

Biologia e anatomia funcional de *Donax gemmula* Morrison (Bivalvia, Donacidae) do litoral de São Paulo, Brasil

Flávio Dias Passos & Osmar Domaneschi

Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. Caixa Postal 11461, 05422-970 São Paulo, São Paulo, Brasil.

ABSTRACT. Biology and functional anatomy of *Donax gemmula* Morrison (Bivalvia, Donacidae) from the littoral of São Paulo, Brazil. *Donax gemmula* Morrison, 1971 is a small bivalve occurring on sandy beaches throughout the Southeastern Brazilian coast to Uruguai. Live specimens were collected from Barequeçaba Beach, São Sebastião, State of São Paulo, Brazil. The animal's behaviour was recorded *in situ* as well as in aquaria, and its functional morphology registered from specimens dissected under stereomicroscope; details of the anatomy were obtained from histological sections. The minute, smooth subglobose shell, and the large, muscular foot provided with a pair of well-developed elevator muscles allow fast burrowing, vital in the disturbed beach environment where the species lives. A vestigial byssal apparatus is present from juvenile through the adult form and this free-living infaunal donacid does not migrate following the rising and ebbing tides. The mantle margins have the middle fold duplicated; besides captured tentacles, the middle folds bear long, filiform, sensory tentacles, the latter restricted to the rear end of the animal. The presence of complete, large, homorhabdic ctenidia; small but very selective labial palps; short and few convoluted intestine, separated from the style sac; and straining tentacles encircling the inhalant aperture reveal the selective suspension feeding habit of the species.

KEY WORDS. Mollusca, sandy beaches, selective suspension feeding, Southwestern Atlantic.

RESUMO. *Donax gemmula* Morrison, 1971 ocorre em praias arenosas da costa sudeste-sul do Brasil até o Uruguai. Espécimes foram coletados na Praia de Barequeçaba, São Sebastião, Estado de São Paulo, Brasil. O comportamento do animal foi registrado "in situ" e em aquários e a morfologia funcional a partir de espécimes dissecados sob estereomicroscópio; detalhes da anatomia foram obtidos a partir de cortes histológicos. A concha pequena, lisa, subglobosa, e o pé grande, muscular, provido de um par de músculos elevadores bem desenvolvidos, permitem escavação rápida, vital em praias sujeitas à intensa ação de ondas onde a espécie vive. Aparato bissal vestigial ocorre desde a fase juvenil à adulta e este donácideo de vida livre, infaunal, não migra acompanhando o ritmo das marés. As margens do manto possuem prega mediana duplicada; além de tentáculos captados, as pregas medianas possuem tentáculos sensoriais filiformes, longos, estes últimos restritos à região posterior do animal. A espécie tem hábito alimentar suspensívoro seletivo, o qual é revelado pela presença de ctenídios grandes, completos e homorháblicos, palpos labiais pequenos e muito seletivos, intestino curto, fracamente sinuoso, separado do saco do estilete cristalino, e tentáculos ramificados formando um crivo em torno da abertura inalante.

PALAVRAS CHAVE. Atlântico sudoeste, Mollusca, praias arenosas, suspensívoro seletivo.

Donax Linnaeus, 1758 está representado na fauna atual por cerca de 64 espécies, a maioria de águas tropicais (ANSELL 1983a). Habitam principalmente praias arenosas expostas a semi-expostas à ação de ondas, onde duas ou mais espécies podem ocorrer lado a lado na mesma praia, ou segregadas em regiões diferentes da faixa entremarés até a profundidades rasas no infralitoral.

Para a costa oeste das Américas são conhecidas 17 espécies de *Donax* (COAN 1983), e para a costa leste dez (MORRISON

1971); destas últimas, *D. denticulatus* Linnaeus, 1758, *D. striatus* Linnaeus, 1767, *D. gemmula* Morrison, 1971, *D. hanleyanus* Philippi, 1847 e *D. vellicatus* Reeve, 1855 ocorrem no Brasil (MORRISON 1971, DOMANESCHI & LOPES 1988-89). RIOS (1994) listou para o litoral brasileiro estas mesmas espécies, com exceção da última.

Donax gemmula ocorre desde o Estado do Espírito Santo, no Brasil, até o Uruguai (RIOS 1994), sendo pouco freqüente no litoral deste último país (FIGUEIRAS & SICARDI 1979).

Das espécies de donacídeos registradas para o litoral brasileiro, somente *D. vellicatus* e *D. gemmula* não foram estudadas quanto à anatomia descritiva e funcional. ESCOFET *et al.* (1979), GIANUCA (1987), AMARAL *et al.* (1990), BORZONE & GIANUCA (1990), CORBISIER (1991), SOUZA & GIANUCA (1995), VAROLI (1996), BORZONE & SOUZA (1997) e ARRUDA & AMARAL (2003) referiram-se a *D. gemmula* em estudos de comunidades de praias arenosas.

A anatomia descritiva de espécies de Donacidae foi abordada por RIDWOOD (1903), PELSENER (1911), GRAHAM (1934a, b), ATKINS (1938a, b), DUVAL (1963), NAKAZIMA (1965), MOUÉZA & FRENKIEL (1974, 1978), ODIETE (1981), HODGSON (1982), ANSELL *et al.* (1999), FISHELSON (2000) e LUZZATO & PENCHASZADEH (2001). Estudos anatomo-funcionais de Donacidae tiveram início com ATKINS (1937a, b); YONGE (1949) foi o primeiro a fazer uma análise mais completa e comparativa dentre os Tellinoidea, adotando *Donax vittatus* (Da Costa, 1778) como representante dos Donacidae. Outras espécies desta família, em sua grande maioria de *Donax*, foram investigadas por PURCHON (1960, 1963), POHLO (1967), WADE (1967, 1969), MOUÉZA (1976), MOUÉZA & FRENKIEL (1976a), NARCHI (1972a, 1974, 1978, 1979), YOLOYE (1977), AMOROUX (1979-80), ANSELL (1981, 1983b) e SALAS-CASANOVA & HERGUETA (1990).

O presente trabalho tem por objetivo o estudo da anatomia descritiva e funcional dos órgãos e estruturas da cavidade palial, e da configuração geral do trato digestivo de *D. gemmula*, procurando entender as adaptações morfológicas e comportamentais da espécie às condições específicas do ambiente em que vive.

MATERIAL E MÉTODOS

Espécimes vivos de *D. gemmula* foram coletados na Praia de Barequeçaba, município de São Sebastião, São Paulo (46° 26'W, 23°49'S). Coletas mensais ao longo de um ano foram feitas durante marés baixas de sizígia, arrastando-se uma peneira de 1 mm de malha pela superfície do sedimento. Os espécimes foram levados aos laboratórios do Centro de Biologia Marinha (CEBIMar), da Universidade de São Paulo (USP), em São Sebastião, São Paulo, e mantidos vivos em aquários com sedimento do local de coleta e água do mar circulante. Nesse centro de pesquisas foram realizadas as observações sobre o comportamento de escavação, a atuação do pé e sífoes, e o registro, sob microscópio estereoscópico, da atuação dos órgãos e estruturas da cavidade palial envolvidas com a filtração da água e a movimentação e seleção de partículas para a ingestão, ou rejeição. Espécimes transportados para o Laboratório de Malacologia do Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências da USP, sobreviveram por curtos períodos (~5 dias) em água do mar não circulante, com temperatura de aproximadamente 21°C e aeração constante.

A anatomia foi observada em espécimes anestesiados com cloreto de magnésio a 2,5%, fixados em formol a 4%, ou Bouin, e preservados em álcool a 70%. Os órgãos que compõem o complexo palial e a massa visceral foram analisados em animais dissecados sob estereomicroscópio e as suas dimensões relati-

vas confirmadas e/ou corrigidas nas ilustrações científicas observando-se espécimes dissecados vivos. Correntes ciliares foram detectadas precipitando-se sobre os órgãos e estruturas partículas como carmim, carborundum e areia triturada.

Para o estudo histológico, espécimes fixados em Bouin acético foram incluídos em paraplasto e cortados seriadamente (5 a 10 µm de espessura), sendo uns espécimes corados com hematoxilina-eosina, e outros pelo método de Mallory, segundo técnicas descritas por BÜCHERL (1965).

Espécimes vivos foram imersos em água do mar contendo partículas de carmim em suspensão para que ingerissem, preenchendo e colorindo o trato digestivo. Essa técnica possibilitou a visualização do trato digestivo em sua posição natural no interior da massa visceral, especialmente em indivíduos desidratados e diafanizados com creosoto.

Conchas íntegras, vazias, e espécimes com partes moles estão depositados no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), lotes "MZSP 40943" e "MZSP 40944".

RESULTADOS

Hábitat e comportamento

Características físicas da Praia de Barequeçaba, bem como a composição e a distribuição espaço-temporal da macrofauna local, foram estudadas por SHIMIZU & RODRIGUES (1999), que classificaram esse ambiente como praia de inclinação suave e protegida da ação das ondas, com sedimento constituído basicamente de areia fina a muito fina (grãos variando de 0,11 a 0,23 mm) e com frações desprezíveis de silte e argila.

Ao longo do período de coletas não se constatou migração de *D. gemmula* acompanhando as variações de marés. A população de *D. gemmula* habita uma faixa da praia de aproximadamente 5 m de largura na zona inferior da região entremarés, normalmente exposta nas marés baixas de sizígia. A espécie enterra-se nos dois primeiros centímetros superficiais e passa despercebida no local, a não ser em períodos de explosão populacional, como observado nos meses de dezembro de 1996 e março de 1997. Nessas ocasiões, quando da descida da maré, a superfície do substrato fica com aparência "enrugada" devido à enorme quantidade de depressões, correspondentes aos locais onde os animais estão enterrados. Entre essas depressões, rastros de poucos centímetros de extensão denunciavam a movimentação horizontal de alguns indivíduos sob a superfície do sedimento.

Removidos da areia e deixados expostos sobre a superfície úmida da praia, espécimes de *D. gemmula* enterram-se prontamente em cerca de 3 segundos. Quando em aquários, submersos em água do mar, pôde-se observar que vibrações e, em menor grau, mudanças bruscas de luminosidade estimulam a protração do pé e início da atividade de escavação. Uma vez enterrados, os animais posicionam-se verticalmente no substrato, mantendo-se ancorados com o pé distendido para o interior do sedimento e sífoes distendidos e em contato com a coluna d'água (Fig. 1). Deslocamentos horizontais sobre o sedimento ocorrem por pe-

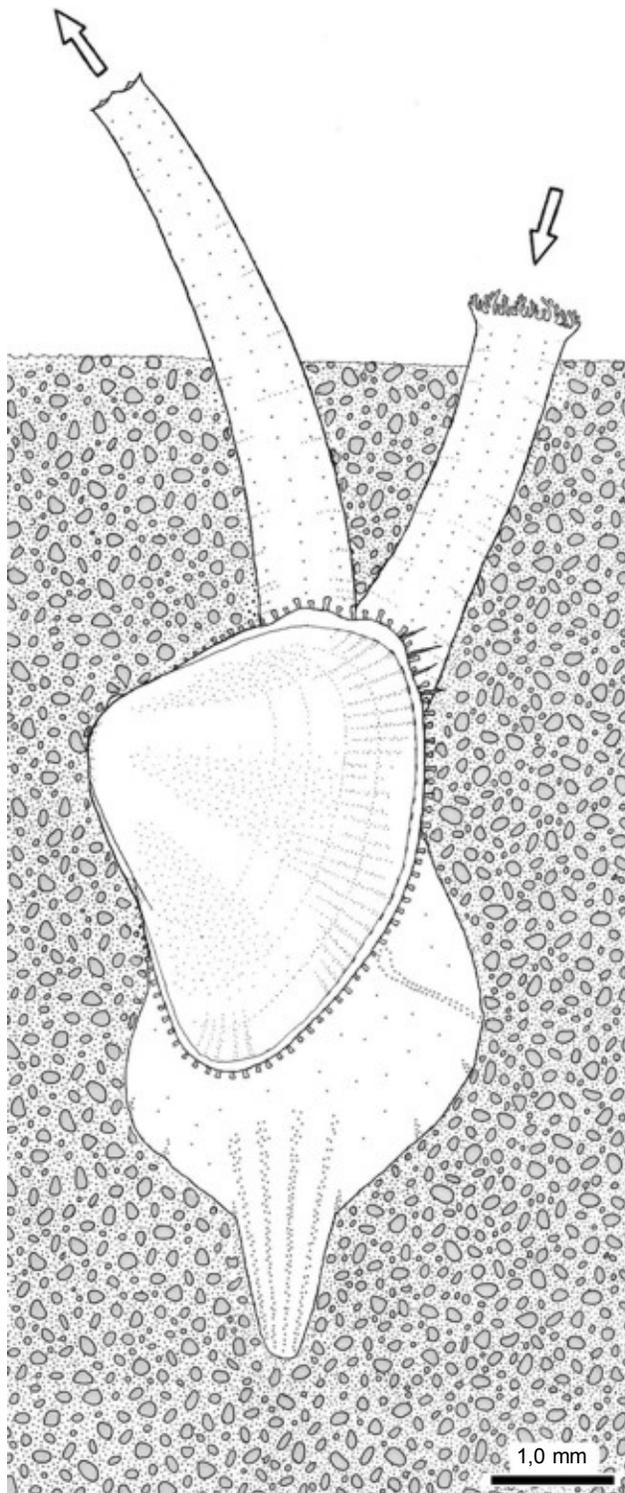


Figura 1. *Donax gemmula*. Espécime no hábitat natural. As setas indicam a direção das correntes inalante e exalante.

quenos “saltos” (“leaping movements”) como referidos para *D. vittatus* por ANSELL (1969): dobrando o pé fortemente sob a concha, e usando da extremidade lanceolada como apoio e alavanca, *D. gemmula* desdobra rápida e vigorosamente o pé, empurrando a concha a uma curta distância. Outro movimento na horizontal foi registrado em condições de laboratório com espécimes livres sobre o fundo plano da Placa de Petri. Distendendo o pé além da concha, pressionando e aderindo-o com muco sobre o fundo de vidro, os espécimes contraíam rapidamente a musculatura retratora e executavam movimentos rápidos e curtos, puxando a concha na horizontal.

Concha

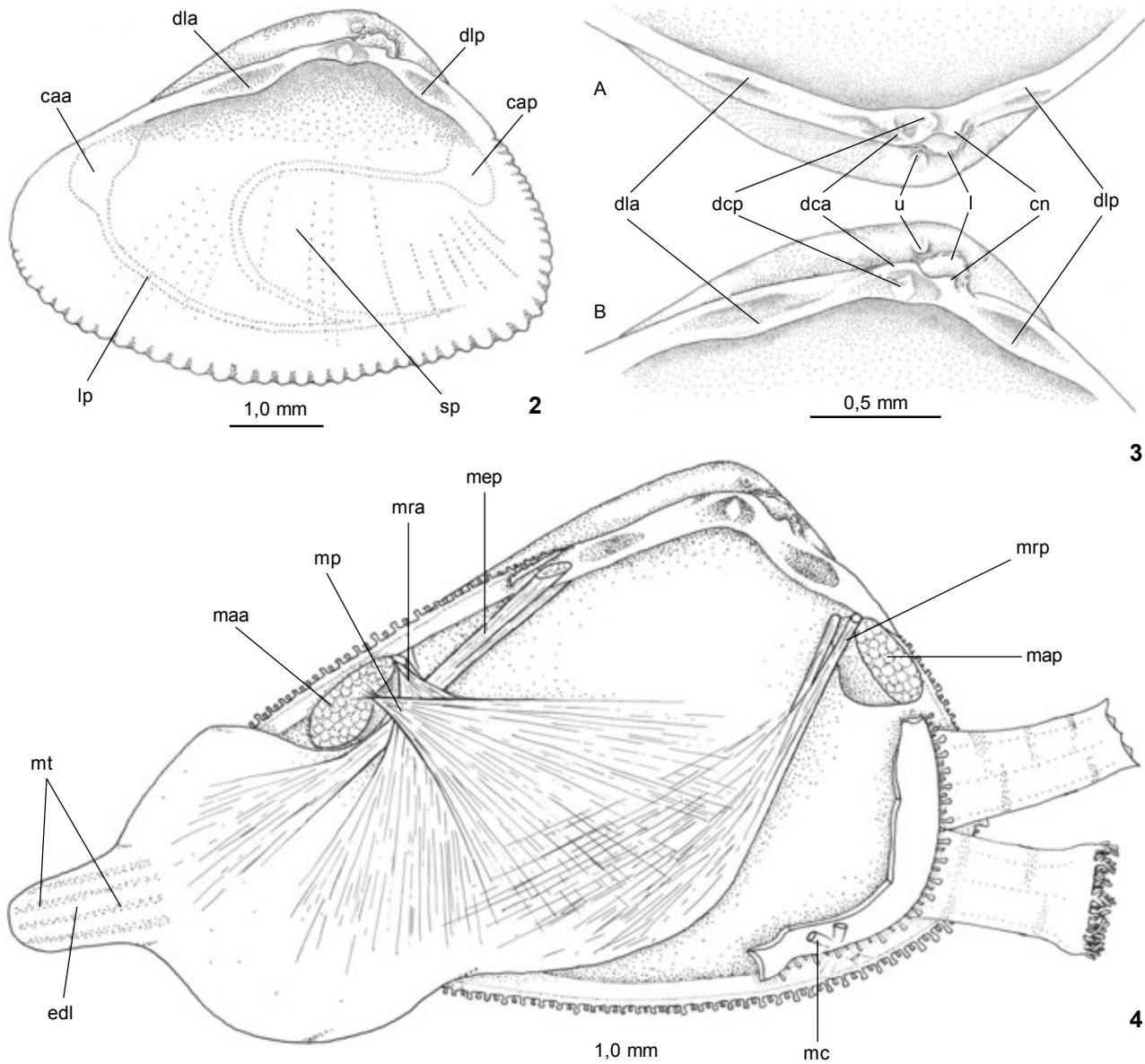
Donax gemmula tem concha (Figs 1-3) triangular-ovalada, subglobosa, equívale e inequilateral, com região anterior aos umbos mais extensa e angulosa do que a posterior. Valvas finas, de brilho vítreo, revestidas por perióstraco fino, transparente e fortemente aderido. Umbo em posição submediana posterior, opistógiro, proeminente, moderadamente arredondado e formando ângulo em torno de 90°. Carena radial fraca, uniformemente arredondada, estende-se do umbo até a margem ventral posterior da valva.

A ornamentação externa é constituída por costelas radiais muito baixas, planas a suavemente arredondadas, regularmente espaçadas e mais conspicuas nas proximidades da carena radial. Ligamento externo opistodético, com área em redor lisa, a não ser por finas linhas de crescimento. Depressão tênue, estreita, alongada, igualmente ornamentada por linhas de crescimento presente na região dorsal, anterior aos umbos. Coloração de fundo esbranquiçada, ou em tons de cinza, ou raramente castanho claro, com faixas geralmente trirradiais, pálidas, de cor púrpura, visíveis no interior da concha em tons mais vivos.

Margem dorsal anterior das valvas aproximadamente reta, inclinada, e confluindo com a margem anterior curta, uniformemente arredondada. Margem dorsal posterior convexa, continuando-se pela margem posterior estreita, baixa, uniformemente arredondada, correspondendo à extremidade terminal da carena radial. Margem ventral ligeiramente convexa, com a face interna guarnecida com dentículos subiguais ao longo da margem ventral, diminuindo gradativamente em direção dorsal nas margens anterior e posterior. Quando fechadas os dentículos de uma valva encaixam-se alternadamente com os da outra, vedando completamente a abertura da concha.

Superfície interna lisa, brilhante. Linha palial contínua, conspicua; seio palial amplo, profundo, estendendo-se até a altura do dente lateral anterior (Fig. 2). Cicatrizes dos músculos retrator anterior do pé e do adutor anterior unidas, de contorno ovalado; cicatrizes do retrator posterior do pé e do adutor posterior unidas, de contorno elíptico. Cicatrizes dos músculos cruciforme e elevador do pé indistinguíveis.

Charneira arqueada, estreita; ligamento assentado em calosidade ninfal curta, proeminente (Fig. 3). Valvas com dois dentes cardinais e dois laterais. Dente cardinal posterior da valva direita forte, proeminente; cardinal anterior reduzido, seme-



Figuras 2-4. *Donax gemmula*: (2) face interna da valva direita; (3) região da charneira – (A) valva esquerda, (B) valva direita; (4) musculatura vista pelo lado esquerdo. (caa) Cicatriz do músculo adutor anterior, (cap) cicatriz do músculo adutor posterior, (cn) calosidade ninfal, (dca) dente cardinal anterior, (dcp) dente cardinal posterior, (dla) dente lateral anterior, (dlp) dente lateral posterior, (edl) extremidade distal lanceolada do pé, (l) ligamento, (lp) linha palial, (maa) músculo adutor anterior, (map) músculo adutor posterior, (mc) músculo cruciforme, (mep) músculo elevador do pé, (mp) músculo protractor do pé, (mra) músculo retrator anterior do pé, (mrp) músculo retrator posterior do pé, (mt) feixes musculares transversais organizados em fileiras paralelas, (sp) seio palial, (u) umbo.

lhante a um ligeiro espessamento da margem da valva. Cardinais da valva esquerda subiguais, fortes, proeminentes, limitando ampla fosseta de encaixe do cardinal posterior da valva oposta. Dentes laterais proeminentes, o anterior mais alongado em ambas as valvas.

Pé e musculatura associada

O pé de *D. gemmula* (Figs 1 e 4) é fortemente comprimido, muito ativo e alcança o comprimento da concha quando totalmente protraído. A região distal tem extremidade lanceolada, precedida por uma porção delgada, expandida, formando lobos

dorsal e ventral. A região proximal do pé abriga a massa visceral e seu epitélio de revestimento é ciliado.

Parte da musculatura intrínseca do pé é visível, por transparência na região distal lanceolada, formando de quatro a cinco faixas branco-leitosas paralelas ao eixo longitudinal desta região (Fig. 4). Essas faixas, constituídas por feixes musculares transversais, prolongam-se para o interior das porções lobulares. Feixes transversais isolados ocorrem no interior dos lobos dorsal e ventral do pé e por toda a região proximal, dispersos por entre as gônadas, divertículos digestivos e alças do intestino. Feixes musculares pouco conspicuos e orientados obliquamente ocorrem nas paredes laterais do pé.

A musculatura extrínseca constitui-se de um par de músculos protratores, dois pares de retratores (anterior e posterior) e um par de elevadores do pé (Fig. 4).

O músculo protrator de cada lado do corpo penetra entre os feixes do músculo adutor anterior, fixando-se junto com as fibras deste na valva respectiva. A partir da inserção na valva, cada protrator sofre uma torção à medida que penetra na região proximal do pé, onde se irradia em leque, formando a camada muscular mais externa desse órgão.

O retrator anterior de cada lado do corpo apóia-se sobre a face dorsal do músculo adutor anterior, onde se fixa à valva da concha. Cada retrator sofre uma torção à medida que penetra no pé, e suas fibras irradiam-se por todo o interior do lobo ventral da região distal, e pela porção proximal do pé, formando uma camada tênue.

O músculo retrator posterior de cada lado se fixa à valva da concha apoiado sobre o dorso do músculo adutor posterior. Estes retratores confluem sob o rim onde suas fibras se inter cruzam, as do lado direito irradiando-se por toda a lateral esquerda do pé, e vice-versa, cada qual formando uma camada muscular tênue.

Os músculos elevadores, os mais desenvolvidos de toda a musculatura extrínseca do pé, fixam-se na concavidade dorsal da concha na altura dos dentes laterais anteriores. A partir da inserção na concha esses músculos confluem sob o adutor anterior para formar um feixe único e se separar imediatamente, suas fibras penetrando em grande número na região lanceolada distal, com pequena contribuição para cada uma das porções lobulares do pé. No lobo ventral localiza-se a glândula do bisso, diminuta e vestigial, que se comunica com o exterior por um estreito canal ciliado (Fig. 6). Essa glândula é visível em espécimes vivos por transparência do pé, mas melhor visualizada em animais corados com paracarmim e diafanizados. A abertura do canal ciliado situa-se no ápice de uma papila, que nos juvenis recém recrutados tem desenvolvimento semelhante ao da região lanceolada, dando ao pé aparência bifurcada, como descrito e ilustrado por CHANLEY (1969) para as formas juvenis de *D. variabilis* Say, 1822. A papila não se desenvolve proporcionalmente ao crescimento do animal, tornando-se pouco conspícua no adulto.

Manto

Os lobos do manto de *D. gemmula* são delgados e transparentes, a não ser por suas margens livres espessadas pelo maior

desenvolvimento do tecido conjuntivo e pela presença da musculatura palial e das pregas típicas, externa, mediana e interna.

Os lobos do manto estão unidos pelo istmo e em mais quatro regiões. No dorso, a partir das extremidades anterior e posterior do istmo até os dentes laterais da concha, os lobos estão fusionados envolvendo completamente as pregas internas e medianas, de tal modo que a face interna da prega externa secreta um revestimento contínuo de perióstraco sobre as duas valvas. Essa fusão dorsal estende-se sobre e oculta a face dorsal dos músculos adutores, envolvendo agora apenas as pregas internas. Outros dois pontos de fusão, e envolvendo apenas as pregas internas, situam-se na região posterior, entre os sífões exalante e inalante, e na base deste último, onde se localiza o músculo cruciforme. A partir deste músculo os dois lobos e respectivas pregas permanecem livres, deixando uma ampla abertura para a saída e atuação do pé.

A prega interna, livre por toda a extensão da abertura pediosa, constitui-se de uma crista epitelial muito baixa e delgada.

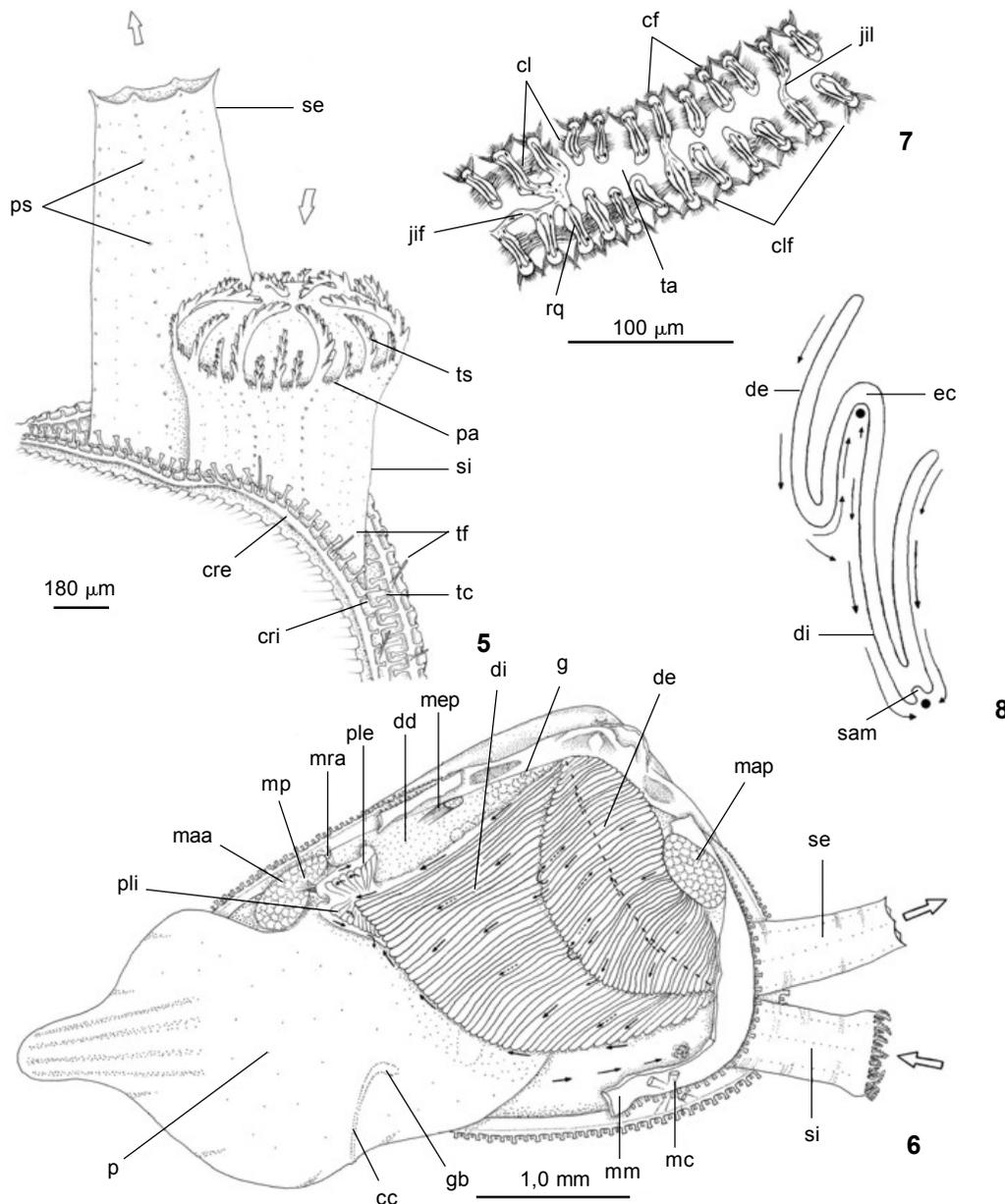
A prega mediana está subdividida em duas cristas epiteliais delgadas e baixas, melhor visíveis aos lados da base dos sífões (Fig. 5). Cada uma das cristas possui uma fileira de tentáculos cilíndricos com extremidade livre capitada, sensíveis a estímulos mecânicos. Os tentáculos da crista interna são mais alongados, especialmente aos lados dos sífões e do músculo cruciforme, e os da crista externa mais próximos entre si. Tentáculos filiformes, não captados, com o dobro do comprimento daqueles da crista interna projetam-se do sulco entre as cristas na região dos sífões e do músculo cruciforme (Fig. 5). Em espécimes com cerca de 5 mm de comprimento verificou-se, em cada lobo do manto, até sete desses tentáculos, os quais exibem movimentos espontâneos de chicotada, envolvendo praticamente só a extremidade distal. Pouco sensíveis a estímulos mecânicos, esses tentáculos filiformes reagem prontamente em resposta a componentes químicos dos fixadores usados, uma vez que se contraem fortemente, dificultando sua identificação em muitos dos espécimes analisados.

A prega externa é de difícil visualização em animais vivos; em cortes histológicos distingue-se como uma evaginação baixa, fortemente aposta à crista externa da prega mediana.

Espécimes com as valvas ligeiramente afastadas, pé e sífões retraídos, mantêm uma corrente inalante ativa; impedem que partículas muito grandes ou indesejáveis penetrem na cavidade palial, mantendo os tentáculos da crista interna da prega mediana alternados com os do lobo oposto. Quando da protração do pé e sífões, as margens do manto se apõem à superfície lateral desses órgãos, mantendo os tentáculos interdigitados no restante da abertura pediosa.

Músculo cruciforme e órgão sensorial associado

O músculo cruciforme e o órgão sensorial associado situam-se no interior do tecido resultante da união das pregas internas dos lobos do manto, junto à base do sífão inalante (Figs 4 e 6). O órgão sensorial, como é característico para as espécies de *Donax*, não se abre para o espaço sifonal.



Figuras 5-8. *Donax gemmula*: (5) detalhe da região ventral posterior evidenciando os sífões e a margem do manto. As setas indicam as correntes inalante e exalante; (6) topografia da cavidade do manto, após a remoção da valva e lobo do manto do lado esquerdo do animal; (7) representação esquemática de uma secção transversal aos filamentos de uma demibrânquia; (8) representação esquemática de um corte perpendicular ao eixo de um ctenídio. As setas indicam as correntes de seleção e os círculos negros as correntes de aceitação em direção oral. (cc) Canal ciliado, (cf) cílios frontais, (cl) cílios laterais, (clf) cílios eu-látero-frontais, (cre) crista externa da prega mediana da margem do manto, (cri) crista interna da prega mediana da margem do manto, (dd) divertículo digestivo, (de) demibrânquia externa, (di) demibrânquia interna, (ec) eixo do ctenídio, (g) gônada, (gb) glândula do bisso, (jif) junção interfilamentar, (jil) junção interlamelar, (maa) músculo adutor anterior, (map) músculo adutor posterior, (mc) músculo cruciforme, (mep) músculo elevador do pé, (mm) margem do manto, (mp) músculo protractor do pé, (mra) músculo retrator anterior do pé, (pa) papila da abertura sífonal, (p) pé, (ple) palpo labial externo, (pli) palpo labial interno, (ps) papila sensorial da parede externa do sífão, (rq) reforço de quitina, (sam) sulco alimentar marginal, (se) sífão exalante, (si) sífão inalante, (ta) tubo aquífero, (tc) tentáculo capitado da prega mediana, (tf) tentáculo filiforme da prega mediana, (ts) tentáculo da abertura sífonal.

Sifões

Os sifões são separados, do tipo A de YONGE (1948, 1957, 1982, 1983) (Figs 1 e 5), o inalante alcançando o comprimento da concha, e o exalante duas vezes essa dimensão, quando completamente distendidos.

O sifão inalante tem diâmetro praticamente uniforme em toda sua extensão e possui uma coroa de tentáculos curvados em direção ao centro da abertura, com um arranjo definido em três séries rigorosamente alternadas, de modo a se constituir num crivo eficiente contra a penetração de partículas indesejáveis arrastadas pela corrente inalante. Seis tentáculos maiores em uma série primária alternam-se com seis de comprimento intermediário em uma série secundária, e doze menores numa terciária. Projeções papiliformes, em número de 48, interpõem-se entre os tentáculos das três séries. Cada tentáculo apresenta ramificações laterais digitiformes, raramente bifurcadas, alternadas de um lado e outro. Variações nesse padrão incluem falta de alguns tentáculos da série terciária, de papilas, e a presença de alguns dos tentáculos primários e secundários com anormalidades no comprimento e ramificações.

No epitélio externo do sifão inalante ocorrem seis séries longitudinais de papilas diminutas, que terminam na base dos tentáculos da série primária, mais evidentes em animais totais corados com paracarmim e diafanizados. Essas séries longitudinais correspondem à posição dos seis cordões nervosos que percorrem toda a extensão do sifão inalante, imersos no tecido conjuntivo da parede sifonal.

O sifão exalante possui base larga e diminui em diâmetro em direção à extremidade livre. Sua abertura é de menor calibre que a do inalante e guarnecida por seis crenulações suaves, na base das quais terminam, como no inalante, séries longitudinais de papilas e cordões nervosos.

O sifão inalante distende-se retilineamente e mantém a abertura rente, ou ligeiramente acima ou abaixo da superfície do sedimento. Reage prontamente ao acúmulo de partículas que se precipitam à passagem das ondas, retraíndo-se ligeira ou profundamente para o interior do sedimento, à medida que fecham a abertura e aproximam os tentáculos. Cessando o estímulo o inalante protraí, desobstruindo a passagem no sedimento e expondo a abertura inalante. Soterrado por muito sedimento, *D. gemmula* migra na vertical para uma posição que lhe permita expor novamente as aberturas sifonais para fora do substrato. O exalante é distendido, curvado em direção dorsal e com a abertura afastada do sedimento, lançando fezes e excretas para longe da corrente inalante (Fig. 1).

As aberturas e paredes sifonais são sensíveis a estímulos mecânicos como o toque com estilete, pinça ou precipitação de partículas minerais, bem como ao aumento ou diminuição brusca da luminosidade; ambos os sifões retraem-se e voltam à posição normal imediatamente. A estímulos repetidos com muita frequência ou intensidade, o animal reage como um todo, enterrando-se mais profundamente e mantendo a extremidade livre dos sifões sob ou rente à superfície do sedimento por tempos prolongados.

Cavidade do manto

A disposição dos órgãos e estruturas da cavidade do manto de *D. gemmula* (Fig. 6) assemelha-se àquela já ilustrada para outras espécies de *Donax*. Sua estrutura e funcionamento são descritos a seguir.

Ctenídios

Os ctenídios são eulamelibrânquios, homorháblicos na concepção de RIDWOOD (1903), e formados por duas demibrânquias completas de cada lado, com ampla superfície para a filtração da água (Fig. 6). Ondulações são frequentes em espécimes fixados, as quais não podem ser confundidas com pregas incipientes.

A demibrânquia externa é menor em altura que a interna e sua lamela ascendente possui extensão supraxial com área igual à da porção infraxial. Sulco alimentar marginal, raso, ocorre somente na demibrânquia interna.

Junções interfilamentares regularmente alinhadas e paralelas ao eixo ctenidial dão aos ctenídios a aparência de um retículo. Septos de junção interlamelar ocorrem regularmente delimitando os tubos aquíferos (Fig. 7). Internamente os filamentos possuem reforço de quitina, mais desenvolvido nas paredes laterais. Fibras musculares presentes nos septos de junção interfilamentar e interlamelar interferem no distanciamento entre os filamentos e entre as lamelas das demibrânquias, e conseqüentemente no fluxo de água que circula pelos ctenídios.

Cada filamento possui uma faixa longitudinal de cílios frontais, de igual comprimento, os quais tornam-se gradativamente mais longos próximo à margem livre da demibrânquia interna, dando origem aos cílios terminais que ladeiam longitudinalmente o sulco alimentar marginal. Cílios terminais ocorrem também na margem livre da demibrânquia externa, embora restritos à face dos filamentos voltada para o manto. De cada lado da faixa de cílios frontais ocorre uma fileira de cílios eulátero-frontais, responsáveis pela retenção das partículas trazidas pela corrente inalante. Cílios pró-látero-frontais, como descrito por ATKINS (1938b) para *D. vittatus*, não foram detectados em *D. gemmula* com as técnicas histológicas empregadas. Aos lados de cada filamento ocorre ainda uma faixa longitudinal de cílios laterais, responsáveis pela circulação da água através dos ctenídios.

Todo material introduzido na cavidade palial através da corrente inalante e que atinge a lamela ascendente da demibrânquia externa é conduzido em direção à margem livre, onde os cílios terminais desviam partículas grandes ou aglomerados de partículas para a lamela descendente da demibrânquia interna (Fig. 8). Partículas pequenas podem ter o mesmo destino ou, mais comumente, serem captadas pelos cílios frontais da lamela descendente dessa demibrânquia externa e conduzidas em direção ao eixo ctenidial. Deste são transferidas em direção dorsal e anterior para o sulco oral distal, onde uma forte corrente as conduz para o sulco oral entre as bases dos palpos labiais.

Em ambas as lamelas da demibrânquia interna os cílios frontais conduzem material em direção à margem livre, exceção feita a uma faixa estreita da lamela descendente onde esses cílios atuam em direção contrária, transportando partículas para o eixo ctenidial.

Ao atingir a margem livre da demibrânquia interna, partículas pequenas são conduzidas para o interior do sulco alimentar marginal, onde são aglutinadas em muco e conduzidas anteriormente para ingestão, ou nova seleção pelos palpos. Partículas grandes ou aglomerados de partículas são capturados pelos cílios terminais, que podem descartá-las diretamente para o manto ou para o epitélio da massa visceral. Esse tipo de material pode ser transportado a curtas distâncias em direção anterior numa corrente lábil, criada pelos cílios terminais, antes de ser descartado e raramente chegando aos palpos labiais.

Palpos labiais

A associação do ctenídio aos palpos labiais é do tipo III de STASEK (1963) (Fig. 9). Os palpos, de forma trigonal-lamelar (Figs 6 e 9), são muito pequenos comparativamente aos ctenídios, com comprimento corresponde a aproximadamente 1/7 daquele da concha. As faces internas possuem poucas pregas, cujo número varia com o crescimento do indivíduo, uma vez que espécimes com concha de 4,0 e 7,0 mm de comprimento possuíam 10 e 14 pregas, respectivamente. A área pregueada de cada palpo está circunscrita por uma faixa lisa, ciliada, ampla na margem em contato com a extremidade livre da demibrânquia interna.

Partículas em contato com os cílios da face lisa, externa, são removidas para a ampla margem lisa interna desses órgãos, e daí para a área pregueada. Para esta área pregueada chegam partículas isoladas vindas pelo sulco oral distal, pela face frontal dos filamentos mais anteriores da demibrânquia interna e pelo sulco alimentar marginal. Partículas aglutinadas em cordão mucoso que chegam através da porção distal do sulco oral e pelo sulco alimentar marginal passam diretamente para a boca.

As correntes ciliares nas faces pregueadas dos palpos (Figs 9 e 10) exercem seleção rigorosa do material a ser ingerido. Cinco correntes são identificadas sobre essa face. Uma corrente mais ativa (a) transporta partículas e aglomerados de partículas perpendicularmente às cristas das pregas. A forte inclinação destas determinam que o material seja conduzido em direção ventral e anterior, podendo chegar à boca ou ser transferido para uma forte corrente de rejeição (b) ao longo da faixa lisa anterior do palpo. O material nesta corrente "b" é conduzido para a extremidade livre distal do órgão, de onde é descartado para o manto ou para o epitélio da massa visceral. As correntes restantes, ao longo das faces e cristas das pregas e dos sulcos entre elas, são em sentido longitudinal e atuam como mecanismos de aproveitamento ou rejeição. Estas correntes impedem que parte do material que chega à face pregueada seja descartado imediatamente.

Uma corrente (c) conduz partículas longitudinalmente

sobre a crista das pregas, e para o trato de rejeição "b". Para este mesmo trato de rejeição chegam partículas muito finas que precipitam para o assoalho do sulco entre as pregas (corrente "d"). Uma corrente longitudinal (e), ao longo da face aboral de cada prega, atua no reaproveitamento de partículas, capturando-as das correntes "a" e as mantendo sobre o palpo para re-seleção.

A ação conjunta das correntes ciliares sobre a face pregueada fornece indícios das adaptações dos palpos para lidarem com correntes inalantes densa ou fracamente carregadas de suspensão. Partículas isoladas, ou aglomerados de partículas precipitados em grande quantidade sobre as pregas são imediatamente capturados pelas correntes "a" e "c" e conduzidos para o trato de rejeição "b" na margem livre do palpo. Essa rejeição se acentua quando a atividade muscular dos palpos altera a inclinação ou aproximação das pregas, ou causa o enrolamento do órgão. Inclinando as pregas umas sobre as outras, ou aproximando-as mesmo que eretas, o bivalve cria uma barreira à penetração de partículas entre elas, fazendo com que predominem as correntes de rejeição "a" e "c". O enrolamento do órgão promove igual barreira e facilita a captação de materiais pela corrente de rejeição "b".

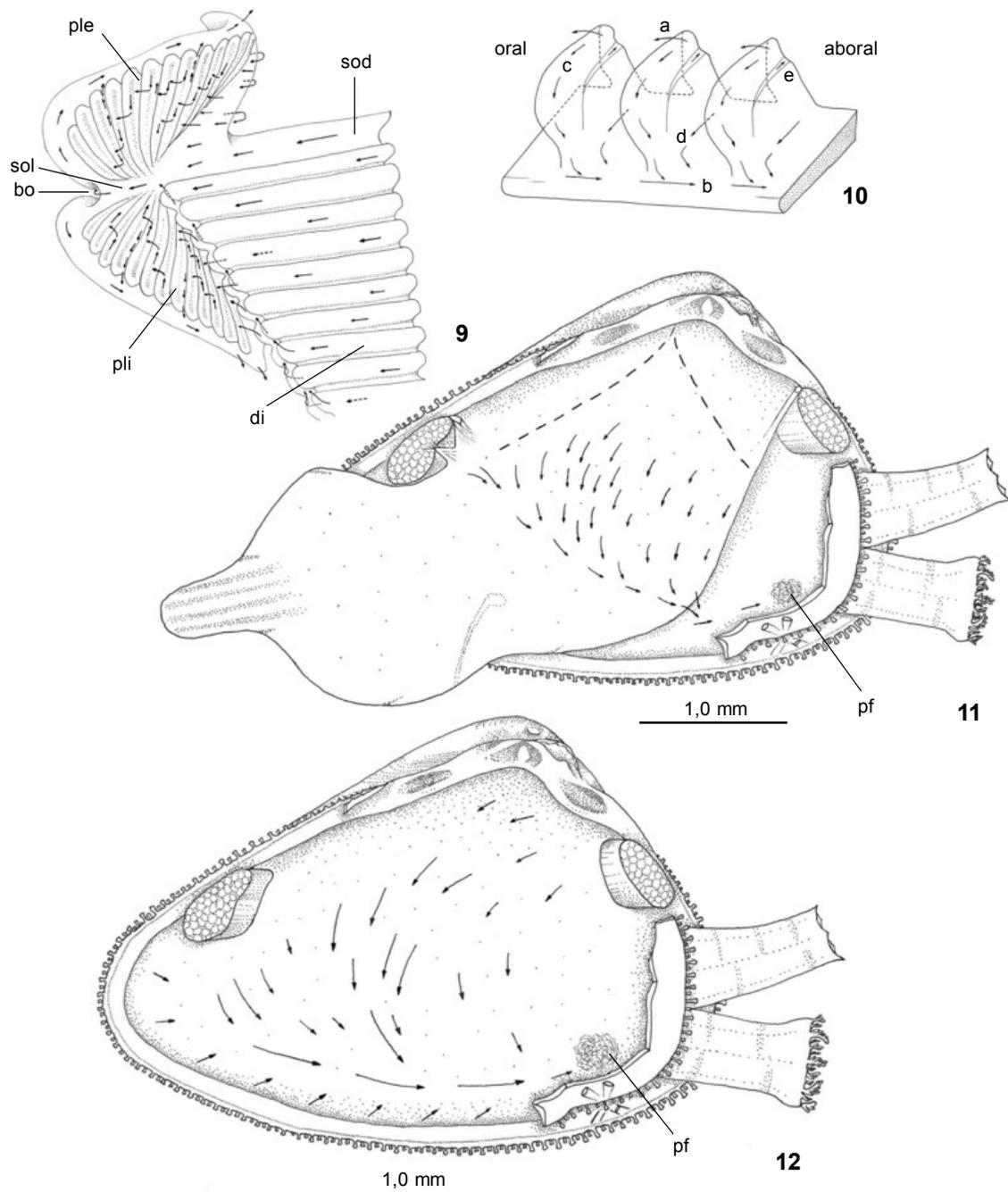
Afastando as pregas e expondo as faces aborais destas, partículas conduzidas pelas correntes "a" podem precipitar sobre, ou serem capturadas pelo trato ciliar nessa face aboral (corrente "e"), e serem conduzidas em direção à extremidade proximal das pregas. Após curta permanência nesse trato "e", as partículas são novamente capturadas por cílios próximos à crista das pregas (corrente "a") e lançadas em direção anterior, quando podem ser rejeitadas ou novamente capturadas pelos cílios da face aboral das pregas adjacentes.

A ação conjunta das correntes "a" e "e" fazem com que partículas isoladas ou pequenos aglomerados permaneçam por mais tempo sobre a face pregueada, sendo gradativamente selecionados para a ingestão ou rejeição. Essa mesma atuação conjunta de "a" e "e" é responsável pela trajetória em ziguezague do material, conduzindo-o agora em direção à base dos palpos e evitando que alcancem o forte trato de rejeição "b" na margem lisa do órgão. Correntes em ziguezague são mais evidentes quando há pequenas quantidades de partículas finas e isoladas sobre os palpos.

Mesmo em condições de baixa concentração de partículas em suspensão na água, o material selecionado que chega à base dos palpos pode não ser prontamente transferido para a boca, sendo aglutinado em muco e capturado para rejeição pelos cílios do trato de rejeição "b" que se inicia junto ao lábio.

Correntes ciliares sobre o epitélio da massa visceral

O material em contato com o epitélio da massa visceral é transportado em direção ventral, e concentrado num trato ciliar de rejeição situado ao longo da região alcançada pela margem livre da demibrânquia interna (Fig. 11). Neste trato é conduzido em direção ao "calcanhar" do pé e transferido para os tratos de rejeição no manto.



Figuras 9-12. *Donax gemmula*: (9) detalhe da região de contato da demibrânquia interna com os palpos labiais do lado esquerdo do animal. As setas indicam as correntes de seleção; (10) Representação semi-esquemática da estrutura das pregas dos palpos labiais e respectivas correntes ciliares. (a) corrente de aceitação e/ou rejeição de crista a crista das pregas, (b) corrente de rejeição ao longo da faixa lisa da face interna do palpo, (c) corrente longitudinal de rejeição ao longo da crista da prega, (d) corrente longitudinal de rejeição ao longo do sulco entre as pregas, (e) corrente longitudinal de reaproveitamento de material, ao longo do patamar na face aboral da prega; (11) Correntes ciliares sobre o epitélio da porção do pé que abriga a massa visceral. (---) linha limítrofe da demibrânquia interna; (12) Correntes ciliares na superfície do lobo direito do manto. (bo) Boca, (di) demibrânquia interna, (pf) acúmulo de pseudofezes na base do sifão inalante, (ple) palpo labial externo, (pli) palpo labial interno, (sod) sulco oral distal, (sol) sulco oral lateral.

Embora predomine a rejeição, partículas em contato com o epitélio da massa visceral podem ser capturadas pelos cílios da demibrânquia interna ou da face lisa dos palpos, e submetidas a seleção nestes últimos órgãos.

Correntes ciliares sobre o epitélio do manto

O material que entra em contato com o epitélio do manto (Fig. 12) é conduzido em direção ventral e anterior, e transferido para uma corrente intensa de rejeição iniciando sob o músculo adutor anterior. Para este mesmo trato de rejeição convergem partículas que precipitam sobre a face interna da prega interna do manto.

Todo o material removido da superfície do manto, e aquele proveniente das correntes de rejeição nos ctenídios, nos palpos labiais e no epitélio da massa visceral, é concentrado junto à abertura proximal do sifão inalante. Neste local é acumulado e expelido através do sifão inalante por forte adução das valvas.

Trato digestivo

A configuração geral do trato digestivo de *D. gemmula* está representada na figura 13. A boca, aposta ao músculo adutor anterior, comunica-se pelo esôfago com a região globular do estômago de paredes finas, frágeis e semitransparentes. Do lado direito e posterior do teto do estômago projeta-se um apêndice (= ceco póstero-dorsal de YONGE 1949), pequeno, de difícil visualização. Do teto projeta-se ainda o capuz dorsal cônico, pequeno, que se curva em direção à esquerda e posterior. Iniciando-se sob o capuz, e do lado esquerdo do estômago, situa-se a bolsa esquerda, ampla e alongada em direção posterior. Essa bolsa abre-se no estômago próximo à desembocadura do esôfago e recebe vários dutos provenientes dos divertículos das glândulas digestivas. Junto à desembocadura da bolsa esquerda no estômago abre-se o ceco esquerdo, curto e cilíndrico, o qual recebe dutos das glândulas digestivas à medida que se prolonga em direção ventral. Do lado direito e ventral à abertura do esôfago situa-se a desembocadura do ceco direito, pouco profundo, o qual recebe os dutos restantes dos divertículos das glândulas digestivas.

O saco do estilete cristalino e o intestino abrem-se no assoalho do estômago, independentes entre si. O saco do estilete, cônico e reto, prolonga-se em direção ventral, ligeiramente inclinado para a esquerda, podendo sua extremidade distal em fundo cego tocar na delgada musculatura pediosa e ser vista em espécimes íntegros devido à semitransparência do epitélio da massa visceral.

O intestino tem início no estômago a partir de uma abertura localizada à direita e ligeiramente dorsal e anterior à abertura do saco do estilete cristalino. Emergindo do estômago o intestino projeta-se para a esquerda e ventralmente, descrevendo três alças à frente do saco do estilete. Ao atingir a extremidade distal deste último, o intestino muda seu curso em direção dorsal, posterior ao saco do estilete, toca a parede posterior do estômago e desvia-se em direção posterior para penetrar o pericárdio, ventrículo, e finalmente desembocar através do ânus, apostado à face ventral do músculo adutor posterior.

DISCUSSÃO

Donax gemmula é endêmica no Atlântico Sul, do Espírito Santo, Brasil, até o Uruguai (RIOS 1994). No litoral de São Paulo é registrado desde os estudos de IHERING (1897) e LANGE DE MORRETES (1949), que identificaram espécimes coletados em São Sebastião como *D. obesa* e *D. tumida*, respectivamente (MORRISON 1971). AMARAL *et al.* (1990), MIGOTTO *et al.* (1993) e ARRUDA & AMARAL (2003) confirmam a ocorrência da espécie na região entremarés de praias dessa mesma localidade, embora SALVADOR *et al.* (1998) não a tenham encontrado em praias no centro-norte da Ilha de São Sebastião. No litoral paulista foi encontrada também na região entremarés de praias muito protegidas do sistema estuarino de Santos (CORBISIER 1991), e de praias semi-expostas do Guarujá (VAROLI 1996).

Aspectos da ecologia de *D. gemmula* são bem conhecidos em relação a populações vivendo em praias expostas, tipo dissipativas, do Paraná e Rio Grande do Sul. No primeiro Estado a espécie ocorre desde a zona de saturação (faixa inferior da região entremarés) (SOUZA & GIANUCA 1995), até o infralitoral superior (BORZONE & SOUZA 1997). Na Praia do Cassino (RS), localidade-tipo da espécie (MORRISON 1971), *D. gemmula* habita a região do infralitoral superior, mais sujeita à influência da arrebentação de ondas (ESCOFET *et al.* 1979, GIANUCA 1987, BORZONE & GIANUCA 1990).

Como ressaltado por MORRISON (1971), o pequeno tamanho alcançado pelos indivíduos de *D. gemmula* é peculiar para a espécie, sendo esta uma das menores do gênero *Donax*, registradas nas revisões do grupo feitas por MORRISON (1971), COAN (1973, 1983), SUBBA RAO & DEY (1986), SALAS-CASANOVA (1987) e SICARDI (1993). Na população estabelecida na Praia de Barequeçaba o comprimento máximo da concha foi em torno de 7,0 mm.

O ambiente físico de praias arenosas apresenta condições extremamente variáveis, com o ritmo das marés e a exposição às ondas causando instabilidade do substrato e aumentando o risco de exposição da macroinfauna a predadores e transporte pelas ondas. O comportamento migratório acompanhando a subida e descida das marés, comum entre as espécies de *Donax* que habitam a região entremarés, ilustra o total controle e coordenação dos movimentos de saída desses bivalves do sedimento e escavação para superar, e até mesmo usufruir das características peculiares desse tipo de ambiente (ANSELL 1983a). Habitante típico de praias arenosas, *D. gemmula* possui características comportamentais e adaptações morfológicas, tanto na concha quanto nas partes moles, para explorar os recursos nesse tipo de ambiente exposto a ação das ondas. Os espécimes exibem intensa atividade cavadora e grande protração do pé e sifões; apesar disso, seu pequeno tamanho lhes permite enterrar-se nos primeiros milímetros superficiais no sedimento, onde são encontrados em posição vertical.

ANSELL (1983a) registrou que espécies de *Donax* típicas da região infralitorânea têm, comparativamente, concha mais globosa e menos inequilateral que as espécies habitantes da

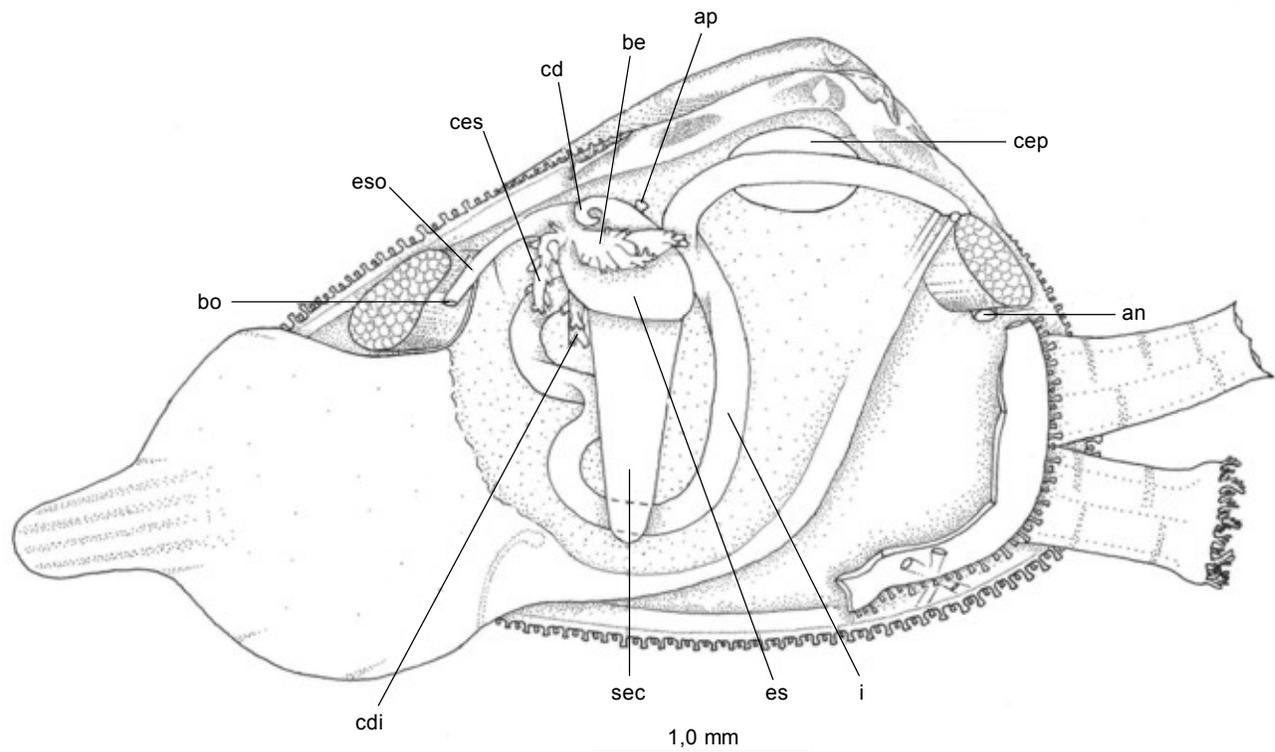


Figura 13. *Donax gemmula*. Configuração geral do trato digestivo visto pelo lado esquerdo do animal. Glândulas dos divertículos digestivos desembocando na bolsa esquerda e cecos direito e esquerdo, representadas apenas pelos seus dutos seccionados. (an) ânus, (ap) apêndice, (bo) boca, (be) bolsa esquerda, (cd) capuz dorsal, (cdi) ceco direito, (cep) cavidade pericárdica, (ces) ceco esquerdo, (eso) esôfago, (es) estômago, (i), intestino, (sec) saco do estilete cristalino.

região entremarés. Essa observação é corroborada pelas características da concha de *D. gemmula* que explora, principalmente, o infralitoral de praias expostas no extremo sul de sua distribuição (ESCOFET *et al.* 1979, GIANUCA 1987, BORZONE & GIANUCA 1990, SOUZA & GIANUCA 1995, BORZONE & SOUZA 1997), embora seja encontrada também na região entremarés de praias abrigadas, como registrado por AMARAL *et al.* (1990), CORBISIER (1991), VAROLI (1996), e no presente estudo.

A abertura pediosa ampla de *D. gemmula*, característica comum aos Tellinoidea, permite liberdade de ação ao pé muscular, garantindo a penetração rápida no sedimento. A ancoragem firme no substrato arenoso é provida pelo entumescimento da extremidade lanceolada, e das porções lobulares dorsal e ventral. O acentuado desenvolvimento dos músculos elevadores contribui para a agilidade e rapidez na escavação e para a sobrevivência da espécie em substratos arenosos, corroborando a observação de YONGE (1949). Elevadores bem desenvolvidos estão presentes nas espécies de *Donax* estudadas por PELSENER (1911), GRAHAM (1934b), YONGE (1949), POHLO (1967), WADE (1967, 1969), NARCHI (1974, 1978, 1979), MOUEZA & FRENKIEL (1974) e ANSELL (1981, 1983b).

Donax gemmula apresenta nas margens livres do manto o padrão básico de três pregas, como descrito por YONGE (1948, 1957, 1982, 1983) para os Bivalvia em geral. Entretanto, a prega mediana é duplicada, como ilustrado por NARCHI (1974, 1978) em *D. hanleyanus*, resultando na presença de quatro cristas longitudinais, padrão esse observado em muitos Veneridae (ANSELL 1961, NARCHI 1972b, NARCHI & GABRIELI 1980, GUERÓN & NARCHI 2000, NARCHI & DARIO 2002). As cristas externa e interna resultantes da duplicação da prega mediana em *D. trunculus*, foram denominadas por MOUEZA & FRENKIEL (1974) de prega “mediana” e “interna”, respectivamente, sendo a quarta prega presente nessa espécie identificada nesse artigo como “velum”, a qual funde-se à sua correspondente do lado oposto para originar os sífoes e o músculo cruciforme.

A percepção do ambiente ao redor, estando o bivalve enterrado ou livre na superfície, é feita fundamentalmente através de sensores nas margens livres do manto, bem como nas paredes e tentáculos dos sífoes (YONGE 1948, 1957, 1982, 1983).

Em *D. gemmula* a capacidade de interação com o ambiente é aumentada com a presença de tentáculos filiformes longos e afilados na prega mediana, restritos à região da base dos

sifões e do músculo cruciforme. A função desses tentáculos diferenciados não pôde ser determinada quer pelo comportamento do animal, quer pela histologia tradicional. Entretanto, seu aspecto rígido, com apenas a extremidade distal executando movimentos de chicotada, e sua maior sensibilidade a componentes químicos, como a fixadores, sugerem função quimiorreceptora. FRENKIEL (1980), HODGSON *et al.* (1981, 1983), HODGSON & FIELDEN (1984) e FISHELSON (2000) demonstraram com os recursos da microscopia eletrônica de varredura e de transmissão a existência de receptores sensoriais nas margens do manto e/ou sifões em três diferentes espécies de *Donax*, mas não fizeram referência a tentáculos especiais, filiformes, como os registrados para *D. gemmula*; a ocorrência destes tentáculos constituem registro inédito para o gênero.

Em *D. gemmula* o órgão sensorial associado ao músculo cruciforme, característico dos Tellinoidea, possui o canal fechado sem abertura para o exterior sendo, portanto, do tipo fechado como é típico para os demais Donacidae estudados por GRAHAM (1934a), YONGE (1949), MOUÉZA & FRENKIEL (1974) e ODIETE (1981). Na sua ontogenia, esse órgão surge de uma invaginação do epitélio da prega interna do manto, inicialmente aberta para o exterior (FRENKIEL & MOUÉZA 1984). Estudos com *D. trunculus* têm revelado que o músculo cruciforme tem papel auxiliar no funcionamento do órgão sensorial, exercendo tração sobre as paredes da fenda intramuscular e regulando o volume interno desta (FRENKIEL 1983). Esse órgão possui receptores ciliares (MOUÉZA & FRENKIEL 1976b) com propriedades relacionadas à percepção de estímulos mecânicos do meio (PICHON *et al.* 1978, 1980). Através do sistema nervoso interfere no equilíbrio e coordenação dos movimentos do bivalve durante a escavação (FRENKIEL & MOUÉZA 1977), sendo isso de fundamental importância na radiação adaptativa e colonização de praias arenosas pelo gênero *Donax* (ANSELL 1983a).

Os tentáculos ramificados que margeiam a abertura do sifão inalante constituem uma barreira contra a entrada excessiva de partículas de tamanho e quantidades indesejáveis, freqüentemente soerguidas do fundo pela ação das ondas. Os tentáculos ao longo da abertura pediosa interdigitam-se estando o animal enterrado, ou ficam em íntimo contato com o pé, durante a escavação, impedindo que, à retração do pé, partículas eventualmente a ele aderidas sejam arrastadas para a cavidade palial. Esses mecanismos permitem explorar os recursos alimentares em suspensão, evitando o bloqueio da atividade ciliar por excesso de material na cavidade palial.

O comportamento do sifão inalante, mantido passivo, fora do sedimento, com a abertura expandida e nunca colocada em contato com a superfície do substrato, é típico de bivalves comedores de suspensão, como registrado por REID (1971).

Indivíduos da população sem tentáculos terciários, bem como com tentáculos primários e secundários de comprimento e estrutura "anormais", são indicativos ou de variação intraespecífica ou de que a espécie sofre mutilações, cicatriza e regenera parcial ou totalmente as partes perdidas. Essa capaci-

dade de regeneração, comprovada por HODGSON (1982), ANSELL *et al.* (1999) e LUZZATO & PENCHASZADEH (2001) para espécies de *Donax*, é de grande valor adaptativo para bivalves suspensívoros que colonizam praias arenosas. A necessidade de expor os sifões na coluna d'água os tornam vulneráveis ao ataque por predadores e a injúrias por agentes físicos do ambiente. A regeneração é vital para que o animal mantenha funcional essa barreira primária.

O maior comprimento do sifão exalante e a capacidade de regular o diâmetro, especialmente da abertura, possibilita ao bivalve protrair o exalante, curvando-o para o dorso e expondo a abertura afastada daquela do inalante, evitando que este sifão capte dejetos do próprio animal. O comportamento dos sifões em *D. gemmula* é característico para o gênero, como se verifica nas ilustrações e descrições de AMOROUX (1979-80), NARCHI (1978), POHLO (1967) e WADE (1967, 1969).

A grande extensão dos ctenídios de *D. gemmula*, a eficiente ação dos cílios terminais da margem livre das demibrânquias externa e interna no descarte de materiais indesejáveis, juntamente com a restrita capacidade de transporte pelos cílios do sulco alimentar marginal, atuam como mecanismos de "pré-seleção" do material a ser ingerido ou a ser selecionado pelos palpos labiais.

O tipo morfo-funcional dos ctenídios de *D. gemmula*, C1(a) de ATKINS (1937b), ligeiramente modificado, é idêntico ao de *D. sordidus* Hanley, 1845 analisado por ANSELL (1981), diferindo das demais espécies de *Donax* estudadas apenas pelo aspecto funcional; *D. trunculus* apresenta corrente oral fraca restrita aos filamentos da região posterior dessa demibrânquia externa (MOUÉZA 1976), enquanto essa corrente ocorre por toda a extensão dessa demibrânquia em *D. vittatus* (ATKINS 1937b, YONGE 1949), *D. gouldi* Dall, 1921 (POHLO 1967), *D. hanleyanus* (NARCHI 1978), *D. serra* (Röding, 1798) (ANSELL 1981), e *D. cuneatus* Linnaeus, 1758, *D. incarnatus* Gmelin, 1789 e *D. faba* Gmelin, 1789 (ANSELL 1983b). Essas diferenças funcionais podem indicar apenas convergências adaptativas, o que só poderá ser elucidado com análises filogenéticas do grupo. Igualmente, diferenças nos estados dos caracteres estruturais dos ctenídios requerem análises filogenéticas futuras, uma vez que *D. gemmula* (presente estudo), *D. variabilis* e *D. trunculus* (RIDEWOOD 1903), *D. vittatus* (GRAHAM 1934b) e *D. gouldi* (POHLO 1967) têm ctenídios lisos e homorháblicos, enquanto as demibrânquias de *D. faba* (RIDEWOOD 1903) e *D. denticulatus* (WADE 1969) são pregueadas e heterorháblicas; formas intermediárias são encontradas em *D. hanleyanus*, onde as brânquias são homorháblicas com regiões pregueadas e regiões lisas (NARCHI 1978), e em *D. striatus* que possui a demibrânquia externa homorháblica e a interna heterorháblica (WADE 1967). Como ressaltado por WADE (1969), essa variabilidade não pode ser relacionada à preferência pelo habitat e/ou tipo de alimento requeridos pelas espécies de *Donax*.

O crivo exercido pelos tentáculos sifonais, e particularmente pelos cílios dos ctenídios, não impedem totalmente que

partículas isoladas cheguem aos palpos labiais. Embora pequenos, estes órgãos exercem rigorosa seleção do material que toca suas pregas. A ação dos diferentes tratos ciliares, conjugada com a atuação da musculatura que causa o enrolamento desses órgãos sobre si, ou a aproximação e afastamento das pregas, evidenciam adaptação do animal para lidar com diferentes quantidades de material em suspensão.

Aliado a essa eficiência dos ctenídios e palpos de lidarem com água pouco ou densamente carregada de partículas, todo material excedente ou indesejável descartado por esses órgãos é prontamente captado pelas correntes ciliares sobre o epitélio da massa visceral e dos lobos do manto, concentrado na base do sifão inalante e expulso como pseudofezes, como descrito pela primeira vez por KELLOGG (1915) para diversos bivalves.

O trato digestivo simples em *D. gemmula*, caracterizado por apresentar o saco do estilete e intestino abrindo-se independentemente no assoalho do estômago, e com o intestino dotado de poucas alças situadas à frente do saco do estilete, é similar ao padrão registrado para as demais espécies do gênero estudadas por GRAHAM (1934b), YONGE (1949), PURCHON (1960), NAKAZIMA (1965), POHLO (1967), WADE (1967, 1969), MOUËZA (1976), MOUËZA & FRENKIEL (1976a), NARCHI (1978), ANSELL (1981, 1983b) e SALASCASANOVA & HERGUETA (1990). Essa simplicidade e a pequena extensão do intestino de *D. gemmula* contrastam com o padrão verificado nos telinóides comedores de depósito, como os estudados por GRAHAM (1934b), YONGE (1949) e ALLEN & SANDERS (1966), onde o intestino é longo e enrolado, e mesmo nos comedores de suspensão não seletivos, como os analisados por DOMANESCHI (1992, 1995) e NARCHI & DOMANESCHI (1993), que lidam com grandes quantidades de partículas na cavidade palial e muito material entrando para o estômago. A presença de intestino curto é indicativa de que a quantidade de material ingerido é pequena, com retenção pouco prolongada para compactação antes de sua eliminação como fezes, o que é coerente com o que se observa na cavidade palial, onde os mecanismos de seleção rejeitam o maior volume de material que entra, restringindo a quantidade de partículas que chegam aos lábios e que são ingeridas.

Baseado no hábito de vida e estruturas gerais de espécies de Tellinoidea das Ilhas Britânicas, YONGE (1949) enfatizou ser o hábito depositívoro como universal para as espécies do grupo. Nesse mesmo trabalho, entretanto, Yonge mostra que o padrão de alimentação nos Tellinoidea não é assim restrito, o que estimulou estudos subseqüentes mostrando que o grupo contempla um amplo espectro de hábitos alimentares que vai do comedor de suspensão até o de depósito (POHLO 1969, 1982).

A estrutura e o funcionamento dos sifões, manto, ctenídios e palpos caracterizam *D. gemmula* como típico comedor seletivo de suspensão na classificação de POHLO (1982), que considera essas características muito próximas da condição ancestral nos Tellinoidea. A partir de um estágio similar aos atuais *Donax* teriam surgido formas comedoras de suspensão menos seletivas, representando um estágio intermediário na evolução dos Tellinoidea, a qual culminou com o apareci-

mento dos típicos e especializados comedores de depósito.

Retenção de estruturas larvais, pós-larvais ou encontradas nos juvenis tem sido atribuída a algumas espécies de *Donax* (GRAHAM 1934b, POHLO 1967, PURCHON 1960, NAKAZIMA 1965, SIGURDSSON *et al.* 1976). A presença do aparato bissal vestigial nos espécimes adultos de *D. gemmula* constitui-se na retenção de estrutura de valor funcional durante a fase larval, porém indeterminada para juvenis e adultos, uma vez que o bisso não foi constatado mesmo nos menores espécimes.

SIGURDSSON *et al.* (1976) comprovaram que a retenção da glândula de bisso, funcional em juvenis de *D. vittatus*, tem papel importante como mecanismo adicional de dispersão da espécie; secretando fios de bisso muito finos, os juvenis aumentam sua "flutuabilidade" (fase bisso-pelágica de SIGURDSSON *et al.* 1976), sendo arrastados por ondas e correntes, ampliando as chances de dispersão da espécie. Esse fator de dispersão pode ser igualmente uma característica da biologia de *D. gemmula*, hipótese essa que requer estudos no ambiente, e em laboratório seguindo a metodologia de SIGURDSSON *et al.* (1976), acompanhados de estudos histológicos da larva pedivéliger, de juvenis recém formados e adultos.

AGRADECIMENTOS

À CAPES/PROAP, CNPq e CAPES pelo apoio financeiro ao autor sênior para o desenvolvimento desta pesquisa dentro do Programa de Pós-Graduação, Área Zoologia, do IBUSP; ao CEBIMar pelo apoio logístico e de infra-estrutura durante a realização de pesquisas com espécimes vivos; ao Prof. Dr. Roberto Shimizu, do Departamento de Ecologia Geral do IBUSP, que detectou a espécie em Barequeçaba e propiciou o início deste estudo, informando-nos detalhes importantes acerca de aspectos ecológicos da macrofauna local; ao Sr. Enio Mattos, Técnico do Departamento de Zoologia do IBUSP, pelo suporte técnico nas preparações histológicas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLEN, J.A. & H.L. SANDERS. 1966. Adaptations to abyssal life as shown by the bivalve *Abra profundorum* (Smith). *Deep-Sea Research*, Oxford, 13: 1175-1184.
- AMARAL, A.C.Z.; E.H. MORGADO; P.P. LOPES; L.F. BELÚCIO; F.P.P. LEITE & C.P. FERREIRA. 1990. Composition and distribution of the intertidal macrofauna of sandy beaches on São Paulo Coast. *In: II Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira, Anais*. Águas de Lindóia. Publ. ACIESP, São Paulo, 3 (71): 258-279.
- AMOROUX, J.M. 1979-80. Etude monographique des siphons de quelques mollusques bivalves: adaptation et morphologie. *Oceanis*, Paris, 5 (1): 33-89.
- ANSELL, A.D. 1961. The functional morphology of the British species of Veneracea (Eulamellibranchia). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, Cambridge, 41: 489-515.

- . 1969. Leaping movements in the Bivalvia. **Proceedings of the Malacological Society of London** 38 (5): 387-399.
- . 1981. Functional morphology and feeding of *Donax serra* Röding and *Donax sordidus* Hanley (Bivalvia: Donacidae). **Journal of Molluscan Studies**, Oxford, 47 (1): 59-72.
- . 1983a. The biology of the genus *Donax*, p. 607-635. *In*: A. McLACHLAN & T. ERASMUS (Eds). **Sandy beaches as Ecosystems**. The Hague, Dr. W. Junk Publishers, VIII+757p.
- . 1983b. Species of *Donax* from Hong Kong: morphology, distribution, behaviour, and metabolism, p. 19-47. *In*: B. MORTON & D. DUDGEON (Eds). **Proceedings of the Second International Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China, Hong Kong, 1983**. Hong Kong, Hong Kong University Press, vol. I, VIII+681p.
- ANSELL, A.D.; R. HARVEY & C.P. GÜNTHER. 1999. Recovery from siphon damage in *Donax vittatus* (da Costa) (Bivalvia: Donacidae). **Journal of Molluscan Studies**, Oxford, 65 (2): 223-232.
- ARRUDA, E.P. & A.C.Z. AMARAL. 2003. Spatial distribution of mollusks in the intertidal zone of sheltered beaches in southeastern of Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, 20 (2): 291-300.
- ATKINS, D. 1937a. On the ciliary mechanisms and interrelationships of Lamellibranchs. Part II. Sorting devices on the gills. **Quarterly Journal of Microscopical Science**, N. S., London, 79 (315): 339-373.
- . 1937b. On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part III. Types of lamellibranch gills and their food currents. **Quarterly Journal of Microscopical Science**, N. S., London, 79 (315): 375-421.
- . 1938a. On the ciliary mechanisms and interrelationships of Lamellibranchs. Part VI. The pattern of the lateral ciliated cells of the gill filaments of the Lamellibranchia. **Quarterly Journal of Microscopical Science**, N. S., London, 80 (319): 331-344.
- . 1938b. On the ciliary mechanisms and interrelationships of Lamellibranchs. Part VII. Latero-frontal cilia of the gill filaments and their phylogenetic value. **Quarterly Journal of Microscopical Science**, N. S., London, 80 (319): 345-436.
- BORZONE, C.A. & N.M. GIANUCA. 1990. A zonação infralitoral em praias arenosas expostas. *In*: **II Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira, Anais**. Águas de Lindóia. Publ. ACIESP, São Paulo, 3 (71): 280-295.
- BORZONE, C.A. & J.R.B. SOUZA. 1997. Estrutura da macrofauna bentônica no supra, meso e infralitoral de uma praia arenosa do Sul do Brasil, p. 197-212. *In*: R.S. ABSALÃO & A.M. ESTEVES (Eds). **Ecologia de Praias Arenosas do Litoral Brasileiro. Oecologia Brasiliensis**. Rio de Janeiro, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, UFRJ, vol. III, XI+274p.
- BÜCHERL, W. 1965. **Técnica Microscópica**. São Paulo, Editora Polígono Ltda, 3ª ed., 171p.
- CHANLEY, P. 1969. Larval development of the coquina clam, *Donax variabilis* Say, with a discussion of the structure of the larval hinge in the Tellinacea. **Bulletin of Marine Science**, Miami, 19 (1): 214-224.
- COAN, E. 1973. The northwest American Donacidae. **The Veliger**, Berkeley, 16 (2): 130-139.
- . 1983. The eastern Pacific Donacidae. **The Veliger**, Berkeley, 25 (4): 273-298.
- CORBISIER, T.N. 1991. Benthic macrofauna of sandy intertidal zone at Santos estuarine system, São Paulo, Brazil. **Boletim do Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo**, São Paulo, 39 (1): 1-13.
- DOMANESCHI, O. 1992. Anatomia funcional de *Gari solida* (Gray, 1828) (Bivalvia: Psammobiidae) do litoral de Dichato, Chile. **Boletim de Zoologia da Universidade de São Paulo**, São Paulo, 15: 41-80.
- . 1995. A comparative study of the functional morphology of *Semele purpurascens* (Gmelin, 1791) and *Semele proficua* (Pulteney, 1799) (Bivalvia: Semelidae). **The Veliger**, Berkeley, 38 (4): 323-342.
- DOMANESCHI, O. & S.G.B.C. LOPES. 1988-89. Família Donacidae Fleming, 1828. **Informativo SBM**, São Paulo, 87: 9-12; 88: 9-12; 92: 9-12; 93: 9-12.
- DUVAL, D.M. 1963. The comparative anatomy of some lamellibranch siphons. **Proceedings of the Malacological Society of London** 35: 289-295.
- ESCOFET, A.; N. GIANUCA; S. MAYTÍA & V. SCARABINO. 1979. Playas arenosas del Atlántico Sudoccidental entre los 29° y 43° LS: consideraciones generales y esquema biocenológico, p. 245-258. *In*: UNESCO, **Memorias del seminario sobre ecología bentónica y sedimentación de la plataforma continental del Atlántico Sur**. Montevideo, Uruguay, 426p.
- FIGUEIRAS, A. & O.E. SICARDI. 1979. Catálogos de los Moluscos Marinos del Uruguay. Parte X. Revisión actualizada de los moluscos marinos del Uruguay con descripción de las especies agregadas. **Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay**, Montevideo, 5 (37): 107-161.
- FISHELSON, L. 2000. Comparative morphology and cytology of siphons and siphonal sensory organs in selected bivalve molluscs. **Marine Biology**, Berlin, 137: 497-509.
- FRENKIEL, L. 1980. Les organes sensoriels chez les lamellibranches. **Année Biologique**, Paris, 19 (2): 147-162.
- . 1983. Caracteres ultrastructuraux du muscle cruciforme chez *Donax trunculus* (Mollusque Lamellibranche Tellinacea). **Haliotis**, Paris, 13: 91-96.
- FRENKIEL, L. & M. MOUÉZA. 1977. Le fonctionnement du muscle cruciforme des Tellinacea. **Journal of Molluscan Studies**, Oxford, 43 (2): 189-191.
- . 1984. Etude ontogénétique de l'organe sensoriel du muscle cruciforme des Tellinacea. **Journal of Molluscan Studies**, Oxford, 50 (3): 162-178.
- GIANUCA, N.M. 1987. Zonación e produção nas praias arenosas

- do litoral sul e sudeste do Brasil: síntese dos conhecimentos. In: **Anais Simpósio sobre Ecossistemas da costa sul e sudeste Brasileira**. Publ. ACIESP, São Paulo, 1: 313-332.
- GRAHAM, A. 1934a. The cruciform muscle of Lamellibranchs. **Proceedings of the Royal Society of Edinburgh** 54 (1): 17-30.
- . 1934b. The structure and relationships of lamellibranchs possessing a cruciform muscle. **Proceedings of the Royal Society of Edinburgh**, Edinburgh, 54 (2): 158-187.
- GUERÓN, C.O.C. & W. NARCHI. 2000. Anatomia funcional de *Protothaca (Leukoma) pectorina* (Lamarck) (Bivalvia: Veneridae). **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, 17 (4): 1007-1039.
- HODGSON, A.N. 1982. Studies on wound healing and regeneration of the siphons of the bivalve *Donax serra* (Röding). **Transactions of the Royal Society of South Africa**, Cape Town, 44 (4): 489-498.
- HODGSON, A.N. & L.J. FIELDEN. 1984. The structure and distribution of peripheral ciliated receptors in the bivalves molluscs *Donax serra* and *D. sordidus*. **Journal of Molluscan Studies**, Oxford, 50 (2): 104-112.
- HODGSON, A.N.; L. FIELDEN & R.H.M. CROSS. 1981. The structure and distribution of peripheral ciliated receptor cells in bivalve molluscs. **Electron Microscopy Society of Southern Africa – Proceedings**, Cape Town, 12: 79-80.
- HODGSON, A.N.; R.H.M. CROSS & L.J. FIELDEN. 1983. The structure and distribution of stacked plates in the siphon wall of *Donax sordidus* and *Solen capensis* (Mollusca: Bivalvia). **Micron**, Watford Herts, 14 (2): 141-145.
- IHERING, H. VON. 1897. A Ilha de São Sebastião. **Revista do Museu Paulista**, São Paulo, 2: 129-170.
- KELLOGG, J.L. 1915. Ciliary mechanisms of Lamellibranchs with descriptions of anatomy. **Journal of Morphology**, New York, 26 (4): 625-701.
- LANGE DE MORRETES, F. 1949. Ensaio de Catálogo dos Moluscos do Brasil. **Arquivos do Museu Paranaense**, Curitiba, 7 (1): 5-216.
- LUZZATO, D.C. & P.E. PENCHASZADEH. 2001. Regeneration of the inhalant siphon of *Donax hanleyanus* (Philippi, 1847) (Bivalvia, Donacidae) from Argentina. **Journal of Shellfish Research**, Maine, 20 (1): 149-153.
- MIGOTTO, A.E.; C.G. TIAGO & A.R.M. MAGALHÃES. 1993. Malacofauna marinha da região costeira do Canal de São Sebastião, SP, Brasil: Gastropoda, Bivalvia, Polyplacophora e Scaphopoda. **Boletim do Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo**, São Paulo, 41 (1/2): 13-27.
- MORRISON, J.P.E. 1971. Western Atlantic *Donax*. **Proceedings of the Biological Society of Washington** 83 (48): 545-568.
- MOUÉZA, M. 1976. Contribution à l'étude de la biologie de *Donax trunculus* L. (Mollusque Lamellibranche). Mécanisme de la nutrition. **Journal of Molluscan Studies**, Oxford, 42 (1): 17-30.
- MOUÉZA, M. & L. FRENKIEL. 1974. Contribution à l'étude des structures palleales des Tellinacea. Morphologie et structure du manteau de *Donax trunculus* L. **Proceedings of the Malacological Society of London** 41 (1): 1-19.
- . 1976a. Contribution à l'étude de la biologie de *Donax trunculus* (Mollusque Lamellibranche). Morphologie fonctionnelle – anatomie microscopique – histologie de l'appareil digestif. **Journal of Molluscan Studies**, Oxford, 42 (1): 1-16.
- . 1976b. Premières données sur l'ultrastructure de l'organe sensoriel du muscle cruciforme de *Donax trunculus* L. (Mollusque, Lamellibranche, Tellinacea). **Archives de Zoologie expérimentale et générale**, Paris, 117 (4): 485-492.
- . 1978. Le système circulatoire et le jeu des siphons chez *Donax trunculus*, mollusque lamellibranche. **Malacologia**, Philadelphia, 17 (1): 117-124.
- NAKAZIMA, M. 1965. On the differentiation of the crenated-folds in the midgut-gland of Eulamellibranchia. VII. Crenated-fold in *Donax semigranosus*. **Venus**, Tokyo, 23 (4): 218-222.
- NARCHI, W. 1972a. On the biology of *Iphigenia brasiliensis* Lamarck, 1818 (Bivalvia, Donacidae). **Proceedings of the Malacological Society of London** 40 (2): 79-91.
- . 1972b. Comparative study of the functional morphology of *Anomalocardia brasiliensis* (Gmelin, 1791) and *Tivela mactroides* (Born, 1778) (Bivalvia, Veneridae). **Bulletin of Marine Science**, Miami, 22 (3): 643-670.
- . 1974. Aspectos ecológicos e adaptativos de alguns bivalves do litoral paulista. **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, 27 (19): 235-262.
- . 1978. Functional anatomy of *Donax hanleyanus* Philippi 1847 (Donacidae – Bivalvia). **Boletim de Zoologia da Universidade de São Paulo**, São Paulo, 3: 121-142.
- . 1979. Studies on the benthic ecology and functional adaptations of some bivalves correlated with the substratum, p. 185-191. In: UNESCO, **Memorias del seminario sobre ecologia bentonica y sedimentación de la plataforma continental del Atlántico Sur**, Montevideo, Uruguay, 426p.
- NARCHI, W. & F. DARIO. 2002. The anatomy and functional morphology of *Tivela ventricosa* (Gray, 1838) (Bivalvia: Veneridae). **The Nautilus**, Philadelphia, 116 (1): 13-24.
- NARCHI, W. & O. DOMANESCHI. 1993. Functional morphology of *Heterodonax bimaculatus* (Linné, 1758) (Bivalvia: Psammobiidae). **American Malacological Bulletin**, Pennsylvania, 10 (2): 139-152.
- NARCHI, W. & M.A. GABRIELI. 1980. Sobre a anatomia funcional de *Chione subrostrata* (Lamarck, 1818). **Revista Nordestina de Biologia**, João Pessoa, 3 (esp.): 25-46.
- ODIETE, W.O. 1981. The cruciform muscle complex in *Egeria radiata* L. (Bivalvia, Tellinacea, Donacidae). **Basteria**, Leiden, 45: 57-63.
- PELSENEER, P. 1911. Les lamellibranchs de l'expédition du Siboga. **Monographie. Siboga-expeditie, 1899-1900**, Leiden, 53a: 1-125.
- PICHON, Y.; M. MOUÉZA & L. FRENKIEL. 1978. Physiologie de l'organe sensoriel du muscle cruciforme de *Donax trunculus* L. (Mol-

- lusque Lamellibranchia Tellinacea). *Journal de Physiologie*, Paris, **74** (4): 15A-16A.
- . 1980. Mechanoreceptor properties of the sense organ of the cruciform muscle in a tellinacean lamellibranch, *Donax trunculus* L.: an electrophysiological approach. *Marine Biology Letters*, Amsterdam, **1**: 273-284.
- POHLO, R.H. 1967. Aspects of the biology of *Donax gouldi* and a note on evolution in Tellinacea (Bivalvia). *The Veliger*, Berkeley, **9** (3): 330-337.
- . 1969. Confusion concerning deposit feeding in the Tellinacea. *Proceedings of the Malacological Society of London* **38** (4): 361-364.
- . 1982. Evolution of the Tellinacea (Bivalvia). *Journal of Molluscan Studies*, Oxford, **48** (3): 245-256.
- PURCHON, R.D. 1960. The stomach in the Eulamellibranchia: stomach types IV and V. *Proceedings of the Zoological Society of London* **135** (3): 431-489.
- . 1963. A note on the biology of *Egeria radiata* Lam. (Bivalvia: Donacidae). *Proceedings of the Malacological Society of London* **35**: 251-271.
- REID, R.G.B. 1971. Criteria for categorizing feeding types in bivalves. *The Veliger*, Berkeley, **13** (4): 358-359.
- RIDEWOOD, W.G. 1903. On the structure of the gills of the Lamellibranchia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* **195**: 147-284.
- RIOS, E.C. 1994. *Seashells of Brazil*. Rio Grande, Museu Oceanográfico Prof. E. C. Rios da Fundação Universidade do Rio Grande, 2nd ed., 368p.
- SALAS-CASANOVA, C. 1987. The Donacidae of the Bay of Malaga (Spain). *Taxonomy. Basteria*, Leiden, **51** (1-3): 33-50.
- SALAS-CASANOVA, C. & E. HERGUETA. 1990. The functional morphology of the alimentary canal of *Donax venustus* Poli and *D. semistriatus* Poli, p. 213-222. In: B. MORTON (Ed.). *The Bivalvia. Proceedings of a Memorial Symposium in Honour of Sir Charles Maurice Yonge, Edinburgh, 1986*. Hong Kong, Hong Kong University Press, VIII+355p.
- SALVADOR, L.B.; O. DOMANESCHI; A.C.Z. AMARAL; E.H. MORGADO & S.A. HENRIQUES. 1998. Malacofauna da região entremarés de praias da Ilha de São Sebastião (São Paulo, Brasil). *Revista Brasileira de Zoologia*, Curitiba, **15** (4): 1013-1035.
- SHIMIZU, R. & S.A. RODRIGUES. 1999. Population ecology of *Callinectes major* (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) on a sandy beach in south-eastern Brazil, p. 311-322. In: J.C.V. KLEIN & F.R. SCHRAM (Eds). *The biodiversity crisis and Crustacea. Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress, Amsterdam, The Netherlands, July 20-24*. A. A. Balkema, Rotterdam, Brookfield.
- SICARDI, O.E. 1993. Los Donacidae actuales. *Comunicaciones de la Sociedad Malacologica del Uruguay*, Montevideo, **7** (64-65): 325-337.
- SIGURDSSON, J.B.; C.W. TITMAN & P.A. DAVIES. 1976. The dispersal of young post-larval bivalve molluscs by byssus threads. *Nature*, London, **262**: 386-387.
- SOUZA, J.R.B. & N.M. GIANUCA. 1995. Zonation and seasonal variation of the intertidal macrofauna on a sandy beach at Paraná State, Brazil. *Scientia Marina*, Barcelona, **59** (2): 103-111.
- STASEK, C.R. 1963. Synopsis and discussion of the association of ctenidia and labial palps in the bivalved Mollusca. *The Veliger*, Berkeley, **6** (2): 91-97.
- SUBBA RAO, N.V. & A. DEY. 1986. Contributions to the knowledge of Indian marine molluscs. 2. Family Donacidae. *Records of the Zoological Survey of India. Miscellaneous publications, occasional Papers*, Calcutta, **91**: 1-30.
- VAROLI, F.M.F. 1996. Aspectos da macrofauna bentônica da região entremarés arenosa da Praia da Enseada – Guarujá, São Paulo. *Acta Biologica Leopoldensia*, São Leopoldo, **18** (2): 39-49.
- WADE, B.A. 1967. On the taxonomy, morphology, and ecology of the beach clam, *Donax striatus* Linné. *Bulletin of Marine Science*, Miami, **17** (3): 723-740.
- . 1969. Studies on the biology of the West Indian beach clam, *Donax denticulatus* Linné. 3. Functional morphology. *Bulletin of Marine Science*, Miami, **19** (2): 306-322.
- YOLOYE, V. 1977. The biology of *Iphigenia truncata* (Monterosato) (Bivalvia, Tellinacea). *Malacologia*, Philadelphia, **16** (1): 295-301.
- YONGE, C.M. 1948. Formation of siphons in Lamellibranchia. *Nature*, London, **161**: 198-199.
- . 1949. On the structure and adaptations of the Tellinacea, deposit-feeding Eulamellibranchia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* **234** (609): 29-76.
- . 1957. Mantle fusion in the Lamellibranchia. *Pubblicazione della Stazione Zoologica di Napoli* **29**: 151-171.
- . 1982. Mantle margins with a revision of siphonal types in the Bivalvia. *Journal of Molluscan Studies*, Oxford, **48** (1): 102-103.
- . 1983. Symmetries and the role of the mantle margins in the Bivalve Mollusca. *Malacological Review*, Whitmore Lake, **16**: 1-10.

Recebido em 27.IV.2004; aceito em 22.XI.2004.