição cosmopolita (COAN *et al.* 2000). No Brasil, RIOS (1994, 2009) registrou a ocorrência de três gêneros da subfamília, *Cymatoica*, *Macoma* e *Temnoconcha*, sendo *Macoma* o mais representativo. Das 17 espécies de *Macoma* que ocorrem no Atlântico Oeste (ABBOTT, 1974; RIOS, 1994, 2009; FORCELLI, 2000; ARRUDA & DOMANESCHI, 2005), dez estão presentes ao longo da costa brasileira (TENÓRIO *et al.*, 1986; RIOS, 1994, 2009; ARRUDA & DOMANESCHI, 2005): *M. constricta* (Bruguière, 1792), *M. brevifrons* (Say, 1834), *M. tenta* (Say, 1834), *M. cleryana* (d'Orbigny, 1846), *M. mitchelli* Dall, 1895, *M. uruguayensis* (E. A. Smith, 1885), *M. pseudomera* Dall & Simpson, 1900, *M. tageliformis* Dall, 1900, *M. pulleyi* Boyer, 1969 e *M. biota* Arruda & Domaneschi, 2005.

As espécies de *Macoma* são caracterizadas por possuírem concha oval a subtrigonal, inequilateral, relativamente fina, com superfície lisa, coloração branca, revestida por perióstraco fino, decíduo. A extremidade posterior apresenta uma curvatura para a direita. O ligamento é externo e a charneira é desprovida de dentes laterais, mas dois dentes cardinais conspícuos estão presentes em cada valva. O seio palial é discrepante, mais profundo na valva esquerda (RIOS, 1994, 2009; COAN *et al.*, 2000). Como outros telinídeos, suas espécies são infaunais, vivendo em substratos arenosos a lodosos, geralmente com grande concentração de matéria orgânica. São predominantemente depositívoros, mas podem também se alimentar de matéria em suspensão na coluna d'água dependendo das condições ambientais (BRAFIELD & NEWELL, 1961; GILBERT, 1977a).

O gênero *Macoma* foi relativamente pouco estudado ao redor do mundo, com exceção da espécie do hemisfério norte *M. balthica*, muito estudada em praticamente todos seus aspectos, desde sua biologia e anatomia até fisiologia, ecologia, entre outros. Levantamentos de espécies do gênero foram realizados por DUNNILL & ELLIS (1969) e AMANO *et al.* (1999) para as Ilhas Britânicas e para o noroeste do Pacífico respectivamente. Um estudo completo sobre a anatomia de outro Macominae, *Temnoconcha brasiliana* Dall, 1921 foi realizado por BOSS & KENK (1964), enquanto

REID & REID (1969) analisaram os processos alimentares em espécies de *Macoma*. O comportamento e a morfologia funcional de *M. balthica* foram estudados por BRAFIELD & NEWELL (1961) e GILBERT (1977a).

Sobre os representantes de *Macoma* no litoral brasileiro, além dos estudos que abordam a taxonomia e a distribuição geográfica (TENÓRIO *et al.*, 1986; RIOS, 1994, 2009; ARRUDA, 2005; AMARAL *et al.*, 2006), ARRUDA *et al.* (2003) estudaram o comportamento alimentar de *M. constricta*, GERALDES (1982) realizou um estudo da anatomia descritiva também de *M. constricta* (embora não tenham sido formalmente publicados), e NARCHI (2003) investigou a relação entre o órgão sifonal e os palpos labiais dessa mesma espécie. Pode-se citar ainda o trabalho de ARRUDA & DOMANESCHI (2005), que descreveram a espécie *M. biota* com base na morfologia da concha e anatomia dos órgãos do complexo palial em espécimes fixados.

Algumas espécies de *Macoma* podem apresentar conchas muito semelhantes, o que muitas vezes dificulta sua diferenciação com base somente em caracteres conquiliológicos, como no caso de *M. biota* e *M. constricta* (ARRUDA, 2005). Essas duas espécies podem ocorrer simpatricamente, e isto aliado ao fato de apresentarem conchas muito similares, contribuiu para que *M. biota* tenha sido descoberta apenas recentemente. Além de pequenas diferenças conquiliológicas (seio palial, dentes cardinais, perióstraco), a morfologia geral dos órgãos da cavidade do manto nessas duas espécies é diferente, o que demonstra a importância de se realizar um estudo completo e comparativo da anatomia e biologia dessas duas espécies, que além de auxiliar na sua diferenciação, ainda evidencia como espécies diferentes lidam com as mesmas condições ambientais.

Tendo isso em vista, o presente projeto teve como um de seus objetivos o estudo completo da anatomia e biologia de dessas duas espécies do gênero *Macoma* (*M. biota* e *M. constricta*), facilmente encontradas na zona entremarés de praias do litoral do Estado de São Paulo.

## **2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

---

Além dos objetivos específicos estabelecidos anteriormente, para as duas espécies de Macominae estudadas no presente capítulo, especificamente, foram também objetivos:

1. Investigar caracteres da anatomia e da biologia que permitam entender como as duas espécies vivem e exploram os recursos alimentares no mesmo ambiente;
2. Investigar caracteres da anatomia e da biologia de *Macoma biota* e *M. constricta* que por ventura possam ser importantes na sistemática do gênero, como também de Macominae e Tellinidae como um todo;

### 3. RESULTADOS

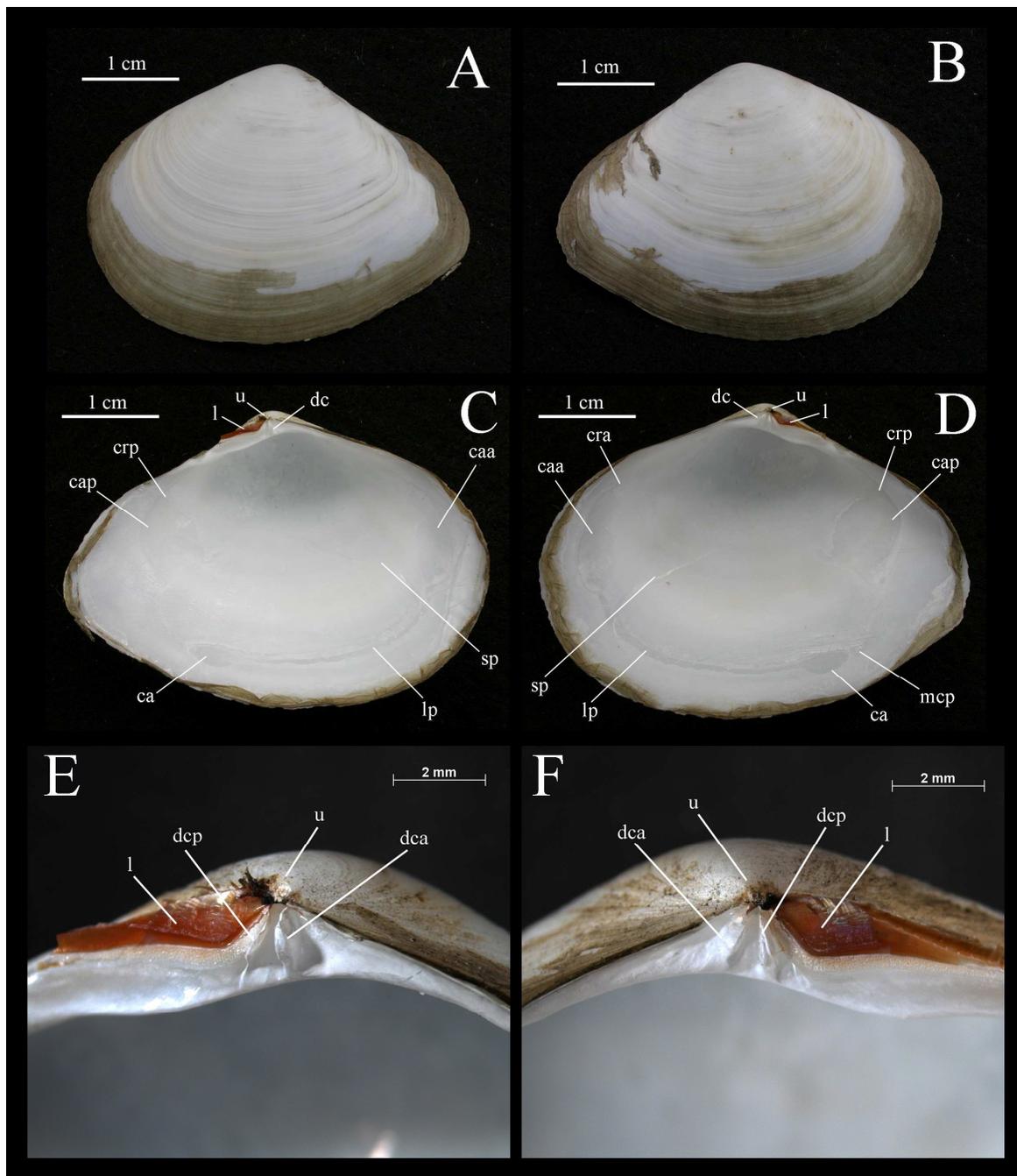
---

#### 3.1. Concha (Figs. 36 e 37)

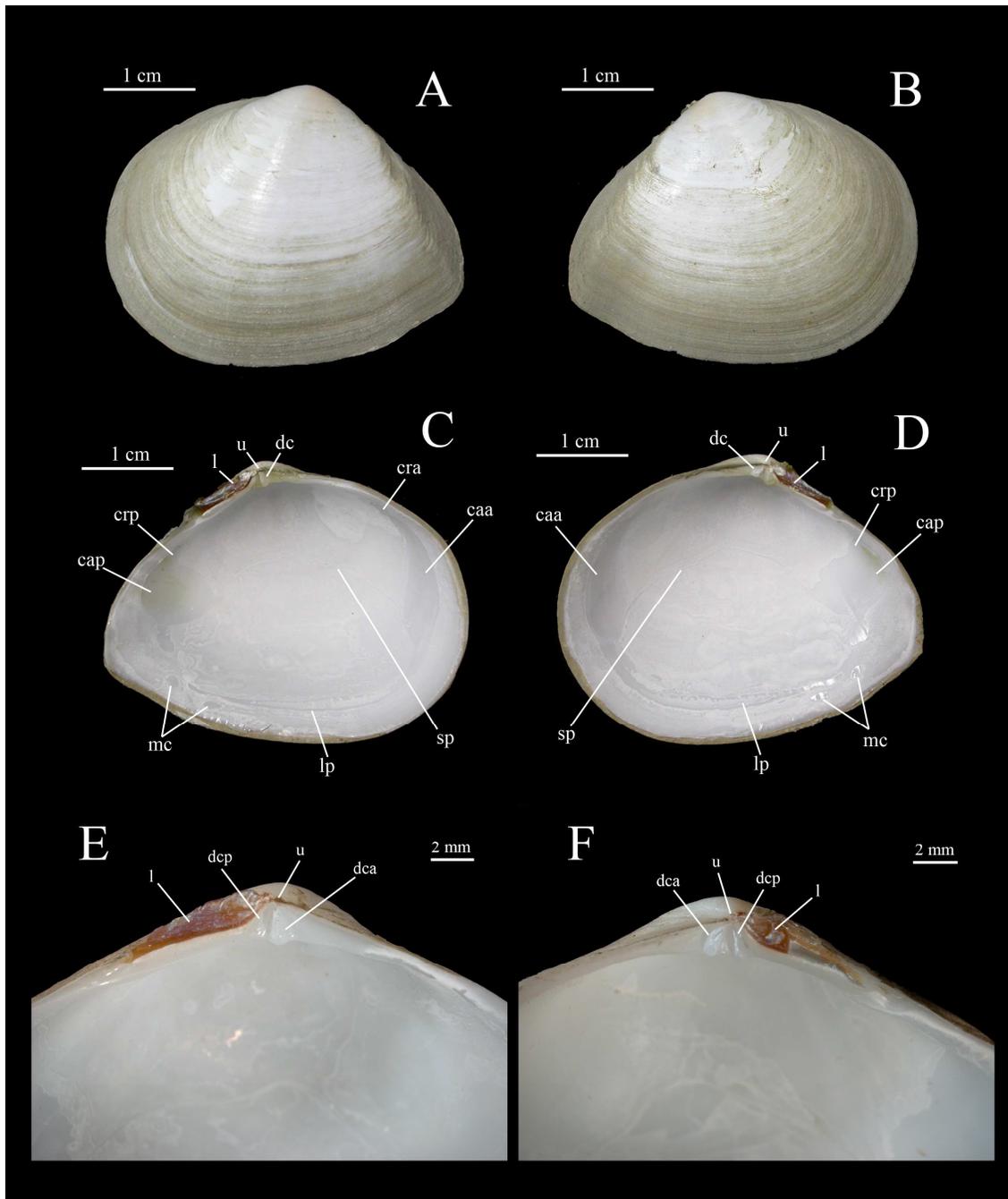
As conchas de *Macoma biota* e *M. constricta* foram descritas detalhadamente por ARRUDA (2005) e ARRUDA & DOMANESCHI (2005). As duas espécies possuem conchas muito similares, o que muitas vezes dificulta sua distinção. Nesse item segue somente uma breve comparação da concha de *M. biota* e *M. constricta*, ressaltando suas principais diferenças.

As duas espécies podem ser distinguidas pela forma da concha, de uma forma geral, ambas possuem concha suboval, mas essa é mais alongada em *M. biota* (suboval a trigonal) e mais ovalada em *M. constricta*. Ambas apresentam umbos centrais e extremidade posterior curvada para a direita (Figs. 36 e 37). Nas duas espécies a superfície externa da concha é lisa, branca e ornamentada por finas linhas de crescimento. Em *M. biota* o perióstraco é mais bem preservado próximo às margens, já em *M. constricta*, o perióstraco é preservado em grande parte da concha.

Em ambas as espécies a charneira conta com dois dentes cardinais em cada valva. A superfície interna das valvas nas duas espécies é branca-lustrosa, lisa e apresenta cicatrizes musculares bem impressas. Em *M. biota*, a cicatriz do músculo adutor anterior é alongada e a do músculo adutor posterior é oval, já em *M. constricta*, a cicatriz do músculo adutor anterior é alongada e estreita e a do músculo adutor posterior é circular. As duas espécies podem ser distinguidas devido a presença da cicatriz do músculo adutor acessório oval e unida à extremidade posterior da linha palial em *M. biota*, ausente em *M. constricta*. Nas duas espécies o seio palial é profundo.



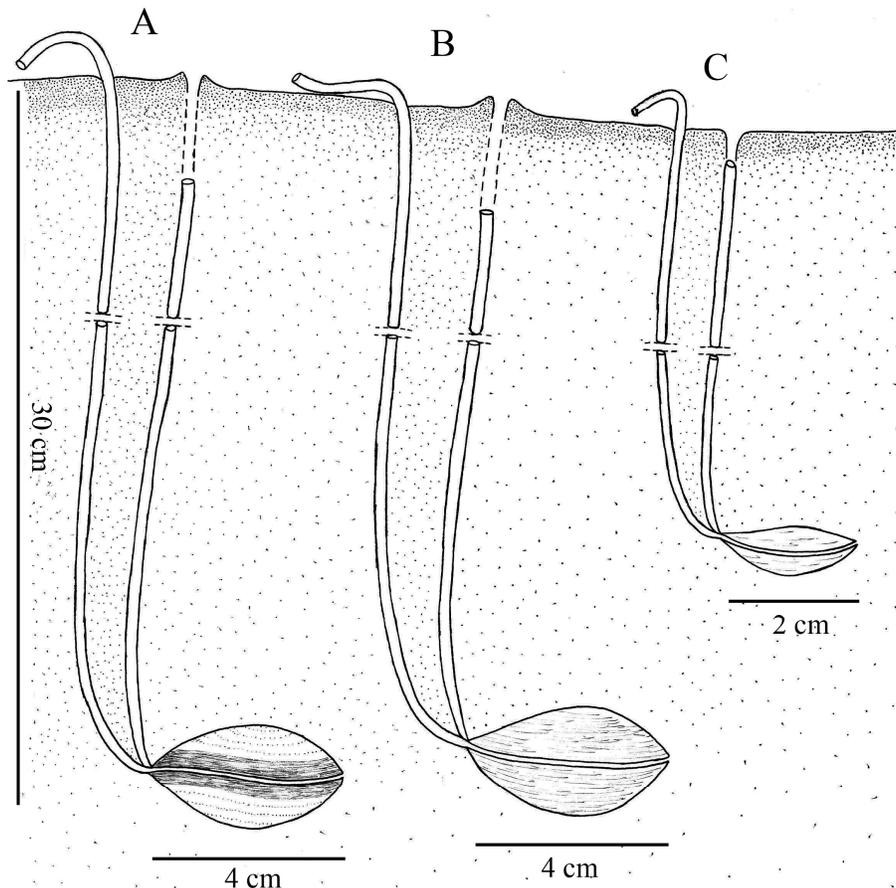
**Figura 36:** Concha de *Macoma biota*. A e B: Vista externa das valvas esquerda e direita respectivamente; C e D: Vista interna das valvas esquerda e direita respectivamente, evidenciando as cicatrizes musculares; E e F: Carneira das valvas esquerda e direita respectivamente. **caa**, cicatriz do músculo adutor anterior; **cap**, cicatriz do músculo adutor posterior; **cra**, cicatriz do músculo retrator anterior do pé; **crp**, cicatriz do músculo retrator posterior do pé; **dca**, dente cardinal anterior; **dcp**, dente cardinal posterior; **l**, ligamento; **lp**, linha palial; **sp**, seio palial; **u**, umbo.



**Figura 37:** Concha de *Macoma constricta*. A e B: Vista externa das valvas esquerda e direita respectivamente; C e D: Vista interna das valvas esquerda e direita respectivamente, evidenciando as cicatrizes musculares; E e F: Charneira das valvas esquerda e direita respectivamente. **caa**, cicatriz do músculo adutor anterior; **cap**, cicatriz do músculo adutor posterior; **cra**, cicatriz do músculo retrator anterior do pé; **crp**, cicatriz do músculo retrator posterior do pé; **dca**, dente cardinal anterior; **dcp**, dente cardinal posterior; **l**, ligamento; **lp**, linha palial; **sp**, seio palial; **u**, umbo.

### 3.2. Hábitat e comportamento (Figs. 4 e 38)

*Macoma biota* e *M. constricta* são espécies infaunais, vivendo enterradas no substrato a profundidades de 20 a 40 cm, na zona entremarés em locais de sedimento arenolodoso e lodoso. Espécimes de *M. biota* foram coletados na Praia da Cidade, uma praia protegida próxima ao centro urbano do município da Caraguatatuba, localidade-tipo da espécie e a única conhecida até o momento a apresentar uma população da espécie. As características físicas da praia foram estudadas por ARRUDA & DOMANESCHI (2005), que identificaram o sedimento como constituído basicamente de areia fina a muito fina ( $\emptyset$  médio do grão = 2,13), contendo 0,7% de matéria orgânica, 3,34% de carbonato de cálcio e salinidade da água intersticial de 21‰.



**Figura 4 (repetição):** Espécimes completamente enterrados em seu ambiente natural, apoiados sobre a valva esquerda. A: *Macoma biota*; B: *M. constricta*; C: *Tellina lineata*.

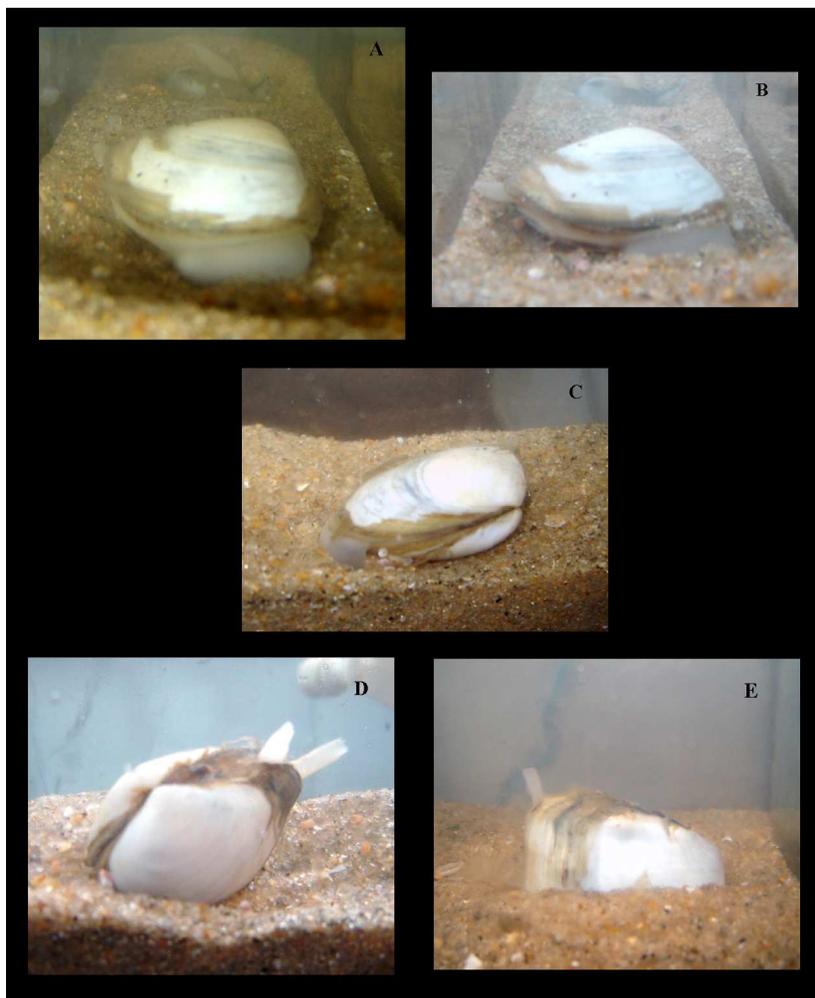
As duas espécies costumavam ocorrer simpatricamente no local, se concentrando próximo a um banco do mitilídeo *Mytella charruana* (d'Orbigny, 1842). Entretanto, devido a mudanças nas correntes marítimas, um aporte de areia foi depositado sobre este banco, fazendo com que ele desaparecesse, com uma conseqüente mudança nas características locais, que provavelmente causou um decréscimo na população de *M. constricta*, de forma que atualmente é mais difícil encontrar exemplares vivos dessa espécie. A população de *M. biota*, por outro lado, perdurou após o desaparecimento do banco, mas sua abundância aparentemente pouco foi afetada.

Exemplares de *M. constricta* foram coletados na Praia do Araçá, localizada ao longo do canal de São Sebastião. As características físicas dessa praia foram estudadas por ARRUDA & AMARAL (2003), que relacionaram a presença da espécie no local com a ocorrência de um sedimento heterogêneo, com grandes porcentagens de silte/argila (lodoso) e matéria orgânica. Outro ponto de coleta que apresentou uma população de *M. constricta* foi uma pequena praia na extremidade sul da Enseada de Caraguatatuba com sedimento lodoso e extremamente anóxico.

Quando removidos do sedimento e deixados apoiados sobre a superfície desse, espécimes de *M. biota* e *M. constricta* imediatamente retomavam o processo de escavação. Espécimes medindo cerca de 4 cm de comprimento enterravam-se até o desaparecimento completo da concha em aproximadamente 15 segundos. Assim como os outros telinídeos analisados, o processo de escavação inicia-se com a protração do pé lingüiforme, que tateia o sedimento antes de se enterrar. Uma vez com o pé ancorado no substrato, o animal contrai os músculos retratores, assumindo uma posição quase vertical em relação à superfície e começa a se enterrar. Além da ação do pé, o processo de escavação é facilitado por fechamentos bruscos das valvas, que expela a água contida na cavidade palial, revolvendo o sedimento e abrindo passagem para a penetração da concha. Durante o processo de escavação, os espécimes mantêm os sifões parcialmente protraídos (Fig. 38), não sendo afetados pelos fechamentos bruscos das valvas devido a uma pequena abertura natural na concha na região posterior. Uma vez enterrados, os espécimes assumem uma posição horizontal no interior do sedimento, apoiados sempre sobre a valva esquerda (Fig. 4); nessa posição, os sifões distendem-se além da superfície do sedimento, reiniciando a tomada de água e alimento. Assim como observado em *T. lineata*, um grande indício do hábito de

permanecer apoiado sobre a valva esquerda é a flexão para a direita na região posterior da concha, exatamente onde o animal protraí os sifões.

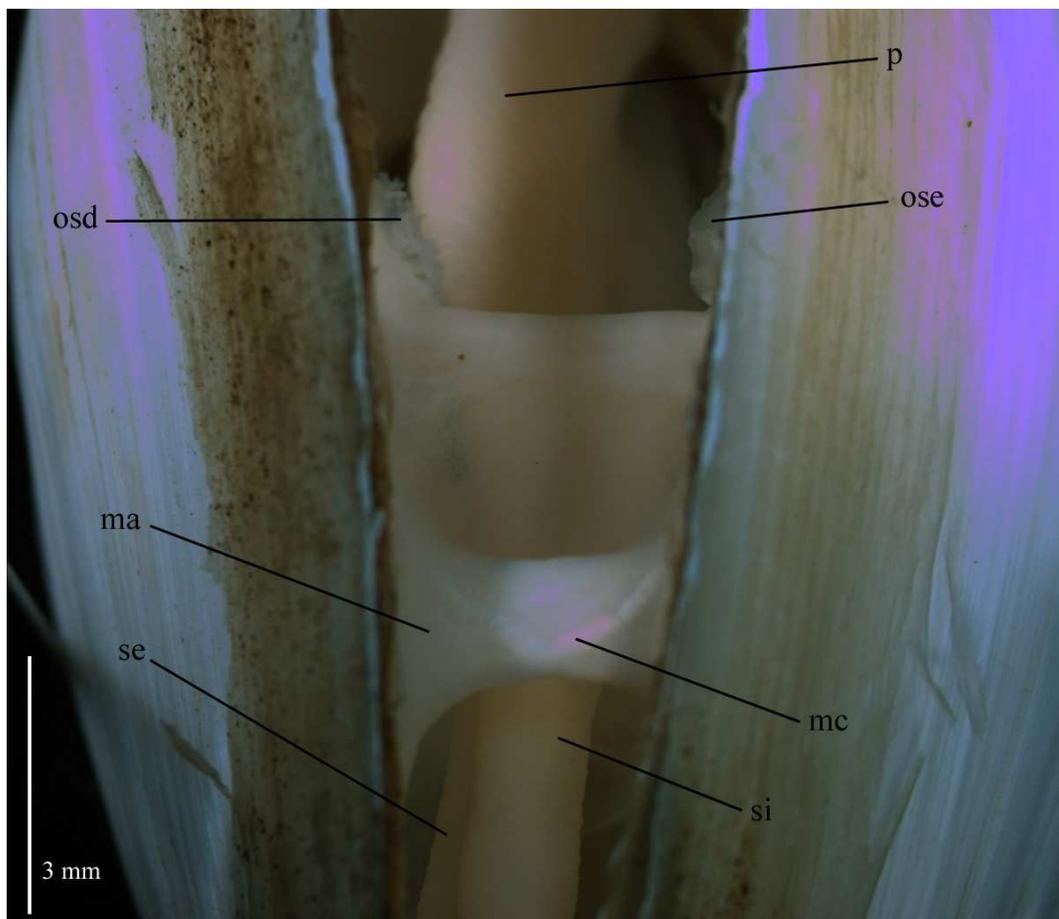
Em condições de laboratório, alguns animais apresentaram o comportamento de emergir do substrato e ficarem apoiados sobre este ou permanecer com os sifões distendidos na coluna d'água ou apoiados sobre o substrato. Esse fato tende a ocorrer após algumas semanas de confinamento em aquários, provavelmente devido à debilitação desses animais e falta de comida adequada (TREVALLION, 1971).



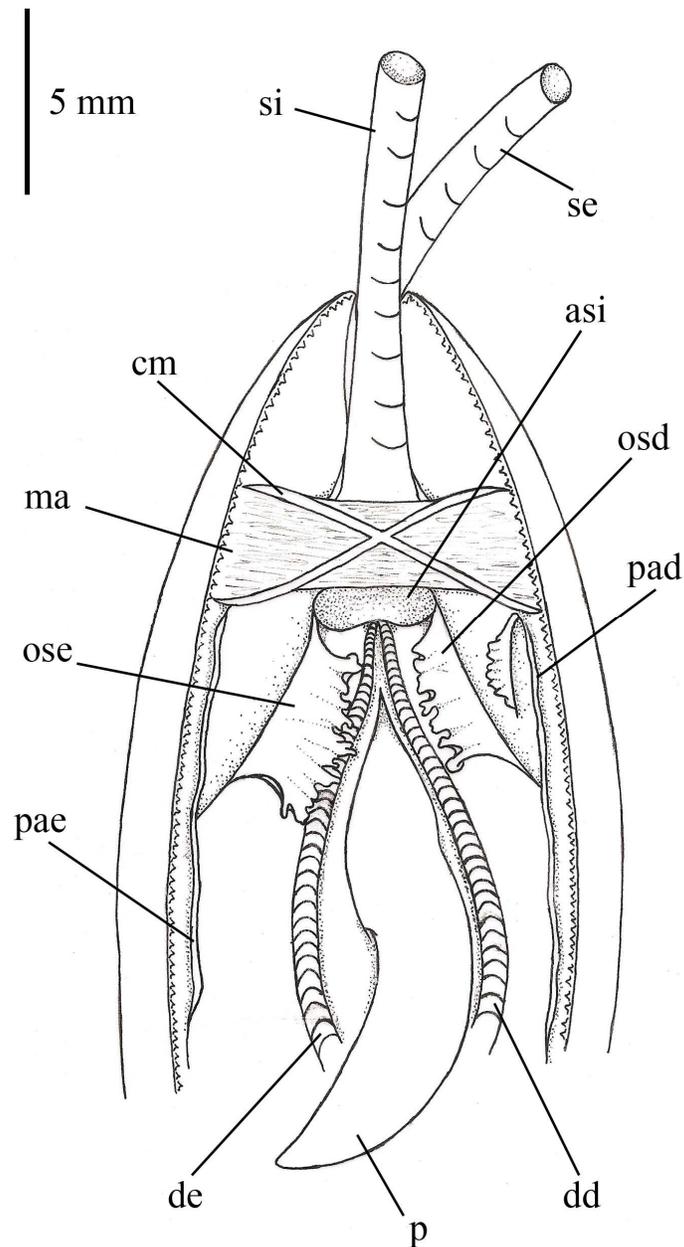
**Figura 38:** *Macoma biota*. Esquema do processo de escavação em um espécime de Macominae. A e B: Vista ventro-anterior evidenciando o pé protraído tateando o substrato; C: Vista dorso-anterior evidenciando o pé protraído tateando o substrato; D: Espécime com o pé bem ancorado no sedimento, assumindo posição quase vertical em relação a superfície do substrato; E: Espécime parcialmente enterrado. Comprimento do espécime fotografado: 4 cm.

### 3.3. Manto e sifões (Figs. 39 a 46)

Os músculos adutores de *M. biota* e *M. constricta* são subiguais, sendo o anterior alongado dorso-ventralmente e o posterior ovalado. Além dos dois músculos adutores típicos dos bivalves, *M. biota* possui um adutor acessório (ARRUDA & DOMANESCHI, 2005) unindo as valvas na região posterior ventral e exercendo a mesma função dos adutores (Figs. 39 e 40). Esse músculo, originado da hipertrofia da musculatura palial, está localizado entre as inserções posterior e anterior do músculo cruciforme, deixando nas valvas uma cicatriz ovalada, unida à extremidade posterior da cicatriz da linha palial. *M. constricta*, por sua vez, não possui esse músculo adutor acessório.



**Figura 39:** *Macoma biota*. Vista ventral com as valvas entreabertas evidenciando a posição dos músculos adutor acessório e cruciforme. Topo da figura: região anterior. **ma**, músculo adutor acessório; **mc**, músculo cruciforme; **osd**, **ose**, órgãos sifonais direito e esquerdo, respectivamente; **p**, pé; **se**, **si**, sifões exalante e inalante, respectivamente.

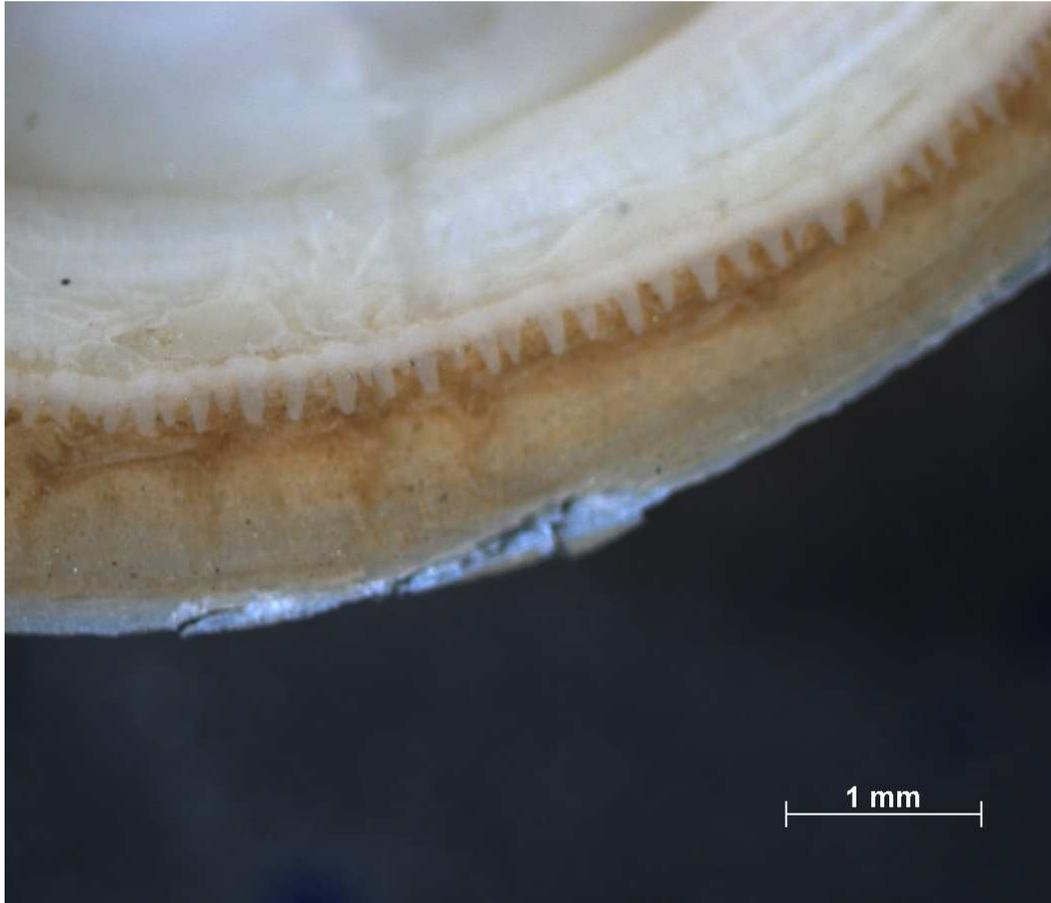


**Figura 40:** *Macoma biota*. Desenho em vista ventral representando  $\frac{3}{4}$  de um exemplar com valvas entreabertas, evidenciando a posição dos órgãos sifonais e dos músculos adutor acessório e cruciforme. Topo da figura: região posterior. **asi**, abertura proximal do sifão inalante; **dd**, **de**, demibrânquias internas direita e esquerda, respectivamente; **ma**, músculo adutor acessório; **mc**, músculo cruciforme; **mm**, margem do manto; **osd**, **ose**, órgãos sifonais direito e esquerdo, respectivamente; **p**, pé; **pad**, **pae**, pregas adicionais direita e esquerda do manto, respectivamente; **se**, sifão exalante; **si**, sifão inalante.

Na base do sifão inalante de *M. constricta* e apoiado na face ventral do músculo adutor acessório em *M. biota*, encontra-se o músculo cruciforme, estrutura exclusiva dos Tellinoidea e originada da hipertrofia e especialização da musculatura palial (GRAHAM, 1934; YONGE, 1949; MOUEZA & FRENKIEL, 1974). Esse músculo é composto por dois feixes musculares, cada qual se fixando pela extremidade anterior a uma das valvas e se estendendo ao mesmo tempo em direção posterior e de encontro à valva oposta onde se fixam novamente. A meio caminho entre os pontos de fixação às valvas, as fibras de cada feixe se cruzam e depois voltam a reconstituir o feixe original. Em *M. biota*, a extremidade posterior de cada feixe penetra entre os tecidos do lobo do manto e bifurca em dois subfeixes desiguais imediatamente antes de se fixar à valva da concha onde deixam duas cicatrizes de áreas desiguais. Em *M. constricta* não ocorre essa bifurcação. Cada feixe muscular é separado completamente por uma fenda, a qual se comunica com um órgão sensorial típico dos bivalves telinóides.

O manto de *M. biota* e *M. constricta* é delgado, semi-transparente e de coloração branco opaco. A borda de cada lobo do manto é espessada, muscular e apresenta as três pregas típicas dos Bivalvia. Os lobos do manto são contínuos na região do istmo e, além dos limites anterior e posterior deste a união é através da prega interna do manto; esses setores de fusão das pregas estendem-se por todo o dorso e face externa dos adutores. Além desses dois setores de fusão, outros dois ocorrem entre os sifões exalante e inalante, e um terceiro exatamente na base do sifão inalante. Neste último setor, a musculatura palial hipertrofia, dando origem ao músculo cruciforme. Anterior a estes músculos e se estendendo até o músculo adutor anterior as margens dos lobos do manto permanecem livres, deixando uma extensa abertura pediosa para a saída e movimentação do pé.

Em ambas as espécies a prega interna da margem livre de cada lobo do manto está representada ao longo de toda a extensão da abertura pediosa por uma crista muito baixa, delgada, de difícil visualização mesmo sob estereomicroscópio. A prega mediana, de função predominantemente sensorial, é mais conspícua por apresentar numerosos tentáculos digitiformes, arranjados em uma única fileira e regularmente espaçados entre si. A prega externa, responsável pela secreção da camada prismática da valva, é igualmente de difícil visualização.



**Figura 41:** *Macoma biota*. Detalhe da margem de uma valva da concha e respectivo lobo do manto, mostrando os tentáculos digitiformes arranjados em uma única fileira ao longo da prega mediana do manto, típico das duas espécies de *Macoma* estudadas. Pregas interna e externa do manto de difícil visualização na foto.

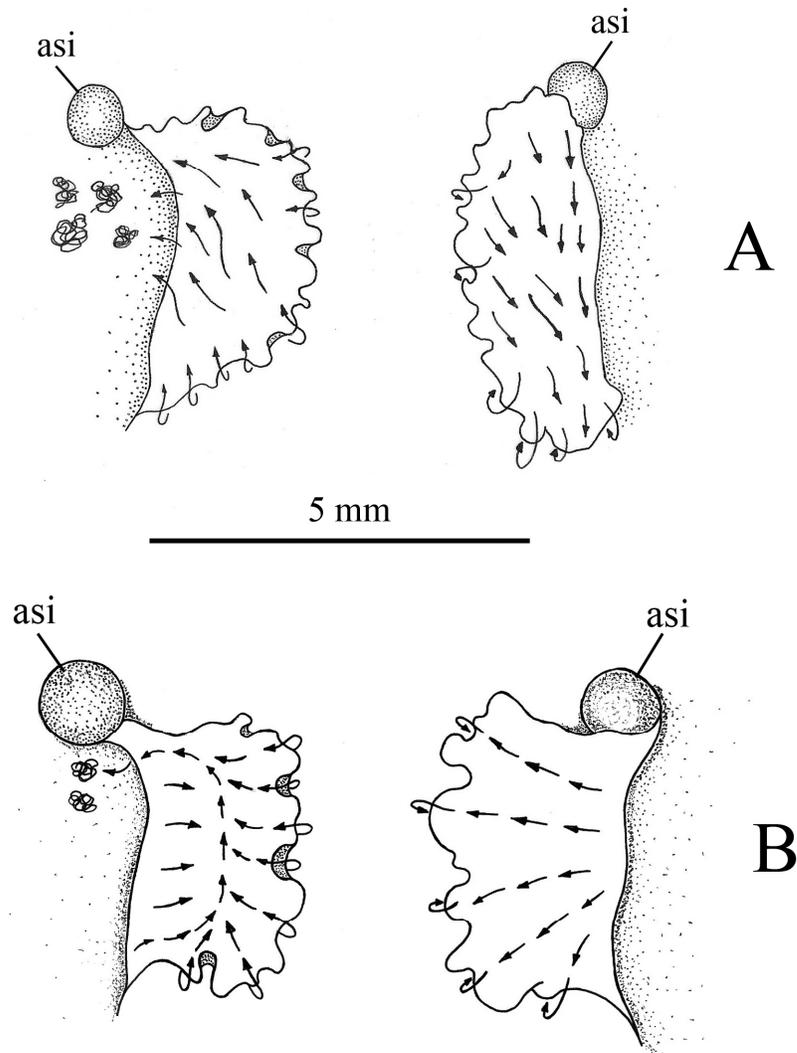
Tanto *M. biota* quanto *M. constricta* apresentam, em ambos os lobos do manto, uma prega adicional baixa e lisa, recuada dorsalmente em relação à prega interna, que se estende ao longo da metade posterior da abertura pediosa. Em *M. biota* as duas pregas adicionais tem início no ponto médio da abertura pediosa e se estendem posteriormente, correndo paralelas à borda do manto, até próximo do adutor acessório. Neste ponto, a prega adicional esquerda termina enquanto a direita dobra-se abruptamente a quase 180° e se estende em direção dorsal e anterior, aumentando em altura e apresentando a margem livre com lobos

estreitos e ramificados. Em *M. constricta* a prega adicional esquerda se estende desde o ponto médio da abertura pediosa até próximo ao músculo cruciforme, já a direita tem início próximo ao músculo cruciforme e dobra-se abruptamente a quase 180°, se estendendo em direção dorsal e anterior, até o ponto médio da abertura pediosa. Em sua porção terminal, a prega direita aumenta em tamanho e apresenta margem lobulada e franjada.

Ambas as espécies apresentam órgãos sifonais na abertura proximal do sifão inalante (Fig. 42). Esses órgãos são espessos, almofadados na base e com a margem livre delgada, intensamente lobulada, de onde surgem inúmeras ramificações. Em *M. biota* essa estrutura é pareada, sendo o esquerdo mais desenvolvido que o direito. Já *M. constricta* apresenta um órgão sifonal, ou seja, é unilateral, presente somente do lado esquerdo, mantendo contato com a extremidade distal do palpo labial interno esquerdo, como descrito por NARCHI (2003).

Os órgãos sifonais direito e esquerdo de *M. biota* apresentam correntes ciliares semelhantes e bem ativas em ambas as faces (Fig. 42). Na face dorsal os cílios arrastam o material aí precipitado predominantemente para a margem anterior do órgão, transferindo-o para a face ventral. Nesta face as correntes ciliares transferem as partículas para a base do órgão sifonal e ao mesmo tempo em direção posterior, para perto da abertura proximal do sifão inalante.

O órgão sifonal unilateral esquerdo de *M. constricta* apresenta correntes ciliares muito ativas em ambas as faces, e o que foi observado neste presente estudo condiz com o que descrito por NARCHI (2003). Na face dorsal o material é conduzido para a margem livre, onde é transferido para a face ventral. Na face ventral há correntes com duas direções diferentes. O material vindo da face oposta é conduzido para a base do órgão e o material presente na base é conduzido em direção à margem livre. Essas duas correntes se encontram em uma região central do órgão, onde o material é coletado por uma corrente perpendicular às outras duas que o direciona para a base do sifão inalante. O órgão sifonal unilateral esquerdo de *M. constricta* mantém contato com a extremidade distal do palpo labial interno esquerdo, recebendo partículas advindas da corrente de rejeição presente na borda livre ventral desse e encaminhando essas para o descarte como pseudofezes.



**Figura 42:** Correntes ciliares na superfície do órgão sifonal esquerdo. A: *Macoma biota*; B: *Macoma constricta*; Esquerda: face ventral; Direita: face dorsal. asi: abertura proximal do sifão inalante

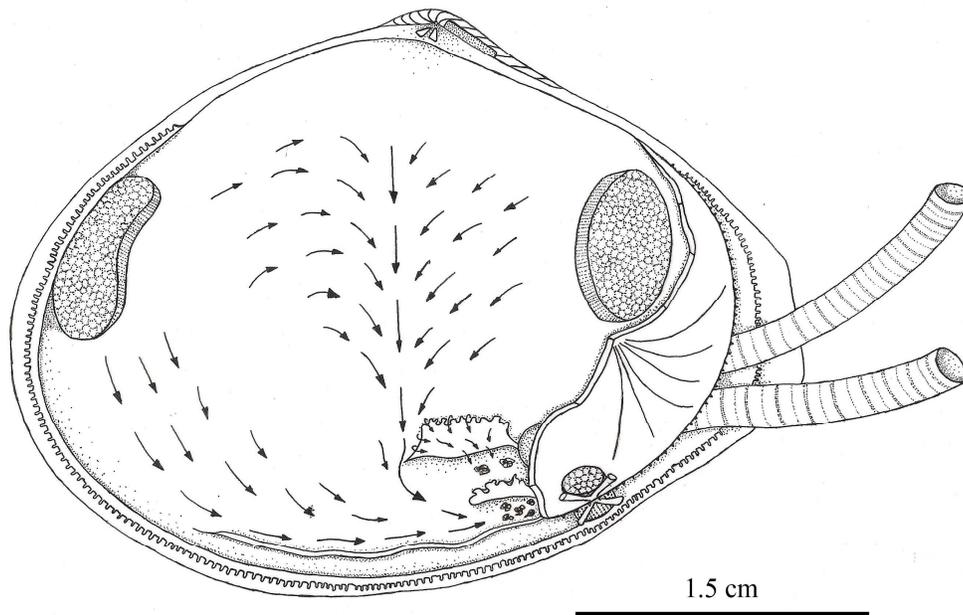
Em ambas as espécies, o material que entra em contato com o epitélio interno do manto é rapidamente conduzido em direção ventral e posterior por meio de duas correntes ciliares muito ativas (Figs. 43 e 44).

Em *M. biota*, a primeira corrente coleta o material precipitado nas proximidades do músculo adutor anterior e o transfere para a face dorsal das pregas adicionais do manto (quartas pregas) e daí posteriormente para a base do sifão inalante. A segunda tem direção

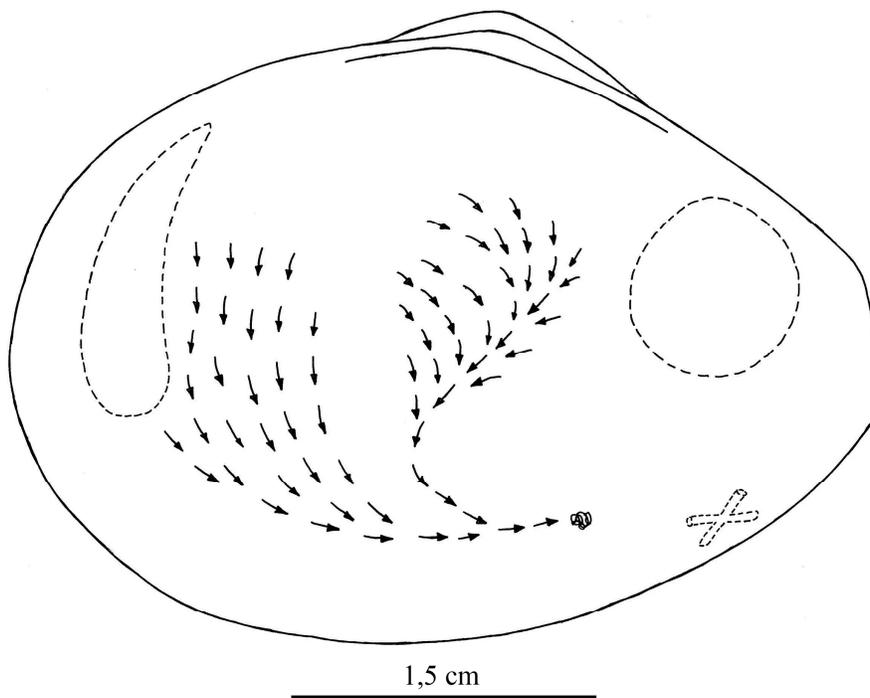
dorso-ventral ao longo da linha dos umbos e para a qual converge o material recolhido por cílios nos campos dorsais anterior e posterior do epitélio do manto. O material arrastado ventralmente até os órgãos sifonais é igualmente concentrado nas proximidades da base do sifão inalante. Todo o material removido da superfície do lobo esquerdo do manto é concentrado na extremidade posterior da prega adicional do manto desse lado; no lobo oposto, o acúmulo ocorre no interior da reentrância formada pela flexão de 180° da prega adicional.

Em *M. constricta* ocorre algo semelhante, a primeira corrente também coleta o material precipitado nas proximidades do músculo adutor anterior, mas o direciona para a face ventral das pregas adicionais do manto (quartas pregas) e daí posteriormente para a base do sifão inalante. A segunda também tem direção dorso-ventral, mas corre inclinada diagonalmente próximo à linha dos umbos e recebe o material recolhido por cílios nas regiões mais dorsais e posteriores do epitélio do manto. O material arrastado ventralmente é igualmente concentrado nas proximidades da base do sifão inalante. Assim como em *M. biota*, todo o material removido da superfície do lobo esquerdo do manto é concentrado na extremidade posterior da prega adicional do manto desse lado; no lobo oposto, o acúmulo ocorre no interior da reentrância formada pela flexão de 180° da prega adicional.

Todo material proveniente das correntes de rejeição dos ctenídios, palpos labiais, epitélio da massa visceral e do manto, e concentrado junto à abertura proximal do sifão inalante é eliminado como pseudofeces através do sifão inalante, precedido de uma forte adução das valvas.



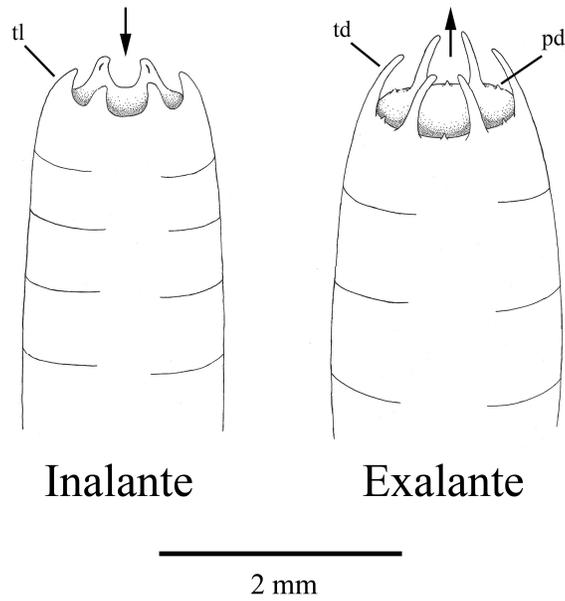
**Figura 43:** *Macoma biota*. Correntes ciliares na superfície do lobo direito do manto. Observar o acúmulo de pseudofezes na reentrância formada pela prega adicional do manto.



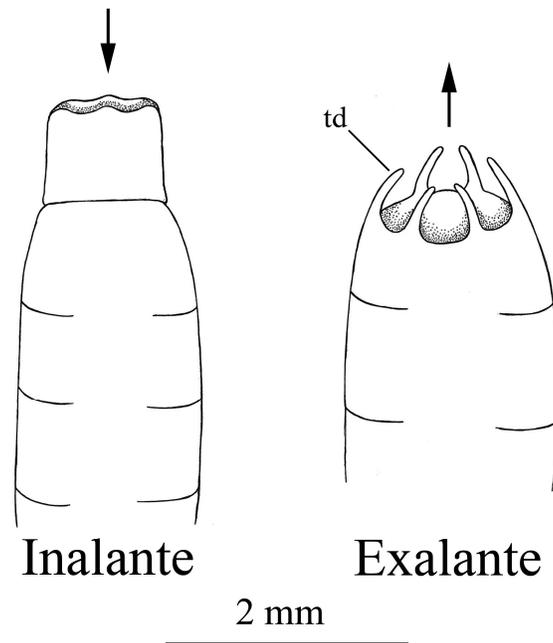
**Figura 44:** *Macoma constricta*. Correntes ciliares na superfície do lobo direito do manto.

Os sifões de *M. biota* e *M. constricta* são formados exclusivamente pela união e hipertrofia das pregas internas do manto, na região posterior do animal. Como os de outros Tellinoidea, pertencem ao tipo A de YONGE (1948, 1957, 1982, 1983). Os sifões são longos, cilíndricos e diminuem gradualmente de diâmetro em direção ao seu ápice, podendo movimentar-se livremente. Em ambas as espécies o sifão inalante é mais longo que o exalante, e bem distendido pode atingir quatro a cinco vezes o comprimento da concha. Em *M. biota* os sifões apresentam coloração esbranquiçada, são lisos e de paredes delgadas, com constrições anelares a intervalos regulares que lhes dão um aspecto segmentado. Já em *M. constricta* o sifão inalante possui coloração alaranjada e o exalante marrom claro. Em ambas as espécies, na parede de cada sifão são visíveis, por transparência, seis linhas branco-leitosas longitudinais, igualmente distanciadas, que correspondem aos cordões nervosos. Em *M. biota* cordões nervosos terminam no interior de seis projeções lobadas ao redor da abertura inalante e de seis tentáculos digitiformes na abertura exalante; em *M. constricta* terminam ao redor dos seis tentáculos digitiformes na abertura exalante.

As aberturas e as paredes sifonais são sensíveis a estímulos mecânicos respondendo com contrações localizadas e/ou retração para dentro do sedimento ou da concha. Em *M. biota*, o sifão inalante apresenta seis pequenos tentáculos lobados em sua, mais evidentes quando o sifão se encontra bem distendido, já a abertura do sifão exalante é mais elaborada devido à ocorrência de seis tentáculos digitiformes, intercalados um a um por papilas digitiformes (Fig. 45). Em *M. constricta* a abertura do sifão inalante é simples, desprovida de tentáculos e a do sifão exalante apresenta seis pequenos tentáculos digitiformes (Fig. 46).



**Figura 45:** *Macoma biota*. Desenho semi-esquemático da extremidade distal dos sifões, evidenciando a abertura inalante com seis tentáculos lobados, e abertura exalante com seis tentáculos digitiformes, intercalados por papilas digitiformes. **pd**, papila digitiforme; **td**, tentáculo digitiforme; **tl**, tentáculo lobado.



**Figura 46:** *Macoma constricta*. Desenho semi-esquemático da extremidade distal dos sifões, evidenciando a abertura inalante simples e desprovida de tentáculos e abertura exalante com seis tentáculos digitiformes. **td**, tentáculo digitiforme.

Os espécimes de *M. biota* mantidos nos aquários apresentaram comportamento tanto de comedor de depósito, quanto de comedor de suspensão. Quando estão se alimentando de materiais em suspensão, os espécimes permanecem com a parte do sifão inalante exposta fora do substrato apoiada sobre o sedimento, ou distendida na coluna d'água; quando estão se alimentando de material depositado, curvam o sifão inalante em “U”, colocando a abertura em contato com a superfície do substrato para aspirar o material assentado no sedimento, descrevendo movimentos circulares de até 360° com o sifão. Grandes quantidades de materiais penetram dessa maneira na cavidade do manto. O sifão exalante mantém-se passivo a maior parte do tempo em que fica parcialmente exposto na coluna d'água, mas realiza movimentos circulares esporadicamente para lançar fezes para longe da abertura inalante. Em muitas oportunidades, o sifão exalante é mantido retraído para dentro do substrato e com a abertura abaixo da superfície do sedimento, como observado para *Semele purpuracens* (Gmelin, 1791) por DOMANESCHI (1995) e *Sanguinolaria sanguinolenta* por MORIYA (1999).

O comportamento alimentar de *M. constricta* foi estudado por ARRUDA *et al.* (2003), que classificaram a espécie como predominantemente depositívora. Em condições de laboratório, espécimes de *M. constricta* mantidos em aquários apresentaram comportamento semelhante ao descrito pelos autores acima citados, o sifão inalante é protraído para além da superfície do substrato e permanece apoiado sobre este, sugando material depositado. A tomada de alimento foi acompanhada pela retração gradual e completa do sifão inalante, deixando uma linha contínua ou um sulco raso onde o sifão estava e o material foi sugado. Cada vez que o sifão inalante é protraído para fora do substrato, esse pode adquirir uma nova posição, de forma que o indivíduo explore completamente os recursos em volta da abertura feita pelo sifão. A presença da espécie no ambiente pode ser detectada devido à presença dos pequenos rastros formados pela ação do sifão inalante, que formam linhas dispostas radialmente ao redor do seu ponto de emergência. A espécie pode mudar o ponto de emergência do sifão inalante para longe do ponto anterior, dessa forma buscando novos locais onde o recurso alimentar ainda não foi totalmente explorado. Fora os períodos de alimentação, o sifão inalante era mantido retraído no interior do substrato. O sifão exalante permanece grande parte do tempo dentro do substrato e com a abertura abaixo da superfície do sedimento, mas quando está

parcialmente exposto na coluna d'água, mantém-se passivo a maior parte do tempo, assim como observado para *Semele purpuracens* (Gmelin, 1791) por DOMANESCHI (1995) e *Sanguinolaria sanguinolenta* por MORIYA (1999). No presente estudo não foram simuladas, em condições de laboratório, alterações das marés, alterando-se o nível da água nos aquários, mas os resultados de ARRUDA *et al.* (2003), mostram que a espécie apresentou o mesmo comportamento tanto na simulação de maré baixa quanto na de maré alta, indicando que o comportamento alimentar dessa não é afetado com as flutuações das marés.

### 3.4. Ctenídios e palpos labiais (Figs. 47 a 58)

A configuração geral dos órgãos e estruturas da cavidade palial de *M. biota* e *M. constricta* estão representadas nas Figuras 47 a 53 e a descrição da morfologia geral dos palpos labiais e ctenídios segue abaixo.

Os ctenídios de *M. biota* e *M. constricta* são completos, eulamelibrânquios e totalmente lisos. Em *M. biota* os ctenídios possuem demibrânquias interna e externa com mesmo comprimento e altura, já em *M. constricta* as demibrânquias internas são ligeiramente maiores tanto em comprimento, quanto em altura. Em ambas as espécies a demibrânquia interna é completa, com lamelas descendente e ascendente, e a externa incompleta, formada apenas pela lamela descendente rebatida para o dorso. A demibrânquia interna apresenta, ao longo da margem livre, um sulco alimentar marginal raso. O eixo ctenidial está localizado diagonalmente em relação ao eixo ântero-posterior do corpo e se estende desde próximo à concavidade do umbo até a base dos sífoes. Os ctenídios de *M. biota* e *M. constricta* são homorháblicos na concepção de RIDWOOD (1903), uma vez que os filamentos branquiais são todos morfologicamente similares.

As correntes ciliares presentes nos ctenídios de *M. biota* e *M. constricta* estão representadas na Fig. 54. Nas duas espécies, o material introduzido na cavidade palial pela corrente inalante e que atinge a demibrânquia externa é conduzido para o eixo do ctenídio. Em *M. biota* uma corrente oral de aceitação no eixo do ctenídio transfere partículas pequenas em direção dorsal e anterior para o sulco oral distal formado entre o palpo labial externo e as demibrânquias. Partículas em excesso e aquelas rejeitadas são transferidas diretamente para a lamela descendente da demibrânquia interna. Em *M. constricta* essa

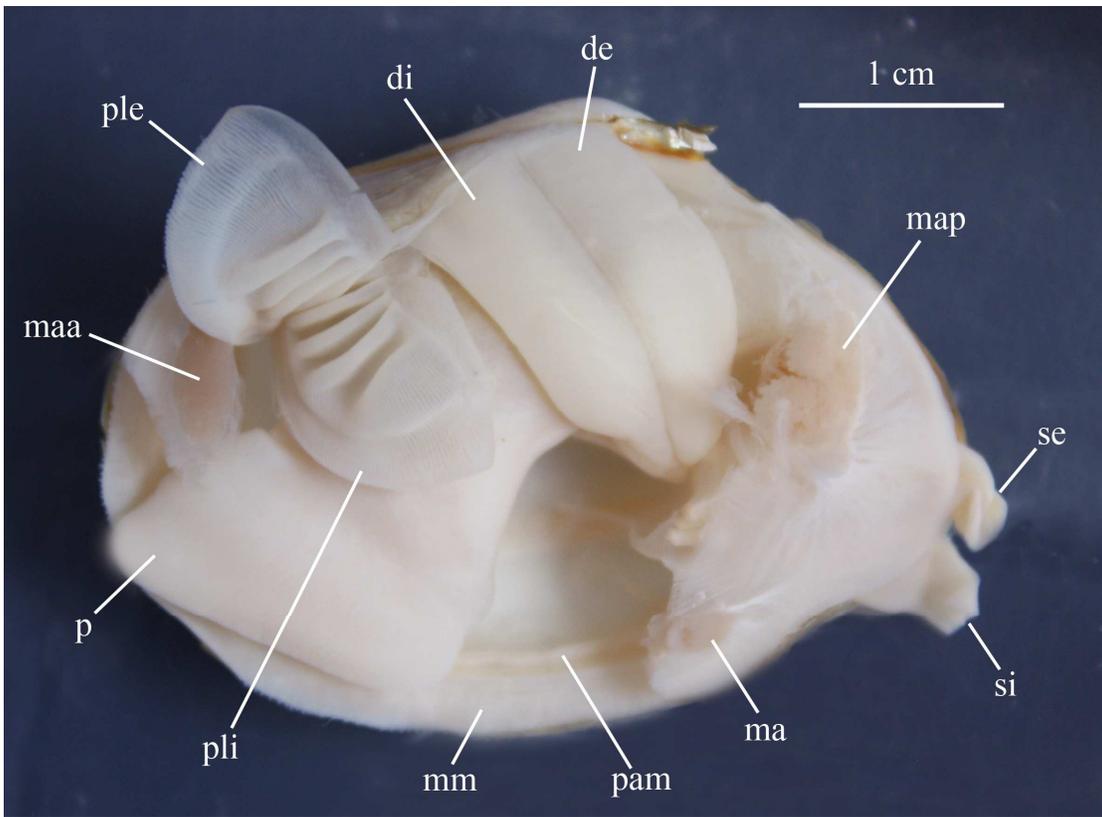
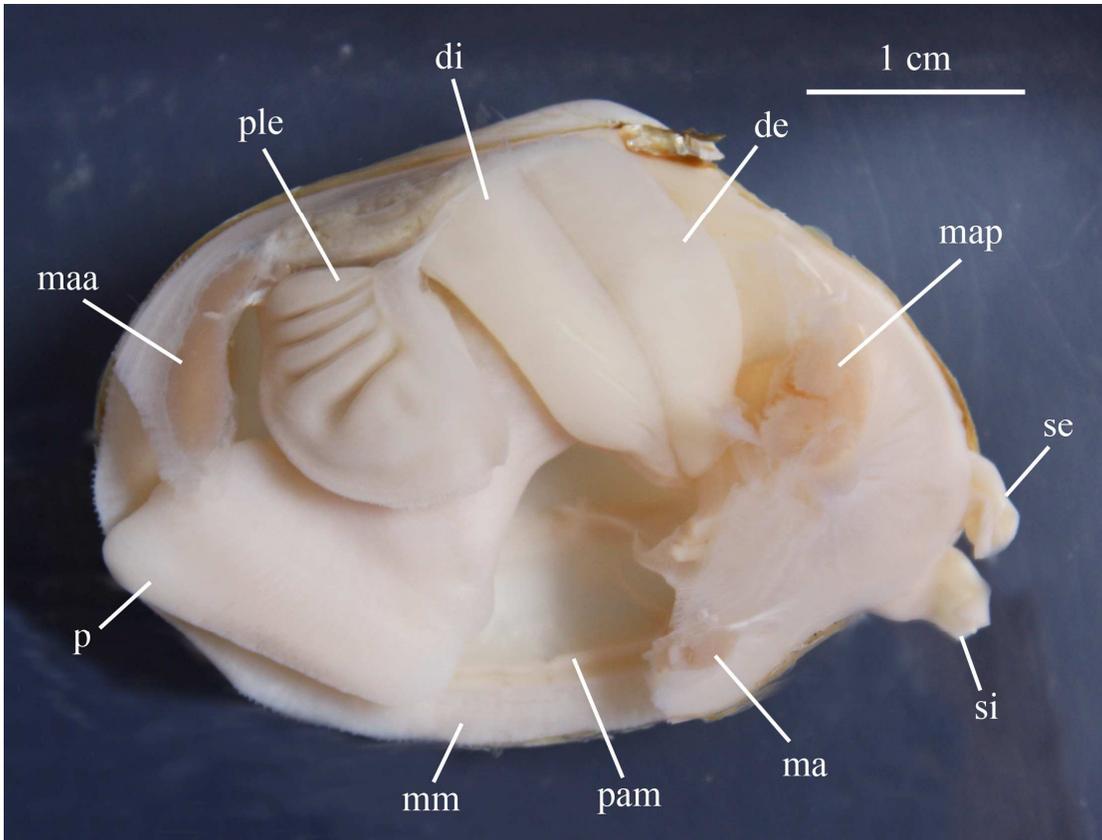
corrente de aceitação oral no eixo do ctenídio está ausente e o material que chega no eixo do ctenídio é prontamente transferido para a lamela descendente da demibrânquia interna.

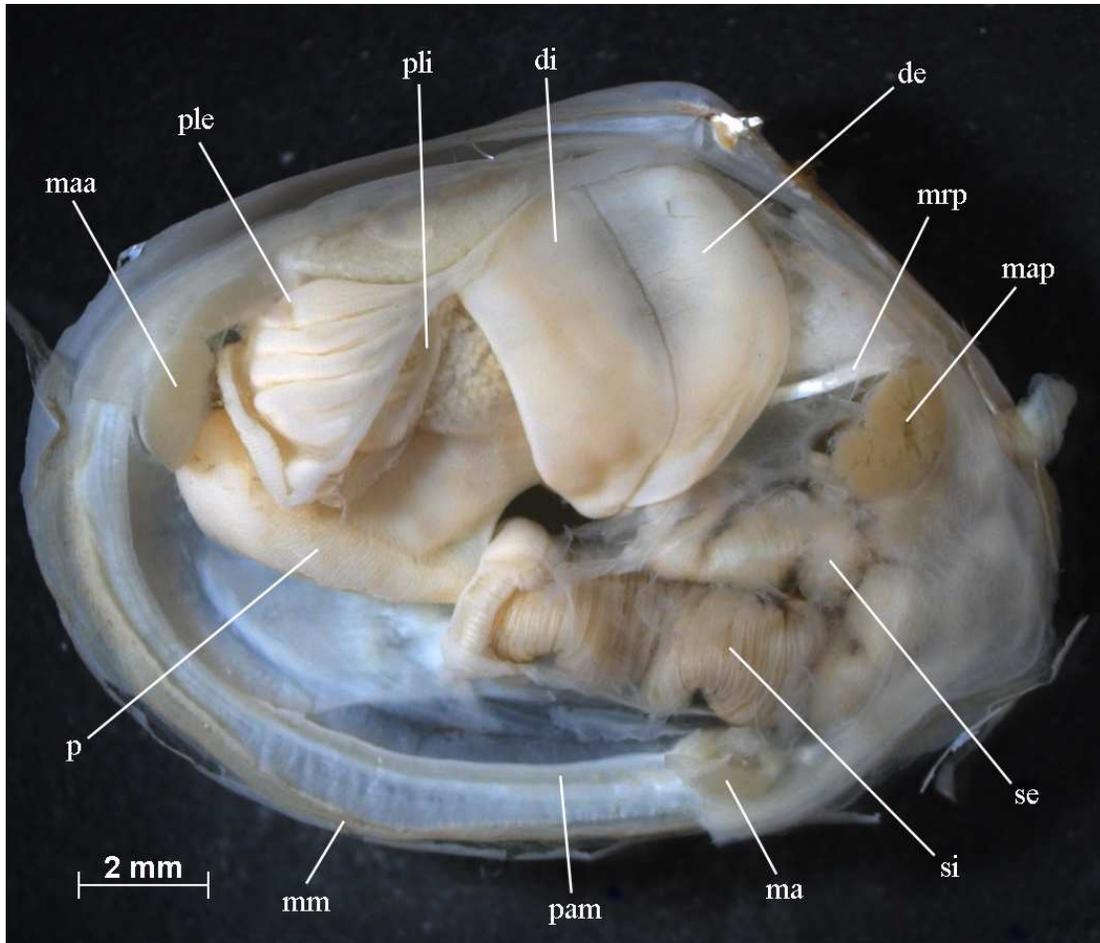
Nas duas espécies, as correntes ciliares presentes em ambas as lamelas da demibrânquia interna conduzem o material em direção à margem livre, onde partículas pequenas aglutinadas em muco são transferidas para o interior do sulco alimentar marginal e conduzidas em direção oral para ingestão, ou para nova seleção nos palpos. Partículas grandes, aglomerados de partículas e material excedente em contato com essa demibrânquia são descartadas da margem livre para o epitélio do manto.

Os palpos labiais de *M. biota* e *M. constricta* são largos, de contorno trigonal e possuem cerca de 2/3 do comprimento da concha. Esses órgãos têm extensão equivalente àquela dos ctenídios, fato que evidencia o hábito de vida desses animais, que lidam com grandes aportes de matéria depositada trazida pela corrente inalante. Os palpos internos situam-se entre a massa visceral e a lamela ascendente da demibrânquia interna e os palpos externos localizam-se entre o manto e a lamela descendente da mesma demibrânquia. A associação entre os ctenídios e os palpos labiais das duas espécies de *Macoma* estudadas (Figs. 55 e 56) é do tipo III de STASEK (1963).

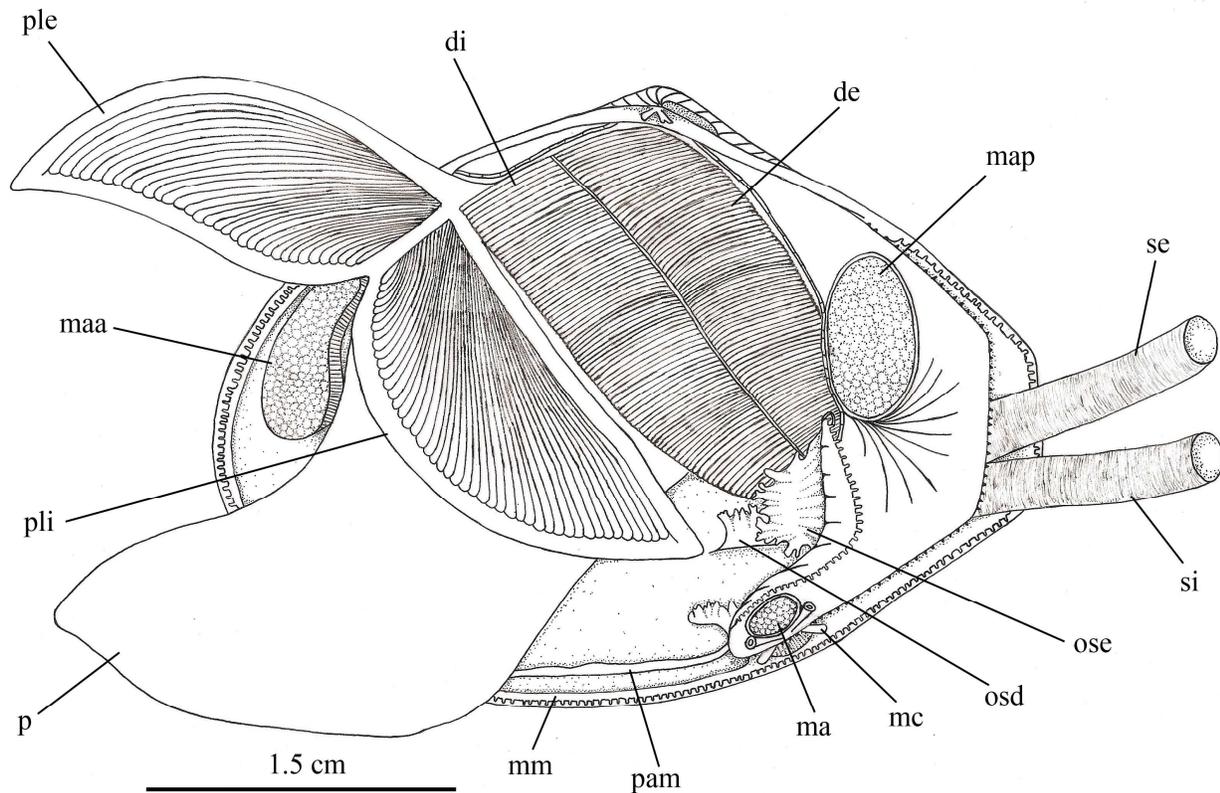
Em ambas as espécies as superfícies externas dos palpos são lisas e as internas intensamente pregueadas, sendo as pregas evidentes e conspícuas. A face pregueada é guarnecida dorsalmente por uma borda lisa e larga, muito mais desenvolvida em *M. constricta*, e ventralmente por outra borda lisa, mais estreita, cuja margem livre se altera por contrações musculares formando lóbulos simples ou bastante intrincados (Figs. 55 e 56). Em *M. biota*, cortes histológicos revelaram que as pregas dos palpos têm a face oral lisa e a face aboral com um espessamento longitudinal que lhe confere aspecto sinuoso, já em *M. constricta* as pregas se inclinam ligeiramente em direção oral em sua porção mediana, o que resulta na formação de um degrau ou platô.

Em *M. constricta*, a extremidade distal do palpo labial interno esquerdo é mais desenvolvida e apresenta lóbulos, assumindo um aspecto franjado. Essa região mantém contato com o órgão sifonal unilateral esquerdo, repassando para essa estrutura o material a ser descartado trazido pela corrente de rejeição ao longo da borda livre ventral.

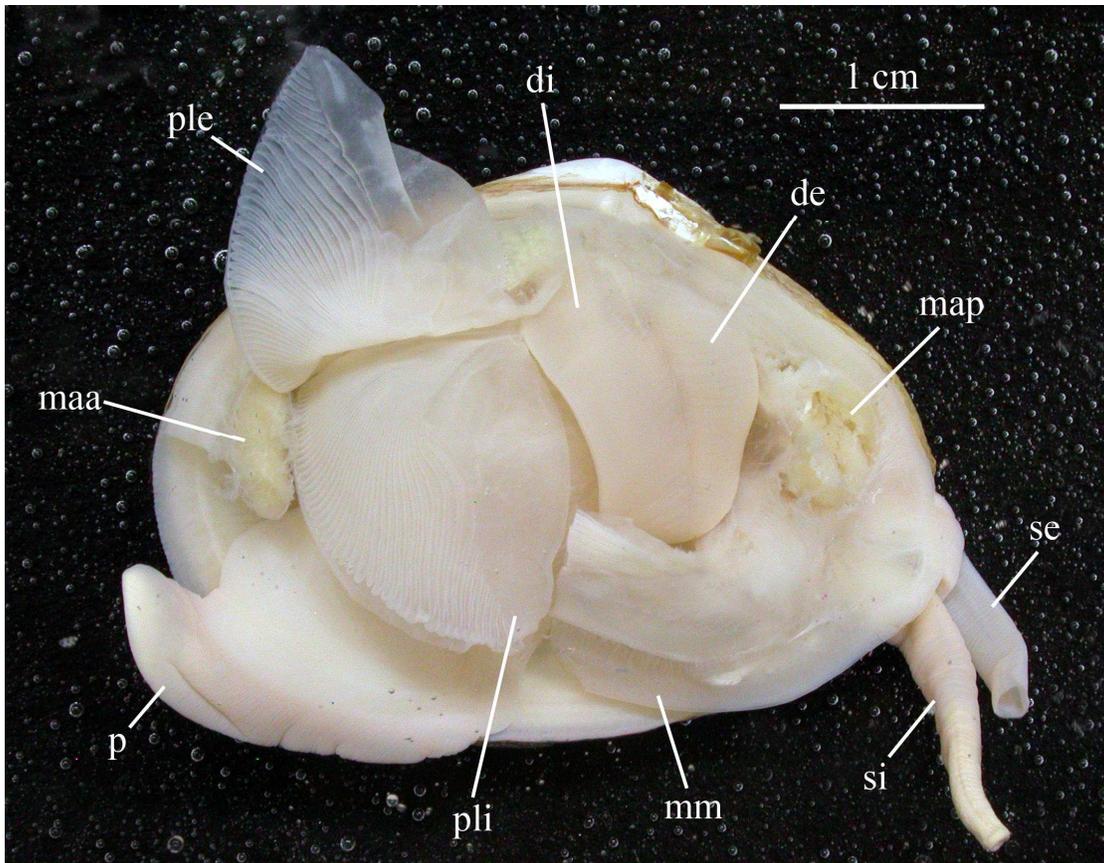
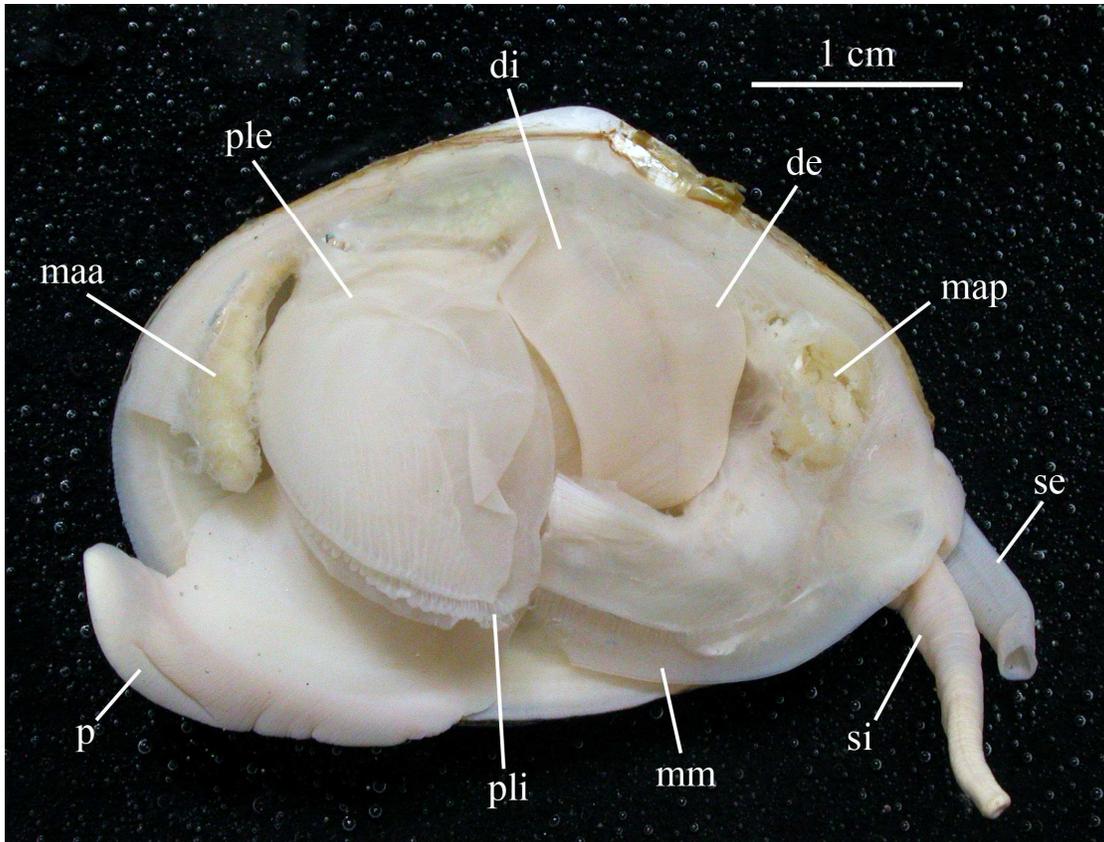




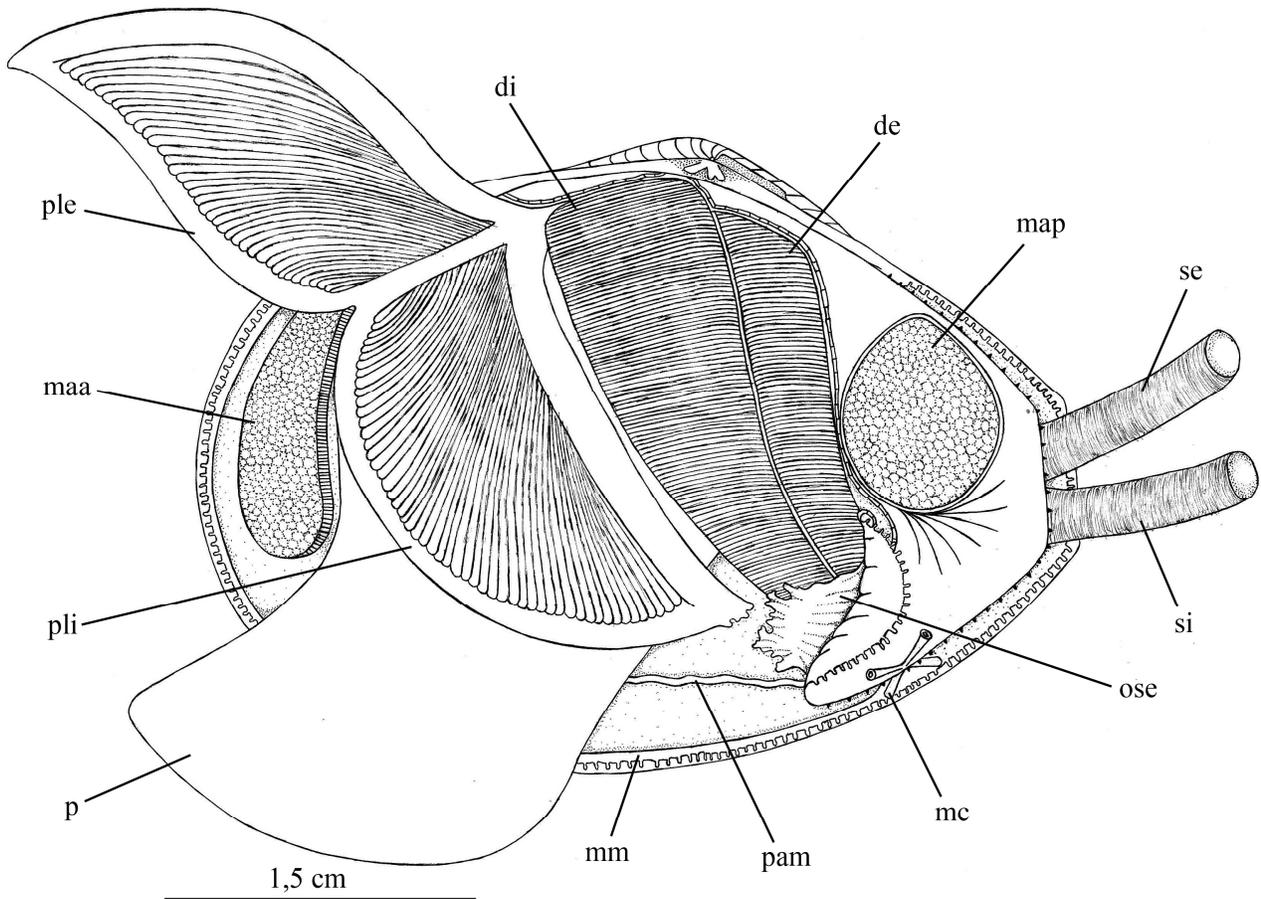
**Figuras 47, 48 e 49:** *Macoma biota*. Topografia da cavidade do manto, após a remoção da valva e lobo esquerdo do manto de dois exemplares fixados. Notar a diferença na contração dos órgãos e estruturas e as dobras ou “pregas secundárias” transversais ao eixo longitudinal nos palpos labiais. **de**, demibrânquia externa; **di**, demibrânquia interna; **ma**, músculo adutor acessório; **maa**, músculo adutor anterior; **map**, músculo adutor posterior; **mm**, margem do manto; **mrp**, músculo retrator posterior do pé; **p**, pé; **pam**, prega adicional do manto; **ple**, palpo labial externo; **pli**, palpo labial interno; **se**, sifão exalante; **si**, sifão inalante.



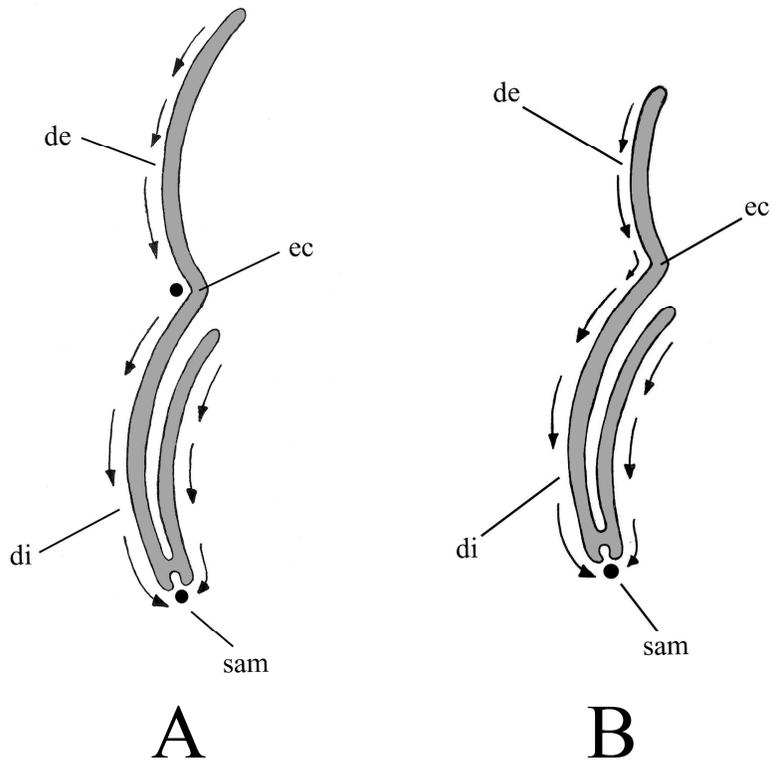
**Figura 50:** *Macoma biota*. Desenho semi-esquemático representando a topografia da cavidade do manto após a remoção da valva esquerda e respectivo lobo do manto. Órgãos e estruturas em suas proporções próximas das reais. **de**, demibrânquia externa; **di**, demibrânquia interna; **ma**, músculo adutor acessório; **maa**, músculo adutor anterior; **map**, músculo adutor posterior; **mc**, músculo cruciforme; **mm**, margem do manto; **osd**, órgão sifonal direito; **ose**, órgão sifonal esquerdo; **p**, pé (porção distal); **pam**, prega adicional do manto; **ple**, palpo labial externo rebatido; **pli**, palpo labial interno; **se**, sifão exalante; **si**, sifão inalante.



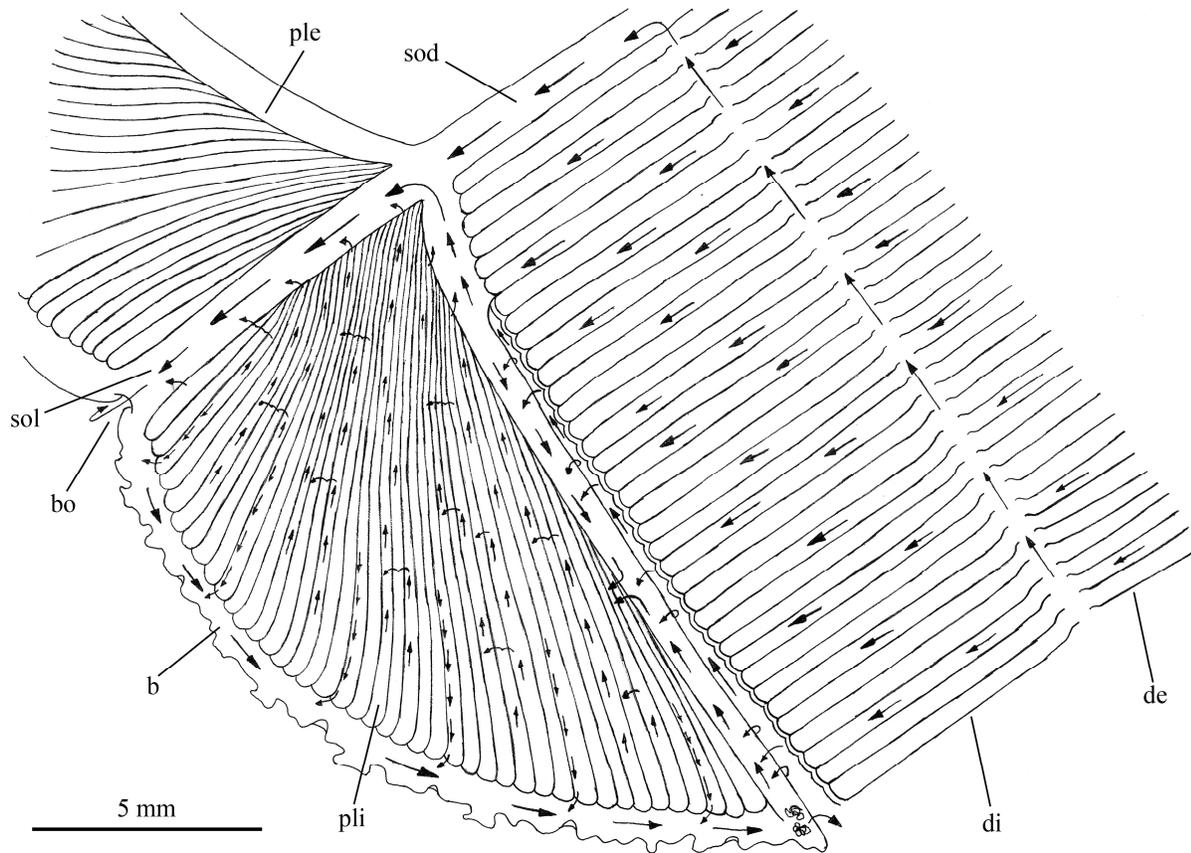
**Figuras 51 e 52:** *Macoma constricta*. Topografia da cavidade do manto, após a remoção da valva e lobo esquerdo do manto de dois exemplares fixados. **de**, demibrânquia externa; **di**, demibrânquia interna; **maa**, músculo adutor anterior; **map**, músculo adutor posterior; **mm**, margem do manto; **p**, pé; **pam**, prega adicional do manto; **ple**, palpo labial externo; **pli**, palpo labial interno; **se**, sifão exalante; **si**, sifão inalante.



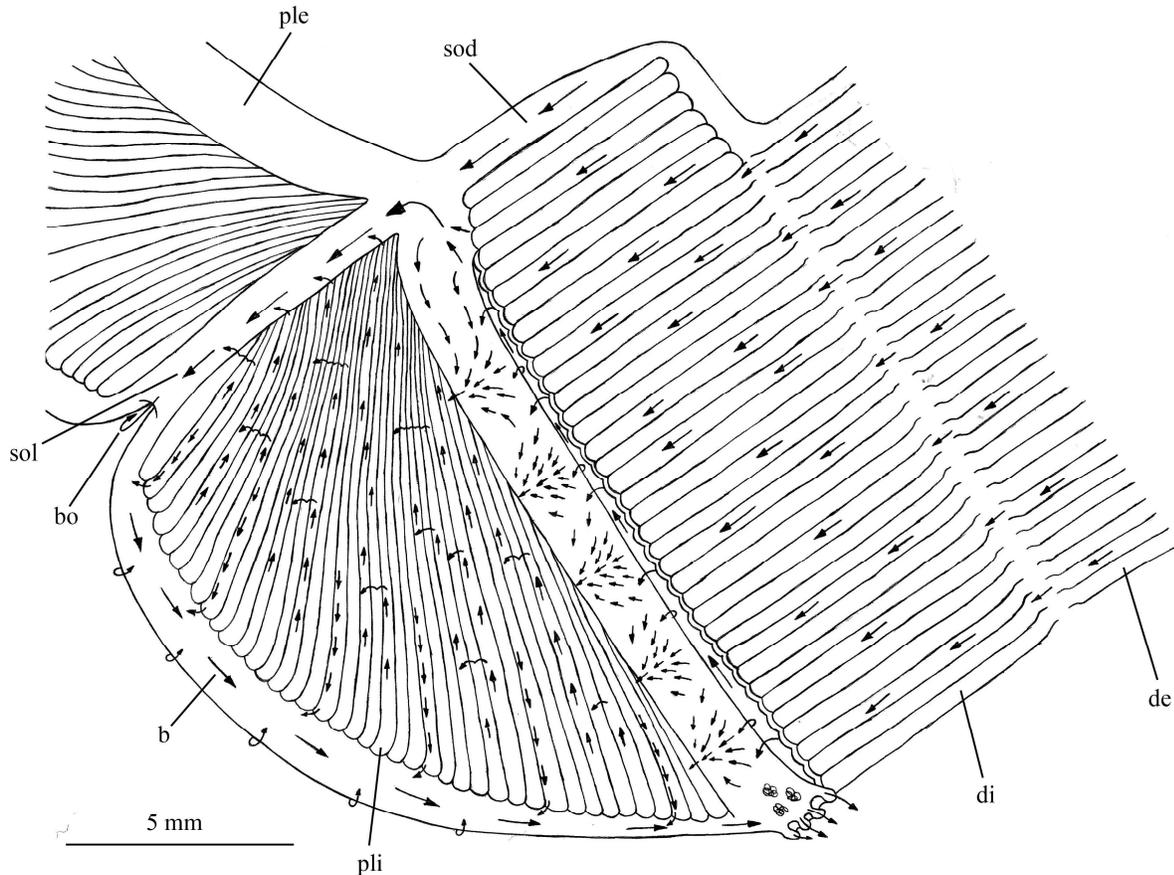
**Figura 53:** *Macoma constricta*. Desenho semi-esquemático representando a topografia da cavidade do manto após a remoção da valva esquerda e respectivo lobo do manto. Órgãos e estruturas em suas proporções próximas das reais. **de**, demibrânquia externa; **di**, demibrânquia interna; **maa**, músculo adutor anterior; **map**, músculo adutor posterior; **mc**, músculo cruciforme; **mm**, margem do manto; **ose**, órgão sifonal esquerdo; **p**, pé (porção distal); **pam**, prega adicional do manto; **ple**, palpo labial externo rebatido; **pli**, palpo labial interno; **se**, sifão exalante; **si**, sifão inalante.



**Figura 54:** Representação esquemática de um corte perpendicular ao eixo do ctenídio. As setas indicam as correntes ciliares de seleção e os círculos negros as correntes de aceitação em direção oral. A: *Macoma biota*; B: *Macoma constricta*; **de**, demibrânquia externa; **di**, demibrânquia interna; **ec**, eixo do ctenídio; **sam**, sulco alimentar marginal.



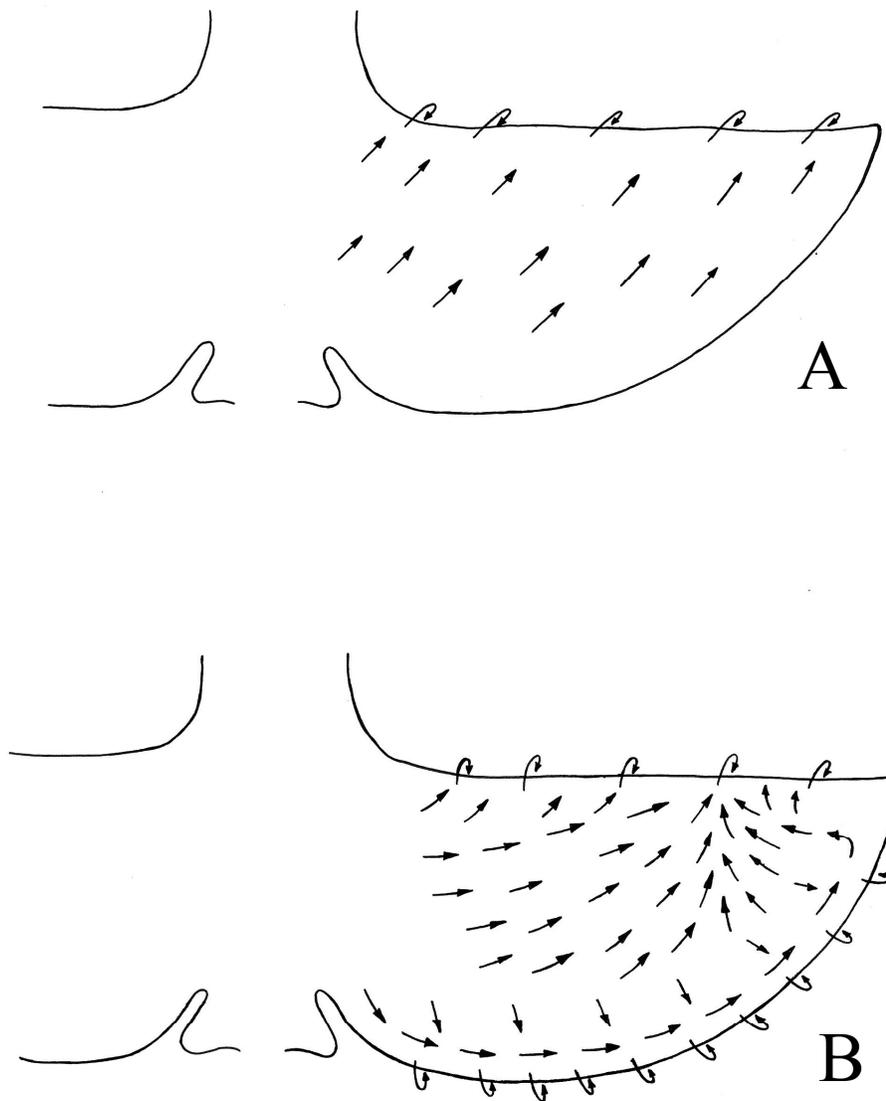
**Figura 55:** *Macoma biota*. Desenho mostrando a região da interação entre palpos labiais e a demibrânquia interna. As setas indicam as correntes ciliares de seleção do material a ser ingerido e daquele sendo rejeitado. **b**, corrente de rejeição na borda livre ventral; **bo**, boca; **de**, demibrânquia externa; **di**, demibrânquia interna; **ple**, palpo labial externo; **pli**, palpo labial interno; **sod**, sulco oral distal; **sol**, sulco lateral lateral.



**Figura 56:** *Macoma constricta*. Desenho mostrando a região da interação entre palpos labiais e a demibrânquia interna. As setas indicam as correntes ciliares de seleção do material a ser ingerido e daquele sendo rejeitado. **b**, corrente de rejeição na borda livre ventral; **bo**, boca; **de**, demibrânquia externa; **di**, demibrânquia interna; **ple**, palpo labial externo; **pli**, palpo labial interno; **sod**, sulco oral distal; **sol**, sulco lateral lateral.

Partículas que entram em contato com a face externa lisa dos palpos são imediatamente transferidas para a face interna pregueada. Em *M. biota*, as correntes direcionam o material para a margem dorsal, onde são transferidos para a ampla borda lisa interna nessa região (Fig. 57). Em *M. constricta* as partículas próximas à margem dorsal são encaminhadas para próximo de sua borda livre e transferidas para a face pregueada. Já partículas que se encontram próximas à margem ventral são capturadas por uma corrente que percorre quase que toda sua extensão e conforme são movidas, vão sendo gradualmente transferidas para a borda livre ventral na face pregueada (Fig. 57). Para a área pregueada

também chegam partículas isoladas vindas de face frontal dos filamentos mais anteriores da demibrânquia interna e do sulco alimentar marginal. Partículas aglutinadas em cordão mucoso que chegam através da porção distal do sulco oral e pelo sulco alimentar marginal passam diretamente para a boca.

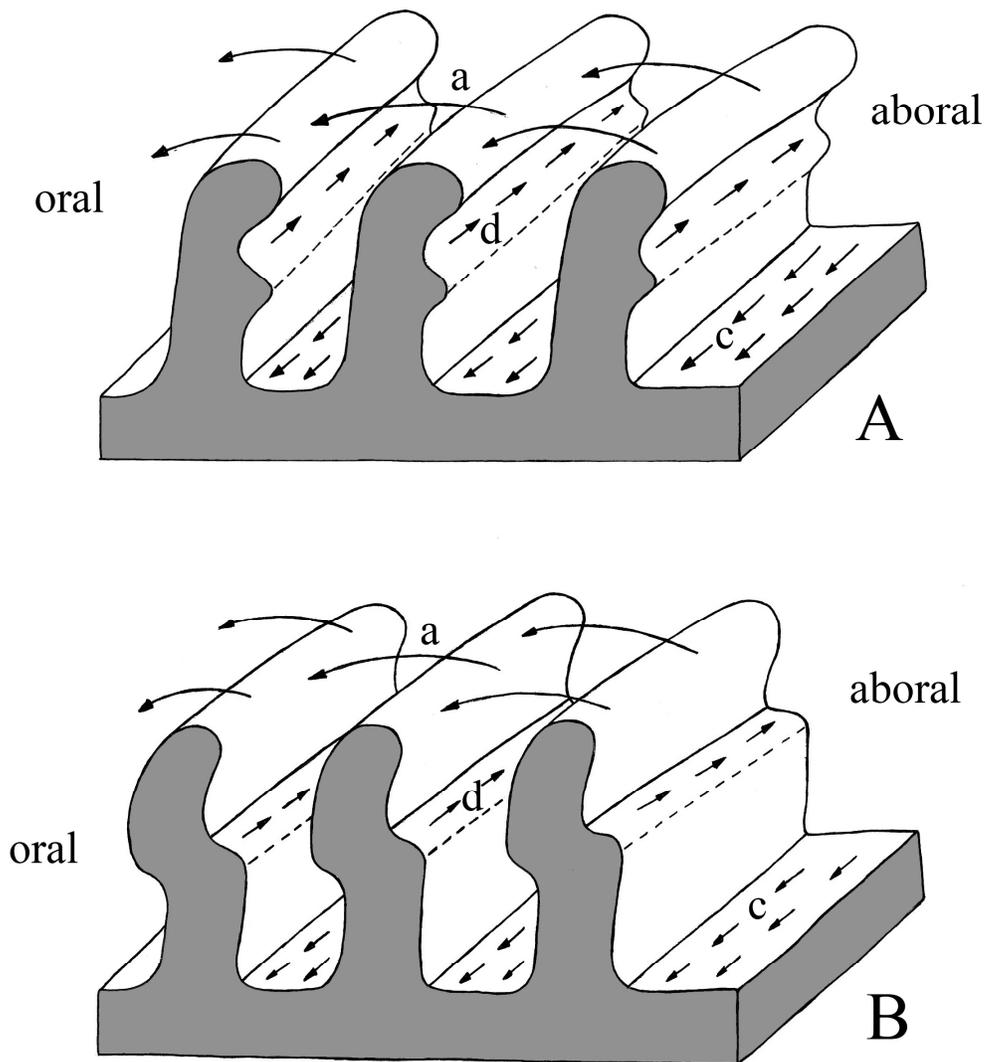


**Figura 57:** Desenho esquemático mostrando as correntes ciliares na face externa lisa dos pelpos labiais. As setas indicam as correntes ciliares. A: *Macoma biota*; B: *Macoma constricta*.

Em ambas as espécies, diferentes tratos ciliares na face pregueada dos palpos labiais exercem uma rigorosa seleção do material a ser ingerido (Figs. 55 e 56). Na borda livre dorsal em *M. biota*, correntes longitudinais convergentes concentram as partículas em um ponto específico, recuado da extremidade distal do órgão, onde são transferidas para seleção sobre as pregas (Fig. 55). Em *M. constricta* as partículas são agregadas em diversos pontos ao longo de toda borda livre dorsal e transferidas para a região pregueada (Fig. 56).

Em ambas as espécies, uma corrente bem ativa (**a**) transporta partículas isoladas e aglomerados de partículas perpendicularmente às cristas das pregas, transferindo-os de uma prega a outra, crista a crista. A inclinação das pregas nesta face faz com que o material seja conduzido em direção anterior e ventral, podendo ser transferido para o sulco oral proximal entre os palpos, de onde chega à boca ou para uma forte corrente longitudinal de rejeição (**b**) ao longo da borda lisa ventral do órgão. O material nesta corrente “**b**” é conduzido para a extremidade livre distal do palpo, de onde é descartado para o epitélio do manto. Em *M. constricta*, a extremidade distal do palpo labial interno esquerdo transfere as partículas carregadas pela corrente “**b**” para o órgão sifonal unilateral esquerdo.

Outras correntes ciliares ocorrem ao longo dos sulcos formados entre as pregas, bem como na face aboral destas, atuando como mecanismos de rejeição, ou aproveitamento, respectivamente (Fig. 58). Nas duas espécies estudadas, as correntes longitudinais (**d**) na face aboral das pregas impedem que parte do material que chega à face pregueada seja descartado imediatamente, enquanto partículas finas que precipitam para o assoalho do sulco entre as pregas são conduzidas longitudinalmente (corrente “**c**”) para o trato de rejeição “**b**” na margem livre ventral do palpo. A corrente longitudinal “**d**”, ao longo da face aboral de cada prega atua no reaproveitamento de partículas, capturando-as das correntes “**a**” e as mantendo sobre o palpo para re-seleção. A ação conjunta entre as correntes “**a**” e “**d**” faz com que as partículas permaneçam mais tempo sobre a face pregueada, sendo gradativamente selecionadas para ingestão ou rejeição. Essa interação é responsável pela trajetória em ziguezague do material, conduzindo-o em direção à base dos palpos e evitando que alcancem o trato de rejeição “**b**” na borda lisa ventral.



**Figura 58:** Representação semi-esquemática de uma secção com algumas pregas de um dos palpos labiais e das correntes ciliares sobre elas. **a**, corrente crista a crista; **c**, corrente de rejeição no assoalho entre as pregas; **d**, corrente longitudinal de aceitação. A: *Macoma biota*; B: *Macoma constricta*.

Partículas grandes, isoladas, ou aglomerados de partículas precipitados em grandes quantidades sobre as pregas são prontamente capturados pelas correntes “a” e conduzidos para o trato de rejeição “b” na borda livre ventral do palpo. Essa atividade aumenta quando a ação muscular promove uma aproximação entre as pregas ou o enrolamento desses

órgãos; aproximando as pregas, o bivalve cria uma barreira que impede a penetração de partículas entre elas, ocorrendo o predomínio das correntes “a”, atuando como correntes de rejeição. O enrolamento do órgão também resulta na barreira acima mencionada, como também facilita a captação de materiais pela corrente de rejeição “b”.

Outro mecanismo presente em *M. biota* que permite com que o bivalve lide com um aporte maciço de material é a forte contração e conseqüente enrugamento dos palpos labiais sem que estes se enrolem sobre si mesmos. Formam-se quatro a cinco dobras ou “pregas secundárias” transversais ao eixo longitudinal desses órgãos (Figs. 47, 48 e 49). Esses dobramentos são formações apenas funcionais (não permanentes), para agilizar a rejeição de grandes quantidades de material, favorecendo as correntes “a” que conduzem o material rapidamente para o trato de rejeição “b” na borda livre ventral do palpo.

Em um espécime de *M. constricta* dissecado vivo, foi encontrado um pequeno caranguejo branco, semitransparente e com manchas rosadas no dorso vivendo junto aos palpos labiais e brânquias do animal. Esse pequeno caranguejo pertence à família Pinnotheridae, provavelmente ao gênero *Pinnotheres* Bosc, 1802. Os caranguejos popularmente chamados de caranguejo ervilha (“pea crab” em inglês) são comensais bem conhecidos, que vivem no interior da cavidade palial de mariscos e mexilhões.

### **3.5. Pé e musculatura associada (Figs. 59, 60 e 61)**

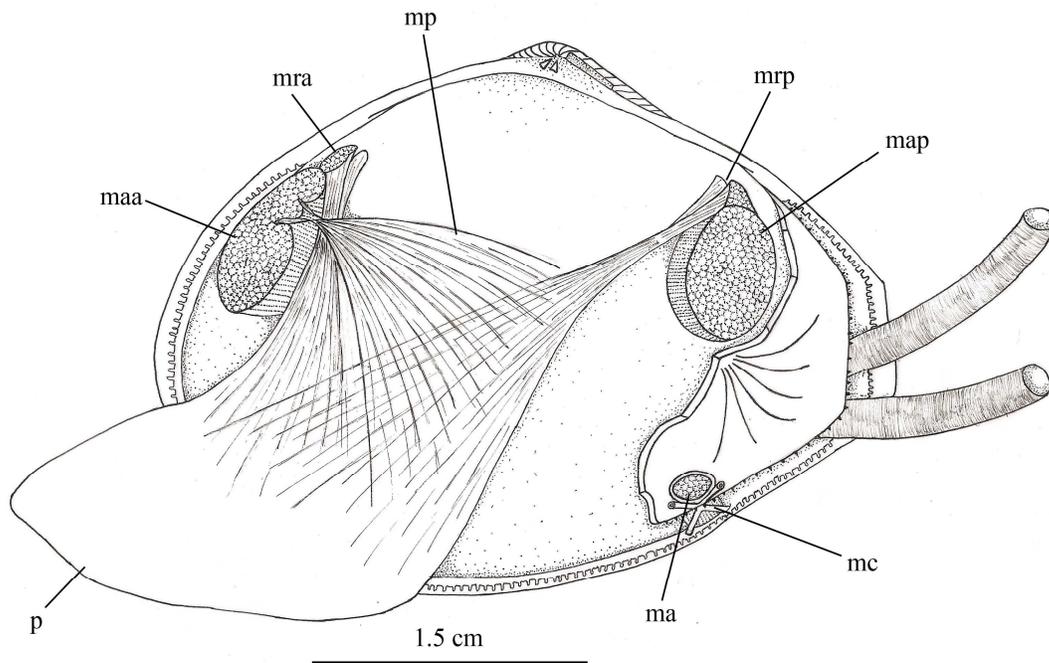
O pé de *M. biota* e *M. constricta* são semelhantes em seu formato, sendo amplos e com a porção distal de formato subtriangular, assemelhando-se a um machado. Esta região é muito ativa, com grande capacidade de distensão e se projeta ântero-ventralmente através de uma longa abertura pediosa. A porção proximal do pé, permanentemente encerrada entre as valvas, abriga a massa visceral.

A musculatura extrínseca (Figs. 59 e 60) em *M. biota* e *M. constricta* é formada por três pares de feixes que se fixam na concha e se prolongam para diferentes regiões do pé, sendo eles: um par de músculos protratores e dois pares de músculos retratores (anterior e posterior). Em ambas as espécies os retratores anteriores (**mra**) ocupam a região mais interna do pé e se dirigem quase que ventralmente. Os feixes musculares de cada um dos retratores anteriores se encontram na porção mediana destes, formando uma região mais espessa e curta e em seguida dirigem-se cada um para um lado do pé. Em *M. biota* os

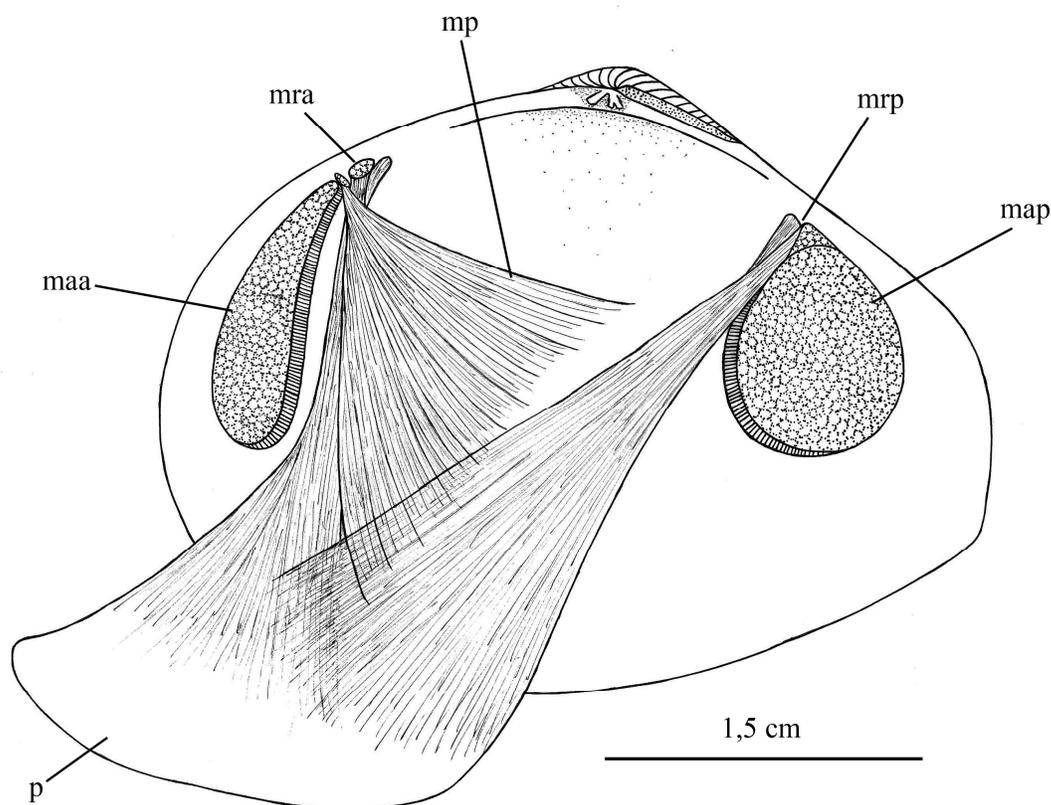
retratores anteriores estão inseridos acima do adutor anterior, apoiados sobre sua face dorsal e deixam uma cicatriz alongada na concha. Já em *M. constricta* os retratores anteriores estão inseridos logo acima das inserções dos protatores e deixam na concha uma cicatriz de forma ovalada.

Em ambas as espécies os retratores posteriores (**mrp**) de cada lado se apóiam sobre o dorso do adutor posterior, deixando nas valvas uma cicatriz de formato triangular. Ocupam uma posição intermediária no pé, entre o músculo retrator anterior e o protator. Os retratores posteriores confluem sob o rim, onde as fibras de cada feixe se entrecruzam e depois se dividem, semelhante ao que ocorre no retrator anterior, irradiando-se por toda a lateral do pé.

Em *M. biota* os músculos protratores (**mp**) de cada lado do corpo penetram no adutor anterior, se fixando na respectiva valva junto com as fibras deste. Ocorre uma divisão dos feixes musculares pouco antes de penetrarem no adutor anterior, ficando a porção ventral mais grossa, concentrando a maior parte fibras musculares, enquanto a porção dorsal, mais fina, com poucas fibras musculares. A partir de sua inserção nas valvas, os protratores sofrem uma pequena torção à medida que penetram no pé e se irradiam em leque por toda a região proximal que abriga a massa visceral. Em *M. constricta* os protratores estão inseridos nas valvas acima do adutor anterior, apoiados sobre a face dorsal deste, deixando uma cicatriz de forma elíptica. Em ambas as espécies os protratores formam a camada muscular mais externa do pé.

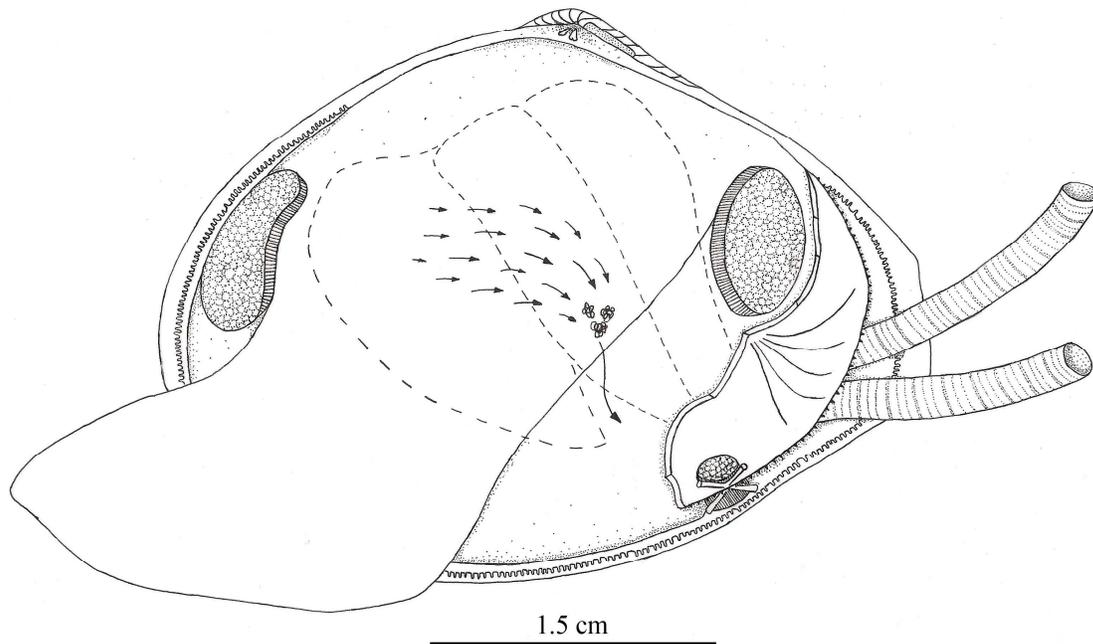


**Figura 59:** *Macoma biota*. Musculatura do pé vista pelo lado esquerdo. **ma**, músculo adutor acessório; **maa**, músculo adutor anterior; **map**, músculo adutor posterior; **mc**, músculo cruciforme; **mp**, músculo protractor do pé; **mra**, músculo retrator anterior do pé; **mrp**, músculo retrator posterior do pé.



**Figura 60:** *Macoma constricta*. Musculatura do pé vista pelo lado esquerdo. **maa**, músculo adutor anterior; **map**, músculo adutor posterior; **mp**, músculo protractor do pé; **mra**, músculo retrator anterior do pé; **mrp**, músculo retrator posterior do pé.

Em *M. biota*, o epitélio do pé exibe atividade ciliar somente na porção que abriga a massa visceral, na área em contato com as demibrânquias internas e palpos labiais internos (Fig. 61). É relativamente fraca e o pouco material que entra em contato com o epitélio da massa visceral nessa região pode ser capturado por cílios da face lisa dos palpos labiais internos, ou mesmo das demibrânquias. Quando não, é transportado em direção ventral e posterior e acumulado na parte posterior da massa visceral, recoberta pela demibrânquia interna. Esse material aglutinado por muco precipita para o manto onde é transferido para a região basal do sifão inalante e rejeitado como pseudofeces. Em *M. constricta* não foi detectada atividade ciliar no epitélio do pé e da massa visceral. O material que precipita no local é rapidamente capturado pela face lisa do amplo palpo labial interno ou pela demibrânquia interna.



**Figura 61:** *Macoma biota*. Correntes ciliares sobre o epitélio da região proximal do pé que abriga a massa visceral. Contornos em linha tracejada indicam a posição dos palpos labiais, da demibrânquia interna e demibrânquia externa.

### 3.6. Trato digestivo (Figs. 62 e 63)

A configuração geral do trato digestivo de *M. biota* e *M. constricta* está representada nas Figuras 62 e 63, e sua descrição segue abaixo.

Após a boca (**b**), segue-se o esôfago (**eso**) que se prolonga em direção posterior. Em ambas as espécies o esôfago é achatado dorso-ventralmente, relativamente curto e une-se ao estômago na região dorsal-anterior deste.

As duas espécies apresentam estômago (**est**) globular, com paredes finas, frágeis, semitransparentes e de coloração esbranquiçada. O estômago nas espécies de *Macoma* pertence ao tipo V de PURCHON (1960), uma vez que a tiflossole maior penetra em ambos os cecos digestivos, passando primeiro pelo direito e depois pelo esquerdo, onde, na família Tellinidae, acaba em uma espiral longa. Da região posterior do teto do estômago, ligeiramente inclinado para o lado direito, projeta-se o apêndice (**ap**) pequeno e com

formato digitiforme, estrutura homóloga ao “ceco póstero-dorsal” como denominado por YONGE (1949). Ainda do teto do estômago, para a esquerda, projeta-se o grande e bem definido capuz dorsal (**cd**), que se curva em direção posterior. Do lado esquerdo do estômago, sob o capuz dorsal, situa-se a bolsa esquerda (**be**), que se abre na região anterior do estômago, na altura da desembocadura do esôfago. Em *M. biota*, a bolsa esquerda apresenta dois ramos distintos, um mais fino que se estende anteriormente e outro mais amplo que se estende posteriormente. Nessa espécie, a bolsa esquerda recebe alguns dutos vindos do divertículo digestivo na extremidade distal do ramo anterior, mas a maioria ao longo de toda a margem livre do ramo posterior. Em *M. constricta* a bolsa esquerda também apresenta dois ramos distintos, um se alongando anteriormente e outro posteriormente, mas ambos são similares em forma e tamanho. Nessa espécie, os dutos vindos do divertículo digestivo desembocam principalmente nas extremidades distais dos dois ramos, mas alguns podem desembocar em outros pontos mais centrais ao longo da margem livre.

O restante dos dutos vindos da densa massa de divertículos digestivos, que cobre grande parte das regiões frontal e lateral esquerda e direita do estômago e saco do estilete, abre-se no estômago pelos cecos direito e esquerdo. Em ambas as espécies, assim como observado para outros telinídeos estudados, o ceco direito (**cdi**) é curto, altamente reduzido, abre-se do lado direito do estômago e se estende anteriormente. O ceco direito recebe dutos do divertículo digestivo principalmente em sua extremidade distal anterior, mas alguns ramos também desembocam próximo de seu início. O ceco esquerdo (**ces**) abre-se na região anterior do estômago, ao lado do início da bolsa esquerda, é cilíndrico, muito desenvolvido, recebe vários dutos dos divertículos digestivos e se estende ventralmente até metade do saco do estilete cristalino. Neste ponto o ceco esquerdo em *M. biota* se bifurca em duas porções, uma se ramificando para o lado direito do saco do estilete e outra para o lado esquerdo. Já em *M. constricta*, o ceco esquerdo se trifurca, com uma porção se ramificando para o lado direito do saco do estilete, outra para o lado esquerdo e uma terceira continuando ventralmente.

Em ambas as espécies o saco do estilete cristalino (**sec**) e o intestino (**i**) abrem-se juntos no assoalho do estômago na região póstero-ventral deste, separados pelas tiflosoles maior e menor. O saco do estilete possui formato cônico e prolonga-se em direção ventral.

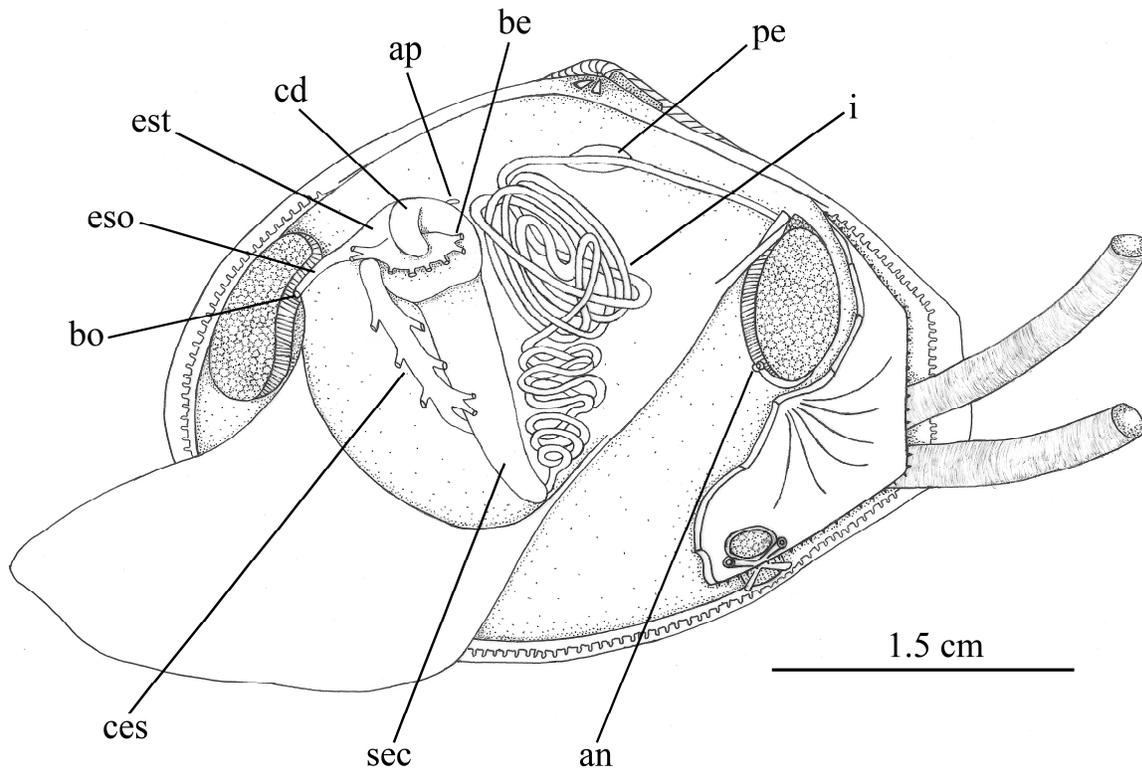
O estilete cristalino possui formato de bastão, é bem rígido, está sempre presente em espécimes vivos e fixados e sua extremidade distal projeta-se para dentro do estômago, ocupando grande parte do espaço interno desse órgão.

O intestino continua a partir da região distal do saco do estilete, dirige-se para o interior do corpo do bivalve e está localizado em uma cavidade compacta, bem separado dos outros órgãos. Há gônadas entremeadas nas alças do intestino, formando uma massa bem compacta, que dificulta a dissecação e análise do órgão. As paredes do intestino são brancas, semitransparentes e muito elásticas, apresentando grande poder de distensão. O calibre do intestino é praticamente constante ao longo de toda sua extensão. O intestino pode adquirir um diâmetro quase cinco vezes maior que o normal, dependendo da quantidade de pelotas fecais acumuladas em seu interior. O intestino descreve um grande número de voltas, típico de bivalves comedores de depósito, assumindo a forma de um novelo, divididas em dois conjuntos distintos, o primeiro na altura do saco do estilete cristalino e o segundo na altura do estômago.

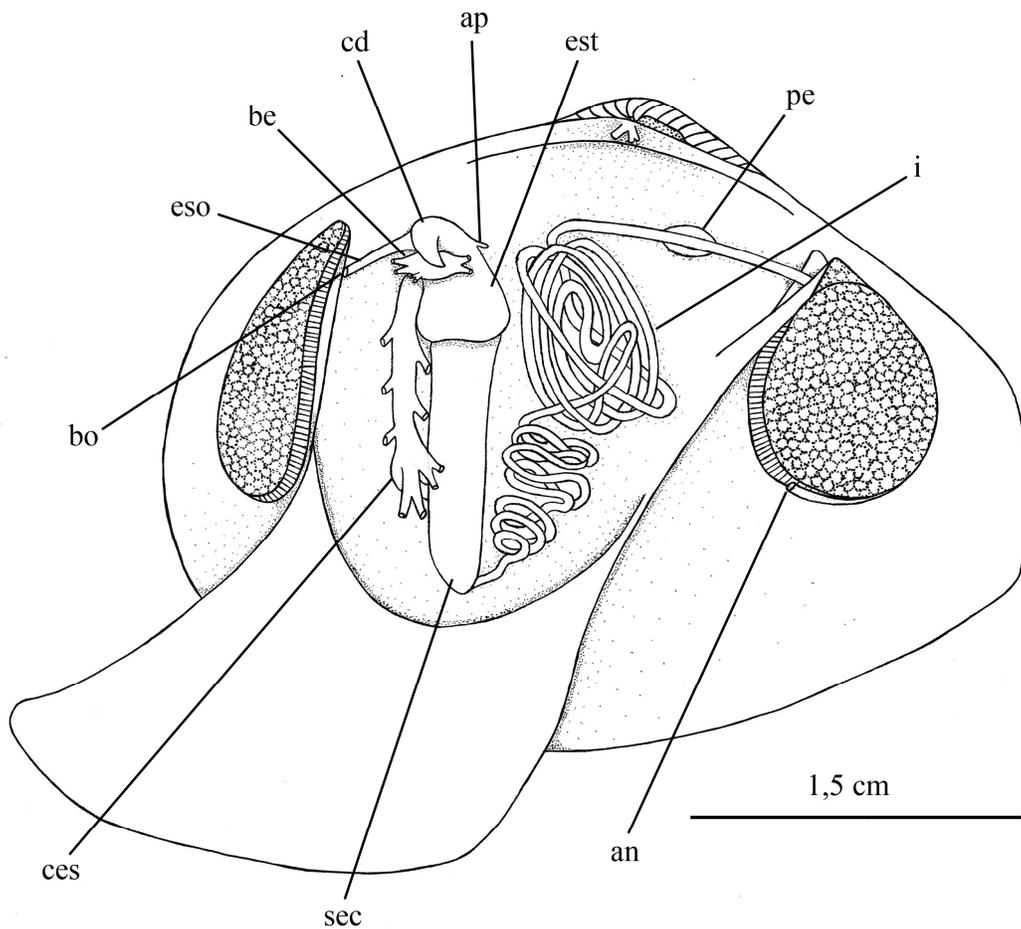
Em *M. biota* o intestino descreve 3 voltas circulares em um plano horizontal e depois assume um aspecto sinuoso, descrevendo mais 3 a 4 voltas irregulares neste mesmo plano. O primeiro conjunto de voltas nessa espécie é muito compacto e emaranhado. A partir da metade de sua trajetória, o intestino descreve o segundo conjunto de voltas, constituído por 7 a 8 voltas circulares em um plano mais vertical. Em *M. constricta* o intestino descreve cerca de 10 voltas sinuosas no primeiro conjunto, algumas no plano vertical, umas no horizontal, mas a maioria na diagonal. Em *M. constricta* o primeiro conjunto de voltas é até mais compacto e emaranhado que em *M. biota*. No segundo conjunto o intestino descreve cerca de 10 a 11 voltas circulares, também no plano vertical, assim como em *M. biota*.

Após o segundo conjunto de voltas o intestino atinge o pericárdio, atravessa o ventrículo e passa sobre a superfície dorsal do adutor posterior, desembocando no ânus (**an**).

No trato digestivo de *M. constricta* foram encontradas cercárias do gênero *Bucephalopsis*, provavelmente da espécie *B. haimeana*, como descrito por NARCHI (1966) em *Anomalocardia brasiliiana* (Gmelin, 1791). Esses parasitas se encontravam em grande volume nas alças do intestino e no estômago.



**Figura 62:** *Macoma biota*. Configuração geral do trato digestivo visto pelo lado esquerdo do animal, após a retirada dos órgãos da cavidade do manto, das glândulas do divertículo digestivo e gônadas. **an**, anus; **ap**, apêndice; **be**, bolsa esquerda; **bo**, boca; **cd**, capuz dorsal; **ces**, ceco esquerdo; **eso**, esôfago; **est**, estômago; **i**, intestino; **pe**, pericárdio; **sec**, saco do estilete cristalino.



**Figura 63:** *Macoma constricta*. Configuração geral do trato digestivo visto pelo lado esquerdo do animal, após a retirada dos órgãos da cavidade do manto, das glândulas do divertículo digestivo e gônadas. **an**, anus; **ap**, apêndice; **be**, bolsa esquerda; **bo**, boca; **cd**, capuz dorsal; **ces**, ceco esquerdo; **eso**, esôfago; **est**, estômago; **i**, intestino; **pe**, pericárdio; **sec**, saco do estilete cristalino.

#### 4. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

---

*Macoma biota* e *M. constricta* ocorrem em ambientes muito similares, onde geralmente há predominância de sedimento areno-lodoso ou lodoso (altas porcentagens de silte/argila), com altos índices de matéria orgânica e que apresentam uma profunda camada anóxica. Estudando a comunidade de moluscos da Praia do Araçá, ARRUDA & AMARAL

(2003) relacionaram a ocorrência de *M. constricta* a locais com altas porcentagens de matéria orgânica e silte/argila no sedimento. As duas espécies podem inclusive ocorrer simpatricamente, como registrado por ARRUDA & DOMANESCHI (2005) para a Praia da Cidade, e verificado no presente estudo. O fato de ambas as espécies possuírem conchas muito semelhantes pode ter colaborado para que *M. biota* tenha sido descoberta apenas recentemente, fato até curioso por se tratar de uma espécie de tamanho considerável (cerca de 4 cm de comprimento de concha em média) e que ocorre na zona entremarés. Estudos sobre sua distribuição geográfica ainda são necessários, a fim de se determinar a real extensão de sua ocorrência ao largo do litoral brasileiro e fora dele, hoje restrita somente a localidade tipo. *M. constricta*, por sua vez é registrada desde a Flórida e o Golfo do México, até a região Sul do Brasil, mas tendo em vista a sua semelhança com *M. biota*, muitos dos registros baseados nas características conquiliológicas provavelmente terão que ser revistos, com acesso às populações naturais ou a material depositado em museus e outras instituições.

Seu comportamento, tanto no ambiente natural como em aquários, evidencia o hábito de vida das duas espécies de permanecer profundamente enterradas no substrato, muitas vezes por longos períodos no mesmo lugar. O comprimento dos sifões, que pode atingir até 4 a 5 vezes o comprimento da concha é forte evidência desse hábito. Quando completamente enterrados no substrato, indivíduos das duas espécies assumem uma posição horizontal no interior desse, sempre apoiados na valva esquerda, fato corroborado pela curvatura da concha para a direita na região posterior, onde são protraídos os sifões, como registrado antes para outras espécies de *Macoma* por REID & REID (1969). HOLME (1961), estudando algumas espécies de Tellinidae, relacionou o hábito desses bivalves de permanecer na horizontal, apoiados sobre a valva esquerda, com o hábito de vida depositívoro. Uma vez que os bivalves depositívoros se alimentam principalmente da matéria orgânica depositada no substrato, o autor postula que permanecer na posição horizontal confere ao indivíduo uma maior facilidade em realizar migrações horizontais, a fim de se explorar novos locais e auxiliar também na dispersão desses animais pelo ambiente. Essas características estão relacionadas com a vida em praias calmas e protegidas, com pouca arrebentação, como é o caso dos locais onde as duas espécies foram coletadas, onde os indivíduos raramente são desenterrados e retirados do substrato.

Os longos sifões das duas espécies, separados, muito ativos e com abertura inalante rodeada por tentáculos lobulados curtos e em pequeno número em *M. biota* e desprovida de tentáculos em *M. constricta*, não possuem barreiras que efetivamente impeçam a entrada de grandes quantidades de partículas na cavidade palial. Ao chegar a essa cavidade, no entanto, as partículas são rapidamente selecionadas pela intensa atividade ciliar dos órgãos dessa região, que apresentam adaptações para lidar com esse grande aporte de material.

Assim como vários outros Macominae já estudados, o comportamento do sifão inalante em *M. biota* e *M. constricta*, que aspira ativamente o material depositado no substrato, indica que essas espécies são predominantemente depositívoras. Em condições de laboratório, *M. biota* apresentou um comportamento de comedor de suspensão não seletivo, mantendo o sifão inalante distendido na coluna d'água, aparentemente se alimentando de material em suspensão. Esse comportamento pode ser atribuído às condições as quais os indivíduos foram submetidos nos aquários, que não reproduziam fielmente as condições de seu ambiente natural, gerando assim um comportamento incomum nos indivíduos, provavelmente devido à escassez de alimento em longo prazo. Estudos sobre o comportamento alimentar da espécie no seu ambiente natural ou em condições de laboratório que fielmente reproduzam as características do ambiente, como feito por ARRUDA *et al.* (2003) para *M. constricta*, são necessários para se determinar se a espécie é exclusivamente depositívora ou se também pode se comportar como comedor de suspensão não seletivo em seu habitat natural.

A ocorrência das duas formas de alimentação distintas em uma mesma espécie do gênero *Macoma* já foi registrada antes para *M. balthica* por BRAFIELD & NEWELL (1961), que segundo os autores, podia alternar seu modo de alimentação, se comportando parte do tempo como comedor de material em suspensão na coluna d'água e parte como comedor de material depositado na superfície do substrato, mas essa suposição foi rejeitada posteriormente por GILBERT (1977a). REID & REID (1969), estudando oito espécies do gênero *Macoma* observou a existência tanto de espécies suspensívoras quanto depositívoras no grupo. De fato, analisando características como o comportamento dos sifões, mecanismos ciliares na cavidade do manto, conteúdo estomacal e morfologia funcional do estômago, os autores dividiram as espécies estudadas em três grupos alimentares distintos, as genuinamente depositívoras (aquelas que curvavam a abertura do sifão inalante para o

substrato sugando matéria depositada), as suspensívoras e uma espécie que apresentou comportamento misto.

A morfologia, o funcionamento e os tratos ciliares dos órgãos da cavidade palial indicam que ambas as espécies possuem mecanismos eficientes para lidar com grandes quantidades de material que entram nessa cavidade pela corrente inalante, rapidamente selecionando partículas para ingestão e direcionando o excesso indesejado para os tratos de rejeição do manto.

A forma dos ctenídios com demibrânquia interna completa e externa incompleta e rebatida para o dorso é uma das adaptações para lidar com um grande aporte de material, de acordo com YONGE (1949). Essa conformação do órgão faz com que três superfícies se tornem uma só, propiciando uma maior eficiência no transporte e triagem do material que entra em contato com os ctenídios, como também contribui para um menor risco de danificação destes. As fortes correntes observadas no sulco alimentar marginal nas duas espécies e no eixo do ctenídio em *M. biota*, comprovam a eficiência no transporte de partículas para a região oral, aumentando o volume de material direcionado para a boca. Nessa região, os palpos labiais, mais desenvolvidos que os ctenídios desempenham grande papel na seleção das partículas que serão ingeridas. A presença de palpos labiais mais desenvolvidos que os ctenídios é característica de espécies que vivem em locais de sedimento lodoso, onde o material que entra na cavidade do manto é muito fino.

A grande atividade ciliar dos palpos labiais observada nas espécies de *Macoma* estudadas indica que as espécies lidam com grandes aportes de matéria e necessitam de mecanismos eficientes de seleção daquilo que deve ser ingerido ou rejeitado, mas também está relacionada com o reaproveitamento de partículas, de modo a selecionar ao máximo o material trazido pela corrente inalante, impedindo que esse seja rapidamente descartado para os tratos de rejeição do manto. No entanto, quando há excesso de partículas em contato com esses órgãos, os palpos labiais enrolam-se formando um cone de rejeição, aumentando assim sua eficiência. As correntes de rejeição na margem ventral livre dos palpos redirecionam o material em excesso para os tratos de rejeição do manto, que conduzem as partículas até a base do sifão inalante, onde são acumuladas e descartadas como pseudofeces. Em *M. constricta* o palpo labial interno esquerdo mantém uma íntima relação com o órgão sifonal unilateral esquerdo, como já descrito por NARCHI (2003),

transferindo partículas para esse órgão a partir de sua extremidade distal lobulada, acelerando o processo de descarte do material indesejado. Tal relação não foi detectada entre os palpos labiais e os órgãos sifonais de *M. biota*.

A ocorrência de estruturas originadas dos lobos do manto, inclusive nas adjacências da abertura proximal do sifão inalante, é bastante comum para alguns grupos de Tellinoidea e muitas vezes sua presença está intimamente ligada a espécies que capturam grandes quantidades de material com o sifão inalante e que apresentam o hábito alimentar de comedor de depósito. MORIYA (2005), ao estudar os órgãos parasifonais em *Sanguinolaria sanguinolenta*, realizou uma extensa revisão acerca de ocorrência dessas estruturas em diversas espécies de bivalves, de famílias distintas. O autor constatou a dificuldade de se estabelecer homologias entre elas num mesmo grupo ou entre grupos, ou até mesmo equivalências de função. Aparentemente, o que o autor denominou de órgão parassifonal em *Sanguinolaria sanguinolenta*, um Psammobiidae, é em partes muito similar em função e em menor grau em forma (somente sua primeira porção dos órgãos parassifonais) aos órgãos sifonais encontrados nas espécies de Tellinidae, o que pode indicar certa homologia entre esses órgãos. Os órgãos parassifonais são mais elaborados morfológicamente que os órgãos sifonais e aparentemente tem uma função dupla, tanto de seleção de partículas (assim como os órgãos sifonais), como de isolar um canal de rejeição ventral, ou “waste channel”, diferentemente nos Tellinidae, onde esse papel é desempenhado pelas pregas adicionais do manto.

Os órgãos sifonais, já descritos para outros Macominae como em *Macoma balthica* por YONGE (1949), *Temnoconcha brasiliana* por BOSS & KENK (1964) e *M. constricta* por NARCHI (2003), ocorrem também em *M. biota*. Comparando as duas espécies estudadas, nota-se que essa estrutura é ímpar em *M. constricta*, ocorrendo somente do lado esquerdo, e par em *M. biota*, sendo o esquerdo mais desenvolvido que o direito. De uma forma geral, os órgãos sifonais nessas duas espécies são muito desenvolvidos e apresentam correntes ciliares muito ativas, o que indica que esses animais lidam com um grande aporte de material vindo pela corrente inalante e é uma importante evidência do hábito de comedor de depósito. Essas estruturas aumentam a área de triagem do manto e selecionam ativamente partículas que entram em contato sobre sua superfície, acelerando o processo de descarte de material indesejado, encaminhando o excesso para próximo da base do sifão

inalante para ser eliminado como pseudofezes. Esses órgãos são extremamente sensíveis a estímulos, apresentando grande poder de contração e expansão, o que pode inclusive exercer algum controle sobre o fluxo de material que entre pela corrente inalante. Se há um grande aporte de material, essas estruturas podem se expandir, formando uma barreira contra a entrada de partículas, já iniciando a seleção das partículas trazidas pela corrente inalante, ao se contraírem, não bloqueiam o caminho, deixando livre a entrada de material para a cavidade palial. Em *M. constricta*, a extremidade distal do palpo labial esquerdo interno é bem desenvolvida e apresenta fortes ondulações, que lhe confere um aspecto lobulado. Essa região mantém uma íntima relação com o órgão sifonal unilateral esquerdo, transferindo as partículas indesejadas para esse, que as encaminha para os tratos de rejeição do manto. Em *M. biota* esse aspecto morfológico é ausente e essa interação entre palpos labiais e órgãos sifonais não foi detectada em nenhum dos dois lados. A presença de órgãos sifonais pares em *M. biota* provavelmente aumenta sua capacidade de lidar com grandes quantidades de partículas, o que pode ser uma vantagem em relação a *M. constricta*, que possui somente um órgão sifonal unilateral.

A presença de uma prega adicional em cada lobo do manto, formando um canal de rejeição ou “waste channel” (KELLOGG, 1915), é característica de muitos telinóideos comedores de depósitos (YONGE, 1949), como até mesmo de alguns veneróides suspensívoros (NARCHI, 2002). KELLOGG (1915) postula que o surgimento das pregas adicionais do manto, formando um canal de rejeição, está relacionado com a necessidade de se isolar a grande quantidade de pseudofezes da forte corrente inalante, impedindo assim que esse material indesejado seja arrastado de volta para os órgãos da cavidade palial. O canal ventral já foi descrito para alguns Tellinidae como em *Abra alba* (Wood, 1801) e *Scrobicularia plana* (da Costa, 1778) por YONGE (1949), *T. brasiliiana* (Dall, 1921) por e *M. constricta* (Bruguière, 1792) por NARCHI (2003). Em *T. brasiliiana*, as estruturas que BOSS & KENK (1964) denominaram de órgãos parassifonais, na verdade correspondem às pregas adicionais do manto ou “dobras do manto” como descrito por YONGE (1949), que formam o canal de rejeição, observado pelos autores. Em *M. constricta* o canal de rejeição é formado unicamente pela prega adicional do lobo direito do manto, em sua face ventral. Já em *M. biota* as pregas adicionais do manto formam um canal de rejeição um pouco diferente daquele descrito por KELLOGG (1915), uma vez que o material a ser rejeitado é

transportado sobre a face dorsal das pregas e acumulado próximo à abertura proximal do sifão inalante, especificamente na reentrância formada na dobra em “U” da prega adicional do lado direito.

*Macoma biota* e *Macoma constricta* apresentam trato digestivo muito semelhante morfológicamente, com intestino longo e enrolado. Assim como já descrito para outros tellinídeos por PURCHON (1960) e YONGE (1949), o ceco digestivo direito nas duas espécies é reduzido, prolongando-se brevemente para a região anterior, e o esquerdo é bem desenvolvido, se estendendo ventralmente até cerca da metade do saco do estilete cristalino. O ceco esquerdo ainda se ramifica para ambos os lados do saco do estilete, recebendo vários dutos da densa massa de divertículos digestivos. O estômago de *M. biota* e *M. constricta* pertence ao tipo V de PURCHON (1960), assim como registrado pelo autor para outros Tellinidae. O intestino com trajeto longo e enovelado é característico de comedores de depósito como sugerido por YONGE (1949), fato relacionado à necessidade de acumular grandes quantidades de partículas provenientes do estômago, bem como consolidá-las. Uma característica marcante encontrada nas duas espécies de *Macoma* estudadas, e que aparentemente é um padrão para alguns Tellinidae, é a trajetória do intestino, que descreve dois conjuntos de voltas distintas. De uma forma geral, o segundo conjunto é mais desenvolvido e é onde se concentra a grande maioria das pelotas fecais.

Alguns caracteres anatômicos analisados possuem grande valor taxonômico, uma vez que permitem a distinção das duas espécies de *Macoma* contempladas no presente trabalho. Porém, para determinar seu real valor filogenético, ainda são necessários estudos complementares que contemplem mais espécies do gênero, como também da ontogenia desses órgãos e estruturas, a fim de se estabelecer suas condições ancestrais e derivadas. Mas com os dados obtidos no presente estudo, é possível atribuir certo valor filogenético a alguns caracteres analisados, como no caso dos órgãos sifonais, das pregas adicionais do manto (“quarta prega”) e do músculo adutor acessório.

Uma vez que Tellininae é um grupo mais antigo que Macominae, logo possivelmente é mais ancestral na filogenia de Tellinidae, temos informações sobre o grupo externo de Macominae, podendo-se assim atribuir valor filogenético a alguns caracteres. Como visto no capítulo anterior, as espécies de Tellininae estudadas não apresentam pregas adicionais do manto ou “quartas pregas”, estruturas que isolam canais de rejeição e

otimizam o descarte de material indesejado. Dessa forma pode-se concluir que a presença dessas estruturas em espécies de Macominae é uma condição derivada nos Tellinidae, tornando esse caráter importante para a filogenia não só de Macominae, mas também de Tellinidae como um todo.

Outro bom exemplo é o órgão sifonal. Nas espécies de Tellininae ele é simples, com margem livre pouco ramificada, já nos Macominae essa estrutura é bem desenvolvida e apresenta margem intensamente ramificada, condição derivada dentro de Tellinidae. Esse caráter também é importante para a filogenia de Macominae e mais especificamente do gênero *Macoma*. Como visto nos Tellininae estudados, o órgão sifonal ímpar e está presente somente no lado esquerdo. *Macoma constricta* também apresenta um órgão sifonal unilateral esquerdo, condição ancestral no grupo, já em *M. biota* essa estrutura é par, presente nos dois lados, uma condição derivada. Outro caractere de interesse taxonômico e filogenético é o músculo adutor acessório presente na base do sifão inalante em *M. biota* e ausente nas demais espécies de Tellinidae.

Mas é importante salientar que diferenças na forma desses órgãos e estruturas muitas vezes não estão ligadas a funções distintas, sendo que mesmo apresentando conformações diferentes, os órgãos nas duas espécies desempenham o mesmo papel e de forma similar.

Podem-se citar como algumas diferenças entre as duas espécies a forma e tamanho dos palpos labiais (maiores em *M. constricta* e onde a borda livre dorsal da face pregueada tem quase o dobro do tamanho que em *M. biota*); ctenídios com demibrânquia externa menor em comprimento que a interna em *M. constricta* e iguais em comprimento em *M. biota*; presença de dois órgãos sifonais em *M. biota* e somente um em *M. constricta*; diferenças na forma e posição das pregas adicionais do manto; diferenças morfológicas dos sifões (cor do inalante e número de tentáculos nas aberturas); e diferenças na musculatura associada ao pé, onde o protractor se insere no meio do adutor anterior em *M. biota* e acima do adutor anterior em *M. constricta*. Mas o caractere mais importante e conspícuo na diferenciação dessas duas espécies é a presença de um músculo adutor acessório em *M. biota*, nunca registrado antes na literatura para outra espécie de bivalve, e ausente em sua congênere *M. constricta*. Esse músculo se encontra na base do sifão inalante, age de forma

semelhante aos adutores típicos e também é gerado a partir da hipertrofia da musculatura palial.

As características morfológicas e comportamentais de *M. biota* e *M. constricta* apresentadas neste estudo indicam que essas espécies possuem eficientes mecanismos para lidar com grandes quantidades de partículas que entram na cavidade palial, rapidamente selecionando materiais para ingestão e encaminhando materiais indesejados para tratos de rejeição no manto. Essas espécies podem ser classificadas principalmente como comedoras de depósito, assim como outras espécies do gênero.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

---

Desde o clássico trabalho de YONGE (1949), o conhecimento sobre o modo de vida dos Tellinoidea cresceu muito, abrindo uma grande discussão sobre a classificação do hábito alimentar do grupo proposta pelo autor, como bivalves predominantemente comedores de depósito. Com base em estudos subseqüentes, autores como POHLO (1969, 1982) e REID (1971) demonstraram que na verdade a superfamília Tellinoidea compreende um amplo espectro de hábitos alimentares, sendo composta tanto de espécies comedoras de suspensão quanto de depósito, ocorrendo uma gradação entre esses dois extremos. De um lado, por exemplo, há os membros da família Donacidae, bivalves tipicamente suspensívoros com sífões curtos e passivos, do outro, há os Tellinidae, bivalves depositívoros com sífões longos e ativos.

POHLO (1982), estudando as origens dos Tellinoidea e seus grupos recentes, traçou a evolução do grupo, com ênfase no hábito alimentar. Segundo o autor, os primeiros Tellinoidea apresentavam o seio palial muito reduzido ou ausente, possuindo, portanto, sífões curtos, associados a um hábito suspensívoro. Tal fato difere fortemente do que é encontrado nas espécies atuais de Tellinoidea depositívoras, que apresentam sífões longos, ativos e seio palial profundo. Outro exemplo que sugere o hábito suspensívoro como ancestral nos Tellinoidea é a espécie extinta *Trancredia transversa*, que vivia em locais de sedimento arenoso, era cavadora muito ativa e permanecia superficialmente enterrada no substrato em posição vertical, condição muito similar a espécies de *Donax* viventes, que são suspensívoras. O autor então sugere, com base no registro fóssil e em vários outros estudos com a fauna recente, que aparentemente o hábito suspensívoro, e não o depositívoro, é a condição original na superfamília Tellinoidea, sendo que esse último surgiu posteriormente na história evolutiva do grupo.

De acordo com POHLO (1982), os Tellinoidea atuais podem ser divididos em três grupos de acordo com tipos de alimentação: os suspensívoros que ativamente rejeitam partículas devido aos tentáculos ramificados presentes na abertura do sífão inalante; os “não-seletivos”, que possuem somente pequenos tentáculos na abertura do sífão inalante, mas não sugam ativamente o sedimento, se alimentando principalmente de material em suspensão; e os depositívoros, que ativamente sugam o substrato e ingerem grandes

quantidades de matéria orgânica depositada no sedimento. O autor resume a evolução da superfamília da seguinte maneira: os primeiros Tellinoideos eram suspensívoros, com seio palial ausente ou reduzido, sendo que os membros da família Donacidae ainda retêm esse padrão (PASSOS & DOMANESCHI, 2004); parte dos suspensívoros deu origem ao estágio intermediário na evolução do grupo, os “não-seletivos”, ilustrados atualmente por espécies da família Psammobiidae (MORYIA, 2005) e Semelidae (DOMANESCHI, 1995); e por último a evolução culminou com o surgimento dos depositívoros a partir de formas “não-seletivas”, durante o Cretáceo, onde tem-se como representantes atuais desse tipo alimentar espécies das famílias Tellinidae (BRAFIELD & NEWELL, 1961; REID & REID, 1969; GILBERT, 1977a, 1977b; WILSON, 1990) e Semelidae, como *Scrobicularia plana* espécies do gênero *Abra* (POHLO, 1969).

Mas a classificação do hábito alimentar de uma espécie de bivalve muitas vezes não é tão simples e envolve a análise de diversos aspectos da vida desses animais. POHLO (1969) e REID (1971) demonstram essa dificuldade e determinaram alguns critérios para categorizar os tipos alimentares nos bivalves. De acordo com esses autores, um bivalve suspensívoro pode também capturar partículas orgânicas que são revolvidas da superfície do substrato e voltam para a coluna d'água. Já um bivalve depositívoro, que suga ativamente o sedimento com o seu sifão inalante, pode também capturar partículas em suspensão em um determinado momento. Logo, em muitos casos há uma linha tênue separando esses dois tipos alimentares, mas algumas características específicas podem auxiliar na classificação do hábito alimentar de espécies de bivalves, como por exemplo, o comportamento do sifão inalante, as correntes ciliares de seleção do material presentes nos órgãos e estruturas da cavidade palial e os processos gástricos que selecionam as partículas para digestão de acordo com o tamanho e densidade. Com base nesses parâmetros, REID (1971) dividiu em três os tipos alimentares nos bivalves, tendo como base membros da família Tellinidae que foram alvos de estudos prévios realizados pelo autor (REID & REID, 1969). O primeiro grupo é composto pelos bivalves suspensívoros (*suspension feeders*), que se alimentam principalmente de fitoplâncton em suspensão na coluna d'água, já o grupo dos depositívoros foi dividido em duas categorias, os que sugam sedimento fino contendo muita matéria orgânica (*fine deposit feeders*) e os que ingerem grãos de areia em consomem os microorganismos associados a esses grãos (*sand grain feeders*).

POHLO (1969, 1982) e REID (1971) compilaram alguns caracteres dos bivalves que estão intimamente relacionadas com seus hábitos alimentares e que são úteis na hora de se classificar o tipo alimentar de uma espécie. Tendo em vista os dois principais tipos alimentares, os suspensívoros e os depositívoros, têm-se como características relacionadas com os comedores de suspensão os sífões curtos, passivos e abertura do sífão inalante com tentáculos ramificados, formando uma barreira contra a entrada de material; ctenídios mais desenvolvidos em relação aos palpos labiais, com demibrânquia externa completa e não rebatida para o dorso; ausência de estruturas originadas do manto (órgãos sifonais e pregas adicionais); posição vertical adotada no interior do sedimento; e estômago do tipo IV (PURCHON, 1960). Já as características relacionadas com os comedores de depósito são: sífões longos, separados, ativos e que sugam matéria orgânica depositada no substrato; abertura do sífão inalante simples, contendo somente pequenos tentáculos de formato digitiforme; hipertrofia dos palpos labiais e redução do tamanho das brânquias; ctenídios com demibrânquia externa incompleta e rebatida para o dorso; ocorrência de estruturas originadas dos lobos dos mantos (órgãos sifonais e pregas adicionais); posição horizontal adotada no interior do sedimento; estômago do tipo V (Purchon, 1960); e intestino longo e enrolado.

WILSON (1990), estudando a relação de tamanho entre os palpos labiais e os ctenídios em duas espécies de *Tellina*, *T. tenuis* e *T. fabula*, constatou que ambas podem se alimentar tanto de material em suspensão quanto de matéria orgânica depositada no substrato. Isso demonstra a dificuldade de se classificar as espécies de Tellinidae como simplesmente suspensívoras ou depositívoras e o autor postula que na verdade o tipo de alimentação nesses animais é um continuum com um ponto ótimo no gradiente para cada espécie, que podem alternar seu modo de alimentação, buscando otimizar seu ganho energético, explorando a fonte de alimento mais benéfica no momento e nas determinadas condições ambientais que se encontram. O autor julga ainda que seria mais correto chamar os Tellinoidea de oportunistas, em vez de comedores de depósito ou suspensão.

Dentre as famílias de Tellinoidea, a família Tellinidae é a que apresenta as espécies mais adaptadas ao hábito alimentar depositívoro. Mas como visto em vários trabalhos como os de BRAFIELD & NEWELL (1961), REID & REID (1969), GILBERT (1977a, 1977b), WILSON (1990) e ARRUDA *et al.* (2003), mesmo estando em um extremo do espectro

alimentar (comedores de depósito), a família Tellinidae é composta tanto por espécies depositívoras quanto suspensívoras. É importante salientar que os critérios utilizados na classificação do hábito alimentar das espécies de bivalves analisadas mudaram entre um estudo e outro, de acordo com a visão de cada autor, mas de uma forma geral, pode-se afirmar que as espécies de Tellinidae podem se alimentar tanto de material em suspensão na coluna d'água quanto de matéria orgânica depositada na superfície do substrato. De fato, ambos os tipos alimentares podem até ocorrer em uma mesma espécie como sugerido por BRAFIELD & NEWELL (1971), fato discutido posteriormente por GILBERT (1977a).

O estudo da anatomia e biologia dos bivalves é fundamental para se determinar seu hábito alimentar e até mesmo possibilita o reconhecimento de guildas alimentares (conjunto de espécies que exploram um mesmo recurso de maneira similar) em comunidades desses organismos como demonstrado por ARRUDA *et al.* (2003). Estudando o comportamento dos sífões e a posição adotada no sedimento em algumas espécies, os autores concluíram que essas características são muito importantes na determinação do hábito alimentar de um bivalve e conseqüentemente, na divisão dos bivalves de uma comunidade em guildas alimentares. Para dividir as espécies de comunidades de bivalves de praias arenosas do litoral norte do Estado de São Paulo em guildas alimentares, os autores também compilaram dados na literatura da anatomia de várias dessas espécies, complementando assim os estudos de comportamento.

Trabalhos como o de ARRUDA *et al.* (2003) demonstram a importância dos estudos anatômicos dos bivalves, eles constituem a base para trabalhos diversos e são ferramentas vitais para se entender como as espécies interagem com o meio ambiente e com os outros organismos a sua volta, como também permitem compreender melhor como se estruturam as comunidades bentônicas de bivalves.

Dessa forma, o presente estudo não só acrescenta informações importantes e inéditas sobre a biologia dos Tellinidae, uma das maiores famílias de bivalves e membros importantes das comunidades bentônicas de praias arenosas e lodosas, mas também permite entender como esses organismos interagem com o ambiente a sua volta e com outras espécies da comunidade, ou seja, permite entender como os Tellinidae se inserem nas comunidades bentônicas onde ocorrem e seu papel nelas.

O presente estudo corroborou a condição predominantemente depositívora da família Tellinidae. Todas as cinco espécies estudadas apresentaram a maioria das características típicas de bivalves comedores de depósito, como: sífões longos, separados e com abertura do sífão inalante simples, contendo somente pequenos tentáculos de formato digitiforme; hipertrofia dos palpos labiais e redução do tamanho das brânquias (alta relação de tamanho palpo/brânquia); ctenídios com demibrânquia externa incompleta e rebatida para o dorso; ocorrência de estruturas originadas dos lobos dos mantos (órgãos sifonais presente nas cinco espécies e pregas adicionais presentes somente nas duas espécies de *Macoma*); estômago do tipo V (PURCHON, 1960); e intestino longo e enrolado. *Tellina lineata*, *M. biota* e *M. constricta* apresentaram outras características de comedores de depósito como um sífão inalante muito ativo, que suga ativamente a matéria orgânica depositada no substrato e a posição horizontal adotada no interior do sedimento. Já as espécies de *Strigilla*, *S. carnaria* e *S. pisiformis*, apresentaram duas características de bivalves comedores de suspensão como sífões passivos, que permaneceram retraídos no interior do substrato, e posição vertical adotada no interior do sedimento.

De fato, mesmo dentro da família Tellinidae nota-se certa gradação na evolução do hábito depositívoro. Pode-se sugerir, com base nas cinco espécies estudadas, que a evolução do hábito de comedor de depósito nesses três gêneros de Tellinidae decorreu da seguinte maneira, da forma mais “ancestral” para a forma mais “derivada”: *Strigilla* – *Tellina* – *Macoma*. Como mencionado acima, as duas espécies de *Strigilla* apresentaram características de bivalves suspensívoros, mas de uma forma geral, ao comparar as espécies de Tellininae com as espécies de Macominae (mesmo *T. lineata* tendo apresentado quase todas as características das espécies de *Macoma*), vemos que *Macoma* possui características mais acentuadas relacionadas ao hábito depositívoro, como uma maior relação de tamanho palpo/ctenídio (maior hipertrofia dos palpos labiais), presença de uma quarta prega do manto, isolando um canal de rejeição de partículas e órgãos sifonais muito mais desenvolvidos e eficientes (pares no caso de *M. biota*). Logo, pode-se afirmar que o hábito comedor de depósito atingiu seu ápice nas espécies da subfamília Macominae, ilustradas no presente estudo por duas pertencentes ao gênero *Macoma*. Mas é importante frisar que a condição aparentemente mais “primitiva” ou “ancestral” encontrada em *Strigilla* pode ser uma possível regressão posterior a esse estado. O grupo pode ter derivado de formas mais

semelhantes a espécies de *Tellina* atuais e se modificou ao longo de sua história evolutiva (devido à eventos mutagênicos, pressões do ambiente e seleção natural), regredindo à um hábito aparentemente misto, tanto depositívoro quanto suspensívoro, o que pode até ter permitido esses organismos a ocupar novos nichos. Tal especulação sobre a evolução do gênero deve ser levada em consideração com cautela e deve ser explorada na literatura em estudos de paleontologia e paleoecologia ou até servir como inspiração para estudos futuros nessa área.

A sugestão da evolução do hábito alimentar depositívoro ter culminado nas espécies da subfamília Macominae pode encontrar suporte no próprio registro geológico da família Tellinidae. Os Tellinidae surgiram durante o Cretáceo inferior (último período da era Mesozóica), assim como a subfamília Tellininae, já a subfamília Macominae teve origem no Eoceno (segundo período da era Cenozóica), vários milhões de anos depois (COAN *et al.*, 2000). Logo, as formas mais ancestrais Tellinidae eram provavelmente mais semelhantes às espécies de *Tellina* atuais. Ao longo da evolução do grupo surgiu a família Macominae, cujas espécies atuais estão mais adaptadas a lidarem com grandes quantidades de sedimento fino e ao hábito comedor de depósito.

O presente projeto teve como um dos principais objetivos aumentar o conhecimento acerca da biologia e anatomia de espécies da família Tellinidae, uma família muito diversificada e relativamente pouco estudada nesses aspectos tanto em âmbito nacional, quanto mundial. O presente estudo possui um grande valor científico, uma vez que apresentou dados sobre a anatomia e biologia de espécies do gênero *Strigilla*, até então inéditos na literatura, além de ter acrescentado um conhecimento importante sobre os gêneros *Tellina* e *Macoma*. Os dados obtidos no presente projeto fornecem ainda informações importantes que permitem distinguir com mais segurança as espécies estudadas, complementando os estudos taxonômicos baseados nas características conquiliológicas e constituem a base para estudos diversos nas áreas da fisiologia, ecologia e sistemática filogenética.

Além de sua importância para a sistemática (taxonomia e filogenia), a anatomia é uma ferramenta fundamental para se entender como as espécies de bivalves estão inseridas no ambiente onde vivem e interagem não só com o ambiente físico ao seu redor, mas também com outras espécies das comunidades bentônicas. Saber como uma espécie

interage com o ambiente ao seu redor também esclarece como suas populações naturais flutuam ao longo do tempo (anos ou décadas) e como são afetadas por alterações no ambiente. Por exemplo, bivalves suspensívoros e depositívoros serão afetados de forma diferente pela poluição da água ou por mudanças nas características do sedimento. Tal conhecimento é importante no monitoramento dos ambientes onde esses organismos ocorrem e no seu uso sustentável, uma vez que comunidades de praias não só sofrem impactos devido à ocupação humana nas áreas adjacentes, como também estão sujeitas ao extrativismo para consumo humano. Espécies de Tellinidae, como também muitas outras espécies de bivalves e invertebrados, são exploradas como fonte de alimento por populações caiçaras locais e algumas até mesmo para comercialização em grandes centros urbanos.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- ABBOTT, R. T. 1974. American Seashells 2<sup>nd</sup> ed. Van Nostrand Company, 663 pp.
- AMANO, K.; LUTAENKO, K. A. & MATSUBARA, T. 1999. Taxonomy and distribution of *Macoma* (Rexithaterus) (Bivalvia: Tellinidae) in the northwest Pacific. Paleontological Research 3: 95-105.
- AMARAL, A. C. Z.; RIZZO, A. E. & ARRUDA, E. P. 2006. Manual de identificação dos invertebrados marinhos da região sudeste-sul do Brasil. Vol. 1. São Paulo: Editora Usp, 287 p.
- ARRUDA, E. P. 2005. Mollusca Bivalvia (Veneroidea) da costa sudeste do Brasil. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- ARRUDA, E. P. & AMARAL, A. C. Z. 2003. Spatial distribution of mollusks in the intertidal zone of sheltered beaches in southeastern of Brazil. Revista Brasileira de Zoologia 20(2): 291 – 300.
- ARRUDA, E. P.; DOMANESCHI, O. & AMARAL, A. C. Z. 2003. Mollusc feeding guilds on sandy beaches in São Paulo State, Brazil. Marine Biology 143: 691-701.
- ARRUDA, E. P. & DOMANESCHI, O. 2005. New species of *Macoma* (Bivalvia: Tellinoidea: Tellinidae) from southeastern Brazil, and with description of its gross anatomy. Zootaxa 1012: 13-22.
- BÁRON, P. J. & CIOCCO, N. F. 1997. Anatomía de la almeja *Tellina petitiana* d'Orbigny, 1846. I. Organización general, valvas, manto, sifones, aductores, pie y branquias (Bivalvia, Tellinidae). Revista de Biología Marina y Oceanografía 32(2): 95-110.
- BÁRON, J. & CIOCCO, N. F. 1998. Anatomía de la almeja *Tellina petitiana* d'Orbigny, 1846. III. Sistema nervioso y gónada (Bivalvia, Tellinidae). Revista de Biología Marina y Oceanografía 33(1): 139-154.
- BERG, C. J. JR. & ALATALO, P. 1985. Biology of the tropical bivalve *Asaphis deflorata* (Linné, 1798). Bulletin of Marine Science 37(3): 827-838.
- BOSS, K. J. & KENK, V. C. 1964. Anatomy and Relationships of *Temnoconcha brasiliana*. Occasional Papers on Mollusks 2(30): 325-343.
- BOSS, K. J. 1966. The subfamily Tellininae in the Western Atlantic. The Genus *Tellina* (Part. I). Johnsonia 4(45): 217-272.

- BOSS, K. J. 1968. The subfamily Tellininae in the Western Atlantic. The Genus *Tellina* (Part. II) and *Tellidora*. Johnsonia 4(46): 273-344.
- BOSS, K. J. 1969a. The subfamily Tellininae in the Western Atlantic. The Genus *Strigilla*. Johnsonia 4(47): 345-366.
- BOSS, K. J. 1969b. The subfamily Tellininae in South African waters (Bivalvia: Mollusca). Bulletin of the Museum of comparative Zoology 138: 81-182.
- BOSS, K. J. 1982. Mollusca. *In*: Parker, S. P. (Ed) Synopsis and classification of living organisms. Vol. 1. MacGraw-Hill, New York: 948-1166.
- BRAFIELD, A. E. & NEWELL, G. E. 1961. The behavior of *Macoma balthica* (L.). Journal of Marine Biological Association of the U. K. 41: 81-87.
- CIOCCO, N. F. & BARÓN, P. J. 1998. Anatomía de la almeja *Tellina petitiana* d'Orbigny, 1846. II. Sistema digestivo, corazón, riñones, cavidad y glandulas pericárdicas (Bivalvia: Tellinidae). Revista de Biología Marina y Oceanografía 33(1): 73-87.
- COAN, E. V. 1971. The Northwest American Tellinidae. The Veliger 14(supplement): 1-63, pls. 1-1
- COAN, E. V. 1973. The Northwest American Psammobiidae. The Veliger 16(1): 40-57.
- COAN, E. V. 1983. The Eastern Pacific Donacidae. The Veliger 25(4): 273-298.
- COAN, E. V. 1988. Recent Eastern Pacific Species of the Bivalve Genus *Semele*. The Veliger 31(1/2): 1-42.
- COAN, E. V., SCOTT, P. V. & BERNARD, F. R. 2000. Bivalvia Seashells of Western North America. Marine Bivalve Mollusks from Artic Alaska to Baja California. Santa Barbara Museum of Natural History, California, 764 pp.
- DENADAI, M. R., AMARAL, A. C. Z. & TURRA, A. 2001. Spatial distribution of molluscs on sandy intertidal substrates with rock fragments in south-eastern Brazil. Estuarine, Coastal and Shelf Science 53: 733 – 743.
- DENADAI, M. R., AMARAL, A. C. Z. & TURRA, A. 2005. Structure of molluscan assemblages in sheltered intertidal unconsolidated environments. Brazilian archives of biology and technology 48(5): 825 – 839.
- DOMANESCHI, O. 1992. Anatomia funcional de *Gari solida* (Gray, 1828) (Bivalvia: Psammobiidae) do litoral do Chile. Boletim de Zoologia da Universidade de São Paulo 15: 41-80.

- DOMANESCHI, O. 1995. A comparative study of the functional morphology of *Semele purpuracens* (Gmelin, 1791) and *Semele proficua* (Pulteney, 1799) (Bivalvia: Semelidae). The Veliger 38(4): 323-342.
- DOMANESCHI, O. & SHEA, E. K. 2004. Shell Morphometry of Western Atlantic and Indo-West Pacific *Asaphis*; Functional Morphology and Ecological Aspects of *A. deflorata* from Florida Keys, U.S.A. (Bivalvia: Psammobiidae). Malacologia 46(2): 249-275.
- DUNNIL, R. M. & ELLIS, D. V. 1969. Recent species of genus *Macoma* (Pelecypoda) in British Columbia. National Museum of Canada Natural History Papers 45: 1-33.
- FORCELLI, D. O. 2000. Moluscos Magallánicos. Guía de los moluscos de la Patagônia y del Sul de Chile. Vasquez Mazzini Editores, Buenos Aires, Argentina, 200 pp.
- GERALDES, I. L. F. 1982. Contribuição ao conhecimento de *Macoma (Austromacoma) constricta* (Bruguiere, 1792) (Bivalvia, Heterodonta, Tellinidae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- GILBERT, M. A. 1977a. The behavior and functional morphology of deposit feeding in *Macoma balthica* (Linné, 1758) in New England. Journal of Molluscan Studies 43: 18-27.
- GILBERT, M. A. 1977b. Aspects of feeding in three species of *Tellina* (Tellinidae: Bivalvia) from Tuckertwn Bay, Bermuda. Bulletin of the American Malacological Union, Inc. 1977: 56-60.
- GRAHAM, A. 1934. The cruciform muscle of the lamellibranches. Proceedings of the Royal Society of Edinburg 54: 158 – 187.
- HOLME, N. A. 1961. Notes on the mode of life of the Tellinidae (Lamellibranchia). Marine Biol. Assoc. United Kingdom Jour. 41(3): 699-703.
- KEEN, A. M. 1969. Superfamily Tellinacea. In: Moore R.C. (Ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N (Bivalvia), Mollusca, vol. 6: 613-643.
- KELLOGG, J. L. 1915. Cilliary mechanisms of Lamellibranchs. Journal of Morphology 26: 625 – 701.
- MIKKELSEN, P. M. & BIELER, R. 2008. Seashells of southern Florida: living marine mollusks of the Florida keys and adjacent regions. Bivalves. Princeton University Press, New Jersey.

- MORIYA, M. R. 1999. Anatomia Funcional de *Sanguinolaria sanguinolenta* (Gmelin, 1791) (Bivalvia: Psammobiidae). Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- MORIYA, M. R. 2005. Morfologia macro e microscópica e anatomia funcional do órgão parassifonal de *Sanguinolaria sanguinolenta* (Gmelin, 1791) (Bivalvia: Psammobiidae). Dissertação de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- MORTON, B. 1990. The biology and functional morphology of *Ervilia castanea* (Bivalvia: Tellinacea) from the Azores. Açoreana. Supplement: 75-96.
- MORTON, B. & Scott, P. H. 1990. Relocation of *Ervilia* Turton, 1832 (Bivalvia) from the Mesodesmatidae (Mesodesmatoidea) to the Semelidae (Tellinoidea). The Veliger 33(3): 299-304.
- MOUEZA, M. & FRENKIEL, L. 1974. Contribution a l'étude des structures palleales des Tellinacea. Morphologie et structures du manteau de *Donax trunculus* L. Proceedings of the Malacological Society of London 41(1): 1 – 19.
- NARCHI, W. 1972. On the biology of *Iphigenia brasiliensis* Lamarck, 1818 (Bivalvia, Donacidae). Proceedings of the Malacological Society of London 40(2): 79-91.
- NARCHI, W. 1974. Aspectos ecológicos e adaptativos de alguns bivalves do litoral paulista. Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo 27(19): 235-262.
- NARCHI, W. 1978. Functional anatomy of *Donax hanleyanus* Philippi 1874 (donacidae-Bivalvia). Boletim de Zoologia da Universidade de São Paulo 3:121-142.
- NARCHI, W. 1980. A comparative study of the functional morphology of *Caecella chinensis* (Deshayes, 1855) and *Asaphis dichotoma* (Anton, 1839) from Ma Shi Chau. pp. 253-276, in: MORTON, B. ed., The Malacofauna of Hong Kong and southern China, Proceedings of the First International Workshop. Hong Kong University Press, Hong Kong.
- NARCHI, W. 2003. The relationship between the unilateral siphonal organ and labial palps of *Macoma constricta* (Bruguière, 1792) (Bivalvia: Tellinidae). Journal of Molluscan Studies 69: 359-363.

- NARCHI, W. & DOMANESCHI, O. 1977. *Semele casali* Doello-Jurado, 1949 (Mollusca-Bivalvia) in the Brazilian Littoral. Studies on Neotropical Fauna and Environment **12**: 263-272.
- NARCHI, W. & DOMANESCHI, O. 1993. Functional morphology of *Heterodonax bimaculatus* (Linné, 1758) (Bivalvia: Psammobiidae). American Malacological Bulletin **10**(2): 139-152.
- PASSOS, F. D. & DOMANESCHI O. 2004. Biologia e anatomia funcional de *Donax gemmula* Morrison (Bivalvia, Donacidae) do litoral de Sao Paulo. Brasil. Revista Brasileira de Zoologia **21**(4): 1017-1032.
- POHLO, R. H. 1967. Aspects of the biology of *Donax gouldi* and a note on evolution in Tellinacea (Bivalvia). The Veliger **9**(3): 330-337.
- POHLO, R. H. 1969. Confusion concerning deposit feeding in the Tellinacea. Proceedings of the Malacological Society of London **38**: 361 – 364.
- POHLO, R. H. 1972. Feeding and associated morphology in *Sanguinolaria nuttallii*. The Veliger **14**(3): 298-301.
- POHLO, R. H. 1982. Evolution of the Tellinacea (Bivalvia). Journal of Molluscan Studies **48**(3): 245-256.
- PURCHON, W. G. 1960. The Stomach in the Eulamellibranchia: stomach types IV and V. Proceedings of the Zoological Society of London **35**(3): 431-489.
- PURCHON, W. G. 1963. A note on the biology of *Egeria radiata* Lam. (Bivalvia, Donacidae) Proceedings of the Zoological Society of London **35**(6): 251-271.
- REID, R. G. B. 1971. Criteria for categorizing feeding types in Bivalves. The Veliger **13**(4): 358 – 359.
- REID, R. G. B. & REID, A. 1969. Feeding of members of the genus *Macoma* (Mollusca: Bivalvia). Canadian Journal of Zoology **47**(4): 649-657.
- RIDEWOOD, W. G. 1903. On the structure of the gills of the Lamellibranchia. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, **195**: 147 – 284.
- RIOS, E. C. 1994. Seashells of Brasil. 2<sup>nd</sup> ed. Museu Oceanográfico Prof. E.C. Rios, Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, 368 pp., pls. 1-113.
- RIOS, E. C. 2009. Compendium of Brazilian Sea Shells. Editora Evangraf, Rio Grande, 1<sup>st</sup> ed. 668 p.

- SHIMIZU, R. M. 1991. A comunidade de macroinvertebrados da região entremarés da Praia de Barequeçaba, São Sebastião, SP. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- SIMONE, L. R. L. 1998. A new species of *Gari* (Gobraeus) (Bivalvia, Tellinoidea, Psammobiidae) from Bahia coast, Brazil. Journal of Conchology 36(3): 35-38.
- SIMONE, L. R. L. & DOUGHERTY, J. R. 2004. Anatomy and Sistematics of Northwestern Atlantic *Donax* (Bivalvia, Veneroidea, Donacidae). Malacologia 46(2): 459-471
- 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.
- TENÓRIO, D. O. 1984. O gênero *Tellina* Linnaeus, 1758 (Mollusca, Bivalvia) na plataforma continental brasileira. Trabalhos Oceanográficos, Universidade Federal de Pernambuco 8: 7 – 138.
- TENÓRIO, D. O., MELLO, R. L. S. & SILVA, O. C. 1986. O gênero *Macoma* Leach, 1819 (Bivalvia Tellinidae) na plataforma continental brasileira. Caderno Ômega da Universidade Federal Rural de Pernambuco, Série Ciências Aquáticas, Recife 2: 7 – 39.
- TREBALLION, A. 1971. Studies on *Tellina tenuis* (da Costa) III. Aspects of general biology and energy flow. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 7: 95 – 122.
- VILLARROEL, M. & STUARDO, J. 1977. Observaciones sobre la morfología general, musculatura y aparato digestivo en *Tagelus* (*Tagelus*) *dombeii* y *T. (T.) longisinuatus* (Tellinacea: Solecurtidae). Malacologia 16(2): 333 – 352.
- WILLIAM, R. C. 1993. Taxonomic revision of the family Psammobiidae (Bivalvia: Tellinoidea) in the Australian and New Zeland region. Records of Australian Museum, Supplement, 18: 1-132.
- WILSON, J. G. 1990. Gill and palp morphology of *Tellina tenuis* and *T. fabula* in relation to feeding. In: MORTON, B. (Ed.) The Bivalvia. Proceedings of a Memorial Symposium in Honour of Sir Charles Maurice Yonge (1899-1986), Edinburgh, 1986: 141-150. Hong Kong University Press, Hong Kong.
- YONGE, C. M. 1948. Formation of siphons in Lamellibranchia. Nature 161: 198 – 199.

- YONGE, C. M. 1949. On the structure and adaptation of the Tellinacea, deposit-feeding Eulamellibranchia. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences 234(609): 29-76.
- YONGE, C. M. 1957. Mantel fusion in the Lamellibranchia. Pubblicazione della Stazione Zoologica di Napoli 29: 151 – 171.
- YONGE, C. M. 1982. Mantle margins with a revision of the siphonal types in the Bivalvia. Journal of Molluscan Studies 48(1): 102 – 103.
- YONGE, C. M. 1983. Symmetries and the role of the mantle margins in the Bivalve Mollusca. Malacological Review 16: 1 – 10.