

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

ESTUDO DE POPULAÇÕES POLIMÓRFICAS DE Thais haemastoma
(LINNAEUS, 1767) (GASTROPODA, PROSOBRANCHIA), DO
LITORAL DO ESTADO DE SÃO PAULO.

ANTONIO CARLOS MARINI

ORIENTADOR:

PROF. DR. PIERRE CHARLES GEORGES MONTOUCHET

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual
de Campinas (UNICAMP), para a
obtenção do título de Doutor em
Biologia (Ecologia).

CAMPINAS - SP

1988

*Este exemplar corresponde à redação final da
Tese defendida pelo candidato Antônio Carlos Marini
e aprovada pela comissão julgadora.*

02 de Junho de 1988

Montouchet

Dedico este trabalho à memória de uma mulher que,
mais do que a vida, me deu uma magnífica lição de
valentia, e que, sem dúvida, se sentiria
orgulhosa pelo filho que conseguiu recomeçar e
atingir um objetivo que tantos julgavam perdido,

e também, carinhosamente,
à Maria Luísa,
Mariana e
Alexandre

AGRADECIMENTOS

A fase inicial deste trabalho foi desenvolvida na Seção de Malacologia do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, onde tive como Orientador o Prof. Dr. Paulo Emílio Vanzolini, a quem devo os meus agradecimentos iniciais, pela minha aceitação como estagiário no MZUSP, orientação e obtenção de bolsas de estudo.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) os meus agradecimentos pelas bolsas então concedidas.

A minha introdução nos domínios da Malacologia, e a orientação que me permitiu decidir pelo tema deste trabalho devo a duas pessoas a quem serei sempre muito grato: a Profa. Dra. Lícia Penna-Neme, de saudosíssima memória, e o Prof. Dr. José Luiz Moreira Leme.

Devo à Profa. Dra. Anna Emília Amato de Moraes Vazzoler os meus agradecimentos pelas facilidades concedidas para a realização dos trabalhos de eletroforese, nas dependências do Instituto Oceanográfico da USP.

Pelo auxílio durante a preparação das lâminas histológicas da borda do manto, bem como das fotos e interpretação das mesmas, agradeço ao Prof. Dr. Newton Macha, do Departamento de Histologia do Instituto de Ciências Biomédicas da USP.

Pelo incentivo, que me levou a reiniciar os estudos de pós-graduação, agradeço à Profa. Dra. Erika Schlenz e ao Prof. Dr. Nelson Papavero.

O meu agradecimento todo especial, principalmente pela confiança em mim depositada, ao Prof. Dr. Pierre Charles Georges Montouchet, a quem devo o meu encaminhamento ao Curso de Pós-Graduação da UNICAMP, e sob cuja Orientação pude concluir esta pesquisa.

Agradeço as críticas e sugestões dos membros da Pré-Banca, graças às quais acredito ter atingido mais satisfatoriamente os objetivos propostos.

À Bibliotecária-Chefe da Biblioteca do Instituto de Biociências da USP, Maria Florência Tonani Peixoto, agradeço pela padronização das referências bibliográficas.

Agradeço à Profa. Nanci Casaca, pelo trabalho original de datilografia.

Finalmente, o meu melhor muito obrigado a todos aqueles, Professores, colegas e amigos, que direta ou indiretamente contribuíram de alguma forma para a realização desta tese.

ÍNDICE GERAL

Páginas

1.	INTRODUÇÃO	1
2.	REVISÃO HISTÓRICA	4
3.	MATERIAL E MÉTODOS:	
3.1.	O material e as localidades de coleta	9
3.2.	Morfologia externa	15
3.3.	Anatomia	19
3.4.	Histologia	21
3.5.	Eletroforese	22
4.	RESULTADOS:	
4.1.	Morfologia externa	27
4.2.	Anatomia	71
4.3.	Histologia	83
4.4.	Eletroforese	85
4.5.	Ecologia	120
5.	DISCUSSÃO	133
6.	CONCLUSÕES	158
7.	RESUMO	162
8.	SUMMARY	164
9.	REFERÊNCIAS	166

ÍNDICE DAS FIGURAS

páginas

FIGURA 1	- As localidades de coleta de <u>T. haemastoma</u> , no litoral norte do Estado de São Paulo	11
FIGURA 2	- A localidade de coleta de <u>T. haemastoma</u> , na baía de Santos	12
FIGURA 3	- As dimensões da concha em <u>T. haemastoma</u>	16
FIGURA 4	- Tipos extremos da variação morfológica em <u>T. haemastoma</u>	28
FIGURA 5	- Porcentagem dos dezesseis diferentes fenótipos teoricamente possíveis em <u>T.</u> <u>haemastoma</u> , em ordem decrescente de ocorrência	35
FIGURA 6	- Porcentagem de ocorrência dos fenótipos de <u>T. haemastoma</u> reconhecidos neste trabalho, agrupados segundo a semelhança com os tipos extremos e intermediários da variação morfológica	36
FIGURA 7	- Aspecto geral do pênis de espécies do gênero <u>Thais</u> Röding, 1768, que habitam as costas brasileiras	72
FIGURA 8	- Aspecto das partes moles dos animais pertencentes aos extremos da variação morfológica em <u>T. haemastoma</u>	74
FIGURA 9	- Rádula em <u>T. haemastoma</u>	77
FIGURA 10	- Relação entre a largura do dente central da rádula e o comprimento da concha, em <u>T.</u> <u>haemastoma</u> : A) Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão)	81
FIGURA 11	- Relação entre a largura do dente central da rádula e o comprimento da concha, em <u>T.</u>	

<u>haemastoma</u> : B) Praia das Toninhas, Ubatuba, SP.	82
FIGURA 12 - Fotomicrografias da face interna do manto (teto da cavidade paleal) em <u>T. haemastoma</u>	84
FIGURA 13 - Esquema geral das faixas da desidrogenase málica, NAD-dependente, em <u>T. haemastoma</u>	88
FIGURA 14 - Frequências percentuais da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T. haemastoma</u>	92

ÍNDICE DAS TABELAS

páginas

TABELA 1	- As localidades de coleta, graus de exposição às ondas e tipos de alimentos disponíveis para <u>T. haemastoma</u>	13-14
TABELA 2	- Caracteres da concha utilizados na categorização dos diferentes morfos de <u>T. haemastoma</u>	17
TABELA 3	- Combinações teoricamente possíveis entre os aspectos das características da concha de <u>T. haemastoma</u> utilizadas na categorização da variação morfológica e correspondentes fenótipos	18
TABELA 4	- Indivíduos de <u>T. haemastoma</u> coletados para a eletroforese	23
TABELA 5	- Indivíduos de <u>T. haemastoma</u> efetivamente utilizados para a eletroforese	25
TABELA 6	- Frequências absolutas dos diferentes morfos de <u>T. haemastoma</u> nas localidades de coleta	30-33
TABELA 7	- Caracteres morfométricos de <u>T. haemastoma</u> : A) Comprimento da concha (mm)	39-40
TABELA 8	- Caracteres morfométricos de <u>T. haemastoma</u> : B) Diâmetro da concha (mm)	41-42
TABELA 9	- Caracteres morfométricos de <u>T. haemastoma</u> : C) Altura da abertura (mm)	43-44
TABELA 10	- Caracteres morfométricos de <u>T. haemastoma</u> : D) Largura da abertura (mm)	45-46
TABELA 11	- Caracteres morfométricos dos tipos extremos e intermediários da variação	

	morfológica em <u>T. haemastoma</u> : A) Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão)	47-48
TABELA 12	- Caracteres morfométricos dos tipos extremos e intermediários da variação morfológica em <u>T. haemastoma</u> : B) Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	49-50
TABELA 13	- Caracteres morfométricos dos tipos extremos e intermediários da variação morfológica em <u>T. haemastoma</u> : C) Ilha das Palmas, Santos, SP.	51-52
TABELA 14	- Comparações entre as médias das dimensões da concha dos fenótipos extremos e intermediários da variação morfológica em <u>T. haemastoma</u> : A) Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão)	53-54
TABELA 15	- Comparações entre as médias das dimensões da concha dos fenótipos extremos e intermediários da variação morfológica em <u>T. haemastoma</u> : B) Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	55-56
TABELA 16	- Comparações entre as médias das dimensões da concha dos fenótipos extremos e intermediários da variação morfológica em <u>T. haemastoma</u> : C) Ilha das Palmas, Santos, SP.	57-58
TABELA 17	- Comparações entre as médias das dimensões da concha dos "fenótipos 1-2-3-4", de <u>T. haemastoma</u> , em localidades diferentes	59
TABELA 18	- Comparações entre as médias das dimensões da concha dos "fenótipos 5-6-7-8-9-10", de <u>T. haemastoma</u> , em localidades diferentes	60

TABELA 19 - Comparações entre as médias das dimensões da concha dos "fenótipos 12-13-15-16", de <u>T. haemastoma</u> , em localidades diferentes	61
TABELA 20 - Caracteres morfométricos de fêmeas e machos dos tipos extremos e intermediários da variação morfológica em <u>T. haemastoma</u> : A) Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão)	62-63
TABELA 21 - Caracteres morfométricos de fêmeas e machos dos tipos extremos e intermediários da variação morfológica em <u>T. haemastoma</u> : B) Praia do Lambertto, Ubatuba, SP.	64-65
TABELA 22 - Caracteres morfométricos de fêmeas e machos dos tipos extremos e intermediários da variação morfológica em <u>T. haemastoma</u> : C) Ilha das Palmas, Santos, SP.	66-67
TABELA 23 - Comparações entre as médias das dimensões da concha de fêmeas e machos dentre os fenótipos extremos e intermediários da variação morfológica em <u>T. haemastoma</u> : A) Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão).....	68
TABELA 24 - Comparações entre as médias das dimensões da concha de fêmeas e machos dentre os fenótipos extremos e intermediários da variação morfológica em <u>T. haemastoma</u> : B) Praia do Lambertto, Ubatuba, SP.	69
TABELA 25 - Comparações entre as médias das dimensões da concha de fêmeas e machos dentre os fenótipos extremos e intermediários da	

	variação morfológica em <u>T. haemastoma</u> : C)	
	Ilha das Palmas, Santos, SP.	70
TABELA 26 -	Largura do dente central da rádula (em micrômetros) nos tipos extremos da variação morfológica em <u>T. haemastoma</u>	78
TABELA 27 -	Comparações entre as médias da largura do dente central da rádula (em micrômetros) em <u>T. haemastoma</u>	79
TABELA 28 -	Correlação entre a largura do dente central da rádula e o comprimento da concha em <u>T. haemastoma</u>	80
TABELA 29 -	Freqüências dos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T. haemastoma</u> : A) Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão)	89
TABELA 30 -	Freqüências dos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T. haemastoma</u> : B) Praia do Lambert, Ubatuba, SP.	90
TABELA 31 -	Freqüências dos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T. haemastoma</u> : C) Ilha das Palmas, Santos, SP.	91
TABELA 32 -	Comprimento da concha em relação aos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T. haemastoma</u>	94
TABELA 33 -	Diâmetro da concha em relação aos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T. haemastoma</u>	95
TABELA 34 -	Altura da abertura em relação aos	

	genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T.</u> <u>haemastoma</u>	96
TABELA 35 -	Largura da abertura em relação aos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T.</u> <u>haemastoma</u>	97
TABELA 36 -	Peso da concha em relação aos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T. haemastoma</u> ...	98
TABELA 37 -	Peso das partes moles em relação aos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T.</u> <u>haemastoma</u>	99
TABELA 38 -	Peso da concha/peso das partes moles em relação aos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T. haemastoma</u>	100
TABELA 39 -	Comparações entre as médias do comprimento das conchas em relação aos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T.</u> <u>haemastoma</u>	101-102
TABELA 40 -	Comparações entre as médias do diâmetro das conchas em relação aos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T. haemastoma</u> ...	103-104
TABELA 41 -	Comparações entre as médias da altura da abertura das conchas em relação aos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T.</u> <u>haemastoma</u>	105-106
TABELA 42 -	Comparações entre as médias da largura da	

	abertura das conchas em relação aos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T. haemastoma</u>	107-108
TABELA 43 -	Comparações entre as médias do peso das conchas em relação aos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T. haemastoma</u> ...	109-110
TABELA 44 -	Comparações entre as médias do peso das partes moles em relação aos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T. haemastoma</u> ...	111-112
TABELA 45 -	Comparações entre as médias do peso da concha/peso das partes moles em relação aos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T. haemastoma</u>	113-114
TABELA 46 -	Relação entre a altura da espira e os genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T. haemastoma</u>	115
TABELA 47 -	Relação entre a conspicuidade da sutura e os genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T. haemastoma</u>	116
TABELA 48 -	Relação entre a ocorrência de pregas na base da columela e os genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T. haemastoma</u> ...	117
TABELA 49 -	Relação entre a ocorrência de crenulações no interior do lábio externo e os genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T.</u>	

	<u>haemastoma</u>	118
TABELA 50 -	Relação entre o sexo dos indivíduos e os genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em <u>T. haemastoma</u>	119
TABELA 51 -	Valores do quociente comprimento da concha/altura da abertura, em <u>T. haemastoma</u> nas diferentes localidades de coleta (com exceção da parte mediana do costão da Praia Grande, Ubatuba)	125
TABELA 52 -	Comparações dos valores médios do quociente comprimento da concha/altura da abertura, em <u>T. haemastoma</u> , entre as localidades estudadas (com exceção da da parte mediana do costão da Praia Grande, Ubatuba)	126
TABELA 53 -	Quadro resumo da análise de variância pelo método dos quadrados médios, efetuada entre as médias do quociente comprimento da concha/altura da abertura, em <u>T. haemastoma</u> , das amostras procedentes da Praia do Lamberto e da parte mediana do costão da Praia Grande, em Ubatuba, e da Ilha das Palmas, em Santos	131
TABELA 54 -	Comparação múltipla de médias do quociente comprimento da concha/altura da abertura, em <u>T. haemastoma</u> , entre as amostras procedentes da Praia do Lamberto e da parte mediana do costão da Praia Grande, em Ubatuba, e da Ilha das Palmas, Santos	132

INTRODUÇÃO

Dentre os fatores que nos levaram inicialmente ao estudo de Thais haemastoma, devemos salientar principalmente as dificuldades, sempre apontadas pelos sistematas, para a sua classificação, em vista da grande amplitude da variação morfológica apresentada por essa espécie.

Em várias coleções malacológicas, e em muitas citações bibliográficas, é comum encontrarem-se rótulos ou referências a gastrópodos pertencentes ao chamado "complexo-haemastoma".

Esse problema foi notado desde os primeiros trabalhos descritivos da malacofauna americana, dando origem a uma sinonímia bastante extensa (Clench, 1947), e que ainda atualmente persiste, gerando por exemplo citações, em listas de espécies litorâneas de moluscos (Matthews, 1968), ou em outros tipos de trabalhos (Roseghini & Fichman, 1973), da ocorrência simultânea de T. haemastoma haemastoma e T. haemastoma floridana, ou seja, a presença de subespécies simpátricas.

Alguns outros motivos que nos fizeram escolher essa espécie, como tema deste trabalho, foram a sua ampla distribuição geográfica, a facilidade de coleta, por habitar predominantemente as rochas do mediolitoral, a grande densidade com que se apresenta em certos locais e o fato de ser um molusco de interesse econômico, tanto por ser fonte de alimento para os habitantes do litoral, que o conhecem como saquaritá (Boffi, 1979), como por ser um voraz predador de ostras e outros invertebrados sedentários em costões, constituindo-se mesmo numa verdadeira praga para áreas de ostreicultura, como acontece no

Golfo do México (Burkenroad, 1931; Hedgpeth, 1953; Butler, 1954; Chapman, 1955, 1958; Carriker, 1961; Durve, 1964 e McGraw & Gunter, 1971).

Embora tenha sido, a princípio, a classificação sistemática da espécie a nossa motivação maior, com o desenvolver da pesquisa, ela passou a ocupar uma posição secundária. Isto porque percebemos que a possibilidade da contribuição para o conhecimento do fenômeno biológico em si, isto é, do polimorfismo de T. haemastoma, era mais importante do que a pura definição de uma situação taxonômica.

Desse modo, procuramos em primeiro lugar caracterizar a variação morfológica apresentada por T. haemastoma, variação esta tantas vezes referida mas nunca dimensionada ou explicada.

Em seguida, investigamos outros aspectos da variação, tais como anatomia, histologia, padrões eletroforéticos e procuramos obter mais informações relativas à ecologia, tanto como contribuição paralela ao conhecimento da espécie, da qual ainda se sabia muito pouco, como principalmente com o intuito de encontrar possíveis correlações entre estas observações e aquelas referentes à variação das conchas.

Finalmente, procuramos encontrar uma explicação razoável para a variação, utilizando não somente os dados que pudemos reunir e analisar sobre a espécie em questão, mas também todos aqueles que pudemos obter relacionados com o mesmo fenômeno, ainda que citados a partir de outras espécies.

Devemos assinalar, portanto, que os objetivos principais deste trabalho são:

1. descrever detalhadamente todos os aspectos da variação morfológica;

2. verificar se, aos padrões mais extremos da variação, correspondem também peculiaridades ao nível anatômico, genético ou ecológico;

3. tentar encontrar uma hipótese explicativa para o fenômeno do polimorfismo.

2. REVISÃO HISTÓRICA

T. haemastoma é um gastrópodo marinho, prosobrânquio, que vive sobre as rochas do mediolitoral, em águas tropicais e subtropicais.

A espécie foi descrita originalmente de forma muito sintética por Linnaeus (1767), que a colocou então no gênero Buccinum.

Posteriormente surgiram outros autores que procuraram discutir e complementar a descrição original de Linnaeus (1767) e dentre esses devemos destacar os trabalhos de Born (1778, 1780), Gmelin (1791), Schumacher (1817), Orbigny (1842), Reeve (1846), Dall (1889), Pelsener (1906) e Dodge (1956).

Encontramos citações de registros fósseis da espécie em Calixto (1904), Ihering (1907), Verrill (1907), Maury (1925), Woodring (1928), Leonardos (1938), Bigarella (1946), Magalhães & Mezzalira (1953), Figueiras (1961), Parodiz (1962), Weisborg (1962), Lecoindre et al. (1967), Duarte (1968), Rauth (1968), Beltrão & Faria (1970), Beck (1971) e Kneip et al. (1975).

Espécie de reconhecida variabilidade conquiliológica, o que fez Lopes & Alvarenga (1955) referirem-se a ela como "o mais variável de todos os gasterópodos brasileiros", T. haemastoma inclui, por esse motivo, uma vasta sinonímia (Clench, 1947).

Do ponto de vista sistemático, a maioria dos autores tem seguido a revisão de Clench (1947) do gênero Thais no

Atlântico ocidental; nesse trabalho foram reconhecidas três subespécies: T. haemastoma haemastoma, T. haemastoma floridana e T. haemastoma haysae.

As principais diferenças entre T. haemastoma haemastoma, T. haemastoma floridana e T. haemastoma haysae, seriam o tamanho e a nodulosidade da concha, e o colorido da abertura.

Clench (1947) admite, até mesmo, que em determinadas circunstâncias, essas subespécies, caracterizadas apenas conquiliologicamente, são de distinção difícil ou mesmo impossível.

Ainda segundo Clench (1947), em certos locais, mais segregados geograficamente, indivíduos dessas subespécies podem apresentar sensíveis modificações em sua morfologia externa.

T. haemastoma haemastoma ocorreria, de acordo com Clench (1947), no Mediterrâneo e costa atlântica da África, bem como nas costas atlântica e pacífica da América do Sul; a subespécie T. haemastoma floridana ocorreria ao longo da costa do Golfo do México, até Trinidad; a subespécie T. haemastoma haysae ocorreria na região próxima ao delta do Mississipi, E.U.A.

Indivíduos identificáveis como T. haemastoma floridana, contudo, foram posteriormente assinalados em outros locais da costa atlântica americana.

Sieling (1960) registrou-os para Chincoteague Bay, Carolina do Norte, E.U.A., dilatando o limite norte da distribuição. Matthews (1968) assinalou-os para o nordeste

brasileiro e Baratini & Ureta (1960) reconheceram a sua presença em águas uruguaias.

Dois fatores devem contribuir para a grande amplitude de distribuição da espécie: a produção de um número elevado de larvas, que são dispersadas pelas correntes marinhas (Butler, 1954), e a possibilidade dos indivíduos adultos serem transportados mecanicamente com sucesso, uma vez que estes são comumente encontrados aderidos a cascos de embarcações ou a troncos flutuantes (Clench, 1947).

Carnívora por excelência, T. haemastoma preda principalmente cracas, mexilhões e ostras, os quais ataca primeiro por meio de perfuração na concha (McGraw & Gunter, 1971) ou então pela ação de uma substância paralisante (Jurberg, 1971).

T. haemastoma é extremamente prolífica; em cada ocasião favorável ao longo do ano, dependendo da temperatura da água, as fêmeas põem, individualmente, de 100 a 150 cápsulas, cada cápsula contendo de algumas centenas até 4000 ovos (Butler, 1954).

Em condições de laboratório, D'Asaro (1966) observou fêmeas de T. haemastoma produzindo cápsulas de desova à razão de seis a oito por hora, a 27 graus centígrados.

O desenvolvimento pós-embrionário se faz através de uma larva pelágica, cujo tempo de vida não foi ainda perfeitamente estabelecido, e que Butler (1954), em um trabalho na região do Golfo do México, acredita ser de 30 a 60 dias.

Os trabalhos referentes à anatomia de T. haemastoma que

conhecemos são os de Smith (1961 a), que é um roteiro de dissecação, o de Righi (1964) sobre o estômago, o de Demoran & Gunter (1954), sobre a regeneração da probóscida, e os de Troschel (1866), Cooke (1919) e Radwin & Wells (1968), sobre a rádula.

Sobre a embriologia e a organogênese da espécie, encontramos os excelentes trabalhos de D'Asaro (1966, 1970) e de Belisle & Bird (1980); há algumas pequenas observações sobre a sua biologia em Fischer (1960), Smith (1961 b) e Hyman (1967) a respeito da natureza pelágica da larva e em Thorson (1950) que acredita que também haja possibilidade de T. haemastoma apresentar desenvolvimento direto.

Cox & Mackin (1974) descreveram uma espécie comensal de fungo que habitaria a cavidade do manto de T. haemastoma.

Poucos autores abordaram o problema da variação morfológica em T. haemastoma, a maioria limitando-se a assinalar a ocorrência do fenômeno. Smith (1961 b) fez algumas observações muito superficiais nas áreas de Ubatuba, São Sebastião e Santos, no litoral do Estado de São Paulo; Jurberg (1970) fez um trabalho experimental sobre as modificações da concha, com animais da região da baía da Guanabara submetidos a uma dieta artificial de carne bovina; Vermeij (1972) fez referência a uma variação no tamanho das conchas, possivelmente correlacionada com a posição dos animais em relação à praia, na costa do Senegal.

A preocupação com relação à atividade predatória dos animais sobre os bancos de ostras de interesse comercial motivou pesquisas sobre a relação predador-presa, como as de Burkenroad (1931), Hedgpeth (1953), Butler (1954), Chapman (1955,1958),

Durve (1964) e McGraw & Gunter (1971).

Garton & Stickle (1980) desenvolveram um trabalho analisando os efeitos da salinidade e temperatura sobre a taxa de predação de T. haemastoma sobre Crassostrea virginica Spat.

Cooley (1962) tentou, sem êxito, o controle biológico de T. haemastoma através da infestação por um trematóide.

Como trabalhos de natureza bioquímica conhecemos apenas os de Simpson & Awapara (1966) sobre a degradação da glucose, o de Beers (1967) sobre compostos quaternários de amônia, o de McRitchie (1968) sobre o teor de água e concentração de algumas substâncias orgânicas e inorgânicas, após aclimatação térmica e osmótica dos animais, o de Roseghini & Fichman (1973) sobre extratos da glândula hipobranquial, o de Stickle & Howey (1975) sobre os efeitos das variações da salinidade sobre a composição da hemolinfa, o de Belisle & Stickle (1978) sobre os padrões estacionais dos constituintes bioquímicos e o de Hildreth & Stickle (1980) sobre os efeitos da temperatura e da salinidade sobre a composição osmótica.

Finalmente, há um trabalho de Santos et al. (1976), em que se procurou determinar a capacidade de acumulação e perda de radionuclídeos, com vista a uma possível utilização de gastrópodos como indicadores de contaminação radioativa na água do mar.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. O Material e as localidades de coleta

Iniciamos este estudo a partir do material referente à T. haemastoma existente na coleção malacológica do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, que era composto quase exclusivamente por conchas vazias.

A ausência dos respectivos dados ecológicos era total e, além disso, percebemos que também não podíamos confiar na homogeneidade da coleta desses lotes, indispensável para os nossos propósitos de análise da variação morfológica.

Assim, embora tenhamos examinado exemplares de T. haemastoma procedentes de quase toda a costa atlântica sul americana, destacamos neste trabalho principalmente as observações que dizem respeito aos espécimes coletados por nós mesmos, ao longo do litoral do Estado de São Paulo.

Realizamos essas coletas manualmente, em uma mesma época, sempre que possível na mesma face de uma única rocha e em locais que conhecíamos de longa data; observamos e anotamos, em cada local, o que havia de disponível como alimento para os animais e os tipos de presas que estavam sendo atacados; fizemos isso nas áreas de Ubatuba, Caraguatatuba, Bertioga, Guarujá, Santos, São Vicente, Itanhaém, Peruibe e Cananéia; executamos também esse trabalho em algumas ilhas próximas ao litoral paulista, tais como a Ilha de São Sebastião, no litoral norte, a Ilha das Palmas, na baía de Santos, e a Ilha Comprida,

no litoral sul.

Dessa forma, pudemos selecionar posteriormente, em função do nosso conhecimento das características de exposição às ondas e do tipo de alimento disponível para T. haemastoma, oito localidades (Figuras 1 e 2; Tabela 1), algumas delas bastante diferentes entre si, e de onde provém o material que analisamos com maiores detalhes.

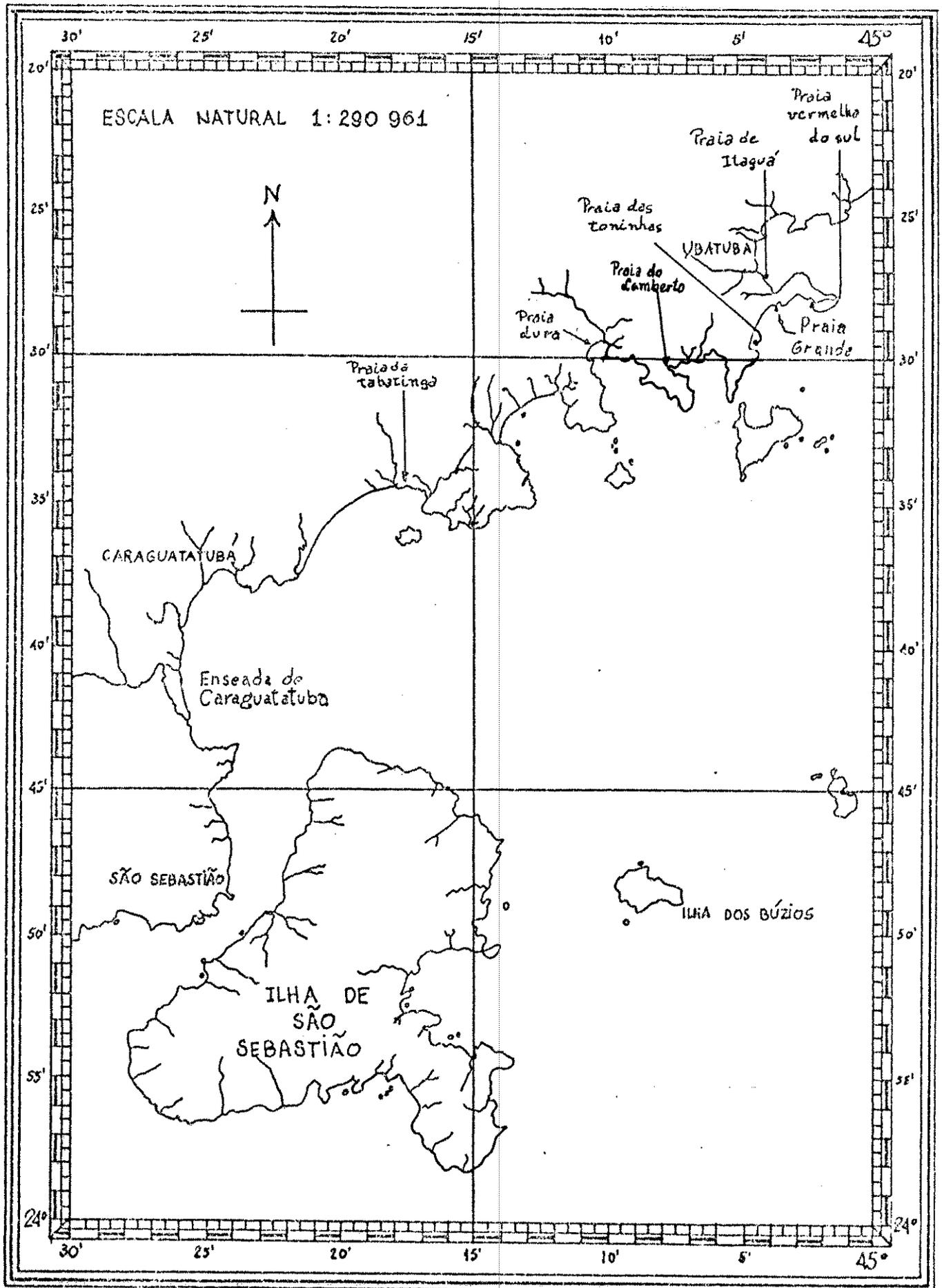


FIGURA 1 - As localidades de coleta de T. haemastoma, no litoral norte do Estado de São Paulo.

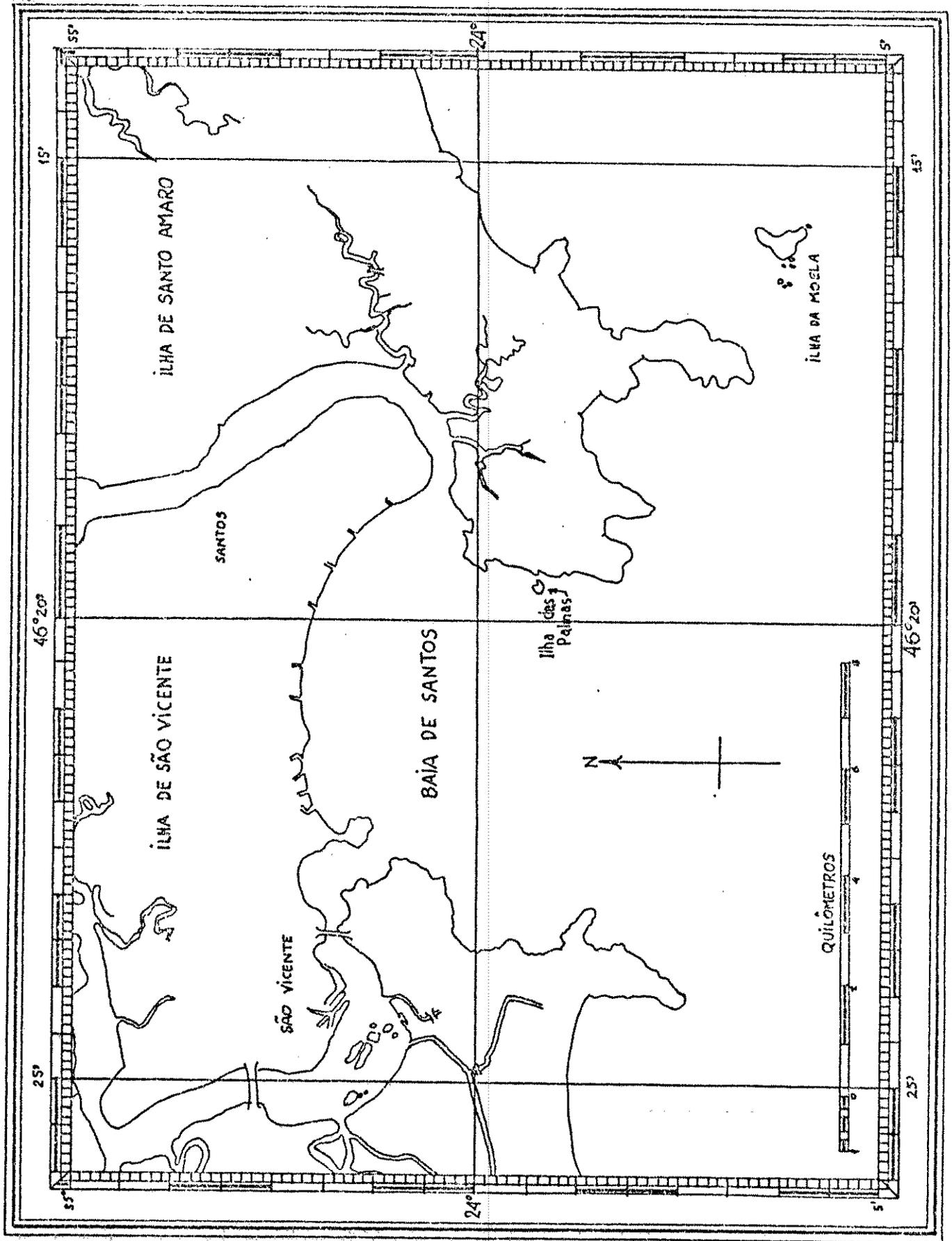


FIGURA 2 - A localidade de coleta de T. haemastoma, na baía de Santos.

TABELA 1 - As localidades de coleta, graus de exposição às ondas e tipos de alimentos disponíveis para T. haemastoma.

Localidade 1 - Praia de Itaguá, Ubatuba, SP. - em uma única rocha, na extremidade sul da praia, em local abrigado e apresentando somente cracas (*) como alimento.
--

Localidade 2 - Praia Vermelha do Sul, Ubatuba, SP. - em uma única rocha, na extremidade sul da praia, em local fortemente exposto ao batimento de ondas, e apresentando somente mexilhões (**) como alimento.

Localidade 3 - Praia Grande, Ubatuba, SP. - coletas em duas rochas distintas do costão, na extremidade norte da praia: uma das rochas, situada bem junto à praia, mais abrigada do impacto das ondas, onde o alimento disponível eram as cracas (*) e colônias de poliquetos tubícolas (***), e a outra rocha, distante da primeira aproximadamente 50 metros em direção ao mar aberto, em local exposto e apresentando cracas (*) e mexilhões (****) como fonte alimentar; ainda nesta mesma localidade, foi feita posteriormente uma outra coleta, em algumas rochas situadas ao longo do costão, no espaço compreendido entre as duas anteriormente citadas, em uma situação que julgamos a princípio de

TABELA 1 - Continuação

exposição intermediária entre ambas, e apresentando também cracas (*) e mexilhões (****).

Localidade 4 - Praia das Toninhas, Ubatuba, SP. - coleta em uma única rocha, na extremidade sul da praia, em local exposto, apresentando cracas (*) e mexilhões (****) como alimento.

Localidade 5 - Praia do Lamberto, Ubatuba, SP. - coleta em uma única rocha, na extremidade norte da praia, em local abrigado, e apresentando cracas (*) como alimento.

Localidade 6 - Praia Dura, Ubatuba, SP. - coleta em uma única rocha, na extremidade sul da praia, em local exposto e apresentando cracas (*) e mexilhões (****) como alimento.

Localidade 7 - Praia da Tabatinga, Ubatuba, SP. - coleta em uma única rocha, na extremidade sul da praia, em local abrigado e apresentando cracas (*) e mexilhões (****) como alimento.

Localidade 8 - Ilha das Palmas, à direita da entrada da baía de Santos, SP. - coleta no costão voltado para o mar aberto, em uma única rocha, exposta ao batimento das ondas, e que apresentava cracas (*) e mexilhões (****) como alimento.

(*) = Chthamalus stelatus e Tetraclita squamosa

(**) = Brachidontes darwinianus

(***) = Phragmatopomma sp.

(****) = Perna perna e Brachidontes darwinianus

3.2. Morfologia externa

Para a análise das dimensões das conchas, determinamos em milímetros os seguintes parâmetros: comprimento, diâmetro, altura da abertura e largura da abertura (Figura 3). Estas medidas foram feitas com auxílio de paquímetro, com precisão de 0,10 mm.

Além disso, para cada concha foram anotados os aspectos das seguintes características:

- 1) desenvolvimento e esculturação da espira; forma do ápice
- 2) evidência da sutura
- 3) presença de pregas na base da columela
- 4) presença de crenulações no interior do lábio externo

As características acima mencionadas foram empregadas (Tabela 2) com o objetivo de melhor caracterizar os diferentes morfos em T. haemastoma.

Em função disso, obtivemos dezesseis combinações teoricamente possíveis (Tabela 3), de serem apresentadas pelos animais, em relação às características utilizadas.

Estas combinações resultam em uma série de fenótipos diferentes, que passamos a designar numericamente, de 1 a 16.

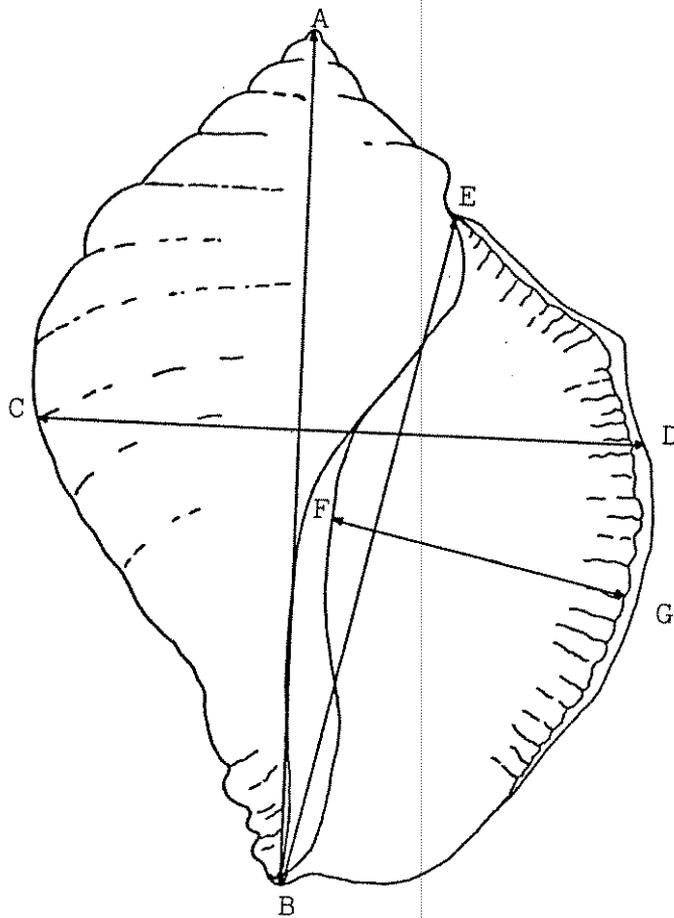


FIGURA 3 - As dimensões da concha em T. haemastoma: A - B, comprimento; C - D, diâmetro; B - E, altura da abertura; F - G, largura da abertura.

TABELA 2 - Caracteres da concha utilizados na categorização dos diferentes morfos de T. haemastoma.

-
- 1a - Espira alta, esculpura desde a protoconcha por pequenas cordas nodulosas espirais; ápice agudo
- 1b - Espira baixa, ausência de cordas nodulosas espirais desde a protoconcha; ápice rombo
- 2a - Sutura bem marcada
- 2b - Sutura não marcada
- 3a - Presença de pregas na base da columela
- 3b - Ausência de pregas na base da columela
- 4a - Fortes crenulações no interior do lábio externo, correndo para o interior da abertura, até onde a vista alcança
- 4b - Crenulações do interior do lábio externo pouco elevadas e numerosas ou somente bem desenvolvidas junto à margem do lábio
-

TABELA 3 - Combinações teoricamente possíveis entre os aspectos das características da concha de T. haemastoma utilizadas na categorização da variação e correspondentes fenótipos.

Combinações	Fenótipos
1a2a3a4a	1
1a2a3a4b	2
1a2a3b4a	3
1a2b3a4a	4
1b2a3a4a	5
1a2a3b4b	6
1a2b3a4b	7
1b2b3a4a	8
1b2a3b4a	9
1b2a3a4b	10
1a2b3b4a	11
1b2b3b4a	12
1b2b3a4b	13
1b2a3b4b	14
1a2b3b4b	15
1b2b3b4b	16

3.3. Anatomia

Indivíduos destinados exclusivamente aos estudos anatômicos foram fixados diretamente em álcool a 70% no momento da coleta.

Em laboratório, esses indivíduos foram imersos em água quente durante alguns minutos, para facilitar o desprendimento do músculo columelar, sendo então separadas as respectivas partes moles, com o auxílio de uma pinça ou de um gancho de metal.

Para a coloração e montagem da rádula, seguimos a técnica dada por Radwin (1969). Desse modo, a bainha radular é dissolvida em NaOH, a quente, e a fita radular é então lavada e limpa sob lupa com um pincel fino, até a completa eliminação do muco e dos resíduos alimentares. Procede-se à desidratação, passando-se o material nos álcoois a 70%, 90% e 100%, durante 10 minutos em cada um. Para a coloração, utilizamos vermelho congo, a quente, ao invés de eosina, e obtivemos melhores resultados.

Diafaniza-se em creosoto de faia e monta-se entre lâmina e lamínula, temporariamente em glicerina ou definitivamente em bálsamo do Canadá.

A medida do dente central da rádula foi feita sempre à altura do terço médio da fita radular, isto porque os dentes do terço inicial ainda não atingiram o tamanho máximo e os do terço final normalmente estão bastante desgastados pelo uso; essa medida foi feita com o auxílio de ocular micrométrica.

Os desenhos da morfologia externa, da anatomia topográfica e da rádula foram feitos com o emprego de câmara clara.

3.4. Histologia

Para os estudos histológicos do bordo do manto, foram coletados e selecionados especificamente 50 indivíduos, 25 de cada um dos tipos de fenótipos extremos da variação conquiliológica.

Em todos os indivíduos utilizados, a secção do manto a ser analisada foi cortada em uma área correspondente, junto ao sifão, na parte anterior esquerda do corpo do animal e fixada em formalina a 4%.

A seguir, foi efetuada a rotina normal de inclusão, cortes com espessura de 20 micrômetros e coloração por hematoxilina-eosina.

As lâminas montadas foram observadas ao microscópio e depois fotografadas.

3.5. Eletroforese

Selecionamos três localidades para a coleta de indivíduos de T. haemastoma destinados especificamente à investigação eletroforética: a Praia Grande e a Praia do Lamberto, ambas em Ubatuba, e a Ilha das Palmas, em Santos.

A escolha desses locais foi devida à facilidade de acesso, ao fato de serem habitados por um grande número de indivíduos da espécie em questão, além de nos parecerem ecologicamente distintos, tanto quanto ao grau de exposição às ondas, como quanto ao tipo e/ou quantidade de alimento disponível para os animais.

Foram coletados 300 indivíduos de T. haemastoma para os estudos de eletroforese.

Cada indivíduo, ainda vivo, foi medido e teve anotadas as características da concha.

Assim, foi possível classificar esses indivíduos (Tabela 4), quanto ao aspecto da variação morfológica.

Após a determinação do peso total, os animais tiveram suas conchas quebradas a martelo, foram identificados quanto ao sexo, tiveram as partes moles pesadas e imediatamente submetidas ao congelamento em gelo seco.

A diferença entre o peso total e o peso das partes moles forneceu o peso da concha.

TABELA 4 - Indivíduos de T. haemastoma coletados para a eletroforese.

Fenótipos	Praia Grande, Ubatuba, SP.	Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	Ilha das Palmas, Santos, SP.	Totais
1	12	22	4	38
2	26	18	1	45
3	1	0	3	4
4	7	11	0	18
5	3	3	0	6
6	1	0	8	9
7	18	38	0	56
8	1	1	2	4
9	2	0	0	2
10	2	0	0	2
11	0	0	0	0
12	10	1	3	14
13	5	3	2	10
14	0	0	0	0
15	2	3	12	17
16	10	0	65	75
Totais	100	100	100	300

Cada indivíduo foi homogeneizado, centrifugado a 15.000 rpm, a 4 graus centígrados, durante 30 minutos, sendo o sobrenadante congelado até sua posterior utilização.

Por problemas técnicos surgidos durante a pesquisa, tais como a falta de energia elétrica durante um longo período, houve perda considerável de material já preparado, e como consequência, o número de indivíduos efetivamente analisados por eletroforese foi cerca de 180 (Tabela 5).

Para a eletroforese, seguimos a metodologia empregada por Yang (1972), na qual se utiliza gel de amido em placa horizontal, em vista da maior facilidade de obtenção do equipamento.

O fato de podermos examinar simultaneamente e em idênticas condições os padrões eletroforéticos de vários indivíduos também contribuiu para que escolhêssemos esta técnica.

Após alguns testes preliminares pareceu-nos adequado limitar o nosso estudo à análise de uma única enzima, a desidrogenase málica, NAD-dependente (NAD-MDH).

A desidrogenase málica, NAD-dependente, apresenta-se sob duas formas, segundo a sua origem: a forma mitocondrial (M-MDH) e a forma sobrenadante ou citosólica (S-MDH).

Esta enzima já foi objeto de estudos em vários vertebrados (Siegel & Englard, 1962; Kitto et al., 1966; Kitto & Wilson, 1966; Murphey et al., 1967), raramente em invertebrados (Sugita & Sekiguchi, 1983) e uma única vez, anteriormente (Meizel & Markert, 1967), foi analisada para um

TABELA 5 - Indivíduos de T. haemastoma utilizados para a eletroforese.

Fenótipos	Praia Grande, Ubatuba, SP.	Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	Ilha das Palmas, Santos, SP.	Totais
1	7	22	4	33
2	9	8	1	18
3	1	0	3	4
4	7	11	0	18
5	3	3	0	6
6	1	0	7	8
7	9	9	0	18
8	1	1	0	2
9	2	0	0	2
10	2	0	0	2
11	0	0	0	0
12	10	1	2	13
13	4	2	1	7
14	0	0	0	0
15	2	3	11	16
16	9	0	24	33
Totais	67	60	53	180

prosobrânquio marinho, Ilyanassa obsoleta.

O gel é preparado pela dissolução de 50 g de amido em 400 ml de solução tampão eletrolítica, 0,2 M Tris-citrato, pH 8,0 e diluída em 1:29 ml de água destilada.

A eletroforese é realizada a 4 graus centígrados, durante seis horas, mantendo-se constante uma voltagem de 130 V/cm.

Após a corrida, o gel é então retirado do molde, e cortado longitudinalmente em lâminas, que são em seguida imersas em uma solução corante constituída por uma mistura de 30 ml de 0,2 M Tris-HCl (pH 8,0), 5 ml de 0,2 M ácido DL-Málico (pH 7,0), 2 ml de MTT-Tetrazólio, 0,5 ml de Metasulfato de fenazina e 2 ml de Nicotinamida dinucleotídio.

O material é colocado em estufa a 37 graus centígrados, e após 30 a 40 minutos, as faixas representativas do MDH aparecem no gel, coradas em azul escuro.

Como não foram empregadas técnicas específicas, tais como congelamento e descongelamento sucessivos, sonicação ou agentes precipitadores, para a liberação da forma mitocondrial da enzima (M-MDH), somente analisamos a forma sobrenadante ou citosólica (S-MDH), limitando-nos a registrar a ocorrência das faixas do M-MDH.

4. RESULTADOS

4.1. Morfologia externa

A abordagem inicial, feita a partir dos exemplares de T. haemastoma da coleção malacológica do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, nos permitiu supor a existência de dois tipos gerais de concha, nesta espécie.

Um dos tipos é representado por uma forma mais espessa, de maior nodulosidade, espira mais baixa, ápice rombo, sutura não marcada, columela lisa e mais arqueada, abertura mais larga e interior do lábio externo normalmente liso ou somente crenulado junto à borda da abertura (Figura 4 A).

O outro tipo tende à formação de uma concha mais fina, aproximadamente lisa ou com nódulos menores e mais agudos, espira mais elevada, ápice em geral mais afilado e esculpado por pequenas cordas nodulosas espirais, sutura bem marcada, columela reta e normalmente apresentando pequenas pregas em sua base, abertura mais estreita, interior do lábio externo quase sempre apresentando crenulações escuras e desenvolvidas, evidentes até bem para o interior da concha (Figura 4 B).

Entre estes dois tipos gerais há, no entanto, toda uma série de intergradações, de modo que muitas vezes é difícil concluir para qual dos dois extremos da variação a concha se inclina.

Pudemos observar ainda nessa fase, que as conchas do

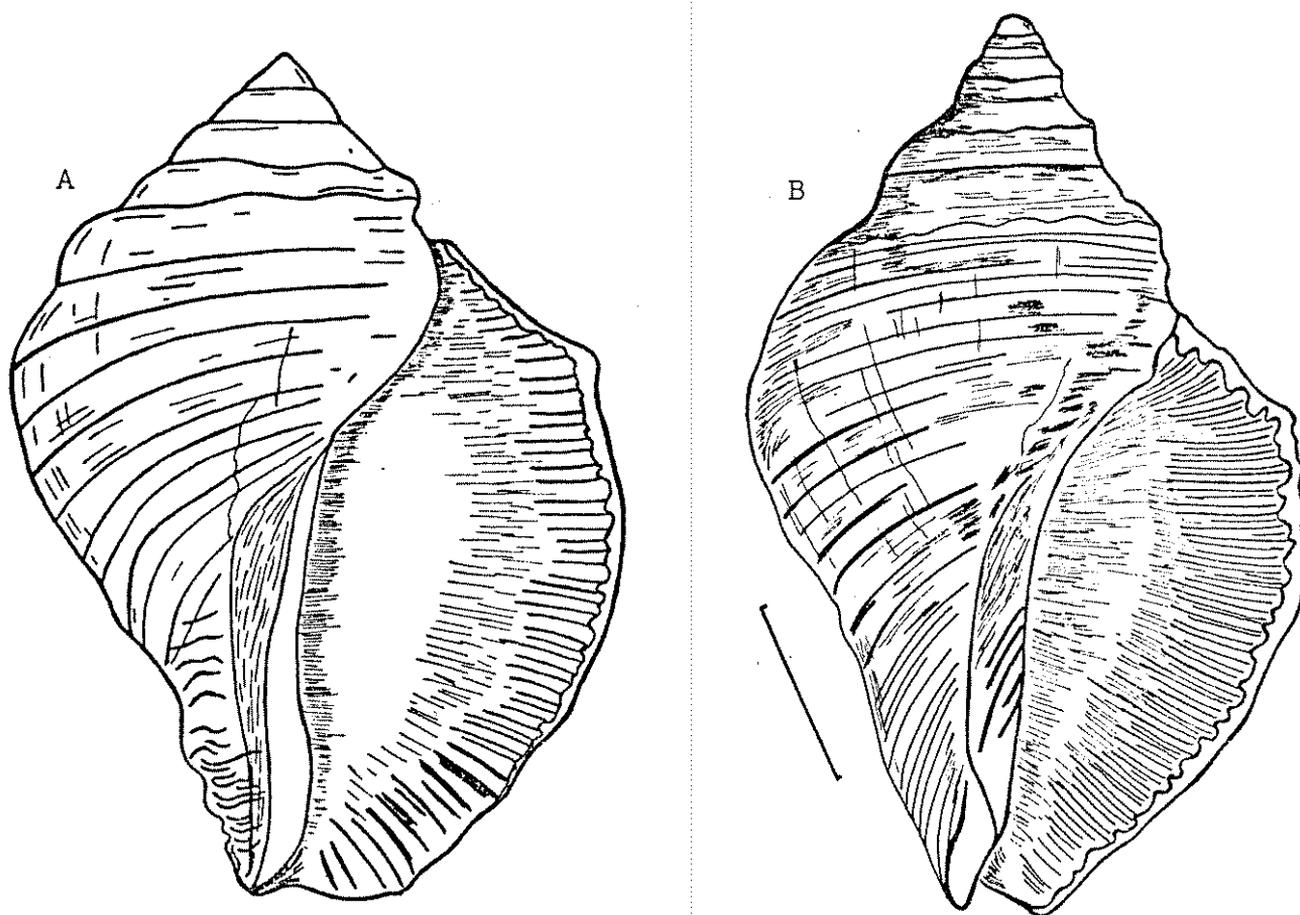


FIGURA 4 - Tipos extremos da variação morfológica em T. haemastoma: A) concha espessa e nodulosa, espira baixa, sutura indistinta, columela arqueada e sem pregas em sua base, ausência ou pequena evidência de crenulações no interior do lábio externo; B) concha fina e lisa, espira elevada, sutura bem marcada, columela reta com pequenas pregas em sua base, crenulações bem evidentes no interior do lábio externo. Escala = 5 mm.

primeiro tipo aqui referidas parecem ocorrer com maior frequência do litoral da Bahia para o sul, havendo um evidente aumento em tamanho, espessura e nodulosidade nos exemplares mais meridionais.

As conchas do segundo tipo são encontradas praticamente em toda a costa brasileira, e na coleção do MZUSP encontramos algumas delas, procedentes da Flórida, E.U.A., extremamente semelhantes a exemplares do litoral de Santa Catarina, no Brasil.

Comparando as descrições e fotos apresentadas por Clench (1947) para T. haemastoma haemastoma, T. haemastoma floridana e T. haemastoma haysae, pudemos constatar que o primeiro tipo básico de concha aqui apontado, corresponde plenamente a T. haemastoma haemastoma e o segundo tipo normalmente tem um aspecto que coincide com aquele descrito como sendo da subespécie T. haemastoma floridana.

Não encontramos nada semelhante à descrição de T. haemastoma haysae, que segundo Clench (1947) é uma forma restrita ao Golfo do México.

A classificação dos indivíduos por nós coletados nas localidades anteriormente referidas e descritas (Figuras 1 e 2; Tabela 1) foi feita em função de certas características morfológicas (Tabela 2) e das combinações teoricamente possíveis entre elas (Tabela 3).

Dessa forma, foram analisados 543 indivíduos (Tabela 6), incluindo-se neste total os que foram coletados para a eletroforese (Tabela 4).

TABELA 6 - Continuação

Praia Grande, Ubatuba, SP.: B) coleta na parte mediana do costão.

Fenótipos																Total
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
12	26	1	7	3	1	18	1	2	2	0	10	5	0	2	10	100

Praia Grande, Ubatuba, SP.: C) coleta na parte mais externa do costão.

Fenótipos																Total
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
1	0	0	1	0	0	1	2	0	1	0	2	6	0	0	25	39

Localidade 4 - Praia das Toninhas, Ubatuba, SP.

Fenótipos																Total
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
7	0	0	0	1	1	0	3	0	0	0	20	1	0	0	0	33

TABELA 6 - Continuação

Localidade 5 - Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.

Fenótipos																Total
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
22	18	0	11	3	0	38	1	0	0	0	1	3	0	3	0	100

Localidade 6 - Praia Dura, Ubatuba, SP.

Fenótipos																Total
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
6	0	0	0	3	0	0	19	0	0	0	0	0	0	0	0	28

Localidade 7 - Praia da Tabatinga, Ubatuba, SP.

Fenótipos																Total
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
40	0	0	1	2	0	0	5	0	0	0	2	0	0	0	0	50

TABELA 6 - Continuação

Localidade 8 - Ilha das Palmas, Santos, SP.

Fenótipos																Total
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
4	1	3	0	0	8	0	2	0	0	0	3	2	0	12	65	100
Soma das frequências de cada fenótipo																
Fenótipos																
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
125	45	8	20	14	10	57	35	5	3	0	87	17	0	17	100	
Total geral examinado: 543 exemplares.																

Na Figura 5 apresentamos em porcentagem, e em ordem decrescente dos valores, a ocorrência de cada um dos dezesseis fenótipos teoricamente possíveis.

Os aspectos da variação morfológica, aqui referidos como "fenótipos 1-2-3-4", são aqueles que mais se assemelham à descrição de T. haemastoma floridana; a soma das porcentagens de indivíduos portadores desses quatro aspectos da variação representa 36,5% do total de animais examinados.

Por outro lado, os aqui denominados "fenótipos 12-13-15-16", são mais correspondentes à descrição de T. haemastoma haemastoma, e representam o extremo oposto da variação morfológica; somando-se as porcentagens dos indivíduos que se apresentam com um desses quatro aspectos, obtivemos um total de 40,6% sobre o conjunto de animais estudados.

Os animais apresentando os aspectos da variação, por nós denominados como "fenótipos 5-6-7-8-9-10", representaram aproximadamente 22,7% do total, sendo exatamente estes os aspectos que sempre causaram maiores dificuldades para os sistematas. São conchas portadoras de um aspecto que não se enquadra corretamente nem na descrição típica de T. haemastoma haemastoma e nem na de T. haemastoma floridana.

Devemos salientar também que somente dois aspectos teoricamente possíveis da variação ("fenótipos 11 e 14") e que poderiam ser incluídos neste grupo de morfos intermediários, não foram por nós encontrados na área investigada.

Na Figura 6, agrupamos os fenótipos de cada uma das tendências extremas da variação e entre eles intercalamos os valores percentuais dos que chamamos fenótipos intermediários.

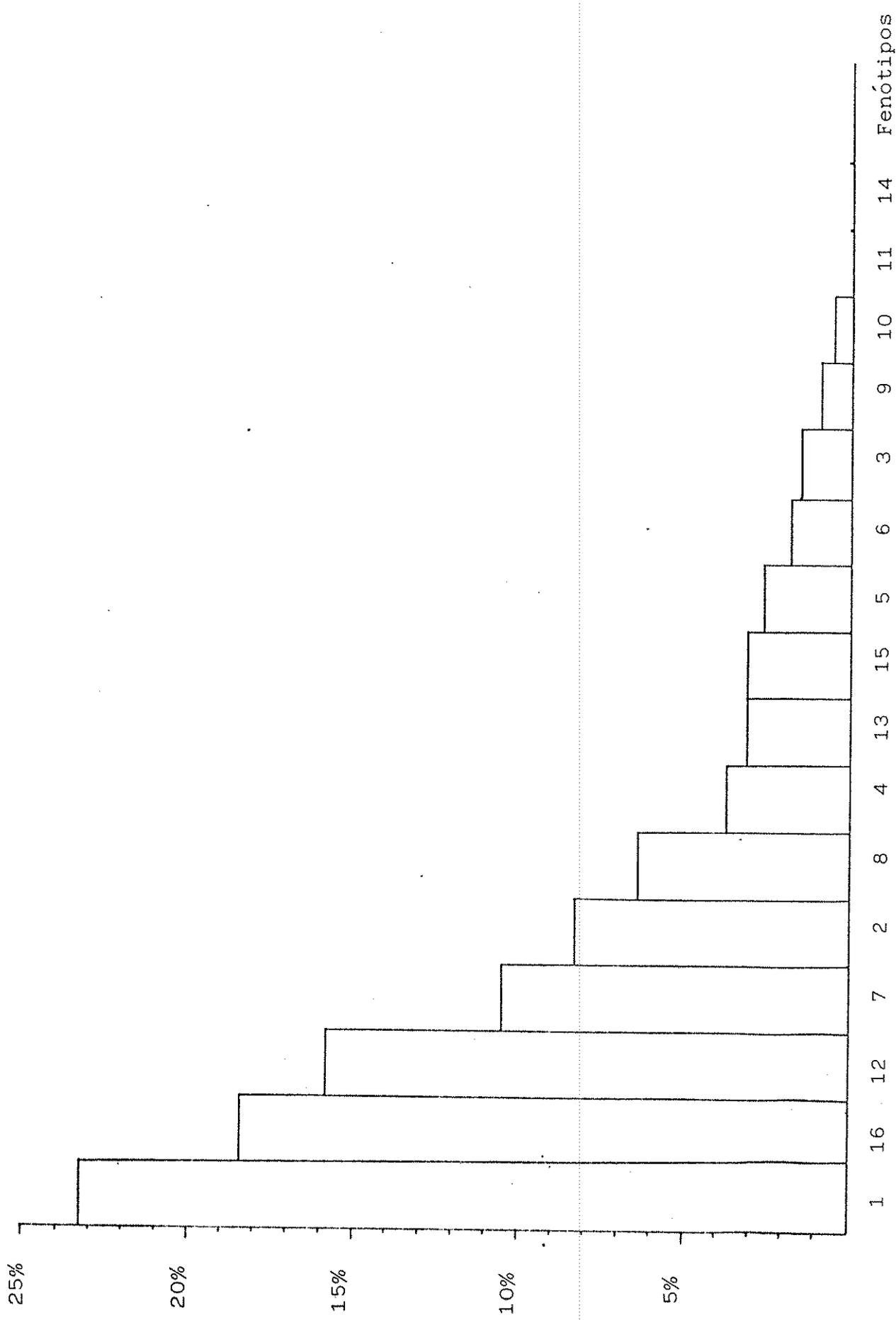


FIGURA 5 - Porcentagem dos dezesseis diferentes fenótipos teoricamente possíveis em I. haemastoma, em ordem decrescente de ocorrência.

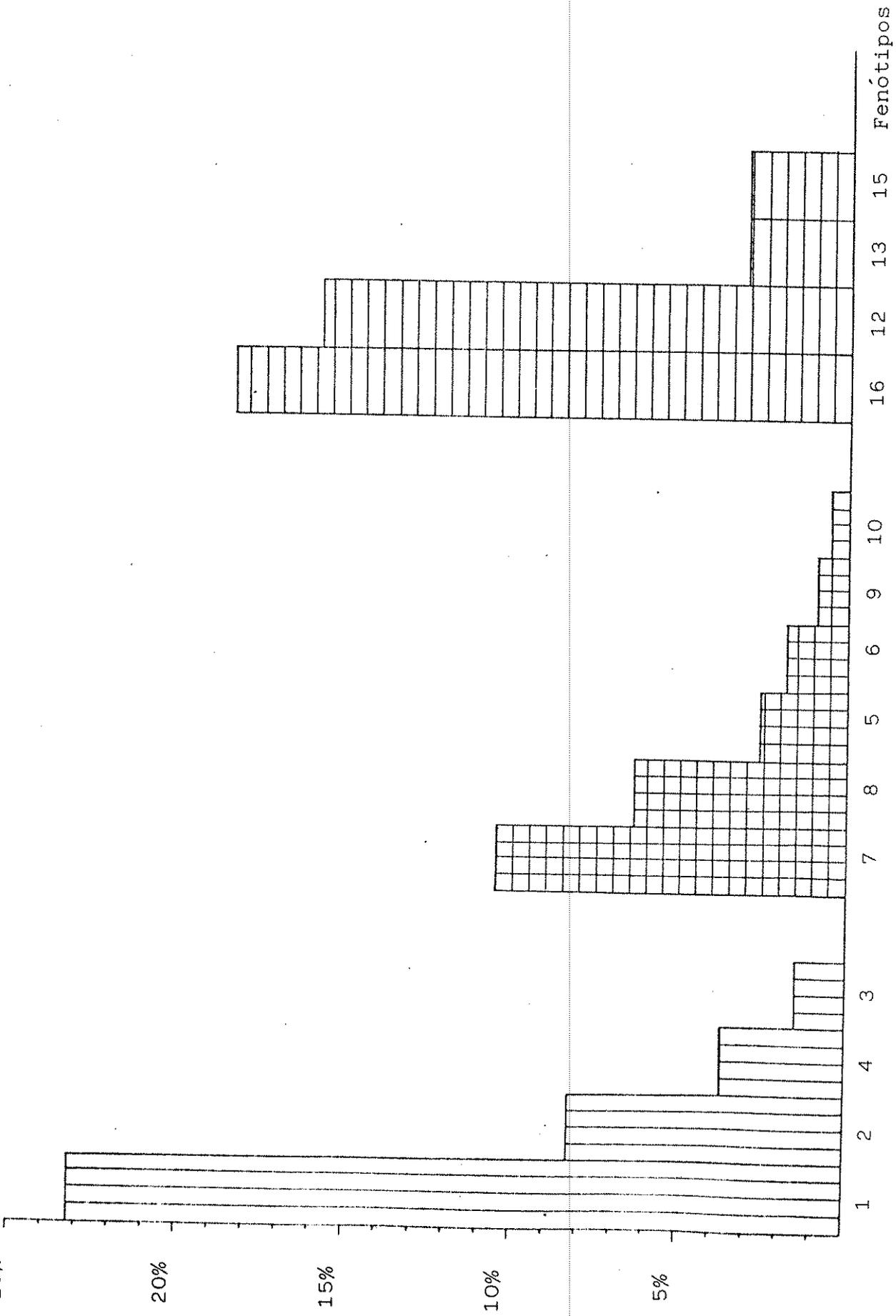


FIGURA 6 - Porcentagem de ocorrência dos fenótipos de T. haemastoma reconhecidos neste trabalho, agrupados segundo a semelhança com os tipos extremos e intermediários da variação.

Os valores determinados para as dimensões das conchas da totalidade dos animais coletados e examinados são apresentados nas Tabelas 7 a 10.

Em seguida, nas Tabelas 11 a 13, apresentamos as amplitudes, médias e desvios-padrões das diferentes dimensões das conchas de 300 indivíduos, mas desta vez agrupando os dados referentes aos fenótipos que correspondem a cada um dos dois aspectos extremos da variação morfológica, e aos tipos que denominamos intermediários da variação.

As razões que nos levaram a utilizar nesta análise somente estes 300 indivíduos, e não o total dos indivíduos examinados, foram as seguintes:

1) as três localidades (Praia Grande e Praia do Lamberto, em Ubatuba, e a Ilha das Palmas, em Santos) de onde procedem estes indivíduos são, de todas as demais, aquelas onde encontramos maior facilidade de coleta, tanto pelo acesso, como principalmente pela abundância dos animais.

2) são as três localidades que melhor pudemos caracterizar a princípio, embora subjetivamente, quanto ao grau de exposição às ondas, dentre todas as demais.

3) são estas as localidades onde encontramos, numa primeira aproximação, a maior diversidade morfológica da espécie; observe-se que na Praia Grande (Tabela 6), em Ubatuba, chegamos a detectar 14 dos 16 fenótipos teoricamente possíveis, e tanto na Praia do Lamberto, em Ubatuba, como na Ilha das Palmas, em Santos, encontramos 9 diferentes padrões fenotípicos.

4) pela abundância, já referida, dos animais nessas três localidades, tivemos condições de coletá-los em maior

número, e em número igual por localidade, o que facilita o tratamento estatístico.

Efetuamos uma comparação entre as médias das dimensões da concha dos dois grupos de fenótipos extremos e do grupo de fenótipos intermediários coletados nestas três localidades (Tabelas 14 a 19); consideramos tanto as eventuais diferenças entre os três grupos de fenótipos numa mesma localidade, como entre um mesmo grupo de fenótipos nas três localidades.

Finalmente, ainda com esse mesmo material, verificamos se haveria diferenças significativas nos caracteres morfométricos estudados, por influência dos sexos diferentes dentro de cada um dos três grupos fenotípicos, nas três localidades (Tabelas 20 a 25).

TABELA 7 - Caracteres morfométricos de T. haemastoma: A)
Comprimento da concha (mm).

Localidades	N	Amplitude	\bar{X}	DP
Praia de Itaguá, Ubatuba, SP.	13	33,1 - 54,4	42,4 \pm 3,53	6,2
Praia Vermelha do Sul, Ubatuba, SP.	40	13,5 - 23,6	17,3 \pm 1,04	3,3
Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mais interna do costão).	40	17,2 - 40,0	24,2 \pm 1,94	6,2
Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão).	100	22,5 - 56,0	36,2 \pm 1,04	5,3
Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mais externa do costão).	39	26,7 - 51,3	36,4 \pm 1,86	5,9
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	100	24,5 - 56,0	37,9 \pm 0,92	4,7
Praia das Toninhas, Ubatuba, SP.	33	15,0 - 33,3	22,4 \pm 1,66	4,8

TABELA 7 - Continuação

Localidades	N	Amplitude	\bar{X}	DP
Praia Dura, Ubatuba, SP.	28	16,5 - 41,2	23,8 \pm 2,41	6,4
Praia da Tabatinga, Ubatuba, SP.	50	29,5 - 42,6	38,6 \pm 1,57	5,6
Ilha das Palmas, Santos, SP.	100	23,5 - 52,5	41,8 \pm 1,01	5,2

\bar{X} = média amostral e respectivo intervalo de confiança ao nível de 95%; DP = desvio padrão.

TABELA 8 - Caracteres morfométricos de T. haemastoma: B)
Diâmetro da concha (mm).

Localidades	N	Amplitude	\bar{X}	DP
Praia de Itaguá, Ubatuba, SP.	13	21,0 - 37,4	25,6 ⁺ - 2,94	5,2
Praia Vermelha do Sul, Ubatuba, SP.	40	8,9 - 15,7	11,9 ⁺ - 0,68	2,2
Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mais interna do costão).	40	11,7 - 24,0	15,3 ⁺ - 0,96	3,1
Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão).	100	14,9 - 35,0	22,8 ⁺ - 0,74	3,8
Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mais externa do costão).	39	13,4 - 35,4	24,6 ⁺ - 1,39	4,4
Praia do Lambert, Ubatuba, SP.	100	18,4 - 35,6	23,0 ⁺ - 0,64	3,3
Praia das Toninhas, Ubatuba, SP.	33	8,7 - 22,3	13,9 ⁺ - 1,27	3,7

TABELA 8 - Continuação

Localidades	N	Amplitude	\bar{X}	DP
Praia Dura, Ubatuba, SP.	28	10,8 - 25,2	14,8 \pm 1,51	4,0
Praia da Tabatinga, Ubatuba, SP.	50	19,2 - 30,7	23,9 \pm 0,88	3,2
Ilha das Palmas, Santos, SP.	100	15,4 - 39,0	28,3 \pm 0,80	4,1

\bar{X} = média amostral e respectivo intervalo de confiança ao nível de 95%; DP = desvio padrão.

TABELA 9 - Caracteres morfométricos de T. haemastoma: C)
 Altura da abertura (mm).

Localidades	N	Amplitude	\bar{X}	DP
Praia de Itaguá, Ubatuba, SP.	13	23,2 - 39,6	28,8 \pm 3,27	5,8
Praia Vermelha do Sul, Ubatuba, SP.	40	10,0 - 18,0	13,2 \pm 0,80	2,6
Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mais interna do costão).	40	12,7 - 26,0	17,6 \pm 1,21	3,9
Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão).	100	16,5 - 43,0	25,3 \pm 0,78	4,0
Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mais externa do costão).	39	14,2 - 37,2	26,2 \pm 1,68	5,3
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	100	21,0 - 37,2	25,1 \pm 0,72	3,7
Praia das Toninhas, Ubatuba, SP.	33	10,8 - 24,7	16,3 \pm 1,31	3,8

TABELA 9 - Continuação

Localidades	N	Amplitude	\bar{X}	DP
Praia Dura, Ubatuba, SP.	28	12,1 - 28,5	17,0 \pm 1,58	4,2
Praia da Tabatinga, Ubatuba, SP.	50	16,7 - 34,6	26,3 \pm 1,06	3,8
Ilha das Palmas, Santos, SP.	100	18,3 - 38,4	30,2 \pm 0,74	3,8

X= média amostral e respectivo intervalo de confiança ao nível de 95%; DP = desvio padrão.

TABELA 10 - Caracteres morfométricos de T. haemastoma: D)
Largura da abertura (mm).

Localidades	N	Amplitude	\bar{X}	DP
Praia de Itaguá, Ubatuba, SP.	13	8,3 - 17,4	11,1 \pm 1,47	2,6
Praia Vermelha do Sul, Ubatuba, SP.	40	4,3 - 8,0	5,9 \pm 0,37	1,2
Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mais interna do costão).	40	4,9 - 9,0	6,6 \pm 0,27	0,9
Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão).	100	6,4 - 14,8	8,9 \pm 0,37	1,9
Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mais externa do costão).	39	9,4 - 18,4	11,8 \pm 0,72	2,3
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	100	7,0 - 14,7	8,4 \pm 0,35	1,9
Praia das Toninhas, Ubatuba, SP.	33	4,4 - 10,6	6,5 \pm 0,59	1,7

TABELA 10 - Continuação

Localidades	N	Amplitude	\bar{X}	DP
Praia Dura, Ubatuba, SP.	28	4,7 - 11,1	6,3 \pm 0,64	1,7
Praia da Tabatinga, Ubatuba, SP.	50	8,2 - 18,4	12,2 \pm 0,86	3,1
Ilha das Palmas, Santos, SP.	100	6,6 - 17,6	12,7 \pm 0,37	1,9

\bar{X} = média amostral e respectivo intervalo de confiança ao nível de 95%; DP = desvio padrão.

TABELA 11 - Caracteres morfométricos dos tipos extremos e intermediários da variação morfológica em T. haemastoma: A) Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão).

1 - Comprimento da concha (mm)

	Fenótipos		
	"1-2-3-4"	"5-6-7-8-9-10"	"12-13-15-16"
N	46	27	27
Amplitude	22,5 - 43,2	32,4 - 44,0	27,8 - 56,0
\bar{X}	34,5 \pm 0,29	37,6 \pm 1,53	37,2 \pm 2,29
DP	5,0	4,0	6,0

2 - Diâmetro da concha (mm)

	Fenótipos		
	"1-2-3-4"	"5-6-7-8-9-10"	"12-13-15-16"
N	46	27	27
Amplitude	14,9 - 25,7	21,2 - 28,7	19,0 - 35,0
\bar{X}	21,2 \pm 0,80	23,6 \pm 1,15	24,8 \pm 1,64
DP	2,8	3,0	4,3

TABELA 11 - Continuação

3 - Altura da abertura (mm)

	Fenótipos		
	"1-2-3-4"	"5-6-7-8-9-10"	"12-13-15-16"
N	46	27	27
Amplitude	16,5 - 29,0	22,0 - 32,0	20,2 - 43,0
\bar{X}	23,2 \pm 0,96	26,5 \pm 1,04	27,6 \pm 1,84
DP	3,3	2,7	4,8

4 - Largura da abertura (mm)

	Fenótipos		
	"1-2-3-4"	"5-6-7-8-9-10"	"12-13-15-16"
N	46	27	27
Amplitude	6,4 - 10,2	7,3 - 13,2	7,6 - 14,8
\bar{X}	7,8 \pm 0,53	9,1 \pm 0,76	10,1 \pm 1,00
DP	1,8	2,0	2,6

\bar{X} = média amostral e respectivo intervalo de confiança ao nível de 95%; DP = desvio padrão.

TABELA 12 - Caracteres morfométricos dos tipos extremos e intermediários da variação morfológica em T. haemastoma: B) Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.

1 - Comprimento da concha (mm)

	Fenótipos		
	"1-2-3-4"	"5-6-7-8-9-10"	"12-13-15-16"
N	51	42	7
Amplitude	31,0 - 44,4	24,5 - 56,0	32,6 - 52,8
\bar{X}	36,4 \pm 0,86	39,0 \pm 1,70	41,8 \pm 5,68
DP	3,1	5,6	7,1

2 - Diâmetro da concha (mm)

	Fenótipos		
	"1-2-3-4"	"5-6-7-8-9-10"	"12-13-15-16"
N	51	42	7
Amplitude	18,4 - 27,5	19,4 - 35,6	21,2 - 32,2
\bar{X}	22,1 \pm 0,57	23,5 \pm 1,06	26,7 \pm 3,92
DP	2,1	3,5	4,8

TABELA 12 - Continuação

3 - Altura da abertura (mm)

	Fenótipos		
	"1-2-3-4"	"5-6-7-8-9-10"	"12-13-15-16"
N	51	42	7
Amplitude	21,2 - 31,1	21,0 - 37,2	24,0 - 33,4
\bar{X}	24,4 \pm 0,90	25,8 \pm 1,04	26,5 \pm 3,04
DP	3,3	3,4	3,8

4 - Largura da abertura (mm)

	Fenótipos		
	"1-2-3-4"	"5-6-7-8-9-10"	"12-13-15-16"
N	51	42	7
Amplitude	7,0 - 10,7	7,0 - 14,7	8,0 - 12,2
\bar{X}	8,1 \pm 0,47	8,6 \pm 0,70	9,1 \pm 1,35
DP	1,7	2,3	1,7

\bar{X} = média amostral e respectivo intervalo de confiança ao nível de 95%; DP = desvio padrão.

TABELA 13 - Caracteres morfométricos dos tipos extremos e intermediários da variação morfológica em T. haemastoma: C) Ilha da Palmas, Santos, SP.

1 - Comprimento da concha (mm)

	Fenótipos		
	"1-2-3-4"	"5-6-7-8-9-10"	"12-13-15-16"
N	8	10	82
Amplitude	31,2 - 41,2	23,5 - 46,0	29,7 - 52,2
\bar{X}	36,5 \pm 3,70	38,6 \pm 5,01	42,7 \pm 0,92
DP	5,0	7,7	4,3

2 - Diâmetro da concha (mm)

	Fenótipos		
	"1-2-3-4"	"5-6-7-8-9-10"	"12-13-15-16"
N	8	10	82
Amplitude	20,5 - 26,7	15,4 - 30,7	19,5 - 39,0
\bar{X}	23,5 \pm 1,41	25,0 \pm 3,05	29,2 \pm 0,72
DP	1,9	4,7	3,4

TABELA 13 - Continuação

3 - Altura da abertura (mm)

	Fenótipos		
	"1-2-3-4"	"5-6-7-8-9-10"	"12-13-15-16"
N	8	10	82
Amplitude	22,8 - 28,8	18,3 - 32,6	21,8 - 38,4
\bar{X}	24,6 \pm 1,92	27,0 \pm 3,05	31,1 \pm 0,72
DP	2,6	4,7	3,4

4 - Largura da abertura (mm)

	Fenótipos		
	"1-2-3-4"	"5-6-7-8-9-10"	"12-13-15-16"
N	8	10	82
Amplitude	9,0 - 11,7	6,6 - 15,0	9,0 - 17,6
\bar{X}	10,6 \pm 1,17	10,7 \pm 1,57	13,1 \pm 0,41
DP	1,6	2,4	1,9

\bar{X} = média amostral e respectivo intervalo de confiança ao nível de 95%; DP = desvio padrão.

TABELA 14 - Comparações entre as médias das dimensões da concha dos fenótipos extremos e intermediários da variação morfológica em T. haemastoma: A) Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão).

1 - Comprimento da concha (mm)

Fenótipos	EPD	t(calc.)	significância
12-13-15-16 X 1-2-3-4	1,31	2,06	*
12-13-15-16 X 5-6-7-8-9-10	1,41	0,28	
1-2-3-4 X 5-6-7-8-9-10	1,13	2,74	*

2 - Diâmetro da concha (mm)

Fenótipos	EPD	t(calc.)	significância
12-13-15-16 X 1-2-3-4	0,84	4,28	*
12-13-15-16 X 5-6-7-8-9-10	1,02	1,17	
1-2-3-4 X 5-6-7-8-9-10	0,70	3,43	*

3 - Altura da abertura (mm)

Fenótipos	EPD	t(calc.)	significância
12-13-15-16 X 1-2-3-4	0,95	4,63	*
12-13-15-16 X 5-6-7-8-9-10	1,08	1,02	
1-2-3-4 X 5-6-7-8-9-10	0,75	4,40	*

TABELA 14 - Continuação

4 - Largura da abertura (mm)

Fenótipos	EPD	t(calc.)	significância
12-13-15-16 X 1-2-3-4	0,52	4,42	*
12-13-15-16 X 5-6-7-8-9-10	0,64	1,56	
1-2-3-4 X 5-6-7-8-9-10	0,46	2,82	*

EPD = erro padrão da diferença; t(calc.) = estatístico t (calculado); * = diferença entre as médias significativa ao nível de 5%.

TABELA 15 - Comparações entre as médias das dimensões da concha dos fenótipos extremos e intermediários da variação morfológica em T. haemastoma: B) Praia do Lambertto, Ubatuba, SP.

1 - Comprimento da concha (mm)

Fenótipos	EPD	t(calc.)	significância
12-13-15-16 X 1-2-3-4	1,56	3,46	*
12-13-15-16 X 5-6-7-8-9-10	2,43	1,15	
1-2-3-4 X 5-6-7-8-9-10	0,93	2,79	*

2 - Diâmetro da concha (mm)

Fenótipos	EPD	t(calc.)	significância
12-13-15-16 X 1-2-3-4	1,06	4,34	*
12-13-15-16 X 5-6-7-8-9-10	1,54	2,08	*
1-2-3-4 X 5-6-7-8-9-10	0,59	2,37	*

3 - Altura da abertura (mm)

Fenótipos	EPD	t(calc.)	significância
12-13-15-16 X 1-2-3-4	1,38	1,52	
12-13-15-16 X 5-6-7-8-9-10	1,44	0,48	
1-2-3-4 X 5-6-7-8-9-10	0,70	2,00	

TABELA 15 - Continuação

4 - Largura da abertura (mm)

Fenótipos	EPD	t(calc.)	significância
12-13-15-16 X 1-2-3-4	0,69	1,45	
12-13-15-16 X 5-6-7-8-9-10	0,92	0,54	
1-2-3-4 X 5-6-7-8-9-10	0,42	1,19	

EPD = erro padrão da diferença; t(calc.) = estatístico t (calculado); * = diferença entre as médias significativa ao nível de 5%.

TABELA 16 - Comparações entre as médias das dimensões da concha dos fenótipos extremos e intermediários da variação morfológica em T. haemastoma: C) Ilha das Palmas, Santos, SP.

1 - Comprimento da concha (mm)

Fenótipos	EPD	t(calc.)	significância
12-13-15-16 X 1-2-3-4	1,63	3,80	*
12-13-15-16 X 5-6-7-8-9-10	1,62	2,53	*
1-2-3-4 X 5-6-7-8-9-10	3,34	0,63	

2 - Diâmetro da concha (mm)

Fenótipos	EPD	t(calc.)	significância
12-13-15-16 X 1-2-3-4	1,23	4,63	*
12-13-15-16 X 5-6-7-8-9-10	1,20	3,50	*
1-2-3-4 X 5-6-7-8-9-10	1,87	1,49	

3 - Altura da abertura (mm)

Fenótipos	EPD	t(calc.)	significância
12-13-15-16 X 1-2-3-4	1,25	5,20	*
12-13-15-16 X 5-6-7-8-9-10	1,20	3,41	*
1-2-3-4 X 5-6-7-8-9-10	1,96	1,22	

TABELA 16 - Continuação

4 - Largura da abertura (mm)

Fenótipos	EPD	t(calc.)	significância
12-13-15-16 X 1-2-3-4	0,70	3,57	*
12-13-15-16 X 5-6-7-8-9-10	0,66	3,63	*
1-2-3-4 X 5-6-7-8-9-10	1,04	0,09	

EPD = erro padrão da diferença; t(calc.) = estatístico t (calculado); * = diferença entre as médias significativa ao nível de 5%.

TABELA 17 - Comparações entre as médias das dimensões da concha dos "fenótipos 1-2-3-4", de T. haemastoma, em localidades diferentes.

		Compri- mento da con- cha	Diâme- tro da concha	Altura da aber- tura	Largura da aber- tura
Entre a Praia do Lamberto e a Praia Gran- de, em Ubatu- ba, SP.	EPD	0,84	0,50	0,68	0,36
	t(calc)	2,26	1,80	1,76	0,83
	signif.	*			
Entre a Praia do Lamberto, em Ubatuba, e a Ilha das Palmas, San- tos, SP.	EPD	1,32	0,80	1,24	0,65
	t(calc)	0,07	1,75	0,16	3,84
	signif.				*
Entre a Ilha das Palmas, Santos, e a Praia Grande, Ubatuba, SP.	EPD	1,95	1,05	1,25	0,69
	t(calc)	1,02	2,19	1,12	4,06
	signif.		*		*

EPD = erro padrão da diferença; t(calc.)=estatístico t (calculado); * = diferença entre as médias significante ao nível de 5%.

TABELA 18 - Comparações entre as médias das dimensões da concha dos "fenótipos 5-6-7-8-9-10", de T. haemastoma, em localidades diferentes.

		Compri- mento da con- cha	Diâme- tro da concha	Altura da aber- tura	Largura da aber- tura
Entre a Praia do Lamberto e a Praia Gran- de, em Ubatu- ba, SP.	EPD	1,26	0,83	0,78	0,54
	t(calc) signif.	1,11	0,12	0,89	0,92
Entre a Praia do Lamberto, em Ubatuba, e a Ilha das Palmas, San- tos, SP.	EPD	2,17	1,35	1,32	0,83
	t(calc) signif.	0,18	1,11	0,91	2,53 *
Entre a Ilha das Palmas, Santos, e a Praia Grande, Ubatuba, SP.	EPD	2,00	1,34	1,28	0,80
	t(calc) signif.	0,50	1,04	0,39	20,00 *

EPD = erro padrão da diferença; t (calc.) = estatístico t (calculado); * = diferença entre as médias significativa ao nível de 5%.

TABELA 19 - Comparações entre as médias das dimensões da concha dos "fenótipos 12-13-15-16", de T. haemastoma, em localidades diferentes.

		Comprimento da concha	Diâmetro da concha	Altura da abertura	Largura da abertura
Entre a Praia do Lamberto e a Praia Grande, em Ubatuba, SP.	EPD	2,73	1,92	2,01	1,06
	t(calc) signif.	1,68	0,99	0,54	0,94
Entre a Praia do Lamberto, em Ubatuba, e a Ilha das Palmas, Santos, SP.	EPD	1,82	1,40	1,36	0,75
	t(calc) signif.	0,49	1,78	3,38 *	5,33 *
Entre a Ilha das Palmas, Santos, e a Praia Grande, Ubatuba, SP.	EPD	1,07	0,81	0,85	0,47
	t(calc) signif.	5,14 *	5,43 *	4,11 *	6,38 *

EPD = erro padrão da diferença; t (calc.)= estatístico t (calculado); * = diferença entre as médias significante ao nível de 5%.

TABELA 20 - Caracteres morfométricos de fêmeas e machos dos tipos extremos e intermediários da variação em T. haemastoma: A) Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão).

1 - Comprimento da concha (mm)

Fenótipos:	1-2-3-4		5-6-7-8-9-10		12-13-15-16	
	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos
N	31	15	10	17	11	16
Amp.	23,6-43,2	22,5-41,7	32,4-44,0	35,2-43,6	32,9-56,0	27,9-41,7
\bar{X}	35,2 [±] 1,74	33,0 [±] 2,72	38,6 [±] 2,60	37,1 [±] 1,51	40,4 [±] 4,53	35,0 [±] 1,86
DP	4,9	5,2	4,0	3,1	7,3	3,7

2 - Diâmetro da concha (mm)

Fenótipos:	1-2-3-4		5-6-7-8-9-10		12-13-15-16	
	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos
N	31	15	10	17	11	16
Amp.	14,9-25,7	14,9-25,5	21,6-28,7	21,2-27,7	22,0-35,0	19,0-29,3
\bar{X}	21,5 [±] 1,04	20,4 [±] 1,88	25,0 [±] 1,17	22,9 [±] 1,08	26,8 [±] 2,72	23,5 [±] 1,57
DP	2,9	3,6	1,8	2,2	4,4	3,1

TABELA 20 - Continuação

3 - Altura da abertura (mm)

Fenótipos:	1-2-3-4		5-6-7-8-9-10		12-13-15-16	
	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos
N	31	15	10	17	11	16
Amp.	17,3-43,0	16,5-27,8	24,3-32,0	22,0-30,0	25,0-43,0	20,2-32,0
\bar{X}	23,4 ⁺ _{-1,17}	22,8 ⁺ _{-1,62}	27,5 ⁺ _{-1,96}	25,9 ⁺ _{-1,17}	30,6 ⁺ _{-3,15}	25,5 ⁺ _{-1,82}
DP	3,3	3,1	3,0	2,4	5,1	3,6

4- Largura da abertura (mm)

Fenótipos:	1-2-3-4		5-6-7-8-9-10		12-13-15-16	
	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos
N	31	15	10	17	11	16
Amp.	6,4-10,2	6,8-10,0	8,1-13,2	7,3-10,8	9,8-14,8	7,6-12,8
\bar{X}	8,0 ⁺ _{-0,60}	7,5 ⁺ _{-0,72}	10,1 ⁺ _{-1,17}	8,6 ⁺ _{-0,72}	11,7 ⁺ _{-1,06}	9,5 ⁺ _{-1,15}
DP	1,7	1,4	1,8	1,5	1,7	2,3

Amp. = Amplitude; \bar{X} = média amostral e respectivo intervalo de confiança ao nível de 95%; DP = desvio padrão.

TABELA 21 - Caracteres morfométricos de fêmeas e machos dos tipos extremos e intermediários da variação em T. haemastoma: B) Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.

1 - Comprimento da concha (mm)

Fenótipos:	1-2-3-4		5-6-7-8-9-10		12-13-15-16	
	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos
N	26	25	23	19	2	5
Amp.	31,3-44,4	31,0-42,8	36,4-56,0	32,5-45,4	40,0-46,6	32,6-52,8
\bar{X}	37,3 [±] 1,33	35,5 [±] 0,80	41,0 [±] 2,21	37,5 [±] 1,98	44,0 [±] 5,88	41,0 [±] 7,45
DP	3,4	2,0	5,3	4,3	3,0	7,6

2 - Diâmetro da concha (mm)

Fenótipos:	1-2-3-4		5-6-7-8-9-10		12-13-15-16	
	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos
N	26	25	23	19	2	5
Amp.	20,0-27,5	18,4-26,2	21,0-35,6	19,4-30,0	25,6-31,6	21,2-32,2
\bar{X}	22,7 [±] 0,82	21,5 [±] 0,55	23,9 [±] 1,82	22,9 [±] 1,33	29,0 [±] 7,84	25,8 [±] 4,51
DP	2,1	1,4	4,4	2,9	4,0	4,6

TABELA 21 - Continuação

3 - Altura da abertura (mm)

Fenótipos:	1-2-3-4		5-6-7-8-9-10		12-13-15-16	
	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos
N	26	25	23	19	2	5
Amp.	22,2-31,1	21,1-27,6	22,3-37,2	21,0-34,0	26,1-30,8	24,4-33,4
\bar{X}	25,1 \pm 1,41	23,7 \pm 1,55	26,5 \pm 1,62	24,9 \pm 1,39	29,0 \pm 4,90	25,5 \pm 3,62
DP	3,6	2,4	3,9	3,0	2,5	3,7

4 - Largura da abertura (mm)

Fenótipos:	1-2-3-4		5-6-7-8-9-10		12-13-15-16	
	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos
N	26	25	23	19	2	5
Amp.	7,9-10,7	7,0-10,0	7,0-14,7	7,1-12,4	10,0-11,4	8,0-12,2
\bar{X}	8,7 \pm 0,47	7,6 \pm 0,51	8,8 \pm 1,04	8,4 \pm 1,53	9,5 \pm 0,98	8,9 \pm 2,15
DP	1,2	1,3	2,5	3,3	0,5	2,2

Amp. = Amplitude; \bar{X} = média amostral e respectivo intervalo de confiança ao nível de 95%; DP = desvio padrão.

TABELA 22 - Caracteres morfométricos de fêmeas e machos dos tipos extremos e intermediários da variação em T. haemastoma: C) Ilha das Palmas, Santos, SP.

1 - Comprimento da concha (mm)

Fenótipos:	1-2-3-4		5-6-7-8-9-10		12-13-15-16	
	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos
N	1	7	6	4	40	42
Amp.	41,2	31,2-39,7	34,7-45,5	23,5-46,0	35,4-52,2	29,7-51,4
\bar{X}		35,8 [±] 4,31	41,0 [±] 4,29	35,0 [±] 10,7	43,4 [±] 1,37	42,0 [±] 1,37
DP		5,4	4,9	9,5	4,4	4,5

2 - Diâmetro da concha (mm)

Fenótipos:	1-2-3-4		5-6-7-8-9-10		12-13-15-16	
	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos
N	1	7	6	4	40	42
Amp.	26,6	20,5-26,7	24,4-30,5	15,4-30,7	24,3-39,0	19,5-38,8
\bar{X}		23,3 [±] 1,43	27,0 [±] 1,74	22,0 [±] 6,68	29,8 [±] 1,21	28,6 [±] 0,88
DP		1,8	2,0	5,9	3,9	2,9

TABELA 22 - Continuação

3 - Altura da abertura (mm)

Fenótipos:	1-2-3-4		5-6-7-8-9-10		12-13-15-16	
	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos
N	1	7	6	4	40	42
Amp. 22,8		22,8-28,0	26,0-32,6	18,3-32,2	25,2-39,0	21,8-33,8
\bar{X}		24,3 \pm 2,39	29,0 \pm 2,19	24,0 \pm 6,11	31,6 \pm 1,15	30,6 \pm 1,00
DP		3,0	2,5	5,4	3,7	3,3

4 - Largura da abertura (mm)

Fenótipos:	1-2-3-4		5-6-7-8-9-10		12-13-15-16	
	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos
N	1	7	6	4	40	42
Amp. 11,7		9,0-12,0	10,4-13,6	6,6-15,0	10,8-17,6	9,0-16,5
\bar{X}		10,3 \pm 1,35	11,0 \pm 1,31	10,2 \pm 3,84	13,4 \pm 0,62	12,8 \pm 0,57
DP		1,7	1,5	3,4	2,0	1,9

Amp. = Amplitude; \bar{X} = média amostral e respectivo intervalo de confiança ao nível de 95%; DP = desvio padrão.

TABELA 23 - Comparações entre as médias das dimensões da concha de fêmeas e machos dentre os fenótipos extremos e intermediários da variação em T. haemastoma: A) Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão).

Fenótipos 1-2-3-4			
	EPD	t(calc)	significância
Comprimento da concha	1,60	1,37	
Diâmetro da concha	1,00	1,10	
Altura da abertura	1,03	0,58	
Largura da abertura	0,51	0,98	
Fenótipos 5-6-7-8-9-10			
	EPD	t(calc)	significância
Comprimento da concha	1,43	1,05	
Diâmetro da concha	0,85	2,47	*
Altura da abertura	1,09	1,46	
Largura da abertura	0,67	2,23	*
Fenótipos 12-13-15-16			
	EPD	t(calc)	significância
Comprimento da concha	2,22	2,43	*
Diâmetro da concha	1,50	2,20	*
Altura da abertura	1,74	2,93	*
Largura da abertura	0,84	2,61	*

EPD = erro padrão da diferença; t(calc) = estatístico t (calculado); * = diferença entre as médias significativa ao nível de 5%.

TABELA 24 - Comparações entre as médias das dimensões da concha de fêmeas e machos dentre os fenótipos extremos e intermediários da variação em T. haemastoma: B) Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.

Fenótipos 1-2-3-4			
	EPD	t(calc)	significância
Comprimento da concha	0,80	2,25	*
Diâmetro da concha	0,51	2,35	*
Altura da abertura	0,87	1,61	
Largura da abertura	0,35	3,14	*
Fenótipos 5-6-7-8-9-10			
	EPD	t(calc)	significância
Comprimento da concha	1,27	2,75	*
Diâmetro da concha	1,20	0,83	
Altura da abertura	1,11	1,44	
Largura da abertura	0,91	0,43	
Fenótipos 12-13-15-16			
	EPD	t(calc)	significância
Comprimento da concha	6,55	0,45	
Diâmetro da concha	4,39	0,72	
Altura da abertura	3,36	1,04	
Largura da abertura	1,86	0,32	

EPD = erro padrão da diferença; t(calc) = estatístico t (calculado); * = diferença entre as médias significativa ao nível de 5%.

TABELA 25 - Comparações entre as médias das dimensões da concha de fêmeas e machos dentre os fenótipos extremos e intermediários da variação em T. haemastoma: C) Ilha das Palmas, Santos, SP.

Fenótipos 1-2-3-4			
	EPD	t(calc)	significância
Comprimento da concha	Cálculos não efetuados, por ter sido encontrada uma única fêmea no grupo morfológico considerado.		
Diâmetro da concha			
Altura da abertura			
Largura da abertura			
Fenótipos 5-6-7-8-9-10			
	EPD	t(calc)	significância
Comprimento da concha	7,94	0,75	
Diâmetro da concha	2,91	1,72	
Altura da abertura	2,83	1,76	
Largura da abertura	1,76	0,45	
Fenótipos 12-13-15-16			
	EPD	t(calc)	significância
Comprimento da concha	0,99	1,41	
Diâmetro da concha	0,76	1,58	
Altura da abertura	0,78	1,28	
Largura da abertura	0,43	1,39	

EPD = erro padrão da diferença; t(calc) = estatístico t (calculado); * = diferença entre as médias significativa ao nível de 5%.

4.2. Anatomia

A observação da anatomia, tanto dos tipos extremos, como dos intermediários da variação conquiliológica em T. haemastoma, não nos forneceu nenhuma evidência adicional para a categorização dos animais.

Pudemos somente constatar que há uma grande similaridade anatômica entre animais de aspecto conquiliológico bastante diferente.

Há, no entanto, três observações que merecem registro:

- 1) Entre outras espécies do gênero, que habitam as costas brasileiras, e que tivemos a oportunidade de examinar, T. rustica (Lamarck, 1822), T. deltoidea (Lamarck, 1822), T. coronata (Lamarck, 1822) e T. mariae Morretes, 1954, há diferenças na genitália externa, que concebivelmente podem representar mecanismos de isolamento reprodutivo (Marini, no prelo); isto não acontece entre os diferentes morfos de T. haemastoma que estudamos (Figura 7).
- 2) Os indivíduos fixados, aqui classificados como sendo do grupo de "fenótipos 1-2-3-4", normalmente apresentam, ao serem retirados da concha, a superfície inferior do pé, visível; além disso, têm a porção anterior do manto fortemente plissada, como um reflexo da presença das crenulações do interior do lábio externo da concha, e mostram logo acima da borda do manto uma faixa bem ordenada de

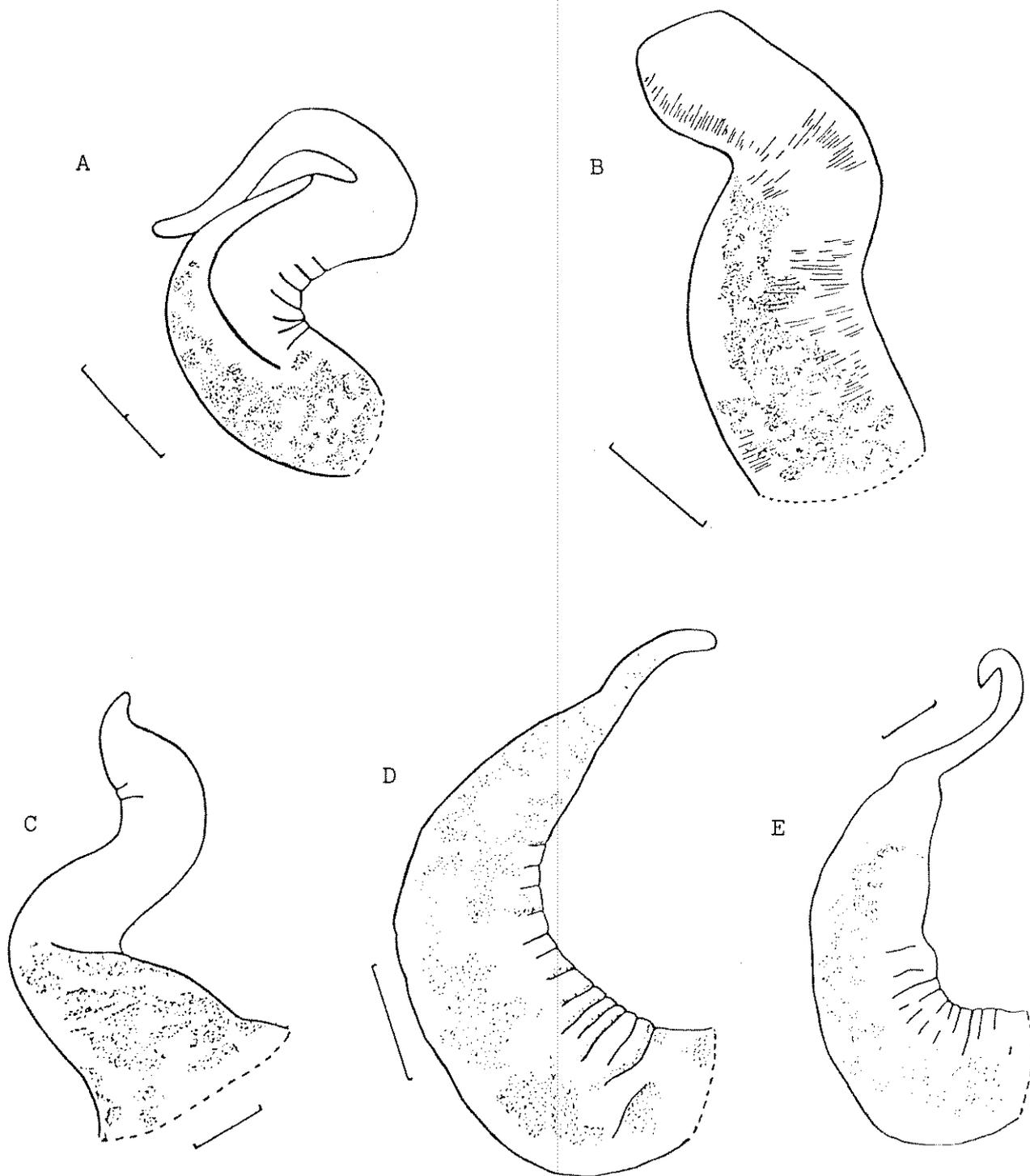


FIGURA 7 - Aspecto geral do pênis de espécies do gênero *Thais* Röding, 1768, que habitam as costas brasileiras: A) *T. mariae*; B) *T. haemastoma*; C) *T. rustica*; D) *T. deltoidea*; E) *T. coronata*. Escala = 1 mm.

pigmentação amarelo-escuro.

Já naqueles exemplares pertencentes ao extremo oposto da variação, ou seja, aqueles aqui referidos como sendo do grupo de "fenótipos 12-13-15-16", os animais fixados e retirados das conchas apresentam com freqüência o pé dobrado de tal maneira, que a sua superfície inferior não é visível; a porção anterior do manto é praticamente lisa e não apresenta o pigmento regularmente disposto, como no primeiro caso (Figura 8).

- 3) Sempre observamos que animais portadores de "fenótipos 1-2-3-4" parecem preferir cracas em sua alimentação, e aqueles de "fenótipos 12-13-15-16" parecem prezar principalmente mexilhões.

Suspeitamos, portanto, que houvesse alguma especialização para efeito alimentar, nos diferentes morfos, em T. haemastoma.

Em vista disto, preparamos 73 lâminas de rádulas, correspondentes aos exemplares dos lotes coletados na parte mais interna da costeira da Praia Grande, e na Praia das Toninhas, ambas em Ubatuba.

A escolha do material deveu-se ao fato de que são estes os lotes onde ocorreram, simultaneamente, na mesma rocha, e aparentemente em idênticas condições ecológicas, números maiores de indivíduos de ambos os extremos da variação morfológica.

Como já registramos (Tabela 1), na parte mais

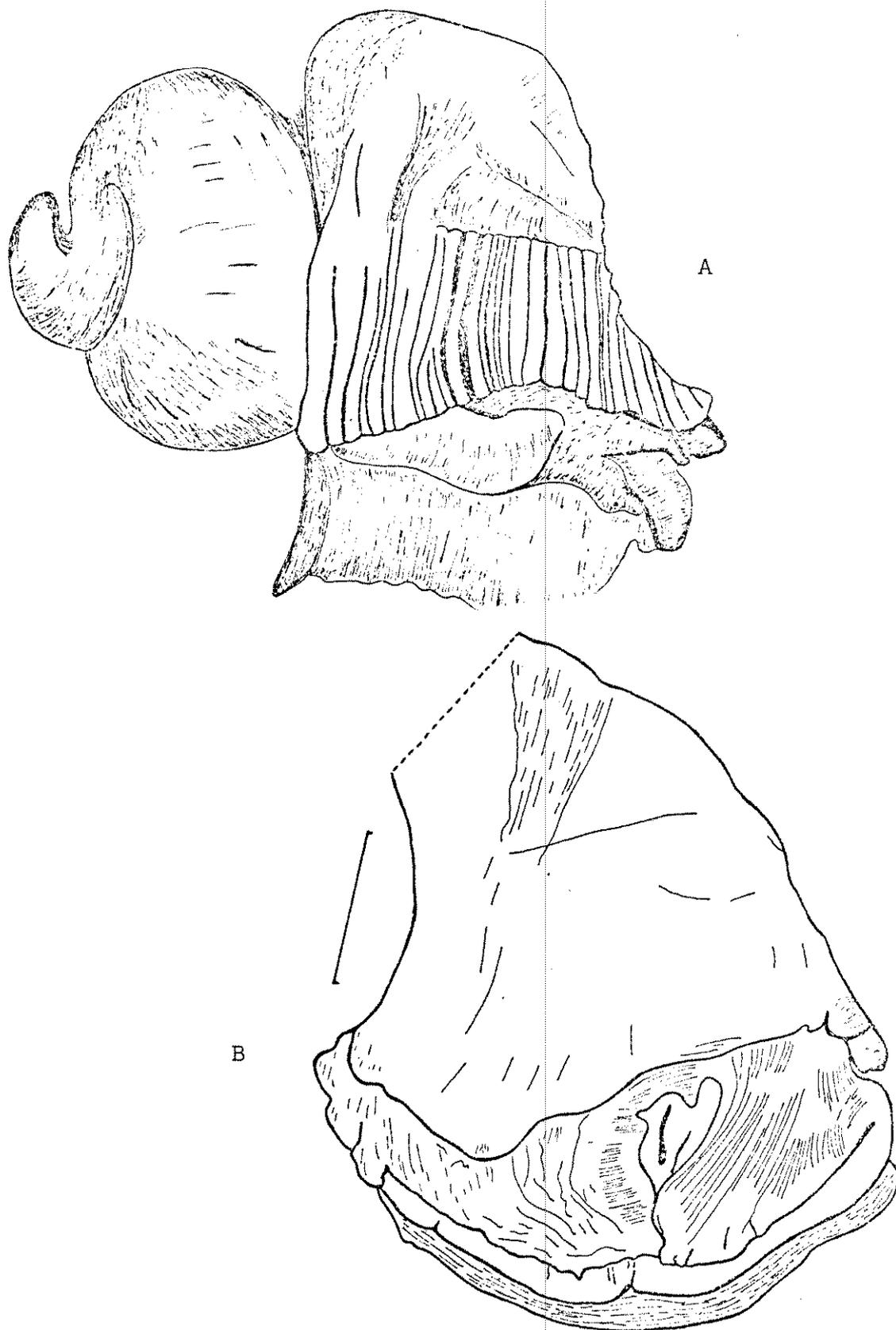


FIGURA 8 - Aspecto das partes moles dos animais pertencentes aos extremos da variação morfológica em *T. haemastoma*: A) animal de "fenótipo 1", apresentando a borda do manto franjada; B) animal de "fenótipo 16", apresentando a borda do manto lisa. Escala = 5 mm.

interna da costeira da Praia Grande, em Ubatuba, existem cracas e colônias de poliquetos tubícolas, mas, pelo menos na ocasião das coletas, não havia mexilhões; já na Praia das Toninhas, em Ubatuba, existem cracas e mexilhões em abundância.

Comparamos as rádulas dos indivíduos pertencentes aos tipos extremos da variação morfológica e verificamos que são praticamente indistinguíveis quanto à forma (Figura 9).

Os dados referentes às amplitudes, médias e desvios-padrão da largura do dente central das rádulas, bem como as comparações entre estas médias, quando se considera os animais dos fenótipos extremos, em uma mesma localidade, ou os animais de mesmo fenótipo, mas em localidades diferentes, são apresentados nas Tabelas 26 e 27.

Investigamos também uma possível diferença entre os tipos extremos da variação conchiliológica através da comparação entre a largura do dente central da rádula e o comprimento da concha, sendo este tomado como uma medida relativa da idade do animal (Figuras 10 e 11, Tabela 28).

Nas Tabelas 26 e 27 não estão incluídos os valores referentes às rádulas de cinco indivíduos do lote da Praia das Toninhas.

Um destes indivíduos apresentava o aspecto da variação que designamos "fenótipo 5", outro apresentava o "fenótipo 6", e três apresentavam o

"fenótipo 8", sendo todos eles, portanto, classificáveis como fenótipos intermediários da variação em T. haemastoma.

As medidas do dente central da rádula destes animais, em função do comprimento da concha, foram também plotadas na Figura 11, juntamente com as dos tipos extremos da variação, e aparecem assinaladas por setas indicativas acompanhadas por um número correspondente ao "tipo morfológico".

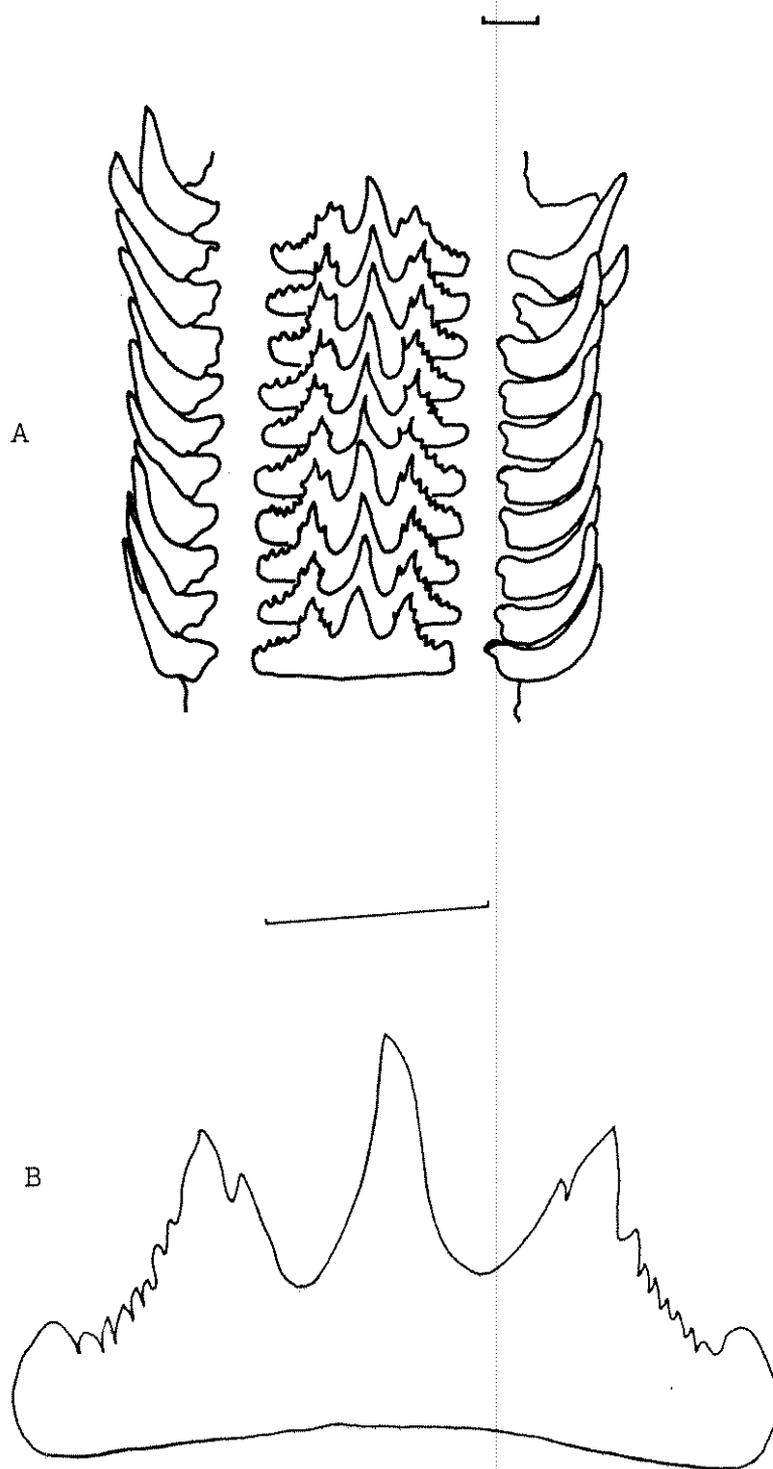


FIGURA 9 - Rádula em *T. haemastoma*: A) vista geral da região mediana; B) dente central. Escala = 0,1 mm.

TABELA 26 - Largura do dente central da rádula (em micrômetros) nos tipos extremos da variação morfológica em T. haemastoma.

1 - Praia Grande, Ubatuba, SP.

	Fenótipos 1-2-3-4	Fenótipos 12-13-15-16
N	26	14
Amp.	0,117 - 0,228	0,162 - 0,223
\bar{X}	0,154 \pm 0,011	0,189 \pm 0,015
DP	0,03	0,03

2 - Praia das Toninhas, Ubatuba, SP.

	Fenótipos 1-2-3-4	Fenótipos 12-13-15-16
N	7	21
Amp.	0,122 - 0,177	0,142 - 0,259
\bar{X}	0,158 \pm 0,023	0,195 \pm 0,011
DP	0,03	0,03

Amp. = Amplitude; \bar{X} = média amostral e respectivo intervalo de confiança ao nível de 95%; DP = desvio padrão.

TABELA 27 - Comparações entre as médias da largura do dente central da rádula (em micrômetros), em T. haemastoma.

A) Comparações entre animais dos fenótipos extremos, na mesma localidade.

Fenótipos 1-2-3-4 X Fenótipos 12-13-15-16			
	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP.	0,01	3,50	*
Praia das Toninhas, Ubatuba, SP.	0,01	3,70	*

B) Comparações entre animais de mesmos fenótipos, em localidades diferentes.

Fenótipos 1-2-3-4			
	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP. X	0,01	0,40	
Praia das Toninhas, Ubatuba, SP.			

Fenótipos 12-13-15-16			
	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP. X	0,01	0,60	
Praia das Toninhas, Ubatuba, SP.			

EPD = erro padrão da diferença; t(calc) = estatístico t (calculado); * = diferença entre as médias significante ao nível de 5%.

TABELA 28 - Correlação entre a largura do dente central da rádula e o comprimento da concha em T. haemastoma.

A) Praia Grande, Ubatuba, SP.

	Fenótipos 1-2-3-4	Fenótipos 12-13-15-16
N	26	14
r	0,76	0,78
t(r)	5,78	4,51
significância	*	*

B) Praia das Toninhas, Ubatuba, SP.

	Fenótipos 1-2-3-4	Fenótipos 12-13-15-16
N	7	21
r	0,11	0,92
t(r)	0,24	10,02
significância		*

r = coeficiente de correlação linear de Pearson; t(r) = estatístico t (calculado); * = correlação linear de Pearson significativa ao nível de 5%.

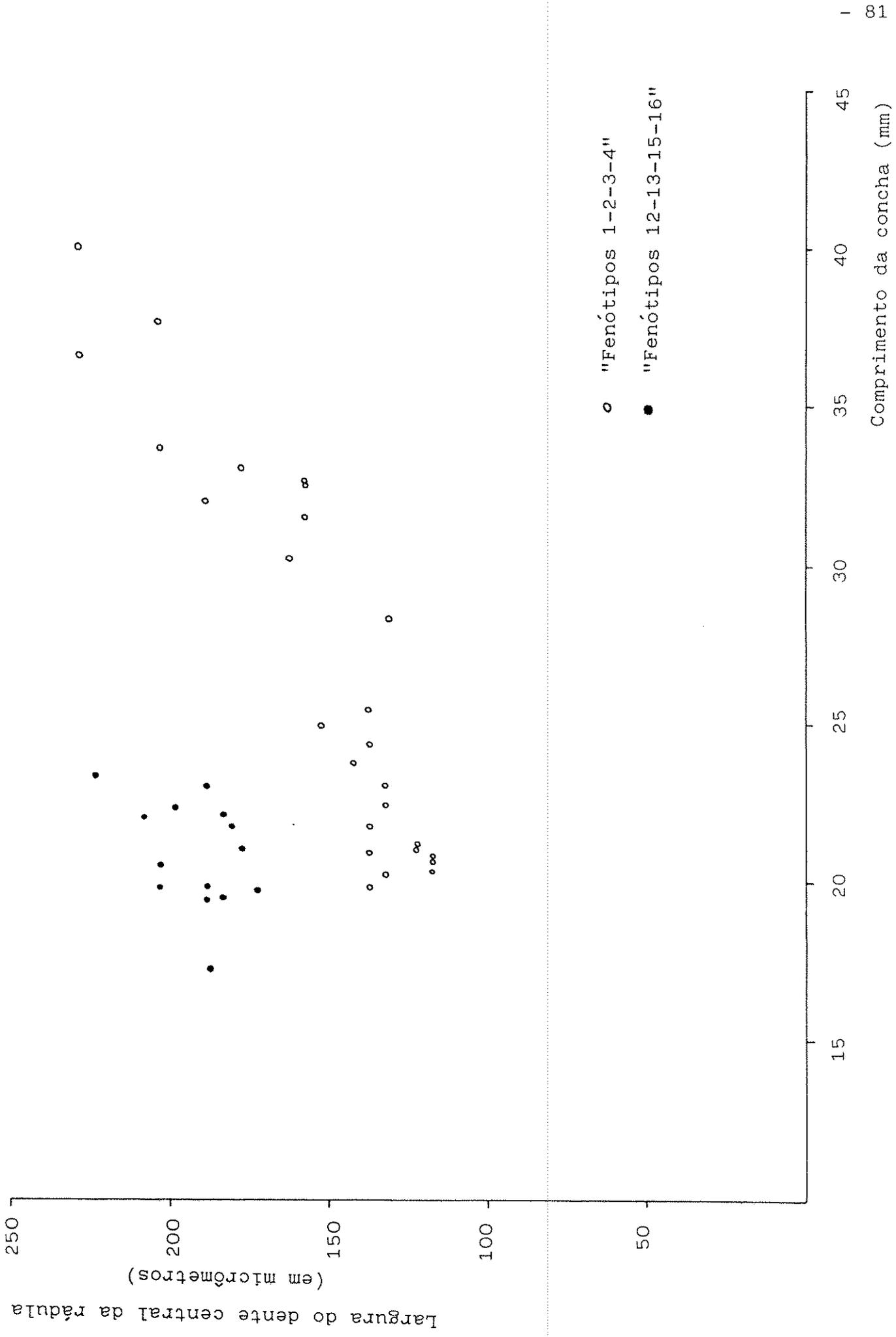


FIGURA 10 - Relação entre a largura do dente central da rádula e o comprimento da concha, em I. haemastoma: A) Praia Grande, Ubatuba, SP. (parte mediana do costão).

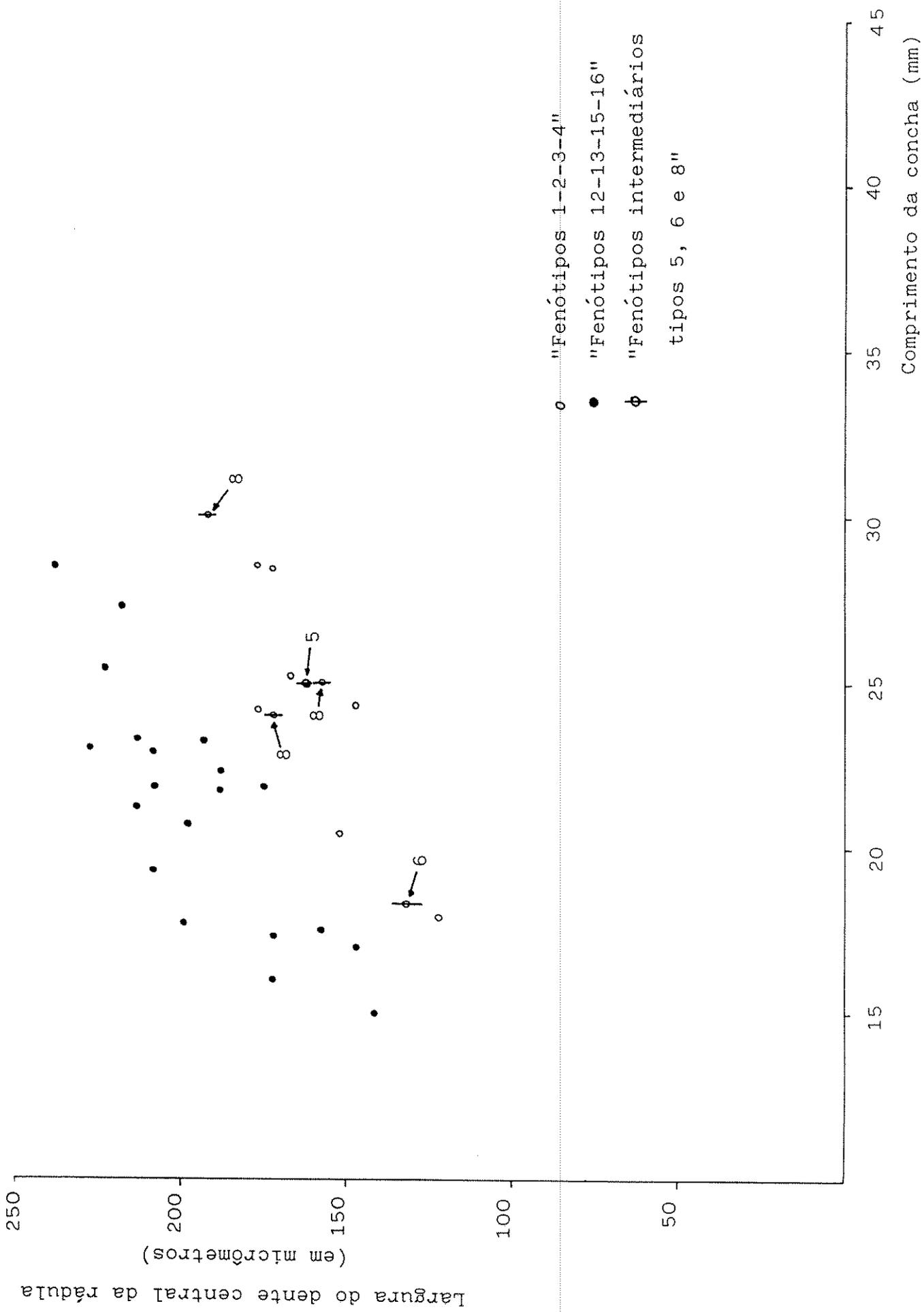


FIGURA 11 - Relação entre a largura do dente central da rádula e o comprimento da concha, em *T. haemastoma*: B) Praia das Toninhas, Ubatuba, SP.

4.3. Histologia

Desde que havíamos notado diferença no aspecto do bordo do manto, entre os animais dos dois extremos da variação conquiliológica (Figura 8), procuramos determinar se haveria também alguma diferença ao nível histológico.

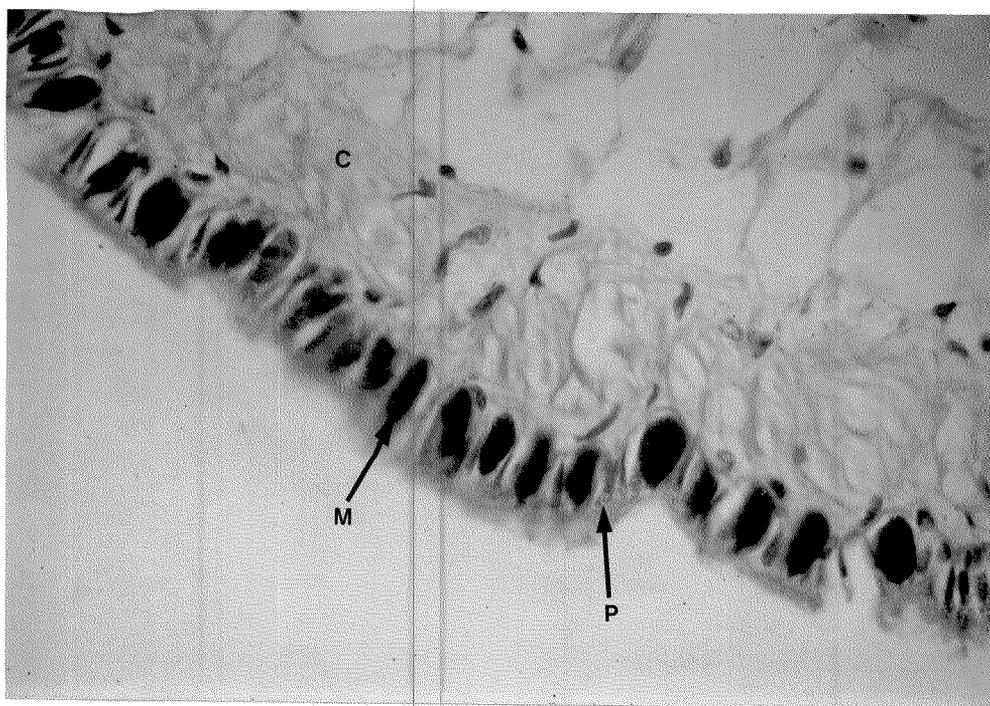
Os resultados mostram que a face interna do manto, isto é, o teto da cavidade paleal, difere grandemente entre os animais que apresentam os fenótipos dos tipos extremos da variação morfológica (Figuras 12 e 13).

Entre as principais diferenças encontradas assinalamos:

- 1) Forma, tamanho e número de mucocitos (M)
- 2) Quantidade e disposição dos pigmentos (P)
- 3) Aspecto e espessura do tecido conjuntivo (C)

Deve-se notar que efetuamos os cortes com o material obtido a partir de uma série de animais de diversos comprimentos (o que provavelmente deve implicar em várias faixas etárias), utilizando machos e fêmeas, e obtivemos resultados semelhantes; isto elimina a possibilidade de ser o sexo, a idade ou o estado fisiológico dos indivíduos o responsável pelas diferenças.

A



B

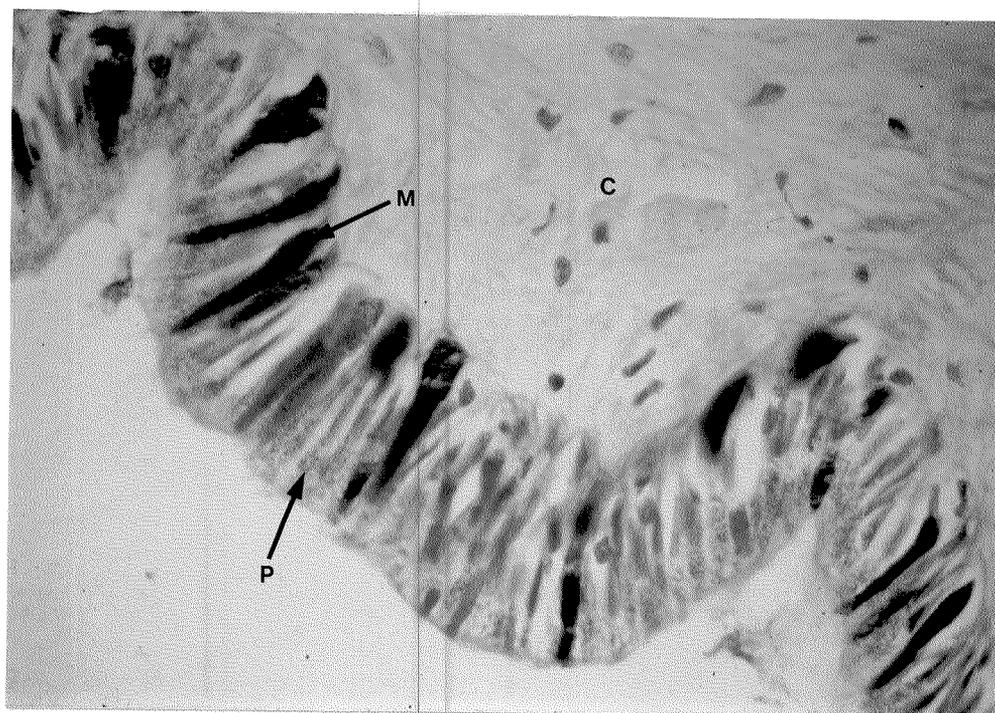


FIGURA 12 - Fotomicrografias da face interna do manto (teto da cavidade paleal) em T. haemastoma: A = exemplar de "fenótipo 1", Praia Grande, Ubatuba, SP. (aumento de 51 X); B = exemplar de "fenótipo 16", Ilha das Palmas, Santos, SP. (aumento de 51 X).

4.4. Eletroforese

Dos exemplares classificados morfologicamente (Tabela 4), foram utilizados cerca de 180 (Tabela 5) para a análise da desidrogenase málica, NAD-dependente (NAD-MDH).

Obtivemos os seguintes resultados:

1) Faixas catódicas:

Todos os exemplares estudados apresentaram pelo uma faixa, deslocando-se em direção ao pólo negativo.

Foram detectadas até três destas faixas (Figura 14), sendo uma mais rápida, deslocando-se até cerca de 1,5 cm do ponto de aplicação inicial das amostras, outra mais lenta, deslocando-se a somente 0,4 cm do ponto inicial, e somente quando a faixa rápida e a faixa lenta surgiam simultaneamente, a partir do mesmo extrato, é que aparecia uma terceira faixa, intercalada entre as duas primeiras.

2) Faixas anódicas:

Foram detectadas pelo menos cinco faixas que se deslocam em direção ao pólo positivo e que podem ser divididas em dois grupos, um composto por três faixas mais rápidas, e outro por duas faixas mais lentas; contudo, somente alguns poucos exemplares apresentaram essas faixas anódicas.

Admitimos como certo, portanto, que as faixas que se deslocam para o pólo negativo, e que apareceram em todos os indivíduos, sejam de origem citoplasmática, e aquelas que apareceram migrando em direção ao pólo positivo sejam derivadas da forma mitocondrial da enzima, tendo surgido talvez por efeito do congelamento e descongelamento a que os animais foram submetidos antes de serem homogeneizados.

Segundo Shaw & Koen (1968), mais da metade das enzimas ocorre sob a forma de moléculas constituídas por sub-unidades idênticas ou por duas ou mais diferentes sub-unidades, produzidas por diferentes loci genéticos.

Se as sub-unidades são idênticas, isto é, relacionadas a um mesmo par de genes, elas aparecem no gel como uma única faixa; se, no entanto, são diferentes genes alelos, as sub-unidades peptídicas correspondentes, na molécula enzimática, serão diferentes, com diferentes mobilidades eletroforéticas.

Para os animais examinados podemos, portanto, conceituar o seguinte:

- 1) Exemplos que determinam a ocorrência, somente da faixa mais rápida, representam indivíduos homozigotos para uma das formas da desidrogenase málica citosólica, NAD-dependente, e o seu genótipo passa a ser considerado como AA.
- 2) Exemplos que determinam a ocorrência, somente da faixa mais lenta, representam também indivíduos homozigotos para outra forma da enzima estudada, e representamos o seu genótipo por A'A'.

- 3) Quando surgem as três faixas, a rápida, a lenta e uma terceira intercalada entre as duas primeiras, isto significa um exemplar heterozigoto para a forma enzimática em questão e representamos o seu genótipo por AA'.

Segundo esta conceituação, foram determinadas as frequências dos genótipos da desidrogenase málica citosólica, (S-MDH), NAD-dependente, para 180 animais, nas três localidades (Tabelas 29 a 31).

Os resultados também estão apresentados, sob a forma de porcentagens, na Figura 14.

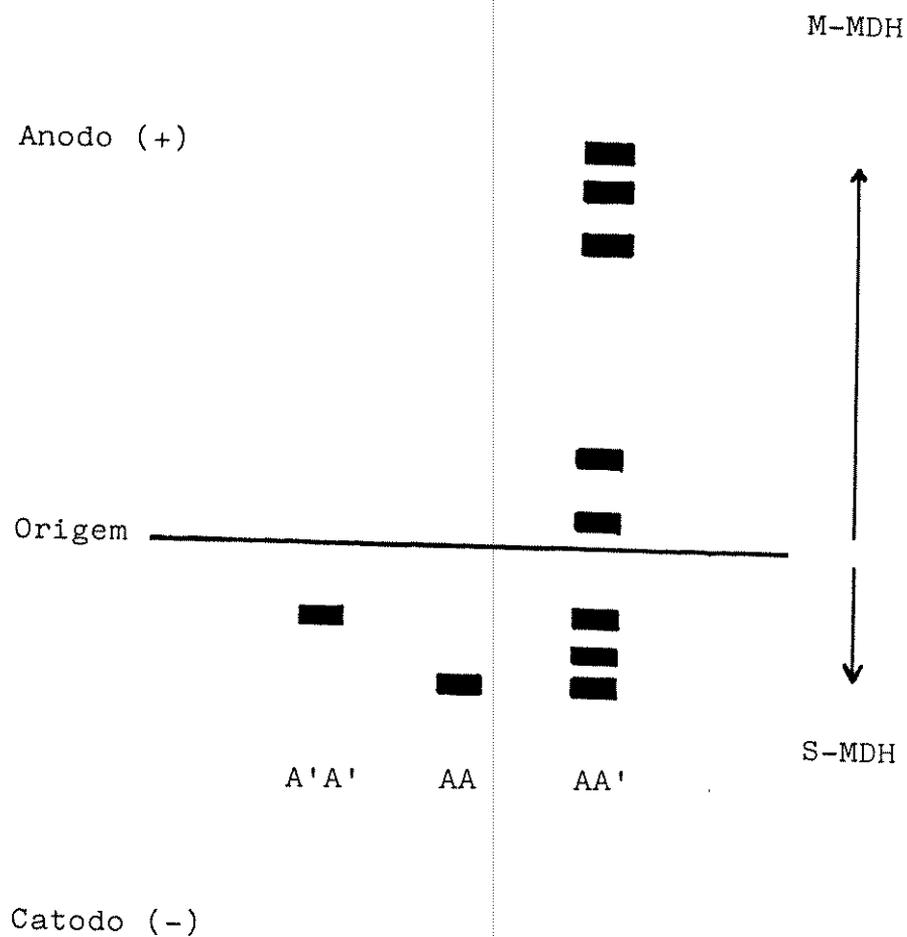


FIGURA 13 - Esquema geral das faixas da desidrogenase málica, NAD-dependente, em T. haemastoma: S-MDH = faixas da forma citosólica; M-MDH = faixas da forma mitocondrial.

TABELA 29 - Freqüências dos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em relação aos diferentes fenótipos de T. haemastoma: A) Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão).

Fenótipos	n de exemplares	Genótipos do S-MDH		
		AA	A'A'	AA'
1	7	0	7	0
2	9	0	9	0
3	1	0	1	0
4	7	0	7	0
5	3	0	3	0
6	1	0	1	0
7	9	0	9	0
8	1	0	1	0
9	2	2	0	0
10	2	1	1	0
11	0	0	0	0
12	10	6	3	1
13	4	0	4	0
14	0	0	0	0
15	2	0	2	0
16	9	8	1	0
Totais	67	17	49	1

TABELA 30 - Frequências dos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em relação aos diferentes fenótipos de T. haemastoma: B) Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.

Fenótipos	n de exemplares	Genótipos do S-MDH		
		AA	A'A'	AA'
1	22	3	19	0
2	8	1	7	0
3	0	0	0	0
4	11	0	11	0
5	3	1	2	0
6	0	0	0	0
7	9	7	2	0
8	1	0	1	0
9	0	0	0	0
10	0	0	0	0
11	0	0	0	0
12	1	1	0	0
13	2	1	1	0
14	0	0	0	0
15	3	3	0	0
16	0	0	0	0
Totais	60	17	43	0

TABELA 31 - Frequências dos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em relação aos diferentes fenótipos de T. haemastoma: C) Ilha das Palmas, Santos, SP.

Fenótipos	n de exemplares	Genótipos do S-MDH		
		AA	A'A'	AA'
1	4	1	3	0
2	1	0	0	1
3	3	3	0	0
4	0	0	0	0
5	0	0	0	0
6	7	7	0	0
7	0	0	0	0
8	0	0	0	0
9	0	0	0	0
10	0	0	0	0
11	0	0	0	0
12	2	2	0	0
13	1	1	0	0
14	0	0	0	0
15	11	11	0	0
16	24	23	0	1
Totais	53	48	3	2

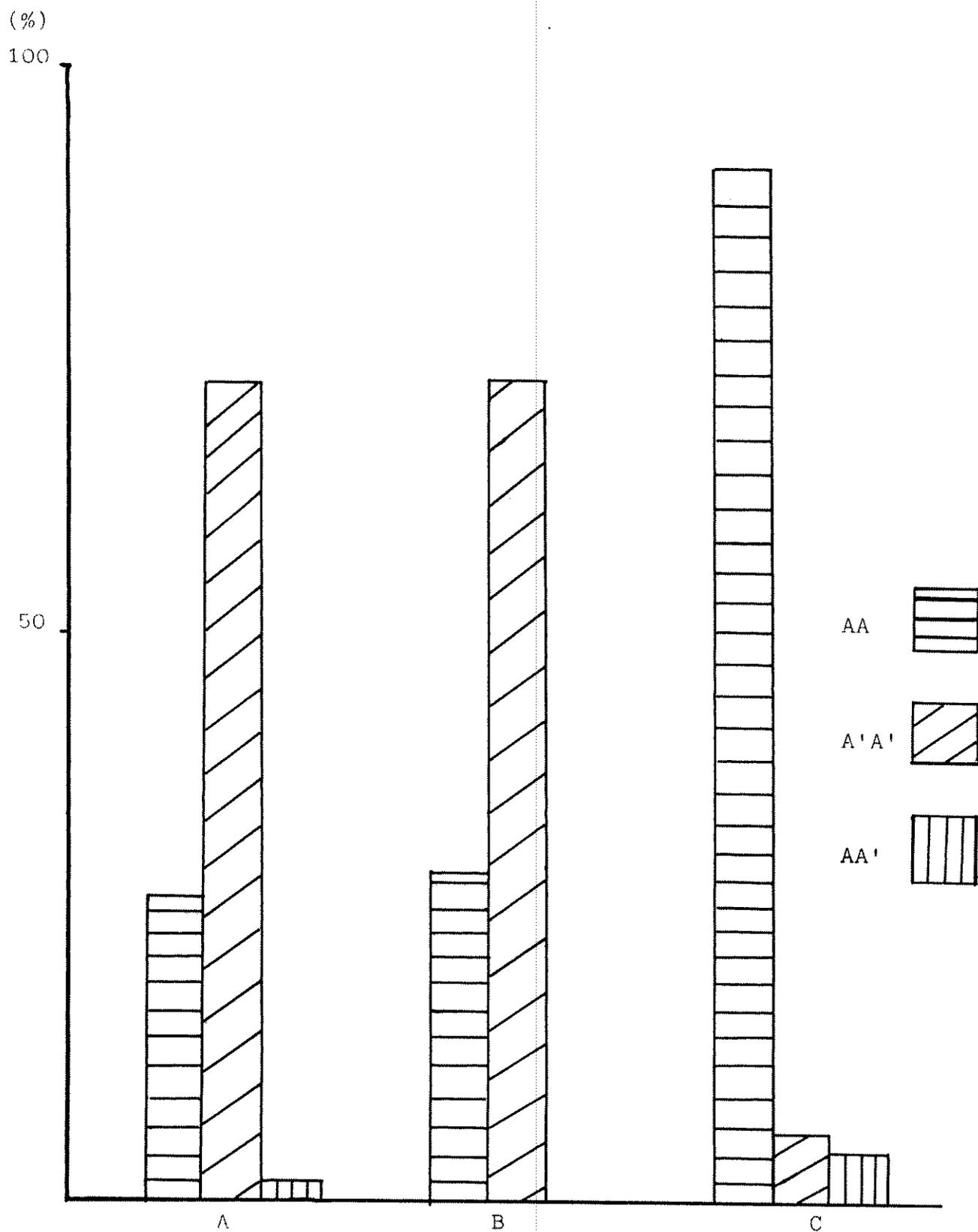


FIGURA 14 - Freqüências percentuais da forma citosólica da desidrogenase málica, NAD-dependente, em T. haemastoma: A) Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana da costeira); B) Praia do Lambertto, Ubatuba, SP.; C) Ilha das Palmas, Santos, SP.

Procuramos verificar as possíveis relações conquiliológicas e conquiliológico-anatômicas de T. haemastoma, em função dos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, e de eventuais variações conforme a natureza do habitat e o tipo e a disponibilidade do alimento.

O número de indivíduos analisados por localidade, os valores máximos e mínimos de comprimento e diâmetro da concha, altura e largura da abertura, peso da concha, peso das partes moles e a razão peso da concha/peso das partes moles, além dos valores das médias e desvios-padrão correspondentes a estes aspectos, são mostrados nas Tabelas 32 a 38.

Efetuamos comparações entre as médias acima citadas, consideradas em relação aos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente ; as comparações foram feitas entre animais de genótipos diferentes, à uma mesma localidade, e entre animais de mesmo genótipo, quando em localidades diferentes (Tabelas 39 a 45).

Consideramos também cada um dos caracteres morfológicos utilizados para a categorização da variação em T. haemastoma, e o sexo dos animais, em separado, em função dos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente (Tabelas 46-50).

TABELA 32 - Comprimento da concha em relação ao genótipo da forma citosólica da desidrogenase málica (S-MDH), NAD-dependente, em T. haemastoma.

1 - Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana da costeira).

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	17	33,1 - 56,0	39,6 \pm 1,37	5,5
A'A'	49	29,9 - 44,0	36,8 \pm 0,63	4,4
AA'	1	35,5		

2 - Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	17	32,6 - 56,0	40,7 \pm 1,60	6,4
A'A'	43	31,0 - 53,0	36,8 \pm 0,66	4,3
AA'	0			

3 - Ilha das Palmas, Santos, SP.

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	48	29,7 - 51,4	41,1 \pm 0,70	4,8
A'A'	3	34,1 - 41,2		
AA'	2	31,2 - 41,6		

\bar{X} = média amostral e respectivo intervalo de confiança ao nível de 95%; DP = desvio padrão.

TABELA 33 - Diâmetro da concha em relação ao genótipo da forma citosólica da desidrogenase málica (S-MDH), NAD-dependente, em T. haemastoma.

1 - Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana da costeira).

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	17	22,6 - 35,0	26,1 \pm 1,91	3,9
A'A'	49	19,5 - 26,7	22,7 \pm 0,65	2,3
AA'	1	24,3		

2 - Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	17	21,2 - 35,6	26,4 \pm 1,66	3,4
A'A'	43	18,4 - 33,2	22,2 \pm 0,75	2,5
AA'	0			

3 - Ilha das Palmas, Santos, SP.

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	48	19,5 - 39,0	27,8 \pm 0,93	3,3
A'A'	3	22,1 - 26,3		
AA'	2	21,4 - 27,1		

\bar{X} = média amostral e respectivo intervalo de confiança ao nível de 95%; DP = desvio padrão.

TABELA 34 - Altura da abertura da concha em relação ao genótipo da forma citosólica da desidrogenase málica (S-MDH), NAD-dependente, em T. haemastoma.

1 - Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana da costeira).

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	17	25,0 - 43,0	$30,3 \pm 2,20$	4,5
A'A'	49	21,0 - 30,0	$25,2 \pm 0,68$	2,4
AA'	1	29,1		

2 - Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	17	24,0 - 37,2	$27,6 \pm 1,81$	3,7
A'A'	43	21,2 - 37,0	$25,0 \pm 0,99$	3,3
AA'	0			

3 - Ilha das Palmas, Santos, SP.

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	48	21,8 - 36,6	$29,8 \pm 0,87$	3,1
A'A'	3	24,4 - 28,8		
AA'	2	22,8 - 30,5		

\bar{X} = média amostral e respectivo intervalo de confiança ao nível de 95%; DP = desvio padrão.

TABELA 35 - Largura da abertura da concha em relação ao genótipo da forma citosólica da desidrogenase málica (S-MDH), NAD-dependente, em T. haemastoma.

1 - Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana da costeira).

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	17	10,4 - 14,8	11,6 \pm 0,68	1,4
A'A'	49	6,9 - 11,6	8,2 \pm 0,42	1,5
AA'	1	11,2		

2 - Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	17	8,0 - 14,3	9,5 \pm 1,03	2,1
A'A'	43	7,6 - 14,7	7,9 \pm 0,48	1,6
AA'	0			

3 - Ilha das Palmas, Santos, SP.

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	48	9,3 - 16,5	13,4 \pm 0,56	2,0
A'A'	3	9,0 - 11,7		
AA'	2	9,4 - 14,1		

\bar{X} = média amostral e respectivo intervalo de confiança ao nível de 95%; DP = desvio padrão.

TABELA 36 - Peso da concha em relação aos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em T. haemastoma.

1 - Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão).

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	17	4,0 - 25,1	9,42 \pm 2,69	5,5
A'A'	49	4,7 - 13,6	8,47 \pm 0,68	2,4
AA'	1	5,7		

2 - Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	17	5,6 - 30,2	15,50 \pm 2,99	6,1
A'A'	43	2,8 - 21,4	8,02 \pm 1,03	3,4
AA'	0			

3 - Ilha das Palmas, Santos, SP.

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	48	3,6 - 18,7	9,43 \pm 1,00	3,5
A'A'	3	4,6 - 8,7		
AA'	2	3,5 - 8,1		

\bar{X} = média amostral e respectivo intervalo de confiança ao nível de 95%; DP = desvio padrão.

TABELA 37 - Peso das partes moles em relação aos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em T. haemastoma.

1 - Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão).

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	17	2,1 - 12,7	4,45 \pm 1,27	2,6
A'A'	49	1,1 - 4,3	2,20 \pm 0,14	0,5
AA'	1	3,0		

2 - Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	17	1,1 - 5,2	2,34 \pm 0,54	1,1
A'A'	43	1,1 - 6,0	2,07 \pm 0,24	0,8
AA'	0			

3 - Ilha das Palmas, Santos, SP.

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	48	1,6 - 9,0	5,02 \pm 0,40	1,4
A'A'	3	2,1 - 4,0		
AA'	2	2,1 - 4,7		

\bar{X} = média amostral e respectivo intervalo de confiança ao nível de 95%; DP = desvio padrão.

TABELA 38 - Peso da concha/peso das partes moles em relação aos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em T. haemastoma.

1 - Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão).

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	17	1,3 - 3,6	2,20 \pm 0,30	0,6
A'A'	49	1,7 - 5,9	3,90 \pm 0,20	0,8
AA'	1	1,9		

2 - Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	17	2,4 - 15,1	7,60 \pm 1,70	3,5
A'A'	43	1,7 - 6,6	4,04 \pm 0,40	1,4
AA'	0			

3 - Ilha das Palmas, Santos, SP.

Genótipos do S-MDH	N	Amplitude	\bar{X}	DP
AA	48	1,3 - 3,9	1,90 \pm 0,10	0,5
A'A'	3	1,6 - 3,1		
AA'	2	1,6 - 1,7		

\bar{X} = média amostral e respectivo intervalo de confiança ao nível de 95%; DP = desvio padrão.

TABELA 39 - Comparações entre as médias do comprimento das conchas em relação aos genótipos da forma citosólica da desidrogenase málica (S-MDH), NAD-dependente, em T. haemastoma.

1 - Comparação entre animais dos genótipos AA e A'A', na mesma localidade.

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP.	1,34	2,09	*
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	1,45	2,69	*

2 - Comparação entre animais de mesmo genótipo, em localidades diferentes.

A) Animais de genótipo AA

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP. X Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	2,11	0,52	
Praia Grande, Ubatuba, SP. X Ilha das Palmas, Santos, SP.	1,43	1,05	
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP. X Ilha das Palmas, Santos, SP.	1,51	0,20	

TABELA 39 - Continuação

B) Animais de genótipo A'A'

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP. X	0,91	0,00	
Praia do Lambertto, Ubatuba, SP.			

EPD = erro padrão da diferença; * = diferença entre as médias
significante ao nível de 5%.

TABELA 40 - Comparações entre as médias do diâmetro das conchas em relação aos genótipos da forma citosólica da desidrogenase málica (S-MDH), NAD-dependente, em T. haemastoma.

1 - Comparação entre animais dos genótipos AA e A'A', na mesma localidade.

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP.	0,80	4,25	*
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	0,81	5,18	*

2 - Comparação entre animais de mesmo genótipo, em localidades diferentes.

A) Animais de genótipo AA

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP. X Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	1,29	0,23	
Praia Grande, Ubatuba, SP. X Ilha das Palmas, Santos, SP.	0,99	1,71	
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP. X Ilha das Palmas, Santos, SP.	0,95	1,47	

TABELA 40 - Continuação

B) Animais de genótipo A'A'

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP. X	0,50	1,00	
Praia do Lambertto, Ubatuba, SP.			

EPD = erro padrão da diferença; * = diferença entre as médias
significante ao nível de 5%.

TABELA 41 - Comparações entre as médias da altura da abertura das conchas em relação aos genótipos da forma citosólica da desidrogenase málica (S-MDH), NAD-dependente, em T. haemastoma.

1 - Comparação entre animais dos genótipos AA e A'A', na mesma localidade.

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP.	0,88	5,79	*
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	1,08	2,40	*

2 - Comparação entre animais de mesmo genótipo, em localidades diferentes.

A) Animais de genótipo AA

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP. X Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	1,45	1,86	
Praia Grande, Ubatuba, SP. X Ilha das Palmas, Santos, SP.	1,01	0,49	
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP. X Ilha das Palmas, Santos, SP.	0,93	2,36	*

TABELA 41 - Continuação

B) Animais de genótipo A'A'

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP. X	0,60	0,33	
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.			

EPD = erro padrão da diferença; * = diferença entre as médias
significante ao nível de 5%.

TABELA 42 - Comparações entre as médias da largura da abertura das conchas em relação aos genótipos da forma citosólica da desidrogenase málica (S-MDH), NAD-dependente, em T. haemastoma.

1 - Comparação entre animais dos genótipos AA e A'A', na mesma localidade.

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP.	0,42	8,09	*
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	0,51	3,13	*

2 - Comparação entre animais de mesmo genótipo, em localidades diferentes.

A) Animais de genótipo AA

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP. X Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	0,63	3,33	*
Praia Grande, Ubatuba, SP. X Ilha das Palmas, Santos, SP.	0,53	3,39	*
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP. X Ilha das Palmas, Santos, SP.	0,58	6,72	*

TABELA 42 - Continuação

B) Animais de genótipo A'A'

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP. X	0,32	0,93	
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.			

EPD = erro padrão da diferença; * = diferença entre as médias
significante ao nível de 5%.

TABELA 43 - Comparações entre as médias do peso das conchas em relação aos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em T. haemastoma.

1 - Comparação entre animais dos genótipos AA e A'A', na mesma localidade.

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP.	1,00	1,12	
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	0,26	5,93	*

2 - Comparação entre animais de mesmo genótipo, em localidades diferentes.

A) Animais de genótipo AA

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP. X Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	2,05	2,96	*
Praia Grande, Ubatuba, SP. X Ilha das Palmas, Santos, SP.	1,18	0,008	
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP. X Ilha das Palmas, Santos, SP.	1,24	4,90	*

TABELA 43 - Continuação

B) Animais de genótipo A'A'

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP. X	0,61	0,73	
Praia do Lambertto, Ubatuba, SP.			

EPD = erro padrão da diferença; * = diferença entre as médias
significante ao nível de 5%.

TABELA 44 - Comparações entre as médias do peso das partes moles em relação aos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em T. haemastoma.

1 - Comparação entre animais dos genótipos AA e A'A', na mesma localidade.

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP.	0,39	5,76	*
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	0,26	1,04	

2 - Comparação entre animais de mesmo genótipo, em localidades diferentes.

A) Animais de genótipo AA

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP. X Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	0,70	3,01	*
Praia Grande, Ubatuba, SP. X Ilha das Palmas, Santos, SP.	0,50	1,14	
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP. X Ilha das Palmas, Santos, SP.	0,38	7,05	*

TABELA 44 - Continuação

B) Animais de genótipo A'A'

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP. X	0,13	1,00	
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.			

EPD = erro padrão da diferença; * = diferença entre as médias
significante ao nível de 5%.

TABELA 45 - Comparações entre as médias do peso da concha/peso das partes moles em relação aos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), NAD-dependente, em T. haemastoma.

1 - Comparação entre animais dos genótipos AA e A'A', na mesma localidade.

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP.	0,16	10,62	*
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	0,64	5,56	*

2 - Comparação entre animais de mesmo genótipo, em localidades diferentes.

A) Animais de genótipo AA

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP. X Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	0,89	6,06	*
Praia Grande, Ubatuba, SP. X Ilha das Palmas, Santos, SP.	0,15	2,00	
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP. X Ilha das Palmas, Santos, SP.	0,53	10,75	*

TABELA 45 - Continuação

B) Animais de genótipo A'A'

	EPD	t(calc)	significância
Praia Grande, Ubatuba, SP. X	0,23	0,61	
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.			

EPD = erro padrão da diferença; * = diferença entre as médias
significante ao nível de 5%.

TABELA 46 - Relação entre a altura da espira e o genótipo da forma citosólica da desidrogenase málica (S-MDH), NAD-dependente, em T. haemastoma.

1 - Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão).

Genótipos do S-MDH	AA	A'A'	AA'	Totais
Espira alta	0	36	0	36
Espira baixa	17	13	1	31
Totais	17	49	1	67

2 - Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.

Genótipos do S-MDH	AA	A'A'	AA'	Totais
Espira alta	14	39	0	53
Espira baixa	3	4	0	7
Totais	17	43	0	60

3 - Ilha das Palmas, Santos, SP.

Genótipos do S-MDH	AA	A'A'	AA'	Totais
Espira alta	22	3	1	26
Espira baixa	26	0	1	27
Totais	48	3	2	53

TABELA 47 - Relação entre a conspicuidade da sutura e o genótipo da forma citosólica da desidrogenase málica (S-MDH), NAD-dependente, em T. haemastoma.

1 - Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão).

Genótipos do S-MDH	AA	A'A'	AA'	Totais
Sutura bem marcada	3	22	0	25
Sutura não marcada	14	27	1	42
Totais	17	49	1	67

2 - Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.

Genótipos do S-MDH	AA	A'A'	AA'	Totais
Sutura bem marcada	5	28	0	33
Sutura não marcada	12	15	0	27
Totais	17	43	0	60

3 - Ilha das Palmas, Santos, SP.

Genótipos do S-MDH	AA	A'A'	AA'	Totais
Sutura bem marcada	11	3	1	15
Sutura não marcada	37	0	1	38
Totais	48	3	2	53

TABELA 48 - Relação entre a ocorrência de pregas na base da columela e o genótipo da forma citosólica da desidrogenase málica (S-MDH), NAD-dependente, em T. haemastoma.

1 - Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão).

Genótipos do S-MDH	AA	A'A'	AA'	Totais
Presença de pregas	1	41	0	42
Ausência de pregas	16	8	1	25
Totais	17	49	1	67

2 - Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.

Genótipos do S-MDH	AA	A'A'	AA'	Totais
Presença de pregas	13	43	0	56
Ausência de pregas	4	0	0	4
Totais	17	43	0	60

3 - Ilha das Palmas, Santos, SP.

Genótipos do S-MDH	AA	A'A'	AA'	Totais
Presença de pregas	2	3	1	6
Ausência de pregas	46	0	1	47
Totais	48	3	2	53

TABELA 49 - Relação entre a ocorrência de crenulações no interior do lábio externo e o genótipo da forma citosólica da desidrogenase málica (S-MDH), NAD-dependente, em T. haemastoma.

1 - Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão).

Genótipos do S-MDH	AA	A'A'	AA'	Totais
Crenulações evidentes	8	22	1	31
Crenulações não evidentes	9	27	0	36
Totais	17	49	1	67

2 - Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.

Genótipos do S-MDH	AA	A'A'	AA'	Totais
Crenulações evidentes	5	33	0	38
Crenulações não evidentes	12	10	0	22
Totais	17	43	0	60

3 - Ilha das Palmas, Santos, SP.

Genótipos do S-MDH	AA	A'A'	AA'	Totais
Crenulações evidentes	6	3	0	9
Crenulações não evidentes	42	0	2	44
Totais	48	3	2	53

TABELA 50 - Relação entre o sexo dos indivíduos e o genótipo da forma citosólica da desidrogenase málica (S-MDH), NAD-dependente, em T. haemastoma.

1 - Praia Grande, Ubatuba, SP. (coleta na parte mediana do costão).

Genótipos do S-MDH	AA	A'A'	AA'	Totais
Machos	10	19	1	30
Fêmeas	7	30	0	37
Totais	17	49	1	67

2 - Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.

Genótipos do S-MDH	AA	A'A'	AA'	Totais
Machos	12	15	0	27
Fêmeas	5	28	0	33
Totais	17	43	0	60

3 - Ilha das Palmas, Santos, SP.

Genótipos do S-MDH	AA	A'A'	AA'	Totais
Machos	25	2	1	28
Fêmeas	23	1	1	25
Totais	48	3	2	53

4.5. Ecologia

Procuramos observar os aspectos ecológicos que pudessem ser relacionados com a presença de T. haemastoma ao longo da costa do Estado de São Paulo, de Ubatuba, no litoral norte, até Cananéia, no litoral sul do Estado.

Os animais foram encontrados em maior densidade no trecho entre Ubatuba e Santos, onde há uma série de pequenas praias arenosas, limitadas quase sempre por aglomerados rochosos, os costões.

Estes, constituídos por matacões de diferentes tamanhos parecem ser um habitat muito favorável para T. haemastoma.

Aí, os animais podem ser encontrados, às vezes em grande número, desde a base das rochas, à maré baixa, até o limite superior da maré.

A alimentação de T. haemastoma, em todos os locais ao longo do litoral do Estado de São Paulo que pesquisamos, é constituída basicamente por cracas, mexilhões, poliquetos tubícolas e ostras.

A distribuição dos tipos extremos e intermediários da variação conquiliológica em T. haemastoma é paralela à densidade relativa dos tipos de presa e do grau de exposição às ondas.

Se o local é bastante exposto, com abundância de mexilhões, há predominância dos indivíduos de concha espessa,

nodulosa, com espira baixa, ápice rombo, columela lisa e interior do lábio externo não crenulado.

Contudo, se o local é abrigado, não sofrendo o impacto das ondas, predominam os animais de concha fina e lisa, com espira elevada, ápice agudo, columela apresentando pequenas pregas em sua base e interior do lábio externo com crenulações evidentes.

Em locais medianamente expostos, pode aparecer um número maior de indivíduos com características mistas entre os dois tipos gerais de conchas.

A coloração da abertura é normalmente esbranquiçada ou amarelada nos indivíduos que só dispõem de cracas em sua alimentação, e alaranjada naqueles que dispõem de mexilhões.

Não é fácil estabelecer o grau de exposição às ondas, a que os animais estão sendo submetidos, a não ser, obviamente, em condições extremas.

Porém, locais completamente expostos, com batimentos de ondas contínuos e violentos, ou o oposto, abrigados e de águas permanentemente calmas, não são evidentemente a regra.

Entre estas duas situações antagônicas, percebe-se logo que existe uma série de intergradações, dificilmente categorizáveis.

Às vezes, no mesmo costão, podem ocorrer condições de maior ou menor abrigo, tal como detectamos na Praia Grande, em Ubatuba.

Assim, qualquer tentativa de classificar diferentes locais quanto à exposição às ondas é muito subjetiva, e depende principalmente do tempo de conhecimento e observação que se tenha dos locais considerados.

Não encontramos, através da pesquisa bibliográfica, nem de contacto direto com vários pesquisadores, nenhuma técnica de natureza física, química ou biológica que nos permitisse classificar objetivamente os locais de coleta, quanto à exposição às ondas, para a costa brasileira.

Ballantine (1961) criou uma escala de exposição baseada na presença, distribuição e abundância de um conjunto de 23 espécies indicadoras, dentre algas, líquens, cracas e moluscos, ao longo do escarpado litoral da área de Dale, Pembrokeshire, no sudoeste da Inglaterra.

Dalby et al. (1978) modificaram esta escala, com a utilização de um outro conjunto de 24 espécies indicadoras, para a costa oeste da Noruega.

Ambas as escalas, no entanto, são baseadas nas condições locais específicas de contorno e relevo da costa, na fauna e flora características, e portanto a sua utilização diretamente para o nosso litoral é absolutamente impraticável.

E necessário que se faça um trabalho semelhante, para as nossas condições peculiares.

Na Europa, Berry & Crothers (1968, 1970, 1974), Crothers (1973, 1974, 1975 a, 1975 b, 1977 a, 1977 b, 1979, 1980, 1981 a, 1981 b, 1981 c, 1985 a, 1985 b) e Crothers & Cowell (1979) desenvolveram uma série de trabalhos sobre a natureza da

variação morfológica em Nucella (= Purpura = Thais) lapillus (L.), caracterizando os seus locais de coleta, quanto à exposição às ondas, através das escalas de exposição propostas por Ballantine (1961) e Dalby et al. (1978).

Em alguns de seus últimos trabalhos, Crothers (1979, 1981 a, 1981 b) propôs a utilização de N. lapillus como uma espécie indicadora de exposição às ondas para a costa norte da Escócia, Orkney, Shetland, Faroe e Noruega.

Crothers (1981 a, 1981 b, 1981 c) demonstrou a vantagem de se utilizar a relação entre o comprimento da concha e a altura da abertura em N. lapillus como uma maneira mais eficiente e rápida de se conhecer as condições locais quanto à exposição às ondas, do que as escalas propostas por Ballantine (1961) e Dalby et al. (1978); assim, nessa espécie, quanto maior a altura da abertura, em relação ao comprimento da concha, tanto menor será o valor do quociente comprimento da concha/altura da abertura, refletindo um nível mais elevado de exposição, e vice-versa.

Estimulados por esses resultados mais recentemente encontrados por Crothers (1979, 1981 a, 1981 b, 1981 c), em N. lapillus, resolvemos, embora sem dispormos de nenhuma outra escala comparativa, verificar a relação entre o comprimento da concha e a altura da abertura, em T. haemastoma, e comparar os resultados com a categorização subjetivamente feita por nós (Tabela 1), para os locais de coleta.

Na Tabela 51 apresentamos os resultados de amplitudes, médias e desvios-padrão para o quociente comprimento da concha/altura da abertura, referente às coletas executadas.

As localidades de coleta foram relacionadas em função da ordem decrescente dos valores médios dos respectivos quocientes.

Em seguida, comparamos duas a duas as médias do quociente comprimento da concha/altura da abertura em T. haemastoma, das localidades estudadas; os resultados desta análise são apresentados na Tabela 52.

Pela necessidade de um número grande de indivíduos, fomos obrigados a efetuar a coleta específica para eletroforese, na Praia Grande, em Ubatuba, não apenas em uma, mas em várias das rochas situadas na região mediana do costão, onde a espécie estava melhor representada, na ocasião do trabalho.

Este é o motivo pelo qual não apresentamos os resultados referentes a essa coleta na Tabela 51, onde cada um dos lotes procede de uma única rocha, e em que os indivíduos estavam submetidos a condições que acreditamos fossem quase idênticas de exposição; ainda assim, efetuamos o cálculo da média do quociente comprimento da concha/altura da abertura para os animais capturados na região mediana do costão da Praia Grande; a média encontrada foi de $1,42 \pm 0,033$ e o desvio padrão correspondente foi igual a 0,17.

Efetuamos uma análise de variância das médias do quociente comprimento da concha/altura da abertura, dos indivíduos das três localidades onde os animais foram coletados em igual número e utilizados para eletroforese; os resultados são apresentados na Tabela 53.

A seguir, comparamos estas médias entre si, através do teste de Tukey, para comparação múltipla de médias, sendo os resultados apresentados na Tabela 54.

TABELA 51 - Valores do quociente comprimento da concha/altura da abertura em T. haemastoma nas diferentes localidades de coleta (com exceção da parte mediana do costão da Praia Grande, Ubatuba).

Localidades	N	Ampl.	\bar{X}	DP
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.	100	1,33-1,68	1,50 [±] 0,006	0,03
Praia de Itaguá, Ubatuba, SP.	13	1,28-1,54	1,43 [±] 0,084	0,15
Praia da Tabatinga, Ubatuba, SP.	50	1,26-1,67	1,42 [±] 0,047	0,13
Praia Grande, Ubatuba, SP. (parte mais interna do costão)	40	1,27-1,55	1,39 [±] 0,041	0,13
Praia Dura, Ubatuba, SP.	28	1,33-1,44	1,37 [±] 0,021	0,13
Ilha das Palmas, Santos, SP.	100	1,25-1,56	1,37 [±] 0,017	0,09
Praia Grande, Ubatuba, SP. (parte mais externa do costão)	39	1,18-1,54	1,33 [±] 0,010	0,03
Praia das Toninhas, Ubatuba, SP.	33	1,28-1,43	1,33 [±] 0,019	0,06
Praia Vermelha do Sul, Ubatuba, SP.	40	1,21-1,39	1,30 [±] 0,043	0,14

\bar{X} = média amostral e respectivo intervalo de confiança ao nível de 95%; Ampl. = Amplitude; DP = desvio padrão.

TABELA 52 - Comparações dos valores médios do quociente comprimento da concha/altura da abertura, em T. haemastoma, entre as localidades estudadas.

Localidades	EPD	t(calc)	sign.
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP. X Praia de Itaguá, Ubatuba, SP.	0,017	4,11	*
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP. X Praia da Tabatinga, Ubatuba, SP.	0,017	4,70	*
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP. X Praia Grande, Ubatuba, SP. (parte mais interna do costão).	0,013	8,46	*
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP. X Praia Dura, Ubatuba, SP.	0,006	21,60	*
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP. X Ilha das Palmas, Santos, SP.	0,009	14,44	*
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP. X Praia Grande, Ubatuba, SP. (parte mais externa do costão).	0,005	34,00	*
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP. X Praia das Toninhas, Ubatuba, SP.	0,008	21,25	*
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP. X Praia Vermelha do Sul, Ubatuba, SP.	0,014	14,28	*

TABELA 52 - continuação

Localidades	EPD	t(calc)	sign.
Praia de Itaguá, Ubatuba, SP. X Praia da Tabatinga, Ubatuba, SP.	0,052	0,19	
Praia de Itaguá, Ubatuba, SP. X Praia Grande, Ubatuba, SP. (parte mais interna do costão).	0,044	0,91	
Praia de Itaguá, Ubatuba, SP. X Praia Dura, Ubatuba, SP.	0,033	1,82	
Praia de Itaguá, Ubatuba, SP. X Ilha das Palmas, Santos, SP.	0,029	2,07	*
Praia de Itaguá, Ubatuba, SP. X Praia Grande, Ubatuba, SP. (parte mais externa do costão).	0,022	4,54	*
Praia de Itaguá, Ubatuba, SP. X Praia das Toninhas, Ubatuba, SP.	0,031	3,22	*
Praia de Itaguá, Ubatuba, SP. X Praia Vermelha do Sul, Ubatuba, SP.	0,046	2,82	*
Praia da Tabatinga, Ubatuba, SP. X Praia Grande, Ubatuba, SP. (parte mais interna do costão).	0,262	0,11	
Praia da Tabatinga, Ubatuba, SP. X Praia Dura, Ubatuba, SP.	0,033	1,51	

TABELA 52 - continuação

Localidades	EPD	t(calc)	sign.
Praia da Tabatinga, Ubatuba, SP. X Ilha das Palmas, Santos, SP.	0,021	2,38	*
Praia da Tabatinga, Ubatuba, SP. X Praia Grande, Ubatuba, SP. (parte mais externa do costão).	0,027	3,33	*
Praia da Tabatinga, Ubatuba, SP. X Praia das Toninhas, Ubatuba, SP.	0,031	3,00	*
Praia da Tabatinga, Ubatuba, SP. Praia Vermelha do Sul, Ubatuba, SP.	0,033	3,63	*
Praia Grande, Ubatuba, SP. (parte mais interna do costão). X Praia Dura, Ubatuba, SP.	0,026	0,77	
Praia Grande, Ubatuba, SP. (parte mais interna do costão). X Ilha das Palmas, Santos, SP.	0,018	1,11	
Praia Grande, Ubatuba, SP. (parte mais interna do costão). X Praia Grande, Ubatuba, SP. (parte mais externa do costão).	0,021	2,85	*
Praia Grande, Ubatuba, SP. (parte mais interna do costão). X Praia das Toninhas, Ubatuba, SP.	0,024	2,50	*

TABELA 52 - continuação

Localidades	EPD	t(calc)	sign.
Praia Grande, Ubatuba, SP. (parte mais interna do costão). X Praia Vermelha do Sul, Ubatuba, SP.	0,030	3,00	*
Praia Dura, Ubatuba. SP. X Ilha das Palmas, Santos, SP.	0,018	0,00	
Praia Dura, Ubatuba, SP. X Praia Grande, Ubatuba, SP. (parte mais externa do costão).	0,011	3,63	*
Praia Dura, Ubatuba, SP. X Praia das Toninhas, Ubatuba, SP.	0,014	2,86	*
Praia Dura, Ubatuba, SP. X Praia Vermelha do Sul, Ubatuba, SP.	0,028	2,50	*
Ilha das Palmas, Santos, SP. X Praia Grande, Ubatuba, SP. (parte mais externa do costão).	0,202	0,20	
Ilha das Palmas, Santos, SP. X Praia das Toninhas, Ubatuba, SP.	0,016	2,50	*
Ilha das Palmas, Santos, SP. X Praia Vermelha do Sul, Ubatuba, SP.	0,019	3,68	*
Praia Grande, Ubatuba, SP. (parte mais externa do costão). X Praia das Toninhas, Ubatuba, SP.	0,010	0,00	

TABELA 52 - continuação

Localidades	EPD	t(calc)	sign.
Praia Grande, Ubatuba, SP. (parte mais externa do costão). X Praia Vermelha do Sul, Ubatuba, SP.	0,022	1,36	
Praia das Toninhas, Ubatuba, SP. X Praia Vermelha do Sul, Ubatuba, SP.	0,025	1,20	

EPD = Erro padrão da diferença; * = diferença entre as médias
significante ao nível de 5%.

TABELA 53 - Quadro resumo da análise de variância pelo método dos quadrados médios, efetuada entre as médias do quociente comprimento da concha/altura da abertura, em T. haemastoma, das amostras procedentes da Praia do Lamberto e região mediana do costão da Praia Grande, em Ubatuba, e da Ilha das Palmas, Santos, SP.

Fonte de variação	gl	SQ	QM	F	significância
Entre grupos	2	1,22	0,61	61	*
Dentro dos grupos	297	3,90	0,01		

gl = graus de liberdade; SQ = soma de quadrados; QM = quadrado médio; F = razão indicativa do tamanho do quadrado médio entre grupos com relação ao tamanho do quadrado médio dentro dos grupos; * = razão F calculada significativa ao nível de 5%.

TABELA 54 - Comparação múltipla de médias do quociente comprimento da concha/altura da abertura, em T. haemastoma, entre as amostras procedentes da Praia do Lamberto e região mediana do costão da Praia Grande, em Ubatuba, e da Ilha das Palmas, Santos, SP.

Matriz de diferença das médias			
	$\bar{X}_3 = 1,37$	$\bar{X}_2 = 1,42$	$\bar{X}_1 = 1,50$
\bar{X}_3	-	0,05	0,13
\bar{X}_2	-	-	0,08
\bar{X}_1	-	-	-

DHS = 0,03

\bar{X}_1 = média do quociente comprimento da concha/altura da abertura:
Praia do Lamberto, Ubatuba, SP.

\bar{X}_2 = média do quociente comprimento da concha/altura da abertura:
Praia Grande, Ubatuba, SP. (região mediana do costão).

\bar{X}_3 = média do quociente comprimento da concha/altura da abertura:
Ilha das Palmas, Santos, SP.

DHS = "diferença honestamente significante" (teste de Tukey)

5. DISCUSSÃO

T. haemastoma enquadra-se perfeitamente na definição clássica de polimorfismo que, segundo Ford (1940), pode ser descrita como "a ocorrência simultânea no mesmo habitat, de duas ou mais formas de uma espécie, em tais proporções que a mais rara delas não possa ser mantida meramente por mutação recorrente".

Isto fica melhor caracterizado quando lembramos, à guisa de exemplo, que em apenas um pequeno trecho da costeira da Praia Grande, em Ubatuba (Tabela 6), encontramos catorze das dezesseis combinações teoricamente possíveis em relação a somente quatro caracteres conchiliológicos.

Constatamos que a variabilidade desta espécie é muito intensa, e que os tipos morfológicamente extremos da variação se apresentam profundamente diferentes entre si (Figura 4).

Daí estes morfos terem sido rotulados até mesmo como espécies diferentes, e ainda hoje serem frequentemente referidos como sendo no mínimo duas subespécies, T. haemastoma haemastoma e T. haemastoma floridana.

Acreditamos ter conseguido neste trabalho reconhecer e categorizar toda a série de morfos do espectro da variação em T. haemastoma, na região litorânea pesquisada.

Dentre os caracteres citados para a categorização das conchas (Tabela 2), a forma da espira e a conspicuidade da sutura nem sempre são utilizados com a mesma facilidade, o que nos

levou posteriormente a agrupar os tipos morfológicos mais semelhantes entre si.

Disto resultaram três conjuntos de morfos que denominamos de fenótipos extremos ("1-2-3-4" e "12-13-15-16") e fenótipos intermediários ("5-6-7-8-9-10").

Os animais portadores de conchas com os aspectos opostos da variação morfológica, e aqui por nós designados "fenótipos 1-2-3-4" e "fenótipos 12-13-15-16", são aqueles que vêm sendo identificados nas coleções malacológicas como sendo espécies ou subespécies distintas.

Exemplares portadores do que chamamos de fenótipos intermediários da variação ou "fenótipos 5-6-7-8-9-10" são aqueles que, por causarem maior perplexidade aos malacologistas, vêm sendo rotulados imprecisamente como pertencentes ao "complexo-haemastoma".

Com base apenas em nossas observações de campo, acreditamos que os tipos extremos da variação apresentem preferências ecológicas e alimentares distintas, porém é comum coexistirem no mesmo habitat, repartindo aparentemente os mesmos recursos.

Os tipos intermediários ocorrem em menor proporção (Figura 6), mas em número suficiente para que se possa perceber a existência de uma freqüente intergradação entre os tipos extremos.

Na região estudada, e para o total de animais examinados, a freqüência dos indivíduos de cada um dos dois conjuntos de morfos aqui chamados de fenótipos extremos

"1-2-3-4" e "12-13-15-16" foi quase a mesma, aproximadamente 40% cada um, e os chamados fenótipos intermediários "5-6-7-8-9-10" contribuíram com cerca de aproximadamente 20% do total.

Os maiores valores das dimensões das conchas dos indivíduos estudados foram 56,0 mm para o comprimento, 39,0 mm para o diâmetro, 43,0 mm para a altura da abertura e 18,4 mm para a largura da abertura (Tabelas 7 a 10).

Para uma análise comparativa das dimensões da concha, considerando em separado os fenótipos extremos e intermediários da variação morfológica em T. haemastoma, utilizamos somente os indivíduos coletados em três localidades: a parte mediana do costão da Praia Grande, e a Praia do Lamberto, ambas em Ubatuba, e a Ilha das Palmas, em Santos.

A justificativa para isto é :

- 1) estes três lotes são procedentes dos locais que , embora subjetivamente, tínhamos mais segurança em categorizar como sendo distintos quanto ao nível de exposição às ondas; assim, desde o início dos trabalhos, estávamos inclinados a acreditar que em ordem crescente de exposição às ondas estão a Praia do Lamberto, seguida da parte mediana do costão da Praia Grande, em Ubatuba e, finalmente, a face exposta da Ilha das Palmas, em Santos.
- 2) estes três lotes têm número idêntico de indivíduos, número este maior do que os de todos os demais lotes coletados.
- 3) os indivíduos destes três lotes foram aqueles que,

além de terem sido utilizados para a eletroforese, também tiveram determinados os pesos de suas conchas e das respectivas partes moles.

Na Praia Grande, as médias das dimensões das conchas nos fenótipos extremos da variação morfológica foram significativamente diferentes, em todos os parâmetros considerados (Tabelas 11 e 14).

Nessa mesma localidade, também diferiram significativamente as médias das dimensões das conchas dos fenótipos extremos "1-2-3-4" em relação àquelas dos fenótipos intermediários, porém, não houve diferenças significativas entre as médias das dimensões das conchas dos fenótipos extremos "12-13-15-16" e dos fenótipos intermediários.

Assim, na Praia Grande, em Ubatuba, os animais de fenótipos "1-2-3-4" apresentaram conchas com dimensões significativamente menores do que aquelas apresentadas pelos indivíduos portadores de outros aspectos da variação morfológica.

Na Praia do Lamberto, tivemos uma situação semelhante à acima descrita para a Praia Grande, mas somente no que se refere ao comprimento da concha (Tabelas 12 e 15).

Em relação ao diâmetro da concha, as médias dos três grupos fenotípicos mostraram-se significativamente diferentes entre si.

Não houve diferenças significativas entre as médias da altura e largura da abertura, quando comparamos os três diferentes grupos de morfos entre si.

Portanto, na Praia do Lamberto, os animais de fenótipos "1-2-3-4" apresentaram-se significativamente menores, em comprimento e diâmetro, do que os animais dos outros grupos fenotípicos.

Ainda nessa localidade, os animais dos fenótipos extremos "12-13-15-16" apresentaram conchas com comprimento e diâmetro significativamente maiores do que as dos animais de fenótipos intermediários, mas não diferiram destes últimos significativamente em relação aos demais parâmetros considerados.

Ao compararmos as médias das dimensões da concha dos fenótipos extremos e intermediários, nos animais procedentes da Ilha das Palmas, em Santos (Tabelas 13 e 16), observamos também que, como naqueles procedentes da Praia Grande, em Ubatuba (Tabelas 11 e 14), ocorre uma significativa diferença entre os fenótipos extremos, em todos os parâmetros considerados; contudo, neste caso, os animais do grupo de fenótipos extremos "1-2-3-4" é que não diferem significativamente dos animais de fenótipos intermediários.

Assim, nota-se que, na Ilha das Palmas, em Santos, os animais dos fenótipos extremos "1-2-3-4" e os de fenótipos intermediários "5-6-7-8-9-10" não diferiram entre si, significativamente, em nenhuma das dimensões consideradas; os animais desses dois grupos fenotípicos apresentaram, contudo, conchas significativamente menores, em todos os aspectos em questão, do que as dos indivíduos portadores dos fenótipos extremos "12-13-15-16".

De modo geral podemos afirmar, portanto, que:

- 1) Os animais dos fenótipos extremos "1-2-3-4" apresentam conchas que com freqüência têm dimensões significativamente menores do que aquelas dos animais que apresentam os fenótipos "12-13-15-16".
- 2) As dimensões das conchas dos animais dos dois grupos de fenótipos extremos da variação morfológica podem diferir significativamente ou não, dependendo da localidade, daquelas dos animais portadores de fenótipos intermediários.

Das Tabelas 17 a 19, em que comparamos as médias das dimensões das conchas de cada um dos grupos de fenótipos de T. haemastoma, de localidades diferentes, chamou-nos mais a atenção o fato de que os animais de todos os diferentes fenótipos apresentaram, na localidade da Ilha das Palmas, em Santos, uma média significativamente maior na largura da abertura.

Deve ser destacado também o fato de os animais dos fenótipos extremos "12-13-15-16", que tanto no costão da Praia Grande, em Ubatuba, como na Ilha das Palmas, em Santos, são vistos alimentando-se principalmente de mexilhões, apresentaram, nesta última localidade (Tabela 19), mais exposta do que a primeira, conchas maiores que as dos animais dos outros dois grupos fenotípicos, em todas as dimensões consideradas.

Assim, a conclusão que nos parece mais lógica é a de que os animais dos fenótipos extremos "12-13-15-16" tenham as características genéticas para o desenvolvimento da concha particularmente mais favorecidas em condições de maior exposição às ondas, quando comparados aos demais grupos fenotípicos.

Logo ao iniciarmos o trabalho de determinação das

dimensões das conchas em T. haemastoma, tivemos a nossa atenção despertada para a circunstância de que, dentre os exemplares maiores e mais nodulosos havia quase sempre uma grande frequência de fêmeas.

Isto nos levou a investigar se, além do polimorfismo evidente da espécie, também haveria em relação às dimensões da concha um dimorfismo sexual.

Comparando as médias das dimensões das conchas entre fêmeas e machos dos fenótipos extremos e intermediários da variação morfológica, notamos que pelo menos em uma das localidades, a do costão da Praia Grande (Tabelas 20 e 23), ocorreram diferenças significativas em todos os parâmetros considerados, no grupo de fenótipos extremos "12-13-15-16"; nesta mesma localidade ainda, fêmeas e machos dos chamados fenótipos intermediários diferiram significativamente quanto aos valores médios do diâmetro da concha e da largura da abertura.

No lote da Praia do Lamberto (Tabelas 21 e 24), encontramos diferenças significativas entre as médias do comprimento e do diâmetro das conchas, e ainda da largura da abertura, entre fêmeas e machos, dos fenótipos extremos "1-2-3-4"; nesta mesma localidade, encontramos ainda diferenças significativas entre o comprimento médio das conchas das fêmeas e machos dos animais dos fenótipos intermediários.

Em todas as situações, em que foram constatadas diferenças significativas entre as médias das dimensões da concha, entre fêmeas e machos, as fêmeas é que apresentaram os valores médios mais altos.

Temos certeza agora, de que em T. haemastoma as fêmeas

podem, em determinadas condições, produzir conchas com dimensões proporcionalmente maiores do que as dos machos.

Das nossas observações anatômicas, resultou-nos inicialmente o conhecimento de que, de uma forma geral, o polimorfismo da concha não produz um efeito paralelo no padrão anatômico dos animais, que é praticamente o mesmo entre todos os diferentes tipos da variação conquiliológica.

Pudemos verificar que, se existe alguma barreira reprodutiva entre os diferentes morfos, esta certamente não é ao nível da genitália dos animais.

Ainda em termos de anatomia topográfica, podemos nos referir apenas a dois fatos que nos chamaram a atenção, e que deveriam merecer investigações posteriores.

Um deles é o aspecto diferente do pé entre animais dos dois grupos de fenótipos extremos da variação morfológica, após a fixação; o outro, é o aspecto do bordo do manto entre os mesmos morfos extremos.

No primeiro caso, a questão que se impõe é: porque animais dos fenótipos extremos "12-13-15-16", ao serem fixados, o fazem com o pé dobrado de tal maneira, que a superfície inferior não se torna visível, enquanto que, nas mesmas circunstâncias, isso não acontece com exemplares dos fenótipos extremos "1-2-3-4"?

Existiriam diferenças na constituição ou disposição da musculatura do pé dos tipos morfológicamente distintos da variação? Isto poderia ser relacionável à maior ou menor necessidade de adesão às rochas, em função da exposição às

ondas?

No segundo caso, ao constatarmos a ocorrência de sensível diferença morfológica, quanto ao bordo do manto, entre os indivíduos dos extremos opostos da variação, nos indagamos se esta diferença também se refletiria ao nível histológico, principalmente porque essa área do manto é a maior responsável pelo desenvolvimento da concha.

Os resultados obtidos nos asseguram (Figura 12) que realmente animais dos fenótipos extremos opostos da variação em T. haemastoma têm padrões histológicos diferentes no bordo do manto. Seria interessante agora que se pesquisasse e se comparasse ao nível histoquímico as secreções ali produzidas.

Ainda anatomicamente, detectamos significativa diferença (Tabelas 26 e 27) entre os animais dos fenótipos extremos "1-2-3-4" e "12-13-15-16", quanto à largura do dente central da rádula.

Isto sem dúvida deve estar relacionado ao fato de que os animais do primeiro grupo fenotípico citado têm basicamente cracas em sua dieta alimentar, enquanto que os do segundo grupo predam principalmente mexilhões.

Pudemos perceber que exemplares dos dois grupos fenotípicos extremos diferem entre si quanto à largura do dente central da rádula, em uma mesma localidade, mas indivíduos de cada um dos dois extremos da variação não diferem quanto ao aspecto citado, entre localidades diferentes.

Verificamos também a existência de uma correlação positiva entre a largura do dente central da rádula e o

comprimento da concha, quando este é tomado como uma medida relativa da idade do animal (Tabela 28).

Indivíduos dos fenótipos extremos "12-13-15-16" têm o dente central da rádula proporcionalmente mais largo, em relação ao comprimento da concha, do que os indivíduos dos fenótipos extremos "1-2-3-4" (Figuras 10 e 11).

Quando selecionamos as localidades onde seriam feitas as coletas específicas para a eletroforese, consideramos a Praia do Lamberto, em Ubatuba, como a mais abrigada de todas.

Sabíamos também que a Ilha das Palmas, em Santos, apresentava, em sua face voltada para o mar aberto, um nível alto de exposição.

Por último, considerávamos, tentativamente, como sendo de um nível de exposição intermediário entre as duas localidades anteriormente citadas, a zona onde se situavam os animais, na parte mediana do costão da Praia Grande, em Ubatuba.

Como citamos anteriormente, Crothers (1979, 1981 a, 1981 b, 1981 c) concluiu que em Nucella (=Thais) lapillus quanto maior a média do quociente comprimento da concha/altura da abertura, menor é o nível de exposição às ondas do local da coleta.

Se essa conclusão também for válida para T. haemastoma, então, com base nos resultados apresentados na Tabela 51, perceberemos que a nossa opinião subjetiva, quando do início de nossos trabalhos, sobre a Praia do Lamberto, era correta, isto é, das localidades por nós escolhidas para as coletas ela seria realmente a mais abrigada.

Admitindo como válida a mesma premissa, as rochas da região mediana do costão da Praia Grande constituiriam uma área mais exposta do que aquela da Praia do Lamberto, mas, sem dúvida, comparativamente muito mais abrigada do que a Ilha das Palmas; assim, os lotes coletados para a eletroforese, poderiam ser positivamente classificados como sendo de locais distintos quanto à exposição às ondas.

Ao iniciarmos a discussão dos resultados obtidos a partir da eletroforese, temos como particularmente interessante o fato de que, T. haemastoma, tal como o registraram Meizel & Markert (1967) para Ilyanassa obsoleta, apresenta uma inversão nas mobilidades eletroforéticas das duas formas da desidrogenase málica, NAD-dependente, quando comparadas com aquelas dos vertebrados; este registro tem necessariamente que ser destacado pela sua possível importância filogenética.

Observando-se a Figura 14, onde estão expressas em porcentagens as frequências dos genótipos da desidrogenase málica citosólica (S-MDH), nas localidades da Praia do Lamberto e Praia Grande, e da Ilha das Palmas, percebe-se que, na situação mais exposta desta última, é grande o predomínio dos indivíduos portadores de genótipo AA (faixas rápidas), ao contrário do que sucede nos locais mais abrigados, onde prevalecem os indivíduos de genótipo A'A' (faixas lentas); o número de heterozigotos (AA') para o S-MDH é muito pequeno (2%) em relação ao total examinado.

Na procura de uma possível explicação para esses resultados, podemos levantar a hipótese de que a alta exposição ao batimento das ondas (fator que pode implicar em outros concomitantes) possa exercer uma forte pressão de seleção, selecionando os indivíduos AA em detrimento dos A'A'; em

condições mais abrigadas, as pressões seletivas em favor dos A'A' não seriam tão fortes quanto aquelas que parecem favorecer os AA em níveis altos de exposição.

As médias de comprimento e diâmetro das conchas dos animais portadores de genótipo AA não diferem significativamente entre si, entre as três localidades (Tabelas 32, 33, 39 e 40); a média de altura da abertura da concha dos animais de genótipo AA coletados na Ilha das Palmas foi significativamente maior do que aquela dos animais coletados na Praia do Lamberto, mas não diferiu significativamente daquela dos animais da Praia Grande (Tabelas 34 e 41); a média de largura da abertura da concha dos animais de genótipo AA procedentes da Ilha das Palmas foi significativamente superior àquela dos indivíduos coletados na parte mediana do costão da Praia Grande, em Ubatuba, e a média destes últimos foi significativamente superior àquela dos indivíduos coletados na Praia do Lamberto (Tabelas 35 e 42).

As médias de comprimento e diâmetro da concha, bem como as de altura e largura da abertura da concha, dos animais portadores de genótipo A'A', não diferiram entre si, significativamente, nos dois lotes (Praia do Lamberto e parte mediana do costão da Praia Grande) onde ocorreram em número suficiente para serem analisados (Tabelas 32 a 35 e 39 a 42).

As médias de comprimento e diâmetro da concha, bem como as de altura e largura da abertura da concha dos animais portadores de genótipo AA foram superiores, significativamente, àquelas dos animais portadores de genótipo A'A', tanto no lote procedente da Praia do Lamberto, como naquele da parte mediana do costão da Praia Grande (Tabelas 32 a 35 e 39 a 42).

O peso da concha dos animais de genótipo AA é

significativamente maior (Tabelas 36 e 43) na situação de maior abrigo, na Praia do Lamberto, do que na região mediana do costão da Praia Grande e na Ilha das Palmas; entre estas duas últimas localidades, contudo, os animais de genótipo AA não diferem entre si, significativamente, quanto ao peso da concha.

Ainda na situação mais abrigada da Praia do Lamberto, em Ubatuba, os indivíduos de genótipo AA apresentam conchas significativamente mais pesadas do que aquelas dos portadores de genótipo A'A'; na região mediana do costão da Praia Grande, os indivíduos portadores destes dois tipos de genótipos não diferem significativamente entre si, quanto ao peso de suas conchas.

Os animais de genótipo A'A', procedentes da Praia do Lamberto e da região mediana do costão da Praia Grande, não diferem significativamente entre si, quanto ao peso da concha.

Na situação de maior abrigo, na Praia do Lamberto, os animais de genótipo AA têm o peso das partes moles significativamente menor do que nas situações de maior exposição, como a região mediana do costão da Praia Grande, em Ubatuba, e a Ilha das Palmas, em Santos (Tabelas 37 e 44); entre essas duas últimas localidades, porém, os animais de genótipo AA não apresentam diferença significativa no peso das suas partes moles.

O peso das partes moles dos animais portadores de genótipo AA foi significativamente maior do que o dos portadores de genótipo A'A' na parte mediana do costão da Praia Grande, mas os animais desses dois tipos de genótipos não diferiram significativamente entre si, quanto ao mesmo aspecto, na Praia do Lamberto.

Os animais de genótipo A'A' da Praia do Lamberto e da região mediana do costão da Praia Grande não diferem significativamente, entre si, quanto ao peso das partes moles.

Finalmente, comparamos os animais quanto ao quociente peso da concha/peso das partes moles (Tabelas 38 e 45), e verificamos que, na Praia do Lamberto, em Ubatuba, os indivíduos portadores de genótipos AA apresentam uma média significativamente maior quanto ao quociente em questão do que os indivíduos portadores de genótipo A'A'; na parte mediana do costão da Praia Grande, ocorre uma situação inversa.

Os indivíduos portadores de genótipo A'A' não apresentam nessas duas localidades acima citadas, diferença significativa entre as médias do quociente peso da concha/peso das partes moles.

Os animais de genótipo AA da Praia do Lamberto apresentam uma média do quociente peso da concha/peso das partes moles significativamente maior do que aquelas dos indivíduos de mesmo genótipo procedentes da parte mediana do costão da Praia Grande e da Ilha das Palmas; nestas duas últimas localidades, os animais de genótipo AA não diferem significativamente entre si, quanto ao referido quociente.

Com base apenas nos nossos dados podemos aventar a hipótese, portanto, de que os animais de genótipo AA tendam a desenvolver conchas maiores e mais pesadas do que aqueles de genótipo A'A'.

É muito interessante notar que na localidade mais abrigada, a da Praia do Lamberto, em Ubatuba, há um aumento destacado do peso das conchas dos indivíduos de genótipo AA, em

relação aos animais de mesmo genótipo, procedentes das duas outras localidades mais expostas, isto é, da parte mediana do costão da Praia Grande e da Ilha das Palmas ; como as médias de comprimento e diâmetro das conchas dos indivíduos de genótipo AA, das três localidades citadas, não diferiram significativamente entre si, conclui-se que os animais desse genótipo procedentes da Praia do Lamberto têm conchas mais espessas do as dos demais lotes.

Acreditamos que esse maior espessamento possa estar relacionado com a proteção contra a predação por caranguejos, provavelmente mais intensa em áreas abrigadas.

O peso das partes moles, contudo, parece estar positivamente associado do tipo de alimento disponível; os indivíduos portadores de genótipo AA da Praia do Lamberto, submetendo-se a uma dieta quase exclusiva de cracas, têm o peso médio das partes moles reduzido praticamente à metade do apresentado pelos AA das duas outras localidades onde dispõem de mexilhões.

Pelo menos dois dos caracteres morfológicos que utilizamos na categorização dos diferentes morfos de T. haemastoma, a presença de pregas na base da columela e a conspicuidade de crenulações no interior do lábio externo (Tabelas 48 e 49), estão associados a um fenótipo enzimático do tipo faixa lenta ou A'A' (qui-quadrado = 5,99 para 2 graus de liberdade, ao nível de 5% de significância).

O fato de um animal apresentar pregas na base da columela e crenulações bem evidentes no interior do lábio externo parece ser sempre uma evidência segura de que se trata de um exemplar homozigoto para o S-MDH, do tipo faixa lenta ou

A'A'; animais de columela lisa e sem crenulações no interior do lábio externo são comumente homozigotos, apresentando somente as faixas rápidas, ou AA, para o S-MDH.

Se a partir da nossa longa experiência pessoal nas áreas estudadas tivéssemos que atribuir valores, subjetivamente, aos níveis de exposição às ondas, a que estão submetidas as rochas onde foram executadas as coletas, talvez pudéssemos fazê-lo, mas somente devido ao nosso tempo de conhecimento dos referidos locais, e ainda assim, apenas no sentido de uma ordenação crescente ou decrescente da exposição.

Sabemos agora, no entanto, que podemos utilizar o quociente comprimento da concha/altura da abertura como uma maneira prática e eficiente de estabelecermos uma comparação, quanto à exposição, tanto entre diferentes rochas de um mesmo costão, como entre rochas de praias diferentes.

Mais importante do que isso, porém, é a perspectiva de se poder criar uma escala, baseada nesse quociente, após um levantamento dos valores obtidos ao longo da distribuição da espécie e efetuar-se assim um mapeamento muito detalhado da exposição em certas regiões.

Percebemos através dos nossos dados, que os valores mais altos do quociente citado devem corresponder às situações ecológicas de menor exposição, e inversamente, quanto menores os valores do quociente, maiores serão os níveis de exposição correspondentes (Tabelas 51 e 52).

Isto provavelmente está relacionado com a necessidade, à medida que os indivíduos se encontrem em locais cada vez mais expostos, de uma superfície proporcionalmente maior do pé, para

a adesão às rochas, o que provoca em consequência um aumento na altura da abertura da concha.

Dentre os casos de polimorfismo em prosobrânquios marinhos, Nucella (=Purpura=Thais) lapillus (L.), da Europa e América do Norte, é sem dúvida a espécie mais estudada; acreditamos mesmo ser esta espécie um dos exemplos mais constantemente citados de polimorfismo em invertebrados marinhos (Fretter & Graham, 1963; Mayr, 1977).

Em vista da proximidade filogenética entre T. haemastoma e N. lapillus e, dada a carência de estudos sobre o polimorfismo em T. haemastoma, julgamos ser válida e oportuna a utilização de informações sobre N. lapillus, em associação a este estudo sobre T. haemastoma, ainda que se tratem de espécies distintas, com diferentes distribuições geográficas.

A procura de possíveis correspondências entre essas duas espécies é ainda particularmente interessante por levar à análise de um complexo mecanismo de adaptação, que imaginamos ser comum a outras espécies do mediolitoral e que talvez se constitua num processo particular de evolução.

A comparação dos dados que reunimos sobre T. haemastoma, tanto a partir da bibliografia, como através de nossas observações pessoais, com aqueles disponíveis a respeito de N. lapillus, nos forneceu uma sugestiva série de coincidências.

Embora bastante diferentes quanto à morfologia, desenvolvimento e distribuição, essas duas espécies têm vários aspectos comuns em suas respectivas populações.

Ambas são facilmente encontráveis em zonas litorâneas rochosas, alimentando-se basicamente dos mesmos grupos animais e, pelo que tudo indica, reagindo de maneira muito semelhante às variações das pressões ambientais.

Dentre os primeiros autores que citaram a presença de uma grande variabilidade morfológica em N. lapillus estão Colton (1916, 1922), Agersborg (1929) e Wilkins (1934); todos eles acreditaram ser o fator de exposição às ondas o principal responsável pelo fenômeno.

Moore (1936), analisando o colorido da abertura, concluiu que o mesmo é decorrência da dieta. Em N. lapillus, os indivíduos que se alimentam de mexilhões têm a abertura da concha alaranjada, o que segundo Moore (1936) deve ser devido à deposição do pigmento da presa; animais de abertura amarelo-pálido ou esbranquiçada evidenciam ausência de mexilhões em sua dieta. Em T. haemastoma, o mecanismo que determina o colorido da abertura provavelmente é o mesmo.

Ainda procurando explicações para o polimorfismo em N. lapillus, e baseando-se em observações ecológicas e hábitos alimentares, destacaram-se os trabalhos de Ebling et al. (1959, 1964), Kitching et al. (1966), Kitching (1977), Berry & Crothers (1968) e principalmente os de Crothers (1973, 1974, 1975a, 1975b, 1977a, 1977b, 1979, 1980, 1981a, 1981b, 1981c).

O polimorfismo, como uma das consequências da heterogeneidade genética, é um fenômeno de ocorrência muito comum em populações naturais, a tal ponto que sua existência pode ser considerada uma condição normal em espécies terrestres; em espécies marinhas, contudo, há relativamente poucos exemplos de polimorfismo para os quais tenham sido encontradas bases

genéticas (Staiger, 1957).

Como da bibliografia não consta nenhuma informação sobre a natureza genética de T. haemastoma, e desde que ainda não conseguimos estabelecer com segurança o seu cariótipo, passaremos em seguida a utilizar os dados pertinentes relacionados à N. lapillus, na sequência de uma comparação entre as duas espécies.

Após ter determinado a complexa fórmula cromossômica de N. lapillus, Staiger (1950a, 1950b, 1954, 1957) estudou a diversificação local e regional desta espécie, associando os dados genéticos, ecológicos e o aspecto alimentar; o referido autor encontrou em N. lapillus o que denominou de duas raças cromossômicas, com números haplóides de cromossomos iguais a 13 e 18. A forma haplóide 13 é encontrada principalmente em condições de maior exposição às ondas, e a forma haplóide 18 habita preferencialmente áreas abrigadas. Ambas as formas são perfeitamente interférteis e em condições intermediárias de exposição Staiger (1954) encontrou colônias cromossomicamente heterogêneas com números diplóides variando de 27 a 35.

Em T. haemastoma nós também caracterizamos dois conjuntos de morfos extremos da variação morfológica, que designamos por "fenótipos 1-2-3-4" e "fenótipos 12-13-15-16", que igualmente têm preferência, respectivamente, por habitats abrigados e expostos; em locais de exposição intermediária, também detectamos, como em N. lapillus, a presença simultânea de um número maior de morfos diferentes de T. haemastoma, e muitas vezes observamos, nesta circunstância, a cópula entre indivíduos morfológicamente distintos. Além disso, não encontramos nenhuma barreira anatômica entre os diferentes morfos, em T. haemastoma, e assim, nada nos impede de acreditar que eles possam ser

interférteis; seria extremamente conveniente realizar cruzamentos experimentais entre eles e observar os resultados.

Analisando amostras da população de N. lapillus da região de Roscoff, na Bretanha, Staiger (1957) mostrou que tanto o peso relativo das conchas como o comprimento das mesmas estava relacionado com a composição cromossômica dos indivíduos. A média de comprimento mostrava dois máximos correspondentes às formas puras 13 e 18; o comprimento médio declinava à medida que aumentava a heterogeneidade genética das amostras e era mínimo nas amostras de heterogeneidade mais alta. O peso relativo das conchas era máximo nas amostras de mais alta heterogeneidade, e declinava, gradualmente, à medida que as amostras tornavam-se geneticamente mais puras para as formas 13 e 18. A espessura das conchas era portanto maior nas amostras mais heterogêneas do que naquelas mais puras da população. O peso relativo da concha é independente do seu comprimento. As amplitudes de comprimento de duas populações de diferentes composições cromossômicas frequentemente se sobrepõem, sendo encontráveis indivíduos dessas duas populações, pertencentes às mesmas classes de comprimento de concha, que mostram diferenças significativas para o peso relativo. Isto quer dizer que conchas de idênticas dimensões têm paredes mais espessas quando pertencentes a indivíduos cromossomicamente heterogêneos, do que quando pertencentes a indivíduos das formas cromossômicas puras 13 e 18.

Staiger (1957) comparou ainda em diferentes regiões a espessura da concha de N. lapillus e o grau de exposição e concluiu que à medida que se passa de um local de exposição intermediária para outro altamente exposto, a espessura da concha diminui, inversamente ao aumento da exposição. Isto foi constatado especificamente para regiões onde ocorrem grupos

heterogêneos da população de N. lapillus; quando se trata de uma região litorânea onde só ocorra uma das formas puras, ao contrário, a espessura da concha aumenta paralelamente ao aumento da exposição. A espessura da concha em N. lapillus, segue, portanto, segundo Staiger (1957) um sistema de variação que é fundamentalmente diferente nas duas regiões, de acordo com a presença ou ausência de heterogeneidade genética.

Não é possível, evidentemente, estabelecer-se uma comparação absoluta entre esses dados obtidos por Staiger (1957), para N. lapillus, com aqueles que obtivemos para T. haemastoma.

No entanto, apesar de as informações de natureza genética utilizadas sobre as duas espécies terem sido obtidas através de técnicas diferentes, cariotípica para N. lapillus e eletroforética para T. haemastoma, há alguns aspectos, dentre os resultados de ambos os trabalhos, que merecem serem destacados.

Em N. lapillus, onde o desenvolvimento é direto, podem existir, em certas condições, segundo Staiger (1957), diferenças significativas na composição cromossômica de colônias separadas por apenas cinco metros de distância, mesmo sem haver nenhuma barreira ecológica entre elas.

Já os indivíduos de T. haemastoma, pelo menos nas localidades por nós estudadas, eclodem sob a forma de véligers, dispersando-se pela ação das ondas e das correntes marinhas; no entanto, é de se esperar que colônias de áreas abrigadas e com pouca influência de correntes possam comportar-se como parcialmente isoladas do resto da população.

Heterogeneidade genética em espécies terrestres é

reconhecidamente relacionada com a adaptação dos indivíduos da população, isto é, sua capacidade de sobreviver às variações das condições ambientais e explorar seus habitats; é portanto de particular interesse comparar regiões homogêneas e heterogêneas com respeito aos aspectos que estão relacionados com a adaptação.

Staiger (1957) acha difícil entender sob esse ponto de vista o espessamento das conchas de N. lapillus em populações heterogêneas, desde que às vezes conchas mais finas aparecem suportando maiores pressões do meio, isto é, graus consideravelmente mais altos de exposição.

Como a qualidade e a quantidade de alimento são diferentes para os diferentes tipos de habitats, Staiger (1957) suspeita que as duas formas cromossômicas tenham diferentes capacidades na utilização de diferentes recursos alimentares e que isto contribua para a adaptação.

Neste aspecto, demonstramos haver em T. haemastoma uma diferença significativa entre os morfos extremos da variação; os indivíduos dos "fenótipos 12-13-15-16", que aparentemente preferem mexilhões em sua alimentação, têm o dente central da rádula bem mais largo, proporcionalmente, do que aqueles portadores dos "fenótipos 1-2-3-4", que se alimentam basicamente de cracas.

Vimos que em T. haemastoma, os indivíduos portadores de genótipo AA, para a forma citosólica da desidrogenase málica (S-MDH), NAD-dependente, apresentam-se predominantemente em áreas expostas, da mesma forma que os indivíduos de N. lapillus identificados por Staiger (1954) como sendo da raça cromossômica 13; exemplares desses tipos extremos da variação,

respectivamente de T. haemastoma e de N. lapillus podem, coincidente e curiosamente, desenvolver conchas mais espessas em locais mais abrigados.

Observamos também, que em T. haemastoma, os animais de genótipo AA apresentam conchas maiores em todas as dimensões consideradas, do que aquelas dos indivíduos portadores de genótipo A'A', e que em N. lapillus isto se repete, segundo Staiger (1957) entre os animais das raças cromossômicas puras 13 e 18, respectivamente.

Hoxmark (1970), seguindo os passos de Staiger (1950a, 1950b, 1954, 1957) nas pesquisas sobre N. lapillus, analisou indivíduos da costa oeste da Noruega, coletados na localidade exposta de Löhölmén e na localidade abrigada de Lyroddane; em ambos os casos Hoxmark (1970) somente encontrou animais portadores de 13 pares de cromossomos. Posteriormente, Hoxmark (1971) analisou indivíduos da costa da Bretanha, coletados na localidade abrigada de Roscoff e na localidade exposta de Ile Verte, encontrando na primeira delas somente animais portadores de 18 pares de cromossomos e na segunda somente animais portadores de 13 pares de cromossomos; neste mesmo trabalho, Hoxmark (1971) comparou os dados referentes ao peso da concha e peso das partes moles dos animais das duas localidades citadas para a costa da Noruega com aqueles dos animais coletados nas duas localidades citadas para a costa da Bretanha.

Como resultado dessa comparação Hoxmark (1971) demonstrou que a relação entre o peso da concha e o peso das partes moles não pode ser diretamente correlacionada com o número cromossômico; Hoxmark (1971) apontou também o fato de que, pelo menos nas localidades por ele estudadas na Noruega e na Bretanha, a interpretação da espessura da concha dada por

Moore (1936) com base na dieta, não é aplicável. Segundo Moore (1936), indivíduos de N. lapillus quando alimentados principalmente com mexilhões têm conchas mais finas do que quando se alimentam basicamente de cracas. Hoxmark (1971) mostrou que embora das duas localidades estudadas na Noruega, somente houvesse mexilhões em uma delas, os animais ali coletados não apresentavam diferença na espessura das conchas.

Hoxmark (1971) não crê que as diferenças de espessura entre as conchas de N. lapillus sejam motivadas por seleção causada por predação, uma vez que também encontrou animais com conchas finas em locais abrigados, tanto na Bretanha como na Noruega.

Finalmente, devemos destacar o livro de Mayr (1977) onde o polimorfismo em N. lapillus é citado com freqüência.

Mayr (1977), após ter definido o conceito de isolado geográfico como população ou grupo de populações impedido de troca livre de genes com outras populações da espécie devido a uma barreira extrínseca, acrescenta que o caráter essencial do isolado geográfico é estar separado do resto da espécie por uma descontinuidade qualquer; afirma ainda que o isolamento nunca é completo e que o grau da descontinuidade depende da eficiência da barreira extrínseca.

Segundo Mayr (1977), os isolados diferem, freqüentemente, em suas exigências de habitat ou em outras características ecológicas, e quando entram em contacto secundário, sem terem adquirido isolamento reprodutivo, formam uma zona de intergradação ao longo de um gradiente ecológico brusco ou ao longo de uma descontinuidade ecológica.

No momento em que concluímos este nosso trabalho, acreditamos que a hipótese proposta por Mayr (1977), e que explicaria a ocorrência das formas extremas e intermediárias do polimorfismo em N. lapillus, seja também igualmente aplicável a T. haemastoma, em função das similaridades que demonstramos existir entre essas duas espécies.

6. CONCLUSÕES

6.1. Utilizando apenas quatro características básicas da concha, pudemos estabelecer uma maneira objetiva de se categorizar os diferentes morfos em T. haemastoma;

6.2. Pudemos reconhecer, com relativa facilidade, pelo menos catorze, dentre dezesseis diferentes fenótipos, teoricamente possíveis em T. haemastoma, na região estudada;

6.3. Os tipos morfológicos mais extremos da variação correspondem, plenamente, ao que se tem considerado como sendo duas subespécies, T. haemastoma haemastoma e T. haemastoma floridana;

6.4. Dos caracteres de concha que empregamos para a categorização dos morfos, dois são especialmente importantes: a presença de pregas na base da columela e a de crenulações bem desenvolvidas no interior do lábio externo;

6.5. Em média, os animais pertencentes ao grupo de morfos classificáveis como T. haemastoma haemastoma, e neste trabalho referidos como "fenótipos 12-13-15-16", apresentam, quando adultos, conchas de dimensões significativamente maiores do que aqueles classificáveis como T. haemastoma floridana, e aqui referidos como "fenótipos 1-2-3-4";

6.6. Há fortes indícios de dimorfismo sexual, com as fêmeas apresentando, frequentemente, conchas maiores do que as dos machos;

6.7. O alto grau de polimorfismo da concha não tem um efeito semelhante nas chamadas partes moles dos animais;

6.8. Não foram encontrados mecanismos anatômicos que pudessem funcionar como barreira reprodutiva entre os diferentes morfos;

6.9. Os tipos extremos da variação apresentam diferença evidente no aspecto da borda do manto, como um reflexo do grau de desenvolvimento das crenulações do interior do lábio externo;

6.10. Correspondentemente à diferença encontrada no bordo do manto, existe também sensível diferença ao nível histológico, nessa região, entre os tipos morfológicos extremos;

6.11. Parece haver certamente alguma diferença quanto ao desenvolvimento da musculatura do pé dos animais dos tipos extremos da variação, possivelmente correlacionada com a natureza do habitat, em função do grau de exposição às ondas;

6.12. Os dois grupos de morfos extremos da variação diferem significativamente entre si pela largura do dente central da rádula, fato este que deve estar relacionado aos diferentes tipos preferenciais de presa;

6.13. O quociente altura da abertura/comprimento da concha permite a utilização de T. haemastoma como um indicador biológico de exposição às ondas;

6.14. Em T. haemastoma, ocorre uma inversão nas mobilidades eletroforéticas das duas formas da desidrogenase málica, NAD-dependente, quando comparadas com aquelas dos vertebrados;

6.15. A forma citosólica da desidrogenase málica (S-MDH), NAD-dependente, em T. haemastoma, revelou-se, eletroforéticamente, sob a forma de três padrões distintos, aqui designados por AA, A'A' e AA', correspondentes a três diferentes genótipos enzimáticos;

6.16. Tanto os animais portadores de genótipo AA, como os A'A', são homozigotos para a forma enzimática estudada, enquanto que os AA' são heterozigotos para o aspecto em questão;

6.17. Animais que apresentam pregas na base da columela e crenulações bem evidentes no interior do lábio externo são freqüentemente portadores de genótipo A'A', e exemplares de columela lisa e com pouco ou nenhum desenvolvimento de crenulações no interior do lábio externo são em geral de genótipo AA;

6.18. Indivíduos de genótipo AA são muito mais freqüentes em locais expostos ao batimento de ondas, enquanto que em locais abrigados prevalecem os indivíduos A'A';

6.19. Para o total de 180 animais examinados, somente encontramos 3 indivíduos heterozigotos;

6.20. Os animais de genótipo AA tendem sempre a desenvolver, independentemente do grau de exposição, conchas maiores e mais pesadas do que aqueles de genótipo A'A';

6.21. Os animais de genótipo AA, quando em locais abrigados, desenvolvem conchas significativamente mais pesadas do que o fazem em locais expostos; este fenômeno parece não ter correspondência entre animais de genótipo A'A';

6.22. Em locais onde somente há cracas como fonte alimentar, indivíduos de genótipo AA têm o peso médio de suas partes moles reduzido praticamente à metade do que o apresentam em locais onde há mexilhões em abundância;

6.23. A proximidade filogenética entre N. lapillus e T. haemastoma, e a grande semelhança notada quanto ao comportamento ecológico, nos permite supor que os mecanismos que induzem o aparecimento e a manutenção do polimorfismo em ambas as espécies sejam basicamente os mesmos;

6.24. No caso de T. haemastoma, os indivíduos de cada um dos grupos de morfos extremos da variação morfológica, aqui referidos como "fenótipos 1-2-3-4" e "fenótipos 12-13-15-16", freqüentemente portadores dos genótipos dos tipos A'A' e AA, para o S-MDH, respectivamente, devem representar isolados geográficos, com melhores condições genéticas para a adaptação em locais de menor e maior exposição. O grau de isolamento, dependente da intensidade do batimento de ondas, não é freqüentemente suficiente para impedir o desenvolvimento simultâneo, em muitos locais, das larvas de ambos os tipos extremos. Não tendo sido atingido ainda, ao que tudo indica, um estágio de isolamento reprodutivo entre as duas formas básicas da espécie, isso leva ao aparecimento, em locais de exposição intermediária, de um grande número de morfos diferentes entre os tipos extremos.

7. RESUMO

Foram estudadas populações de T. haemastoma (Linnaeus, 1767), procedentes de localidades dispostas ao longo do litoral norte do Estado de São Paulo, e da baía de Santos.

Criou-se inicialmente um sistema de categorização dos diferentes morfos, baseado em algumas características de concha, o que permitiu prever a existência de pelo menos até dezesseis fenótipos diferentes na espécie.

Dos dezesseis fenótipos teoricamente possíveis, foram detectados catorze, dentre o total geral de animais examinados, confirmando-se assim o elevado grau de polimorfismo da espécie, tantas vezes referido em citações de trabalhos anteriores.

Os diferentes morfos reconhecidos foram agrupados segundo a maior ou menor semelhança entre eles, em três conjuntos, correspondentes aos tipos extremos e intermediários da variação.

Foram estabelecidas comparações entre os grupos fenotípicos extremos e intermediários da variação, quanto às dimensões básicas da concha, peso da concha e das partes moles, características anatômicas, histológicas, e de padrões eletroforéticos de uma enzima, a desidrogenase málica, NAD-dependente.

Os aspectos estudados, acima referidos, foram também pesquisados quanto às influências da ação dos sexos, do tipo e disponibilidade de alimento, bem como da natureza do

habitat quanto ao nível de exposição às ondas.

Dentre os principais resultados obtidos podem ser destacados os seguintes: encontro de diferenças significativas no desenvolvimento das dimensões da concha, peso das partes moles, largura do dente central da rádula, além de sensível diferença quanto ao aspecto morfológico e histológico do bordo do manto, entre os dois grupos de morfos extremos da variação; provável existência de dimorfismo sexual; possibilidade da utilização de T. haemastoma como um indicador biológico do nível de exposição às ondas; inversão nas mobilidades eletroforéticas das formas sobrenadante e mitocondrial da desidrogenase málica, NAD-dependente, quando comparadas com aquelas dos vertebrados; reconhecimento da existência, na população, de três fenótipos enzimáticos, relacionados com a forma sobrenadante da desidrogenase málica, NAD-dependente.

Os resultados obtidos foram confrontados com aqueles mencionados na literatura, a respeito de N. lapillus (Linné, 1758), gastrópodo prosobrânquio da Europa e América do Norte; as várias coincidências encontradas permitem concluir pela existência de um mecanismo evolutivo comum às duas espécies, que embora tendo distribuições geográficas distintas, são filogeneticamente próximas.

O polimorfismo, tanto em N. lapillus, como em T. haemastoma, poderia ser o resultado de um isolamento geográfico prévio, que ainda se pode constatar existir, em grupos de indivíduos, nas populações de ambas as espécies, em decorrência principalmente de diferenças quanto ao tipo de costa, recortada ou não, e do grau de exposição às ondas; o isolamento geográfico não é total, e parece não ter produzido isolamento reprodutivo, o que leva à possibilidade do aparecimento, em determinados locais, de colônias heterogêneas.

8. SUMMARY

Populations of T. haemastoma (Linnaeus, 1767) from several localities along the northern coast of the State of São Paulo and from the bay of Santos have been studied.

A system of categorization of the different morphs has been initially created, based in some shell characteristics which allowed the constatation of at least sixteen different phenotypes in the species.

Out of the sixteen phenotypes theoretically possible, fourteen have been detected, in the totality of the examined animals, thus confirming the high polymorphism of the species, so often referred to in previous papers.

The different morphs have been grouped according to their greater or lesser similarity in three sets, corresponding to the extreme and intermediary types of the variation.

Comparisons among the extreme and intermediary phenotypic groups of the variation have been established, regarding the basic dimension of the shell, weight of the shell and the soft parts, anatomical and histological characteristics and electrophoretic patterns of an enzyme, the NAD-dependent, malic dehydrogenase.

The aspects referred to above have also been investigated as to the influences of the action of sex, type and avaiiability of food, as well as of the habitat nature (level of exposition to waves).

Among the main results obtained, the following may be stressed: finding of significant differences in the development of the shell dimensions, weight of the soft parts, width of the central tooth of the radula, besides notorious differences in the morphological and histological aspects of the mantle's margin, between the two groups of extreme morphs of the variation; probable existence of sexual dimorphism; possibility of utilization of T. haemastoma as a biological indicator of the level of exposition to waves; inversion in the electrophoretic mobilities of the mitochondrial and supernatant forms of the NAD-dependent, malic dehydrogenase, when compared to those of vertebrates; the existence, in the population, of three enzymatic phenotypes related to the supernatant form of the NAD-dependent, malic dehydrogenase. The results obtained have been confronted with those mentioned in the literature about N. lapillus (L.), a prosobranch gastropod from Europe and North America. The several coincidences found lead to the conclusion that an evolutive mechanism may be common to both species, and which, although having distinct geographical distribution, are phylogenetically close.

Polymorphism in N. lapillus and T. haemastoma may be the result of a previous geographic isolation, which still exists in groups of individuals in the populations of both species, principally due to differences in the type of coast, and in the degree of exposition to waves. The geographic isolation is not total and does not seem to have produced reproductive isolation leading, in certain places, to the possibility of existence of heterogeneous colonies.

9. Referências

- AGERSBORG, H. P. K. 1929. Factors in the evolution of the Prosobranchiata mollusc Thais lapillus. Nautilus, Philadelphia, 43(2): 45-9.
- BALLANTINE, W. J. 1961. A biologically-defined exposure scale for the comparative description of rocky shores. Fld. Stud., London, 1(3): 1-19.
- BARATTINI, L. P. & URETA, E. H. 1960. La fauna de las costas uruguayas del este. Publ. divulg. cient. Museo Damaso Antonio Larranaga, Montevideo, 195 p.
- BECK, A. 1971. Os sambaquis da Região do Litoral de Laguna, Sta. Catarina. In: O homem antigo na América. Inst. Pré-História USP, São Paulo, 69-77.
- BEERS, J. R. 1967. The species distribution of some naturally-occurring quaternary ammonium compounds. Comp. Biochem. Physiol., London, 21(1): 11-21.
- BELISLE, B. & STICKLE, W. B. 1978. Seasonal patterns in the biochemical constituents and body component indexes of the muricid gastropod, Thais haemastoma. Biol. Bull. mar. biol. lab., Woods Hole, 155(2): 259-72.
- BELISLE, B. & BYRD, W. 1980. In vitro egg activation and maturation, and ultrastructural analysis of development in the marine prosobranch, Thais haemastoma. Trans. Am. micros. Soc., Lancaster, 99(1): 111-27.

- BELTRÃO, M. C. M. C. & FARIA, E. G. 1970. Acampamentos Tupi-Guarani para coleta de Moluscos. Rev. Mus. Paulista, São Paulo, 19: 97-135.
- BERRY, R. J. & CROTHERS, J. H. 1968. Stabilizing selection in the dog-whelk Nucella lapillus. J. Zool., London, 155: 5-17.
- BERRY, R. J. & CROTHERS, J. H. 1970. Genotypic stability and physiological tolerance in the dog-whelk (Nucella lapillus). J. Zool., London, 162(3): 293-302.
- BERRY, R. J. & CROTHERS, J. H. 1974. Visible variation in the dog-whelk, Nucella lapillus. J. Zool., London, 174(1): 123-74.
- BIGARELLA, J. J. 1946. Contribuição ao estudo da planície litorânea do Estado do Paraná. Arq. Biol. Tecn., Curitiba, 1: 75-113.
- BOFFI, A. V. 1979. Moluscos brasileiros de Interesse Médico e Econômico. São Paulo, FAPESP-Editora Hucitec, 182 p.
- BORN, I. 1778. Index Rerum Naturalium Musei Caesari Vindobonensis. Pars Prima Testacea, Vindobonae, 536 p.
- BORN, I. 1780. Musei Caesarei Vindobonensis. Testacea. Vindobonae, 442 p.
- BURKENROAD, M. D. 1931. Notes on the Louisiana conch, Thais haemastoma Linn. in its relation to the oyster, Ostrea virginica. Ecology, Brooklyn, 12(4): 656-64.

- BUTLER, P. A. 1954. The southern oyster drill. Nat. Shellfish. Ass. Convention Papers, Washington, 67-75.
- CALIXTO, B. 1904. Algumas notas e informações sobre a situação dos Sambaquis de Itanhaem e de Santos. Rev. Mus. Paulista, São Paulo, 6: 490-518.
- CARRIKER, M. R. 1961. Comparative functional morphology of boring mechanisms in gastropods. Am. Zool., Utica, 1(2): 263-66.
- CHAPMAN, C. R. 1955. Feeding habits of the southern oyster drill, Thais haemastoma. Proc. natn. Shellfish. Ass., 46: 169-76.
- CHAPMAN, C. R. 1958. Oyster drill (Thais haemastoma) predation in Mississippi Sound. Proc. natn. Shellfish. Ass., 49: 87-97.
- CLENCH, W. J. 1927. A new subspecies of Thais from Louisiana. Nautilus, Philadelphia, 41: 6-8.
- CLENCH, W. J. 1947. The genera Purpura and Thais in the Western Atlantic. Johnsonia, Cambridge, Mass., 2(23): 61-91.
- CLENCH, W. J. 1954. The occurrence of clines in molluscan populations. Syst. Zool., Washington, 3(3): 122-25.
- COLTON, H. S. 1916. On some varieties of Thais lapillus in the Mount Desert region, a study of individual ecology. Proc. Acad. nat. Sci., Philadelphia, 68: 440-54.
- COLTON, H. S. 1922. Variation in the dog-whelk, Thais (Purpura

- aut.) lapillus. Ecology, Brooklyn, 3: 146-57.
- COOKE, A. H. 1919. The radula in Thais, Drupa, Morula, Concholepas, Cronia, Iopas, and the allied genera. Proc. malac. Soc. Lond., London, 13: 90-110.
- COOLEY, N. R. 1962. Studies on Parorchis acanthus (Trematoda: Digenia) as a biological control for the southern oyster drill Thais haemastoma. Fish. Bull. U. S., Washington, 62(201): 77-91.
- COX, B. A. & MACKIN, J. G. 1974. Studies on a new species of Labyrinthula (Labyrinthulales) isolated from the marine gastropod Thais haemastoma floridana. Trans. Am. micros. Soc., Lancaster, 93(1): 62-70.
- CROTHERS, J. H. 1973. On variation in Nucella lapillus (L.): shell shape in populations from Pembroshire, South Wales, Proc. malac. Soc. Lond., London, 40: 319-27.
- CROTHERS, J. H. 1974. On variation in Nucella lapillus (L.): shell shape in populations from the Bristol Channel. Proc. malac. Soc. Lond., London, 41: 157-70.
- CROTHERS, J. H. 1975a. On variation in Nucella lapillus (L.): shell shape in populations from the south coast of England. Proc. malac. Soc. Lond., London, 41: 489-98.
- CROTHERS, J. H. 1975b. On variation in Nucella lapillus (L.): shell shape in populations from the Channel Islands and northwestern France. Proc. malac. Soc. Lond., London, 41: 499-502.

- CROTHERS, J. H. 1977a. On variation in Nucella lapillus (L.): shell shape in populations towards the southern limit of its European range. J. Molluscan Stud., Reading, 43: 181-88.
- CROTHERS, J. H. 1977b. Some observations on the growth of the common dog-whelk Nucella lapillus (Prosobranchia: Muricacea) in the laboratory. J. Conch., London, 29: 157-162.
- CROTHERS, J. H. 1979. Variation in the dog-whelk Nucella lapillus (L.) from Sullom Voe and other parts of the Shetland Islands. Marine Environmental Research, 2: 311-27.
- CROTHERS, J. H. 1980. Further observations on the growth of the dog-whelk Nucella lapillus (L.) in the laboratory. J. Molluscan Stud., Reading, 46: 181-85.
- CROTHERS, J. H. 1981a. On variation in Nucella lapillus (L.): shell shape in populations from the Solway Firth. J. Molluscan Stud., Reading, 47: 11-16.
- CROTHERS, J. H. 1981b. On variation in Nucella lapillus (L.): shell shape in populations from Orkney and the north coast of Scotland. J. Molluscan Stud., Reading, 47: 182-9.
- CROTHERS, J. H. 1981c. Shell shape variation in Faroese dog-whelks (Nucella lapillus (L.)). Biol. J. Linn. Soc., London, 15: 327-37.
- CROTHERS, J. H. & COWELL, E. B. 1979. On variation in Nucella

lapillus (L.): shell shape in populations from Fensfjorden, Norway: an applied example. J. Molluscan Stud., Reading, 45: 108-14.

D'ASARO, C. N. 1966. The egg capsules, embryogenesis, and early organogenesis of a common oyster predator, Thais haemastoma floridana (Gastropoda, Prosobranchia). Bull. mar. Sci., Coral Gables, 16: 884-914.

D'ASARO, C. N. 1970. Egg capsules of prosobranch mollusks from South Florida and the Bahamas and notes on spawning in the laboratory. Bull. mar. Sci., Coral Gables, 20(2): 414-40.

DALBY, D. H.; COWELL, E. B.; SYRATT, W. B.; CROTHERS, J. H. 1978. An exposure scale for marine rocky shores in Western Norway. J. mar. biol. Ass. U. K., Plymouth, 58: 975-96.

DALL, W. H. 1889. A preliminary catalogue of the shell bearing Marine Mollusks and Brachiopods of the S. E. Coast of the United States. U. S. Nat. Mus., Washington, 37: 1-221.

DAVIDSON, R. G. & CORTNER, J. A. 1967. Mitochondrial malate dehydrogenase: A new genetic polymorphism in man. Science, New York, 157(3796): 1569-1571.

DEMORAN, W. J. & GUNTER, G. 1954. Ability of Thais haemastoma to regenerate its drilling mechanism. Science, New York, 123: 1126.

DODGE, H. 1956. A historical review of the Mollusks of Linnaeus.

Part 4. The genera Buccinum and Strombus of the class Gastropoda. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, 111(3): 153-312.

DUARTE, P. 1968. O Sambaqui visto através de alguns sambaquis. Inst. Pré-História USP, São Paulo, 113 p.

DURVE, V. S. 1964. Molluscs and polychaete worms causing damage to the edible oyster Crassostrea gryphoides (Schlotheim). Curr. Sci., Bangalore, 33: 434.

EBLING, F. J.; SLEIGHT, M. A.; SLOANE, J. F.; KITCHING, J. A. 1959. The ecology of Lough Ine. VII. Distribution of some common plants and animals of the littoral and shallow sublittoral regions. J. Ecol., London, 48: 29-53.

EBLING, F. J.; KITCHING, J. A.; MUNTZ, L.; TAYLOR, C. M. 1964. Experimental observations of the destruction of Mytilus edulis and Nucella lapillus by crabs. J. Anim. Ecol., Cambridge, 33: 23-82.

FIGUEIRAS, A. 1961. Contribución al conocimiento de la malacofauna holocena del Uruguay. Com. Soc. Malac. Uruguay, Montevideo, 1(1): 15-21.

FISCHER, P. H. 1960. Sur l'ontogénèse des gastéropodes. Bull. Soc. géol. Fr., Paris, 1(7): 734-37.

FORD, E. B. 1940. Polymorphism and taxonomy. In: HUXLEY, J. The New Systematics. Oxford, Clarendon Press, p. 493-513.

FRETTER, V. G. & GRAHAM, A. 1963. The origin of Species in

- Littoral Prosobranchs. In: Speciation in the sea.
Syst. Assoc. Publ., London, 5:99-107.
- GARTON, D. & STICKLE, W. B. 1980. Effects of salinity and temperature on the predation rate of Thais haemastoma on Crassostrea virginica Spat. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole, 158: 49-57.
- GMELIN, J. F. 1791. Vermes Mollusca et Vermes Testacea. In: Caroli a Linnaei Systema Naturae per Regna Tria Naturae. Editio 13, Leipzig, 1(6): 3099-3752.
- HEDGPETH, J. W. 1953. An introduction to the zoogeography of the northwestern Gulf of Mexico with reference to the invertebrate fauna. Publ. Inst. mar. Sci., 3(1): 107-224.
- HILDRETH, J. E. & STICKLE, W. B. 1980. The effects of temperature and salinity on the osmotic composition of the southern oyster drill, Thais haemastoma. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole, 159(1): 148-161.
- HOXMARK, R. C. 1970. The chromosome dimorphism of Nucella lapillus (Prosobranchia) in relation to the wave exposure. Nytt. Mag. Zool. 18: 229-238.
- HOXMARK, R. C. 1971. Shell variation of Nucella lapillus in relation to environmental and genetical factors. Norw. J. Zool., London, 19(2): 145-48.
- HYMAN, L. H. 1967. The Invertebrates. Mollusca I. New York, Academic Press, 792 p.
- IHERING, H. 1907. les Mollusques fossiles du Tertiaire et du Crétacé Supérieur de l'Argentine. An. Mus. Nac. B. Aires, Buenos Aires, 14(7): 1-611.

- JURBERG, P. 1971. Observações sobre as variações promovidas pela alimentação nas conchas (coloração e ornamentação) e o comportamento de Thais haemastoma (Linné). Arq. Mus. Nac., Rio de Janeiro, 54: 33-9.
- KITCHING, J. A. 1977. Shell form and niche occupation in Nucella lapillus (L.) (Gastropoda). J. exp. mar. Biol. Ecol., 26: 275-287.
- KITCHING, J. A.; MUNTZ, L.; EBLING, F. J. 1966. The ecology of Lough Ine. XV. The ecological significance of shell and body forms in Nucella. J. Anim. Ecol., Cambridge, 35: 113-26.
- KITTO, G. B. & WILSON, A. C. 1966. Evolution of Malate Dehydrogenase in Birds. Science, New York, 153(3742): 1408-10.
- KITTO, G. B.; WASSARMAN, P. M.; KAPLAN, N. O. 1966. Enzymatically active conformers of mitochondrial malate dehydrogenase. Proc. Nat. Acad. U. S., 56(2): 578-85.
- KNEIP, L. M.; COELHO, A. C. S.; CUNHA, F. L. S.; MELLO, E. M. B. 1975. Informações preliminares sobre a arqueologia e a fauna do Sambaqui do Forte, Cabo Frio. Rev. Mus. Paulista, São Paulo, 22: 89-108.
- LECOINTRE, G.; TINKLER, K.J.; RICHARDS, H. G. 1967. The marine Quaternary of the Canary Islands. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., Philadelphia, 119: 325-41.
- LEONARDOS, O. H. 1938. Concheiros naturais e sambaquis. Avul. Serv. Fom. Prod. Miner., Rio de Janeiro, 37: 1-109.
- LINNAEUS, C. 1767. Systema Naturae per Regna tria Naturae. Editio Duodecima, Reformata, Holmie, 1(2): 533-1327.

- LOPES, H. S. & ALVARENGA, M. 1955. Contribuição ao conhecimento dos moluscos da Ilha Fernando de Noronha - Brasil. Bolm. Inst. Oceanogr., S.Paulo, 4(1-2): 157-90.
- MACHA, N. 1982. Topografia glandular da sola pediosa de *Prosobranchia* marinhos (Gastropoda, Mollusca). Bolm. Zool., Univ. S. Paulo, S.Paulo, 7: 7-14.
- MAGALHÃES, J. & MEZZALIRA, S. 1953. Moluscos fósseis do Brasil. Rio de Janeiro, Biblioteca Científica Brasileira, Série A - IV, Instituto Nacional do Livro, 283 p.
- MANWELL, C. & BAKER, C. M . A. 1970. Molecular biology and the origin of species. Heterosis, Protein Polymorphism and Animal Breeding. Washington, University of Washington Press, 394 p.
- MARINI, A. C. Contribuição ao conhecimento de *Thais mariae* Morretes, 1954 (Gastropoda, Prosobranchia). Revta bras. Zool., São Paulo (no prelo).
- MATTHEWS, H. R. 1968. Notas sobre o gênero *Thais* Roding, 1798 no nordeste brasileiro. Archos Est. Biol. mar. Univ. Ceará, Fortaleza, 8: 37-47.
- MAURY, C. J. 1925. Fósseis Terciários do Brasil com Descrição de Novas Formas Cretáceas. Mon. Serv. Geol. Miner. Brasil, Rio de Janeiro, 4: 1-705.
- MAYR, E. 1977. Populações, espécies e evolução. São Paulo, Ed. Nacional, Ed. da Universidade de São Paulo, 485 p.
- McGRAW, K. A. & GUNTER, G. 1971. Observations on killing of the

Virginia Oyster by the Gulf Oyster Borer, Thais haemastoma, with evidence for a Paralytic Secretion. Proc. natn. Shellfish. Ass., 62: 95-97.

McRITCHIE, R. G. 1968. Effects of thermal and osmotic acclimation on an estuarine gastropod. Diss. Abstr., Ann Arbor, 2297-B.

MEIZEL, S. & MARKERT, C. L. 1967. Malate dehydrogenase isozymes of the marine snail, Ilyanassa obsoleta. Archs. Biophys. Biochim., 122(3): 753-765.

MOORE, H. B. 1936. The biology of Purpura lapillus. I. Shell variation in relation to environment. J. mar. biol. Ass. U. K., Plymouth, 21: 61-89.

MURPHEY, W. H.; KITTO, G. B.; EVERSE, J.; KAPLAN, N. O. 1967. Malate dehydrogenases. I. A survey of molecular size measured by gel filtration. Biochemistry, New York, 6(2): 603-609.

d'ORBIGNY, A. D. 1842. Mollusques. In: SAGRA, R. Histoire physique, politique et naturelle de l'ile de Cuba. 2. Paris, 300 p.

PARODIZ, J. J. 1962. Los moluscos Marinos del Pleistoceno Rioplatense. Com. Soc. Malac. Uruguay, Montevideo, 1(2): 29-46.

PELSENEER, P. 1906. Mollusca. In: Lankester, E. R. (ed.) A Treatise on Zoology. Part 5, London, 355 p.

RADWIN, G. E. 1969. Technique for extraction and mounting of

- gastropod radulae. Veliger, Berkeley, 12(1): 143-144.
- RADWIN, G. E. & WELLS, H. W. 1968. Comparative radular morphology and feeding habits of muricid gastropods from the Gulf of Mexico. Bull. mar. Sci., Coral Gables, 18(1): 72-85.
- RAUTH, J. W. 1968. O Sambaqui do Gomes. Arqueologia, Curitiba, 4: 1-100.
- REEVE, L. A. 1846. Conchologia Iconica. 3. Monograph of the genus Purpura. London.
- RIGHI, G. 1964. Sobre o estômago de Thais haemastoma. An. Acad. bras. Cien., Rio de Janeiro, 36: 189-91.
- RIOS, E. C. 1975. Brazilian Marine Mollusks Iconography. Rio Grande, 331 p.
- ROSEGHINI, M. & FICHMAN, M. 1973. Choline esters and imidazole acids in extracts of the hypobranchial gland of Thais haemastoma. Comp. gen. Pharmac., New York, 4(15): 251-257.
- SANTOS, P. L.; GOUVEA, V. A.; GOUVEA, R. C. S.; PEDRINI, A. G. 1976. Acumulação e perda de radionuclídeos em gastrópodos. Revta. bras. Biol., Rio de Janeiro, 36(3): 659-63.
- SCHUMACHER, C. F. 1817. Essai d'un nouveau système des habitations des vers testacés. i-iv + 1-287. Copenhage.
- SHAW, C. R. & KOEN, A. L. 1968. Starch gel zone electrophoresis of enzymes. In SMITH, I. (ed.) Cromatographic and eletrophoretic techniques, 2nd. ed., Great Britain, Pitman Press, v. 2.

- SIEGEL, L. & ENGLARD, S. 1962. Beef-heart malic dehydrogenases. III. Comparative studies of some properties of M-malic dehydrogenase and S-malic dehydrogenase. Biochim. Biophys. Acta., New York, 64: 101-10.
- SIELING, F. W. 1960. A notable range extension of the Southern Drill, Thais haemastoma floridana, into Chincoteague Bay. Chesapeake Sci., Solomons, 1(3-4): 212-15.
- SIMPSON, J. W. & AWAPARA, J. 1966. The pathway of glucose degradation in some invertebrates. Comp. Biochem. Physiol., London, 18(3): 537-48.
- SMITH, E. H. 1961a. Thais haemastoma (Linné). Cultus, S.Paulo, 10: 1-11.
- SMITH, E. H. 1961b. Variação em Thais haemastoma. Ciênc. Cult., S.Paulo, 13(1): 19-21.
- STAIGER, H. 1950a. Chromosomenzahlen stenoglosser Prosobranchier. Experientia, Basel, 6: 54-6.
- STAIGER, H. 1950b. Chromosomenzahl-Varianten bei Purpura lapillus. Experientia, Basel, 6: 140-42.
- STAIGER, H. 1954. Der Chromosomendimorphismus beim Prosobranchier Purpura lapillus Beziehung zur Oekologie der Art. Chromosoma, Berlin, 6: 419-78.
- STAIGER, H. 1957. Genetical and morphological variation in Purpura lapillus with respect to local and regional differentiation of population groups. Ann. Biol., Paris, 33(5-6): 252-58.

- STICKLE, W. B. & HOWEY, T. W. 1975. Effects of tidal fluctuations of salinity on hemolymph composition of the southern oyster drill Thais haemastoma. Mar. Biol., Berlin, 33(4): 309-22.
- SUGITA, H. & SEKIGUCHI, K. 1983. The developmental appearance of paternal forms of lactate dehydrogenase and malate dehydrogenase in hybrid horseshoe crabs. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole, 165: 436-43.
- THORSON, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. Biol. Rev., Cambridge, 25: 1-45.
- TROSCHER, F. H. 1866. Das Gebiss der Schnecken. 2(2): 97-132, pls. 9-12, Berlin.
- VERMEIJ, G. J. 1972. Intraspecific shore-level size gradients in intertidal molluscs. Ecology, Brooklyn, 53(4): 693-700.
- VERRILL, A. E. 1907. The Bermuda Islands. Part 4 - Geology and Paleontology, and Part 5 - The Coral Reefs. Trans. Acad. Arts. Sci., New Haven, 12: 45-348.
- WEISBORG, N. E. 1962. Late cenozoic gastropods from Northern Venezuela. Bull. Am. Paleont., Ithaca, 42(193): 1-672.
- WILKINS, G. L. 1934. The coloration of Nucella lapillus (L.). J. Conch., London, 20(2): 61-64.
- WOODRING, W. P. 1928. Miocene mollusks from Bowden, Jamaica. Part 2. Gastropods and discussion of results. Contributions to the Geology and Paleontology of the

West Indies. Carnegie Institution, Washington, 564 p.

YANG, S. Y. 1972. Laboratory techniques. Cambridge, Mass.,
Harvard University, 59 p.