André Fernando Sartori

Anatomia do bivalve antártico *Thracia meridionalis* Smith, 1885

(Anomalodesmata: Thraciidae).

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São
Paulo, para a obtenção de Título de
Mestre em Ciências, na Área de
Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Osmar Domaneschi

São Paulo

2003

S 251a Sartori, André Fernando
Anatomia do bivalve antártico *Thracia meridionalis* Smith, 1885 (Anomalodesmata: Thraciidae).
52p.: il.

Dissertação (Mestrado) - Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia, 2003.

1. *Thracia meridionalis* 2. Bivalvia-Anatomia 3. Bivalvia-Antártica I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia. II. Título.

LC: QL 430.6

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a). Walter Narchi

Prof(a). Dr(a). Vicente Gomes

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof Dr. Osmar Domaneschi
Orientador

Aos meus pais,
Paulo Roberto Sartori e
Alice Delavia Sartori

AGRADECIMENTOS

Desejo expressar meus agradecimentos ao Prof. Dr. Osmar Domaneschi, pela dedicação com que me orientou na realização deste trabalho;

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão de bolsa de Mestrado e auxílio financeiro na aquisição de materiais, através do Programa de Apoio à Pós-Graduação (PROAP);

Ao Departamento de Zoologia do IB-USP, pelo excelente curso de pós-graduação;

À Secretaria da Comissão Interministerial para os Recursos do Mar (SECIRM) que, em conjunto com a Marinha do Brasil, garantem o apoio logístico para as Expedições Brasileiras à Antártica;

Ao M. Sc. Flávio Dias Passos e à Dra. Georgeana de Lima Curi Meserani-Zerbini, pela coleta, triagem, anestesia e fixação dos animais analisados;

Ao Prof. Dr. Alberto de Freitas Ribeiro, pela autorização de uso de parte da infra-estrutura do Laboratório de Microscopia Eletrônica (LME) do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB-USP);

Ao Sr. Ênio Matos, pela excelência na operação do microscópio eletrônico de varredura, e por compartilhar grande parte de seus conhecimentos sobre técnicas histológicas e processamento de fotografias, obtidos durante anos como técnico do Departamento de Zoologia do IB-USP;

Ao M. Sc. Waldir Caldeira, técnico de nível superior do LME, por me orientar na utilização do micrótomo de retração;

Aos docentes e colegas do laboratório de malacologia do IB-USP, Prof. Dr. Walter Narchi, Profa. Dra. Sônia G. B. C. Lopes, M. Sc. Flávio Dias Passos, M. Sc. Daniela Toma de Moraes, M. Sc. Maurício Leme da Fonseca, M. Sc. Maurício R. Moriya, M. Sc. Maria Júlia E. Chelini, José Eduardo A. R. Marian, Natasha Dias Navazinas e Sônia Maria Montini, pelo agradável e engrandecedor convívio durante a realização deste trabalho.

À Maíra Batistoni e Silva e à Mariene Mitie Nomura, pelo auxílio na obtenção de bibliografia não disponível na cidade de São Paulo.

ÍNDICE

INTRODUÇÃO	6
MATERIAL E MÉTODOS.....	9
A) Obtenção dos espécimes	9
B) Análise morfométrica das conchas	9
C) Macroanatomia.....	9
D) Microscopia eletrônica de varredura (MEV).....	10
E) Histologia.....	10
RESULTADOS	12
A) Concha.....	12
B) Manto.....	14
C) Sifões	15
D) Ctenídios	16
E) Pé e musculatura associada.....	18
F) Palpos Labiais	19
G) Trato Digestório.....	19
H) Sistemas circulatório e excretor	22
I) Gônadas	22
DISCUSSÃO E CONCLUSÕES	24
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	34

INTRODUÇÃO

A subclasse Anomalodesmata Dall, 1889 é composta por quatorze famílias viventes, cujos representantes ocorrem em ambientes marinhos, de águas rasas a profundas e exibem grande diversidade morfológica e praticamente todos os hábitos de vida explorados pelos Bivalvia (MORTON, 1981a). Entretanto, a maioria das espécies é rara, ocupando nichos muito restritos ou regiões de difícil acesso, o que tem dificultado os estudos taxonômicos, anatômicos e ecológicos dos Anomalodesmata (MORTON, 1985a).

A Família Thraciidae Stoliczka, 1870 não foge a essa regra; a charneira edêntula, com poucos caracteres distintos e variações intraespecíficas no contorno da concha tornam complicada a distinção das espécies (SOOT-RYEN, 1941). ALLEN (1961) e COAN (1990) referem-se ainda à fragilidade da concha e à raridade dos espécimes como outros fatores responsáveis por identificações errôneas e registros de ocorrência esparsos, dificultando o entendimento da distribuição geográfica das espécies de Thraciidae. Esses problemas culminaram em um número excessivo de nomes genéricos e subgenéricos para as cerca de trinta espécies da família (BOSS, 1982): *Thracia* Blainville, 1824 (com seis subgêneros), *Cyathodonta* Conrad, 1849, *Asthenothaerus* Carpenter, 1864 (dois subgêneros), *Bushia* Dall, 1886 (dois subgêneros), *Phragmorisma* Tate, 1894, *Thraciopsis* Tate & May 1900, *Thracidora* Iredale, 1924, *Parvithracia* Finlay, 1927 (um subgênero), *Lampeia* MacGinitie, 1959 e *Trigonothraccia* Yamamoto & Habe, 1959.

Trigonothraccia jinxingae (Xu, 1980) é o único Thraciidae cuja anatomia é conhecida em detalhes, e o autor do estudo (MORTON, 1995) comenta sobre a impossibilidade de se discutir o status taxonômico do gênero enquanto não houver estudos detalhados sobre a morfologia de qualquer outro representante da família. *T. jinxingae* é a única a fornecer informações da morfologia da família para a proposta filogenética elaborada por HARPER *et al.* (2000) para os Anomalodesmata.

Informações sobre a biologia e anatomia de Thraciidae encontram-se dispersas na literatura, não raro em obras que tratam com prioridade de outros grupos zoológicos ou comparam a morfologia de um órgão ou estrutura em um grande número de táxons. Costa (1829) e Kiener (1834), ambos citados por COAN (1990), ilustraram os sifões e o pé de *Thracia* (*Odoncineta*)

phaseolina (Lamarck, 1818) e *T. (Homoeodesma) corbuloidea* Blainville, 1827, respectivamente. COAN (1990) considera que a espécie ilustrada pelo segundo autor seja, em verdade, *Thracia (Homeodesma) convexa* Wood, 1815.

Deshayes (1846 citado por COAN, 1990) publicou ilustrações da anatomia de *T. (O.) phaseolina* e *T. (H.) corbuloidea*, esta última sob o nome de *T. (H.) convexa*, com a qual Deshayes havia sinonimizado *T. (H.) corbuloidea* (COAN, 1990). Forbes & Hanley (1853 citado por YONGE, 1937) e Clark (1855 citado por MORTON, 1995) estudaram os sífios de *T. (Ixartia) distorta* (Montagu, 1803) e *T. (O.) phaseolina*, respectivamente. DALL (1886) incluiu, na descrição de *Bushia elegans* Dall 1886, breves notas sobre a morfologia dos órgãos da cavidade palial desta espécie.

PELSENEER (1890) registrou a presença de uma quarta abertura palial em *Thracia (H.) convexa* e, em trabalhos subsequentes (PELSENEER, 1891, 1895 e 1911), considerou, sem mencionar a(s) espécie(s) estudada(s), o hermafroditismo, a presença de um espesso revestimento glandular sobre o músculo retrator sífonal do lado direito, e saco do estilete fundido à porção inicial do intestino como características do gênero. RIDEWOOD (1903) investigou, através da histologia, a morfologia dos ctenídios de *T. (H.) corbuloidea*¹ e *T. (O.) papyracea* (Poli, 1791) (= *T. (O.) phaseolina*). PELSENEER (1911) elucidou alguns aspectos da anatomia de um espécime de *Asthenothaerus* sp.

MORSE (1919) e THOMAS (1967) observaram espécimes vivos de *T. (H.) conradi* Couthouy, 1839, dando destaque à morfologia funcional dos sífios e à posição e profundidade do animal no sedimento, respectivamente; o mesmo foi realizado por YONGE (1937) com *T. pubescens*² (Pulteney, 1799). THORSON (1936) registrou que *T. truncata* Brown (= *T. devexa* Sars, 1878) é hermafrodita, com testículos e ovários distintos. ATKINS (1937a, 1937b e 1938) analisou a morfologia funcional e histologia dos ctenídios de *T. (I.) distorta* e *T. (O.) villosiuscula* (Macgillivray, 1827) e ATKINS (1937c) a quarta abertura palial desta última espécie.

FRANZÉN (1955) descreveu e ilustrou os espermatozóides de *T. (O.) papyracea*. OCKELMANN (1958) elucidou a morfologia dos ovócitos de *T. (Crassithracia) septentrionalis*

¹ referida por Ridewood como *T. corbuloides*.

² COAN (1990) considera que Yonge analisou, em verdade, *T. (O.) phaseolina*.

Jeffreys, 1872, *T. devexa* e *T. myopsis* Möller, 1842 e, em trabalho subsequente (OCKELMANN, 1965), ilustrou o ovócito e prodissoconcha desta última espécie, bem como de *T. (O.) phaseolina* e *T. rectangularis* Soot-Ryen, 1941.

TAYLOR *et al.* (1973) descreveram a mineralogia e microestrutura da concha de *T. (H.) convexa*, *T. (O.) phaseolina* e *T. (O.) villosiuscula*³. A estrutura do estatocisto desta última espécie foi elucidada por MORTON (1985b). HAIN & ARNAUD (1992) efetuaram medições da prodissoconcha I e II de *T. meridionalis* Smith, 1885. Finalmente, KAMENEV (2002) incluiu, na descrição de *Parvithracia (Pseudoasthenothaerus) lukini* Kamenev, 2002 e *P. (P.) sirenkoi* Kamenev, 2002, aspectos gerais da anatomia destas espécies.

Em águas antárticas, a família Thraciidae está representada por *T. meridionalis*, de distribuição geográfica ampla, circum-antártica (NICOL, 1966), e se estendendo consideravelmente para o norte pela região Magelânica, Ilhas Falkland, Shetlands do Sul, Orkneys do Sul, Sandwich do Sul, Georgia do Sul, Kerguelen, Marion e Príncipe Edward. Sobre sua biologia, é conhecido unicamente o fato de apresentar grandes variações na forma da concha (SOOT-RYEN, 1951; DELL, 1964), e de tolerar variações de temperatura entre -1,90 e 5,34 °C (DELL, 1972). Os conhecimentos sobre a anatomia de *T. meridionalis* são igualmente escassos e se restringem às medidas de comprimento publicadas por HAIN & ARNAUD (1992) para a prodissoconcha I e II.

Considerada como um dos bivalves antárticos mais comuns (NICOL, 1966; DELL 1972 e 1990), *T. meridionalis* é abundante nas amostras de bentos coletadas pelas expedições antárticas brasileiras. A disponibilidade de material no acervo do Laboratório de Malacologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (LM-IBUSP) tornou viável o presente estudo que tem por objetivo a análise detalhada da anatomia da espécie, buscando iniciar o entendimento da biologia, bem como aprofundar os conhecimentos acerca do gênero *Thracia* e família Thraciidae, indispensáveis para a elucidação das relações evolutivas dentre os Anomalodesmata.

³ referida como *T. villosiusulca* na tabela 20 de TAYLOR *et al.* (1973)

MATERIAL E MÉTODOS

A) Obtenção dos espécimes

Os espécimes de *Thracia meridionalis* analisados no presente estudo foram coletados em fundo lodoso na Baía do Almirantado, Ilha Rei George, Antártica (62°05'S - 58°23,5'W) pelo Prof. Dr. Osmar Domaneschi, Dra. Georgeana Meserani Zerbini e M. Sc. Flávio Dias Passos durante os verões austrais de 1996/97, 1997/98 e 2000/2001.

Os animais foram coligidos em profundidades de 40 a 50 metros com a utilização de um pegador de fundo do tipo "Van Veen" e anestesiados lentamente por gotejamento de emulsão de propilenofenoxietol sobre alguns lotes de indivíduos e solução de cloreto de magnésio a 4% sobre outros lotes. Detectada a falta de reação a estímulos, foram imersos em soluções fixadoras apropriadas para disseções, histologia ou microscopia eletrônica de varredura (MEV).

B) Análise morfométrica das conchas

A concha de todos os indivíduos íntegros (n = 40) de *T. meridionalis* presentes no acervo do LM-IBUSP foi analisada sob estereomicroscópio e medida com paquímetro quanto ao seu comprimento (L), altura (H) e largura (W) totais e comprimentos pré (AL) e pós-umbonal (PL). A partir destas medidas, quatro índices foram calculados para cada indivíduo (H/L, W/L, W/H, AL/PL), bem como a média, desvio padrão e intervalo de variação da amostra para estes índices. Através do teste t de Student (ZAR, 1996), verificou-se se há correlação significativa (para $\alpha = 0,05$) entre o comprimento dos espécimes e o valor assumido pelos índices.

C) Macroanatomia

As disseções foram realizadas sob estereomicroscópio em animais fixados em formol a 4% ou Bouin acético. Foram registradas detalhadamente, através de desenhos científicos e fotografias, a forma, dimensões relativas e organização das estruturas e órgãos que compõem o complexo palial e a massa visceral da espécie.

D) Microscopia eletrônica de varredura (MEV)

Conchas

Valvas íntegras foram transferidas para água destilada e limpas com pincel, seguido de ultrassom durante 10 minutos. A seguir foram secas em estufa a 60°C por 30 minutos, fraturadas segundo as técnicas de KENNISH *et. al.* (1980) quando necessário, montadas em suportes metálicos (*stubs*) com cola de prata, metalizadas com fina camada de ouro e submetidas à MEV. A análise das estruturas e seu registro fotográfico foram feitos através do microscópio eletrônico de varredura da marca “Zeiss”, modelo DSM 940, do IB-USP. As medidas de comprimento da prodissoconcha foram efetuadas segundo JABLONSKI & LUTZ (1980).

Partes moles

Indivíduos cujas partes moles foram submetidas à MEV foram pré-fixados na Antártica em solução contendo 2,5% de glutaraldeído ($C_5H_8O_2$), 2% de paraformaldeído (CH_2O) e 2,5 mM de cloreto de cálcio ($CaCl_2$) em tampão de cacodilato de sódio ($C_2H_6NaO_2$) 0,1 M, ajustado para pH 7,4 com ácido clorídrico (HCl) 0,2 N e osmolaridade ajustada para cerca de 1000 mOsm pela adição de sacarose. No IB-USP, estes indivíduos foram submetidos a 3 lavagens de 5 minutos no mesmo tampão, pós-fixação por 45 minutos em solução de tetróxido de ósmio (OsO_4) a 1% no tampão de cacodilato de sódio, mais 3 lavagens de 5 minutos no tampão, tratamento por 15 minutos em ácido tânico a 1% no tampão de cacodilato de sódio e três lavagens de 5 minutos em água destilada. A seguir, foram desidratados em concentrações crescentes de acetona (30%, 50%, 70%, 80%, 95% e 100%), secos em aparelho de ponto-crítico utilizando gás carbônico (CO_2), montados em suportes metálicos (*stubs*) com cola de prata e metalizados com fina camada de ouro. A análise das estruturas e seu registro fotográfico foram feitos através do microscópio eletrônico de varredura da marca “Zeiss”, modelo DSM 940, do IB-USP.

E) Histologia

Duas técnicas distintas foram utilizadas:

Inclusão em paraplast

Foi realizada segundo as técnicas de BÜCHERL (1962) e BEHMER *et al.* (1976). Animais fixados em Bouin acético foram desidratados em série alcóolica, incluídos em paraplast, microtomizados seriadamente em cortes de 6 µm de espessura e corados com Hematoxilina de Harris e Eosina.

Inclusão em resina

Espécimes fixados em Bouin acético ou na solução pré-fixadora para MEV das partes moles (vide descrição acima) foram descalcificados segundo método proposto por DIETRICH & FONTAINE (1975), desidratados em concentrações crescentes de etanol a 70% e 95%, e incluídos em resina seguindo as especificações fornecidas pelo fabricante no estojo de inclusão "7022 18500 LEICA HISTORESIN Embedding Kit". Cortes histológicos de 1 a 4 µm de espessura foram corados a aproximadamente 40 °C em Hematoxilina de Delafield e Eosina ou em Azul de Toluidina e Fucsina básica.

RESULTADOS

A) Concha

Descrição

Dissoconcha. Concha branca, fina, translúcida, de contorno subquadrado, fracamente inequivalve e inequilateral. Umbos subcentrais, ortógiros, muito próximos, o da valva direita um pouco mais elevado e inflado que o da esquerda. Valva direita mais convexa e de altura maior que a esquerda. Margem anterior uniformemente arredondada e posterior subtruncada. Margem dorsal anterior ligeiramente convexa, e posterior variando de retilínea a suavemente côncava. Quando fechadas, as valvas tocam-se ao longo de toda extensão, com a margem ventral da valva direita ultrapassando a da esquerda e sendo mais proeminente nos dois terços posteriores (Figura 1). Superfície externa ornamentada por numerosos e microscópicos grânulos esféricos (~ 10µm de diâmetro), isolados, constituídos por perióstraco calcificado, secretado pela superfície interna da prega externa do manto, antes da secreção da camada externa da concha. Os grânulos são incorporados à camada externa, concomitante à formação desta, onde ficam alinhados, formando linhas comarginais muito finas, sutis e próximas, nos intervalos das linhas de crescimento (Figura 2). Camadas calcárias interna e externa da concha indistintas, ambas com microestrutura do tipo homogênea granular segundo a classificação de CARTER (1980a e 1980b) (Figura 3). Perióstraco resistente, fortemente aderido, variando de incolor a amarelado. Incrustações por partículas finas de sedimento formam manchas irregulares, de posição e extensão variáveis, mascarando a coloração e ornamentação originais da concha. Charneira edêntula. Ligamento primário externo, opistodético, com camada fibrosa espessa, amarelada, fixa a um condróforo robusto em cada valva, e camada lamelar fina, castanha-escura, estendendo-se pouco além dos limites anterior e posterior da camada fibrosa. Litodesma presente apenas nos espécimes de até 1,46 cm de comprimento de concha na amostra estudada, frágil, de secção transversal circular, aderido à camada fibrosa do ligamento, imediatamente anterior aos condróforos e ventral aos umbos (Figura 4). Ligamento secundário unindo as valvas por toda margem dorsal, entre os músculos adutores. Superfície interna branca, lisa, variando de opaca (mais freqüente) a nacarada. Margem interna lisa. Linha palial paralela e bem recuada da margem ventral da concha; seio palial amplo, ultrapassando a linha posterior do ligamento, nunca alcançando a linha dos umbos. Cicatrizes dos músculos adutor anterior e retrator

anterior do pé unidas, de contorno alongado e posicionadas mais ventralmente em relação às cicatrizes dos músculos adutor posterior e retrator posterior do pé, unidas, de contorno ovalado.

Prodissoconcha. Concha larval frequentemente erodida. Prodissoconcha I lisa, medindo $168,96 \mu\text{m} \pm 1,99$ d.p. de comprimento ($n = 5$); prodissoconcha II medindo $222,78 \mu\text{m} \pm 4,54$ d.p. de comprimento ($n = 5$), ornamentada por finas estrias comarginais (Figura 5).

Variabilidade

A posição dos umbos varia (Tabela I) de ligeiramente anterior em alguns espécimes (valor mínimo de $AL/PL = 0,7805$) a ligeiramente posterior em outros (valor máximo de $AL/PL = 1,7317$).

Tabela I *Thracia meridionalis*. Valores obtidos para as diferentes dimensões medidas e relações entre as mesmas para cada indivíduo analisado ($n=40$), bem como média, desvio padrão e valores máximo e mínimo de tais relações para a amostra. **L**, comprimento; **H**, altura; **W**, largura; **AL**, comprimento pré-umbonal; **PL**, comprimento pós-umbonal.

Indivíduos	L	H	W	AL	PL	H/L	W/L	W/H	AL/PL
1	5,85	5,00	2,65	2,9	2,8	0,8547	0,4530	0,5300	1,0357
2	7,20	5,60	2,40	4,4	2,9	0,7778	0,3333	0,4286	1,5172
3	10,00	8,30	3,95	5,5	5,3	0,8300	0,3950	0,4759	1,0377
4	10,45	8,20	4,70	5,2	5,0	0,7847	0,4498	0,5732	1,0400
5	11,20	8,85	4,05	7,1	4,1	0,7902	0,3616	0,4576	1,7317
6	13,50	10,60	5,75	7,2	6,6	0,7852	0,4259	0,5425	1,0909
7	13,85	10,95	5,25	7,7	6,5	0,7906	0,3791	0,4795	1,1846
8	14,65	12,15	6,45	8,1	7,0	0,8294	0,4403	0,5309	1,1571
9	16,50	13,10	6,90	8,5	8,1	0,7939	0,4182	0,5267	1,0494
10	16,75	13,20	6,90	8,3	8,6	0,7881	0,4119	0,5227	0,9651
11	17,65	13,80	7,50	8,1	9,2	0,7819	0,4249	0,5435	0,8804
12	17,70	13,60	7,25	9,5	8,8	0,7684	0,4096	0,5331	1,0795
13	18,75	15,00	7,90	9,8	9,3	0,8000	0,4213	0,5267	1,0538
14	19,25	15,05	7,50	10,0	9,6	0,7818	0,3896	0,4983	1,0417
15	19,45	15,10	8,10	10,5	9,9	0,7763	0,4165	0,5364	1,0606
16	19,70	15,05	8,30	10,0	9,8	0,7640	0,4213	0,5515	1,0204
17	20,40	16,10	8,80	10,1	10,2	0,7892	0,4314	0,5466	0,9902
18	21,00	15,90	9,00	10,3	10,9	0,7571	0,4286	0,5660	0,9450
19	21,30	17,60	8,50	9,5	11,5	0,8263	0,3991	0,4830	0,8261
20	21,80	17,00	9,35	11,0	11,0	0,7798	0,4289	0,5500	1,0000
21	23,10	18,00	10,25	11,3	12,0	0,7792	0,4437	0,5694	0,9417
22	23,35	18,10	9,10	11,6	12,1	0,7752	0,3897	0,5028	0,9587
23	23,75	18,75	10,00	11,0	13,0	0,7895	0,4211	0,5333	0,8462
24	24,10	17,70	9,85	12,5	11,9	0,7344	0,4087	0,5565	1,0504
25	24,40	19,05	10,10	12,0	13,0	0,7807	0,4139	0,5302	0,9231
26	24,40	19,30	9,50	10,6	13,5	0,7910	0,3893	0,4922	0,7852

27	26,15	20,25	10,30	13,3	13,0	0,7744	0,3939	0,5086	1,0231
28	26,35	20,60	10,70	13,4	12,8	0,7818	0,4061	0,5194	1,0469
29	26,75	20,75	10,05	13,1	13,9	0,7757	0,3757	0,4843	0,9424
30	26,80	21,10	11,65	13,0	14,0	0,7873	0,4347	0,5521	0,9286
31	26,80	20,90	10,35	12,5	14,2	0,7799	0,3862	0,4952	0,8803
32	27,10	21,70	9,75	13,1	13,9	0,8007	0,3598	0,4493	0,9424
33	27,40	21,50	11,50	13,6	14,1	0,7847	0,4197	0,5349	0,9645
34	27,40	20,95	11,00	14,0	14,0	0,7646	0,4015	0,5251	1,0000
35	29,05	23,90	11,75	12,8	16,4	0,8227	0,4045	0,4916	0,7805
36	29,45	23,55	12,00	15,5	14,3	0,7997	0,4075	0,5096	1,0839
37	31,10	23,95	12,15	16,0	15,0	0,7701	0,3907	0,5073	1,0667
38	31,25	23,05	12,70	15,5	16,3	0,7376	0,4064	0,5510	0,9509
39	31,80	23,45	13,20	16,0	16,0	0,7374	0,4151	0,5629	1,0000
40	32,95	24,80	13,45	15,0	18,0	0,7527	0,4082	0,5423	0,8333
Média						0,7842	0,4079	0,5205	1,0164
Desvio padrão						0,0246	0,0248	0,0339	0,1705
Valor mínimo						0,7344	0,3333	0,4286	0,7805
Valor máximo						0,8547	0,4530	0,5732	1,7317

Pequenas variações ocorrem nas relações entre altura, comprimento e largura. Os resultados dos testes t indicam que os coeficientes de correlação entre as variáveis H/L e L, e entre AL/PL e L, são significativamente diferentes de zero, com $P < 0,05$ e $P < 0,001$, respectivamente (Tabela II).

Tabela II: Resultados dos testes t de Student. Os valores críticos de t para $\alpha=0,01$ e $\alpha=0,05$ são, respectivamente, 3,566 e 2,024.

	Coeficientes de correlação (r)	Coeficientes de determinação (r ²)	Desvio padrão de r (sr)	Módulo dos valores de t
L e H/L	-0,484330288	0,234575828	0,141925126	3,412576066
L e W/L	-0,05899082	0,003479917	0,161938917	0,364278215
L e W/H	0,185510553	0,034414165	0,159405626	1,163764153
L e AL/PL	-0,552335862	0,305074904	0,135231293	4,084379071

Assim, os maiores espécimes de *T. meridionalis* tendem a apresentar umbos ligeiramente deslocados para a região posterior e menor altura, quando comparados aos menores indivíduos (Figura 6). Os índices W/L e W/H não estão correlacionados ao comprimento dos espécimes (Tabela II).

B) Manto

Os lobos do manto de *T. meridionalis* são delgados, translúcidos, unidos por cinco regiões ao longo de suas margens livres, delimitando quatro aberturas: pediosa, inalante, exalante e quarta

abertura palial. No dorso, a partir dos limites anterior e posterior do istmo do manto até a superfície dorsal dos músculos adutores, a fusão dos lobos do manto envolve completamente as pregas internas e medianas, de modo que as faces internas das pregas externas formam uma superfície secretora contínua, responsável pela formação de um ligamento secundário de perióstraco, unindo as margens dorsais das valvas. A partir do limite anterior do ligamento secundário até a abertura pediosa e, do limite posterior do ligamento secundário até a base do sifão exalante, a fusão envolve apenas as pregas internas. Outros três pontos de fusão envolvendo apenas as pregas internas situam-se na região posterior entre os sifões exalante e inalante, entre este último e a quarta abertura palial, e por uma curta extensão anterior à quarta abertura. Deste último ponto até a extremidade posterior da abertura pediosa, a fusão envolve também a superfície interna das pregas medianas, que são identificadas como uma crista ao longo desta extensão.

Na abertura pediosa, as pregas internas, altas e recuadas das demais, orientam-se perpendicularmente à superfície dos lobos do manto (Figura 7), enquanto as pregas externas e medianas estão representadas por cristas baixas, lisas e muito próximas. Estas mesmas características identificam essas duas pregas ao longo das regiões em que estão livres.

Glândulas hipobranquiais assimétricas, a do lobo direito do manto mais extensa e espessa, ocorrem na porção posterior, restritas à câmara infra-branquial, próximo à quarta abertura palial e abertura proximal do sifão inalante. Indivíduos imaturos e indivíduos sexualmente maduros possuem essas glândulas constituídas por células cônicas, com núcleo distal e cílios de aproximadamente 10 μm de comprimento, entremeadas por células secretoras, com núcleo basal e citoplasma repleto de vesículas que aumentam de tamanho em direção ao ápice da célula, onde eliminam seu conteúdo na cavidade palial. Nos lobos direito e esquerdo do manto as células do epitélio glandular atingem altura de 130 e 10 μm , respectivamente. (Figura 8).

C) Sifões

T. meridionalis tem sifões bem desenvolvidos, completamente separados, o inalante mais longo, ambos formados apenas pelas pregas internas da margem do manto. Os comprimentos máximos observados para o inalante e exalante foram de 10 e 7 mm, respectivamente, em um indivíduo de 25 mm de comprimento.

Os sífões têm diâmetro praticamente uniforme por toda extensão, e extremidades distais guarnecidas por tentáculos digitiformes, alguns bífidos, sempre mais numerosos no sífão exalante (Figura 7). O número de tentáculos variou de quatro a oito no inalante, e de sete a doze no exalante. Receptores sensoriais ciliados estão densamente distribuídos sobre os tentáculos e, em menor número, sobre as paredes interna e externa dos sífões. Cada receptor consiste de um tufo de cílios de aproximadamente 3 μ m de comprimento situado no ápice de uma papila arredondada de cerca de 5 μ m de altura nos sífões e tentáculos contraídos (Figura 9).

A musculatura da parede dos sífões inalante e exalante é muito semelhante e formada por quatro camadas longitudinais, quatro circulares e feixes radiais (Figura 10) que, do epitélio externo para o interno, distribuem-se da seguinte maneira: primeira circular (c1) e primeira longitudinal (L1), muito delgadas; segunda circular (c2) e segunda longitudinal (L2), espessas e com feixes entremeados na região de transição; terceira longitudinal (L3), separada de "L2" por uma ampla faixa de lacunas sanguíneas; terceira circular (c3), quarta longitudinal (L4) e quarta circular (c4), as três muito delgadas. Os feixes musculares radiais vão do epitélio externo ao interno, atravessando todas as camadas circulares e longitudinais, compartimentando a região lacunar. Quatro e seis cordões nervosos longitudinais, equidistantes, inervam, respectivamente, os sífões inalante e exalante; situados adjacentes à camada longitudinal "L3", esses cordões fazem saliência para o interior das lacunas sanguíneas.

D) Ctenídios

Os ctenídios de *T. meridionalis* são eulamelibranquiados, heterorrábidos, e constituídos por duas demibrânquias profundamente pregueadas (Figura 11D), exceto na margem ântero-dorsal, onde ambas apresentam uma estreita porção lisa adjacente ao sulco oral. O primeiro filamento anterior de cada demibrânquia encontra-se fundido por toda extensão lateral ao epitélio do sulco oral (Figura 7).

O número de filamentos é variável entre pregas adjacentes e decrescente em direção posterior do animal (Tabela III). Os filamentos principais são muito diferenciados morfológicamente dos demais filamentos nas pregas, apresentando a face frontal expandida, em calha rasa, semicircular e lados estirados e alinhados no mesmo plano da face frontal (Figura 11F).

Tabela III: Número de filamentos em 17 pregas adjacentes da demibrânquia interna de espécime de 2,2 cm de comprimento de concha.

Pregas	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q
Número de filamentos	17	14	14	15	13	14	13	13	13	12	12	10	11	9	8	8	7

Anterior
▶
 Posterior

A demibrânquia externa de cada ctenídio, formada apenas pela lamela descendente totalmente rebatida para o dorso, possui o mesmo comprimento e cerca de dois terços da altura da demibrânquia interna. Sua margem oposta ao eixo do ctenídio une-se ao epitélio da massa visceral por fusão ciliar, o mesmo ocorrendo nas laterais da abertura proximal do sifão exalante, onde delimita, com a demibrânquia externa oposta, a porção posterior da câmara supra-branquial (Figura 11A).

A demibrânquia interna é constituída por duas lamelas, a descendente apenas ligeiramente mais alta, e por um sulco alimentar marginal profundo. A margem dorsal da lamela ascendente une-se por junção ciliar ao epitélio da massa visceral (Figura 11A); posterior aos limites desta, as margens das lamelas ascendentes de lados opostos unem-se entre si por junção ciliar. Fusão tecidual entre filamentos adjacentes ocorre em ambas as lamelas, ao longo de toda extensão do sulco alimentar marginal e nas ligações interfilamentares.

Os eixos ctenidiais, dotados de feixes musculares longitudinais, prolongam-se da região ântero-dorsal até a base dos sifões, formando com o eixo oral-anal um ângulo de aproximadamente 30°. Diferente do que ocorre na maioria dos lamelibranquiados, as extremidades posteriores dos eixos não se fixam à estreita membrana ou septo que separa as aberturas proximais dos sifões, permitindo a comunicação direta entre as câmaras infra e supra-branquiais (Figura 12).

Junções teciduais interfilamentares, regularmente espaçadas, estão presentes em ambas as demibrânquias, unindo todos os filamentos de cada prega (Figura 11B). Septos de junção interlamelares, formados pelo prolongamento e fusão da região abfrontal dos seguimentos descendente e ascendente de um mesmo filamento principal estão presentes por toda demibrânquia interna. Interno à margem livre da demibrânquia, septos baixos, com 1/5 da altura do órgão,

intercalam-se, um a um, com septos altos, estes estendendo-se até as proximidades do eixo ctenidial. Os septos altos delimitam tubos aquíferos que canalizam a água filtrada pelos ctenídios para a câmara supra-branquial (Figura 11C). Fibras musculares dispõem-se por toda a extensão dos septos interfilamentares e interlamelares.

Os cílios frontais, látero-frontais e laterais presentes nos filamentos das demibrânquias externa e interna possuem, em média, e respectivamente, 20, 30 e 35 μm de comprimento (Figura 11E). Os cílios látero-frontais na demibrânquia interna diminuem gradativamente de comprimento próximo à borda livre dos filamentos, até se tornarem ausentes na base do sulco alimentar marginal. Tufos de cílios estão presentes sobre a superfície abfrontal de todos os filamentos, sendo muito numerosos e uniformemente distribuídos nos filamentos principais, e esparsos nos demais (Figura 11B).

E) Pé e musculatura associada

T. meridionalis possui pé pequeno, comprimido, com porção distal trigonal-cuneiforme, com margens livres em quilha, não possuindo uma região achatada (Figura 7). Essa porção distal tem epitélio denso e uniformemente ciliado, com numerosas células glandulares, especialmente nas margens livres onde formam uma espessa camada. A porção proximal do pé tem epitélio com cílios agrupados em tufos sensoriais, sendo desprovida de células glandulares. A glândula do bisso, situada no interior do "calcanhar" do pé, é extremamente reduzida e desemboca na margem ventral-posterior do órgão, na linha de transição entre as porções distal e proximal (Figura 13). Os gânglios nervosos pediosos situam-se no interior da porção proximal, imediatamente ventral aos testículos e divertículos digestivos. Posicionado dorso-lateralmente aos gânglios pediosos, e ligeiramente separado destes, ocorre um par de estatocistos de cerca de 60 μm de diâmetro, constituído por epitélio cúbico provido de cílios de aproximadamente 5 μm de comprimento. Numerosos grânulos de formato irregular e aspecto inorgânico ocupam o interior de cada estatocisto.

Feixes musculares transversais, unidos a ambos os lados do corpo, estão presentes por todo o pé; suas extremidades intercalam-se com e se fixam entre os feixes provenientes dos músculos retratores do pé.

Os músculos retratores anteriores do pé têm secção transversal circular e se fixam às valvas ligeiramente afastados e dorsais ao músculo adutor anterior. Esses músculos pediosos confluem para o plano sagital do corpo, onde alguns de seus feixes mais internos cruzam entre si e se dirigem para o lado oposto do órgão; a maioria dos feixes, entretanto, penetra o lado correspondente do pé, onde suas fibras irradiam-se em leque, ocupando principalmente a metade anterior da porção proximal do órgão.

Os músculos retratores posteriores têm secção transversal triangular e se fixam às valvas apoiados sobre a superfície dorsal do adutor posterior. Esses músculos confluem para o plano sagital do corpo onde se fundem em um feixe único, muito fino sob os rins. Ao atingirem a porção do pé que abriga parte dos ovários, testículos e intestino, as fibras desse feixe único irradiam-se em leque envolvendo lateral e ventralmente estes órgãos, e penetram na porção distal do pé (Figura 14).

F) Palpos Labiais

Os palpos labiais de *T. meridionalis* são trigonal-lamelares, alongados e pregueados nas faces voltadas para os ctenídios (Figura 7). A área pregueada é circunscrita por uma faixa lisa, mais ampla nas margens dorsal e proximal dos palpos. As pregas são praticamente paralelas entre si e seu número aumenta com o crescimento do animal uma vez que espécimes com concha de 10,0 e 27,0 mm de comprimento apresentaram 10 e 18 pregas, respectivamente.

Numerosas células glandulares distribuem-se homogeneamente pelo epitélio cilíndrico ciliado das faces pregueadas. As faces lisas apresentam epitélio cúbico ciliado, desprovido de células glandulares.

G) Trato Digestório

Visando facilitar a comparação da estrutura do trato digestório de *T. meridionalis* com a de outros bivalves, adotou-se na presente descrição a terminologia de PURCHON (1958, 1960 e 1987).

A partir da boca, situada imediatamente posterior ao músculo adutor anterior, segue-se um esôfago longo, achatado dorso ventralmente, o qual passa por entre os músculos retratores anteriores do pé e se prolonga em direção posterior, onde desemboca na parede ântero-dorsal do

estômago (Figura 14). As paredes dorsal e ventral do esôfago são constituídas por epitélio alto, pseudo-estratificado, formando sulcos e elevações longitudinais irregulares na superfície interna (Figura 15), enquanto as paredes laterais são formadas por epitélio colunar baixo, frágil, que forma, de cada lado, um sulco amplo, liso e profundo.

O estômago, com sua região globular volumosa, situa-se dorsalmente na metade anterior da massa visceral. Sua entrada é marcada internamente por uma dobra (rm) que circunda toda a desembocadura do esôfago. Essa dobra é acompanhada em sua margem ventral por uma área com pregas paralelas, constituindo a primeira área de triagem do estômago (sa7). No teto, do lado esquerdo, o estômago possui um capuz dorsal cônico, praticamente reto, longo, que se estende em direção anterior, paralelo ao esôfago. Duas dobras (r e r2) penetram até a extremidade distal do capuz dorsal, acompanhadas pelas áreas de triagem "sa3" e "sa8", estas últimas separadas por um sulco longitudinal mediano que termina junto à abertura de um grande duto (ddd3) formado da reunião de parte dos dutos vindos dos divertículos digestivos e desembocando no lado direito e anterior do assoalho do estômago. A dobra r é anterior a r2 e sa8, e surge no assoalho do estômago como uma ramificação da prega rm, que circunda a desembocadura do esôfago no estômago (Figura 15). A dobra r2 é posterior a sa3 no interior do capuz dorsal, de onde estende-se para o teto e termina em uma depressão rasa situada imediatamente posterior à abertura do saco do estilete no assoalho do estômago.

Dois outros grandes dutos (ddd1 e ddd2) desembocam, um de cada lado, na região anterior do assoalho do estômago, os quais reúnem dutos secundários provenientes dos divertículos digestivos dos lados correspondentes. A abertura de ddd2 situa-se no lado direito, adjacente a, e tão próximo da abertura de ddd3, que ambas são facilmente confundidas como única. A abertura de ddd1 situa-se no lado esquerdo, ligeiramente anterior à abertura de um quarto duto (ddd4) que congrega o restante dos dutos provenientes dos divertículos digestivos. A abertura de ddd4 é a única penetrada pela tiflossole maior e respectivo sulco intestinal. Estes últimos são muito curtos e, ao emergirem da abertura conjunta do saco do estilete cristalino e porção inicial do intestino, curvam-se imediatamente para a esquerda sobre o assoalho do estômago, indo terminar no interior da abertura de ddd4. A tiflossole menor termina abruptamente na abertura conjunta do saco do estilete e intestino.

Ventral e anterior à abertura do capuz dorsal localiza-se a bolsa esquerda, separada do primeiro por uma elevação ampla e alta da parede esquerda do estômago. A bolsa esquerda é uma depressão rasa, em fundo cego, provida de uma área de triagem (sa6).

Uma outra área de triagem (sa) tem suas pregas abrindo-se em leque a partir da abertura do intestino no estômago, e penetrando pelas quatro aberturas de dutos dos divertículos digestivos. Essa área está limitada à esquerda pela curta extensão da tiflossole maior, e à direita por uma elevação lingüiforme da parede do estômago (el). Esta última é contornada por um cordão espesso com uma de suas extremidades situada na abertura do intestino, e a outra penetrando a depressão rasa, em fundo cego, imediatamente posterior à abertura do saco do estilete no estômago.

O escudo gástrico reveste parte das paredes posterior e esquerda do estômago, onde penetra parcialmente no capuz dorsal e bolsa esquerda e se estende ventralmente, revestindo parte da abertura do saco do estilete cristalino.

O saco do estilete e o segmento inicial do intestino, unidos, formam um tubo cilíndrico, curto e reto, com comprimento que equivale aproximadamente à altura da porção globular do estômago. Esta região cilíndrica prolonga-se em direção ventral e posterior, onde o saco do estilete termina e o intestino continua isoladamente, primeiro em direção ventral por uma curta extensão, para, então, mudar seu curso em direção anterior, onde descreve uma alça de 180° para a direita. A partir daqui o intestino estende-se em direção pósterio-dorsal até atingir o feixe muscular único formado pela confluência do par de músculos retratores posteriores do pé; nesta altura, descreve uma alça em direção dorsal e anterior e aumenta seu diâmetro até alcançar a extremidade posterior da cavidade pericárdica. Ao penetrar no pericárdio, o intestino sofre uma constrição e imediatamente retoma seu grosso calibre até atingir o músculo adutor posterior. Após contornar as faces posterior e ventral do adutor, o intestino prolonga-se livremente em direção anterior, por uma curta extensão, onde termina através de uma papila no interior da câmara supra-branquial. O intestino dilata-se à medida que acumula grandes quantidades de fezes, e seu diâmetro iguala-se ou mesmo excede aquele do saco do estilete, particularmente antes e imediatamente após penetrar no pericárdio.

H) Sistemas circulatório e excretor

O coração de *T. meridionalis* é constituído por um ventrículo penetrado pelo reto, e duas aurículas laterais, largas na extremidade proximal junto aos eixos ctenidiais e estreitas na união com o ventrículo.

As aberturas renopericardiais, localizadas no assoalho da extremidade posterior da cavidade pericárdica, marcam o início dos lobos proximais dos rins. Estes são dois dutos estreitos, ciliados, aproximadamente retilíneos, que se estendem até as proximidades do músculo adutor posterior, onde passam a constituir os lobos distais. Nesta última seção os dutos são extensos, muito sinuosos e ramificados, e se abrem na cavidade supra-branquial por dois nefridióporos ciliados, laterais, situados imediatamente posterior às aberturas genitais femininas. As células dos lobos distais possuem a extremidade voltada para a luz do ducto com concreções esféricas de até 30 µm de diâmetro (Figura 16).

Um sistema de amplas lacunas sanguíneas, delimitadas por epitélio pavimentoso muito delgado, ladeia os rins, ocupando o espaço entre estes últimos e o epitélio da massa visceral (Figura 16).

I) Gônadas

T. meridionalis é hermafrodita funcional e possui, de cada lado do corpo, um ovário e um testículo que desembocam na câmara supra-branquial através de aberturas distintas, situadas imediatamente anterior e ventral ao nefridióporo do lado correspondente (Figura 17).

A partir dos gonodutos, os folículos testiculares prolongam-se em direção ventro-anterior, com ramificações dorsais, envolvendo parte dos ovários e divertículos digestivos, com maior concentração na porção ventral, no interior do pé.

Os ovários são volumosos e constituem a porção mediana da massa visceral. Milhares de ovócitos são vistos através das paredes translúcidas dos folículos ovarianos de espécimes sexualmente maduros. A membrana vitelínica que envolve cada ovócito é bastante espessa, representando cerca de 10% do diâmetro total da célula (Figura 18A). O diâmetro médio dos

ovócitos maduros, soltos na luz dos folículos ovarianos, é de $200,30 \mu\text{m} \pm 24,50 \text{ d.p.}$ ($n = 60$) e o diâmetro máximo registrado foi de $247 \mu\text{m}$.

Ovócitos sem corpúsculo polar (não fecundados), aglutinados em muco e formando grandes massas compactas foram encontrados na câmara supra-branquial de vários indivíduos sexualmente maduros. Submetida à microscopia eletrônica de varredura, uma dessas massas revelou a presença de numerosos espermatozóides aderidos à membrana vitelínica dos ovócitos (Figura 18B). Os espermatozóides, com cauda de aproximadamente $70\mu\text{m}$, possuem cabeça cônica de aproximadamente $3 \mu\text{m}$ de comprimento, sem um acrossoma demarcado e peça mediana constituída por 4 ou 5 esferas mitocondriais.

DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Embora DELL (1964) e SOOT-RYEN (1951) refiram grandes variações intraespecíficas na forma da concha de *T. meridionalis*, apenas a posição dos umbos variou consideravelmente na amostra estudada, como evidenciam os valores de desvio padrão obtidos. No entanto, uma vez que todos os indivíduos medidos durante o presente estudo provém da Baía do Almirantado, i. e., de uma mesma população, é provável que a análise morfométrica de espécimes de *T. meridionalis* coligidos em outras localidades de sua extensa distribuição geográfica amplie os intervalos de variação obtidos, corroborando os registros de DELL (1964) e SOOT-RYEN (1951).

Ornamentação granulosa da superfície externa da concha, como aqui descrita para *T. meridionalis*, é característica presente em muitas das espécies de Thraciidae, Laternulidae, Lyonsiidae e Pholadomyidae (ALLEN, 1961; ALLER, 1974; CARTER & ALLER, 1975), dentre os Anomalodesmata. O mecanismo de formação deste tipo de ornamentação foi elucidado em detalhes para os Bivalvia por CARTER & ALLER (1975) e condiz com as condições encontradas em *T. meridionalis*, onde os grânulos, constituídos por perióstraco calcificado, são secretados pela superfície interna da prega externa do manto, antes da secreção da camada externa da concha, e não pela superfície externa da prega externa do manto, como referido por COAN (1990) para a família Thraciidae.

Segundo TAYLOR & LAYMAN (1972), a maior resistência à abrasão conferida pela microestrutura homogênea da concha pode ter favorecido a evolução dessa característica nas conchas de algumas famílias de bivalves cavadores. Nos Thraciidae, este tipo de microestrutura evoluiu a partir de conchas com camadas externa prismática e interna nacarada (BOSS, 1982) e foi registrado para *Thracia* (*H.*) *convexa*, *T. (O.) phaseolina* e *T. (O.) villosiuscula* por TAYLOR *et al.* (1973) e, a partir do presente estudo, também para *T. meridionalis*.

COAN (1990) refere litodesma visível em espécimes juvenis, e inconspícuo ou ausente nos adultos, como característica de 5 subgêneros de *Thracia*, incluindo *Thracia* s.l.. A ausência de litodesma nos adultos de *T. meridionalis* corrobora tal observação.

As médias de 168,96 µm e 222,78 µm de comprimento obtidas, respectivamente, para as prodissoconchas I e II de *T. meridionalis* são bastante inferiores aos 240 e 280 µm,

respectivamente, obtidos por HAIN & ARNAUD (1992), para essa mesma espécie. Tendo-se empregado a mesma metodologia adotada por esses autores, tal discrepância pode ser atribuída ao fato de HAIN & ARNAUD (1992) terem, possivelmente, pautado esses valores em um único indivíduo com características excepcionais, ou a variações na morfologia da concha larval entre populações distintas. Como o material analisado por HAIN & ARNAUD (1992) proveio de profundidades entre 200 a 1200 metros, e os indivíduos medidos neste estudo provieram de águas rasas entre 40 e 50 metros, essa variação pode ainda ser atribuída em parte a influências ambientais, como referido para *Lasaea subviridis* Dall, 1899 por FOIGHIL (1986).

As bordas do manto de *T. meridionalis*, como as dos demais Anomalodesmata (MORTON, 1981a e 1985a), são extensivamente fundidas. Segundo STANLEY (1970), espécies que apresentam esta configuração das margens do manto expulsam jatos de água mais fortes pela abertura pediosa durante as atividades de escavação, o que facilita sua penetração no sedimento. Por envolver as pregas internas e medianas do manto, por completo, a fusão na margem dorsal de *T. meridionalis* é do tipo C, segundo a classificação proposta por YONGE (1957). A fusão ventral do manto entre a extremidade posterior da abertura pediosa e as proximidades da extremidade anterior da quarta abertura palial envolve as pregas internas por completo e apenas a superfície interna das pregas medianas, o que caracteriza fusão do tipo B de YONGE (1957). ATKINS (1937c) e MORTON (1995) registraram este mesmo tipo de fusão do manto posterior à abertura pediosa de *Thracia* (*O.*) *villosiuscula* e *Trigonothracia jinxingae*, respectivamente. Nas demais porções fundidas das margens do manto de *Thracia meridionalis* somente as pregas internas estão envolvidas, caracterizando fusões do tipo A de YONGE (1957). Ao contrário de *Trigonothracia jinxingae*, na qual as pregas internas e medianas de cada lobo do manto encontram-se fundidas entre si ao longo da abertura pediosa (MORTON, 1995), em *Thracia meridionalis* estas pregas permanecem livres, como é usual nos Bivalvia.

Embora a presença de uma quarta abertura palial em membros da Subclasse Anomalodesmata seja conhecida desde o século XIX (PELSENEER, 1890), sua função permanece obscura. ATKINS (1937c) e YONGE (1948a) observaram a expulsão de pseudo-fezes pela quarta abertura de espécimes de Mactridae e inferiram que nos Anomalodesmata a abertura teria a mesma função. MORTON (1980 e 1982) sugere que em *Pholadomya candida* Sowerby, 1823 e

Parilimya fragilis (Grieg, 1920) essa abertura liberaria o excesso de pressão do líquido da cavidade palial gerado pelas atividades de alimentação. Entretanto, sempre que espécimes vivos da Subclasse foram analisados em detalhes (YONGE, 1952; NARCHI, 1968; MORGAN & ALLEN, 1976; MORTON, 1974, 1977a, 1981b e 2002a), não se registrou qualquer função para a abertura. Em Thraciidae, uma quarta abertura palial similar à de *T. meridionalis* em posição e morfologia ocorre em *Asthenothaerus* sp. (PELSENEER, 1911), *Parvithracia* (P.) *lukini* e *P. (P.) sirenkoi* (KAMENEV, 2002), mas não em *Trigonothracia jinxingae* (MORTON, 1995).

As glândulas hipobranquiais dos Bivalvia tipicamente ocupam a cavidade supra-branquial, onde auxiliam na remoção de partículas nos Protobranchia; nos eulamelibranquiados, essas glândulas foram retidas em poucos táxons, onde teriam adquirido novas funções relacionadas à reprodução (MORTON, 1977b).

Na superfamília Thracioidea Stoliczka, 1870, no entanto, as glândulas hipobranquiais ocorrem também na cavidade infra-branquial. *Trigonothracia jinxingae* as apresenta simétricas e morfologicamente semelhantes em suas porções supra e infra-branquiais (MORTON, 1995), enquanto em *Periploma (Offadesma) angasai* Crosse & Fischer, 1864, o epitélio glandular é mais espesso na porção infra-branquial e mais extenso no lobo direito do manto (MORTON, 1981b). *Thracia meridionalis* constitui-se no primeiro caso conhecido onde as glândulas hipobranquiais estão restritas à câmara infra-branquial; como em *P. (O.) angasai*, a do lobo direito do manto é maior em extensão. Essas glândulas correspondem ao "espesso revestimento glandular" registrado por PELSENEER (1911) sobre os músculos retratores sifonais do lado direito dos espécimes de *Thracia* sp. coligidos no Oceano Índico pela Expedição Siboga.

A presença em *T. meridionalis* de glândulas hipobranquiais com morfologia idêntica tanto em espécimes imaturos quanto nos sexualmente maduros, torna pouco provável seu envolvimento na reprodução da espécie; sua localização, restrita à câmara infra-branquial, sugere que sua secreção auxilia os mecanismos de limpeza, aglutinando partículas rejeitadas pelos ctenídios, manto e palpos labiais, como sugerido por MORTON (1981b) para *P. (O.) angasai*.

Os sifões de *Thracia meridionalis* pertencem ao tipo A de YONGE (1948b, 1957 e 1982) por serem constituídos apenas pela fusão das pregas internas do manto, e possuem morfologia muito

semelhante aos de *T. (O.) phaseolina* (Costa, 1829 citado por COAN, 1990), *T. (H.) conradi* (MORSE, 1919), *Asthenothaerus* sp. (PELSENEER, 1911) e *Trigonothracia jinxiangae* (MORTON, 1995).

Forbes & Hanley (1853 citado por YONGE, 1937), MORSE (1919), YONGE (1937) e MORTON (1981b), observando o comportamento dos sífões de espécimes vivos de *Thracia (I.) distorta*, *T. (H.) conradi*, *T. (O.) phaseolina* e *Periploma (O.) angasai*, respectivamente, registraram intumescimento globoso das extremidades distais desses órgãos, seguido de contração e concomitante secreção de muco pelas paredes sífonais. Tal comportamento leva à abertura de passagem de cada sífão pelo substrato, a qual é forrada por muco, permitindo ao animal enterrar-se fundo, além do que o comprimento dos sífões poderia permitir (YONGE, 1937). THOMAS (1967) encontrou espécimes de *Thracia (H.) conradi* de 53 a 91 mm de comprimento de concha enterrados em profundidades entre 140 e 260 mm. O comportamento dos sífões de *T. meridionalis* durante a abertura de passagem pelo sedimento, a construção do tubo mucoso e profundidade de escavação da espécie só poderão ser averiguados observando-se espécimes vivos.

Ctenídios como os de *Thracia meridionalis*, constituídos por uma demibrânquia interna completa, e demibrânquia externa formada apenas pela lamela descendente rebatida para o dorso, enquadram-se como do tipo E de ATKINS (1937b) e são típicos dos Anomalodesmata, ocorrendo em todas as famílias atuais da Subclasse, exceto Poromyidae e Cuspidariidae (YONGE, 1928; MORTON, 1987). Em Thraciidae, os ctenídios são pregueados e homorrábdicos em *Trigonothracia jinxiangae* (MORTON, 1995) e heterorrábdicos em *Thracia (H.) corbuloidea*, *T. (O.) papyracea* (RIDEWOOD, 1903), *T. (O.) villosiuscula*, *T. (I.) distorta* (ATKINS, 1937b) e *T. meridionalis* (presente estudo).

União frágeis entre as extremidades distais dos filamentos ctenidiais e a parede do corpo é outra característica dos ctenídios de Anomalodesmata. União cuticular ocorre em *Laternula truncata* (Lamarck, 1818) (MORTON, 1973), *Cleidothaerus maorianus* Finlay, 1827 (MORTON, 1974), *Myadora striata* (Quoy & Gaimard, 1835) (MORTON, 1977a), *Pholadomya candida* (MORTON, 1980), *Periploma (O.) angasai* (MORTON, 1981b), *Clavagella australis* Sowerby, 1830 (MORTON, 1984a) e *Trigonothracia jinxiangae* (MORTON, 1995), enquanto união ciliar está

presente em *Parilimya fragilis* (MORTON, 1982), *Myochama anomioides* Stutchbury, 1830 (HARPER & MORTON, 2000) e *Thracia meridionalis* (presente estudo).

Comunicação direta entre as câmaras infra e supra-branquiais foram referidas para três espécies de Anomalodesmata. BURNE (1920) descreveu em *Anatina elliptica* (= *Laternula elliptica*) um estreito trecho em que as extremidades distais dos filamentos da demibrânquia externa são livres da parede do corpo, permitindo a comunicação direta das câmaras paliais. Tal registro deve ser, no entanto, considerado com cautela, uma vez que as uniões entre ctenídios e parede do corpo são frágeis nos Anomalodesmata, e porque BURNE (1920) baseou suas observações em um único indivíduo de *L. elliptica* danificado durante a coleta. É provável que a abertura referida por BURNE (1920) reflita um rompimento da frágil união.

Em *Cleidothaerus maorianus*, a separação entre as cavidades infra e supra-branquiais é efetuada, posterior à massa visceral, pela união cuticular entre as margens dorsais das lamelas ascendentes das demibrânquias internas. Nas proximidades das aberturas proximais dos sifões, essa união deixa de existir, havendo uma ampla comunicação entre as câmaras paliais (MORTON, 1974). Essa abertura em *C. maorianus* não é, portanto, homóloga a de *Thracia meridionalis*, uma vez que nesta última espécie as margens dorsais das lamelas internas, posterior à massa visceral, estão completamente unidas por toda a extensão; a abertura situa-se entre o septo que separa as aberturas inalante e exalante e as extremidades posteriores dos eixos ctenidiais e demibrânquias internas. HANCOCK (1853) descreveu para um exemplar de *Myochama anomioides*, abertura similar em posição à de *T. meridionalis*; admitiu porém a possibilidade da mesma ser resultante de injúria e a necessidade de confirmação pela análise de mais espécimes. HARPER & MORTON (2000), em sua descrição anatômica de *M. anomioides*, não mencionam tal abertura, o que reforça a idéia de uma abertura artefactual no indivíduo estudado por HANCOCK (1853).

Em *T. meridionalis*, averigou-se a presença dessa abertura de comunicação entre as câmaras em todos os espécimes analisados. Nessa espécie, as câmaras paliais mantêm, provavelmente, algum isolamento funcional pelo relaxamento da musculatura longitudinal dos eixos dos ctenídios, aproximando as extremidades destes ao septo que separa os sifões inalante e exalante, levando à aposição das bordas e fechamento da abertura.

Com exceção dos Lyonsiidae (YONGE, 1952; NARCHI, 1968), Poromyidae e Cuspidariidae (YONGE, 1928), a associação entre ctenídios e palpos labiais nos Anomalodesmata pertence à categoria III de STASEK (1963), na qual as extremidades ventrais dos filamentos anteriores da demibrânquia interna não se encontram inseridas no sulco oral distal, embora o primeiro filamento possa estar fundido por toda extensão de sua face lateral ao epitélio do sulco, como ocorre em *T. meridionalis*.

Ao contrário dos demais membros da Superfamília Thracioidea (Laternulidae e Periplomatidae), cujos adultos possuem pé reduzido e são incapazes de se enterrar quando retirados do sedimento (MORTON 1981a e 1985a), exceção feita a *Laternula elliptica* da Antártica (ZAMORANO *et al.* 1986), espécimes de Thraciidae mantêm a capacidade de se enterrar rapidamente, como observado para *Thracia* (H.) *conradi* por THOMAS (1967), *T. (O.) phaseolina* e *Thracia* sp. por YONGE (1937; 1952) e *Trigonothracia jinxingae* por MORTON (1995). *T. meridionalis* provavelmente retém no adulto essa capacidade, o que pode representar maiores chances de sobrevivência para indivíduos removidos do substrato pelo impacto de icebergs, evento freqüente em substratos marinhos rasos antárticos (PECK *et al.*, 1999; ARNTZ *et al.*, 1994), expondo a macro-endofauna ao ataque de predadores móveis sobre os fundos.

Os estatocistos de *T. meridionalis* são do tipo B₃ de MORTON (1985b) por se apresentarem preenchidos por grânulos irregulares de aspecto inorgânico, assim como ocorre em *Myadora striata* e *Myochama anomioides* (Myochamidae) (HARPER & MORTON, 2000), e nos Clavagellidae *Clavagella australis*, *Brechites vaginiferus* (Lamarck, 1818), e *Humphreyia strangei* (Adams, 1852) (MORTON, 1984a, 1984b e 2002b, respectivamente). Trata-se do primeiro registro deste tipo de estatocisto em um Thracioidea, uma vez que nos demais membros da superfamília esse órgão é do tipo B₁ ou B₂ (MORTON, 1985b).

O estômago de *Thracia meridionalis* é do tipo IV de PURCHON (1958, 1960 e 1987), como em *Cleidotherus* Stutchbury, 1830 (PURCHON, 1958), *Pandora* Bruguière, 1797 (ALLEN, 1954; PURCHON, 1958), *Cochlodesma* Couthouy, 1839 (ALLEN, 1958) e *Myadora* Gray, 1840 (PURCHON, 1958), onde a tiflossole maior, muito curta, curva-se imediatamente e termina associada à abertura de dutos dos divertículos digestivos que desembocam no lado esquerdo do assoalho do estômago.

Ao contrário de *Trigonothracia jinxingae*, na qual o estômago é praticamente desprovido de áreas de triagem (MORTON, 1995), *Thracia meridionalis* possui as paredes do órgão com extensas áreas de seleção, o que sugere que a espécie lida com muito material na cavidade palial e ingere considerável quantidade de partículas que ainda requerem seleção antes de serem encaminhadas para os divertículos digestivos, ou rejeitadas para o intestino. A presença de grandes quantidades de fezes acumuladas em setores dilatados do intestino corrobora a idéia de que a espécie ingere e descarta muito material. MORTON (1995) considerou os Thraciidae como comedores de depósitos.

Thracia meridionalis apresenta saco do estilete fundido ao intestino, como os demais Anomalodesmata (MORTON, 1985a). O trajeto do reto em relação ao ventrículo e aos rins varia na Subclasse. Nos Thracioidea, o reto penetra o ventrículo e os rins em *Laternula truncata* (MORTON, 1973), *Periploma (O.) angasai* (MORTON, 1981b) e *Trigonothracia jinxingae* (MORTON, 1995; HARPER & MORTON, 2000), e somente o ventrículo em *Parvithracia (A.) lukini*, *P. (A.) sirenkoi* (KAMENEV, 2002) e *Thracia meridionalis* (presente estudo), passando dorsal e externo aos rins nestas três espécies.

Segundo MORSE (1987), o acúmulo de numerosas concreções granulares por células dos lobos distais dos rins, como registrado para *T. meridionalis*, ocorre exclusivamente em bivalves entre os Mollusca, possibilitando-lhes a reabsorção de substâncias úteis antes da eliminação destes corpos pela urina. Em *T. meridionalis*, a eliminação de urina é feita por aberturas exclusivas, como registrado por MORTON (1981b e 1995) nos Thracioidea *Periploma (O.) angasai* e *Trigonothracia jinxingae*; em *Laternula elliptica* e *L. truncata* (BURNE, 1920; MORTON, 1973), o gonóporo de cada lado do corpo funde-se ao nefridióporo formando uma papila urogenital.

O sistema sangüíneo lacunar de *Thracia meridionalis* possui morfologia muito semelhante ao de *Lyonsiella formosa* (Jeffreys, 1881) que, segundo MORTON (1984c), constitui importante reservatório sangüíneo para o funcionamento do sifão inalante raptorial nesta última espécie. É possível que em *T. meridionalis* o sistema lacunar cumpra papel similar, garantindo o fornecimento de fluído para a protração e dilatação dos sifões no ato da abertura de passagem destes através do sedimento, e na formação e manutenção dos tubos mucosos que protegem essa passagem contra desmoronamento.

T. meridionalis é hermafrodita simultâneo, como é a maioria dos Anomalodesmata revistos por MORTON (1985a). Em Thracioidea, essa condição é conhecida desde o trabalho de PELSENEER (1891), tendo sido confirmada pelos trabalhos subsequentes de THORSON (1936) com *T. truncata* (= *T. devexa*), BURNE (1920) com *Laternula elliptica* e *L. truncata*, OCKELMANN (1958) com *T. (C.) septentrionalis*, *T. myopsis* e *T. devexa*, MORTON (1981b e 1995) com *Periploma (O.) angasai* e *Trigonothracia jinxiangae* e KAMENEV (2002) com *Parvithracia (P.) lukini* e *P. (P.) sirenkoi*.

O diâmetro médio de 190 µm verificado para a massa vitelínica dos ovócitos (n = 60) de *T. meridionalis* é próximo dos 170 µm registrados por OCKELMANN (1958) para três espécies árticas do gênero. Baseado nesse diâmetro, OCKELMANN (1958) inferiu que essas três espécies teriam desenvolvimento lecitotrófico, com estágio pelágico muito curto ou ausente. Em trabalho subsequente, OCKELMANN (1965) referiu-se a *Thracia myopsis* como espécie incubadora com estágio pelágico suprimido.

Em *T. meridionalis*, o diâmetro dos ovócitos e a razão entre os comprimentos das prodissoconchas I e II permitem inferir com alguma segurança, segundo os critérios de JABLONSKI & LUTZ (1980), que o desenvolvimento larval da espécie é lecitotrófico, como sugerido por HAIN & ARNAUD (1992), baseados nas medidas da prodissoconcha.

A morfologia e as dimensões dos espermatozóides de *T. meridionalis* são muito semelhantes às verificadas por FRANZÉN (1955) em *T. (O.) papyracea* (= *T. (O.) phaseolina*) que considerou este tipo de espermatozóide primitivo e associado a espécies que liberam os gametas na água. Nesse mesmo artigo, Franzén menciona que, nas espécies em que a fecundação ocorre nas proximidades do gonóporo feminino, i. e., na cavidade supra-branquial de bivalves incubadores, os gametas masculinos são morfologicamente distintos desse tipo primitivo. Embora a presença de ovócitos na cavidade supra-branquial, como verificado em *Thracia meridionalis*, seja freqüentemente utilizada como indicativo de hábito incubador, há exemplos na literatura em que tal interpretação provou-se equivocada. BURNE (1920) refere *Laternula elliptica* como incubadora após encontrar, na ampla cavidade supra-branquial, grandes ovócitos encapsulados, muito semelhantes aos de *T. meridionalis*. Estudos recentes da biologia reprodutiva dessa espécie (PEARSE *et al.* 1986, 1987 e 1991; BERKMAN *et al.*, 1991; ANSELL & HARVEY, 1997; BIGATTI *et*

al. 2001) não deixam dúvidas de que *L. elliptica* não incuba os embriões; estes se desenvolvem de modo demersal e lecitotrófico protegidos no interior das membranas vitelínicas espessas e gelatinosas, ao menos até o estágio de trocófora (ANSELL & HARVEY, 1997). Assim, são necessários mais estudos sobre a biologia reprodutiva de *T. meridionalis* para que a hipótese de hábito incubador possa ser corroborada ou descartada para a espécie.

RESUMO

Thraciidae é uma das famílias de Anomalodesmata menos estudadas, dentre as quatorze que compõem a subclasse. Das cerca de trinta espécies atribuídas à família, apenas *Trigonothracia jinxingae* teve sua biologia e anatomia examinadas em detalhes; para outros Thraciidae, há pouca ou nenhuma informação morfológica, o que dificulta o entendimento das relações filogenéticas dentre os Anomalodesmata. *Thracia meridionalis*, única representante da família em águas antárticas, é aqui analisada sob o ponto de vista da anatomia, buscando iniciar o entendimento da biologia da espécie, bem como aprofundar os conhecimentos acerca do gênero *Thracia* e família Thraciidae, indispensáveis para a elucidação das relações evolutivas dentre os Anomalodesmata. A investigação detalhada da concha, sífões, e das estruturas e órgãos que compõem a cavidade palial e massa visceral foi realizada utilizando-se técnicas de dissecação, histologia e microscopia eletrônica de varredura. A concha é fina, inequivalve, ornamentada por grânulos periostracais calcificados, e dotada de charneira edêntula, ligamento secundário e primário, este último com litodesma presente apenas em indivíduos jovens. O manto tem margens extensivamente fundidas, com curta abertura pediosa, quarta abertura palial reduzida e sífões longos, separados, originando-se exclusivamente das pregas internas; as glândulas hipobranquiais são assimétricas, porém restritas à câmara infra-branquial, o que distingue *T. meridionalis* dentre os Anomalodesmata. Os ctenídios são extensos, heterorrábdicos e do tipo E de Atkins; uma ampla abertura entre os eixos dos ctenídios e o septo que separa as aberturas proximais dos sífões permite a comunicação entre as câmaras infra e supra-branquiais. A associação entre os palpos labiais e ctenídios pertence à categoria III de Stasek, e os estatocistos são do tipo B₃ de Morton, este tipo constituindo novo registro para os Thracioidea. O estômago do tipo IV na classificação de Purchon é extensivamente provido de áreas de triagem, sugerindo que o animal ingere grande quantidade de partículas, o que é corroborado pelo intestino freqüentemente dilatado e repleto de fezes. *T. meridionalis* é hermafrodita simultâneo, com gônadas, gonodutos e gonóporos distintos. Grandes ovócitos (~200 µm) protegidos por espessa membrana vitelínica, e razão próxima de 0,75 entre os comprimentos das prodissoconchas I e II são indicativos de desenvolvimento larval lecitotrófico.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLEN, J. A. 1954. On the structure and adaptations of *Pandora inaequalis* and *P. pinna*. **Quarterly Journal of Microscopical Science (Third Series)** **95**(4): 473-482.
- ALLEN, J. A. 1958. Observations on *Cochlodesma praetenu* (Pulteney) Eulamellibranchia. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom** **37**: 97-112.
- ALLEN, J. A. 1961. The British species of *Thracia* (Eulamellibranchia). **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom** **41**(3): 723-735.
- ALLER, R. C. 1974. Prefabrication of shell ornamentation in the bivalve *Laternula*. **Lethaia** **7**(1): 43-56.
- ANSELL, A. D. & HARVEY, R. 1997. Protected larval development in the Antarctic bivalve *Laternula elliptica* (King and Broderip) (Anomalodesmata: Laternulidae). **Journal of Molluscan Studies** **63**: 285-286.
- ARNTZ, W. E.; BREY, T. & GALLARDO, V. A. 1994. Antarctic zoobenthos. **Oceanography and Marine Biology: an Annual Review** **32**: 241-304.
- ATKINS, D. 1937a. On the ciliary mechanisms and interrelationships of Lamellibranchs. Part II: Sorting devices on the gills. **Quarterly Journal of Microscopical Science (New Series)** **79**: 339-373.
- ATKINS, D. 1937b. On the ciliary mechanisms and interrelationships of Lamellibranchs. Part III: Types of Lamellibranch gills and their food currents. **Quarterly Journal of Microscopical Science (New Series)** **79**: 375-421.
- ATKINS, D. 1937c. On the ciliary mechanisms and interrelationships of Lamellibranchs. Part IV: Cuticular fusion, with special reference to the fourth aperture in certain Lamellibranchs. **Quarterly Journal of Microscopical Science (New Series)** **79**: 423-445.
- ATKINS, D. 1938. 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 (New Series)** **80**: 345-436.

- BEHMER, O. A.; de TOLOSA, E. M. C. & FREITAS NETO, A. G. 1976. **Manual de técnicas para histologia normal e patológica**. EDART, Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo. 241 p.
- BERKMAN, P. A.; WALLER, T. R. & ALEXANDER, S. P. 1991. Unprotected larval development in the Antarctic scallop *Adamussium colbecki* (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae). **Antarctic Science** 3(2): 151-157.
- BIGATTI, G.; PENCHASZADEH, P. E. & MERCURI, G. 2001. Aspects of the gonadal cycle in the Antarctic bivalve *Laternula elliptica*. **Journal of Shellfish Research** 20(7): 283-287.
- BOSS, K. J. 1982. Mollusca In: Parker, S. P. (ed.) 1982. **Synopsis and classification of living organisms, Vol. 1**. McGraw-Hill: New York. New York. 1166p.
- BÜCHERL, W. 1962. **Técnica microscópica**. 3a edição. Editora Polígono Limitada. São Paulo. 164 p.
- BURNE, R. H. 1920 Mollusca. Part IV. Anatomy of Pelecypoda. **British Antarctic ("Terra Nova") Expedition, 1910, Natural History Report, Zoology** 2(10): 233-256.
- CARTER, J. G. & ALLER, R. C. 1975. Calcification in the bivalve periostracum. **Lethaia** 8: 315-320.
- CARTER, J. G. 1980a. Chapter 2. Environmental and biological controls of bivalve shell mineralogy and microstructure. In: RHOADS, D. C. & LUTZ, R. A. (eds.). 1980. **Skeletal growth of aquatic organisms: biological records of environment change**. Topics in Geobiology, vol. 1. Plenum Press, New York. 750p.
- CARTER, J. G. 1980b. Appendix 2. Part B: Guide to bivalve shell microstructures. In: RHOADS, D. C. & LUTZ, R. A. (eds.). 1980. **Skeletal growth of aquatic organisms: biological records of environment change**. Topics in Geobiology, vol. 1. Plenum Press, New York. 750p.
- COAN, E. V. 1990. The recent Eastern Pacific species of the bivalve Family Thraciidae. **The Veliger** 33(1): 20-55.
- DALL, W. H. 1886. Reports on the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877-78) and in the Caribbean Sea (1879-80), by the U. S. Coast

- Survey steamer "Blake", Lieut.-Commander C. D. Sigsbee, U. S. N., and Commander J. R. Bartlett, U. S. N., Commanding. XXIX. Report on Mollusca - Part 1. Brachiopoda and Pelecypoda. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy** **12**(6): 171-318.
- DELL, R. K. 1964. Antarctic and Subantarctic Mollusca: Amphineura, Scaphopoda and Bivalvia. **Discovery Reports** **33**: 93-250.
- DELL, R. K. 1972. Antarctic benthos. In: Russell, F. S. & Yonge, C. M. (eds.) 1972. **Advances in Marine Biology**. Academic Press, London-New York **10**: 1-216.
- DELL, R. K. 1990. Antarctic Mollusca with special reference to the fauna of the Ross Sea. **Bulletin of the Royal Society of New Zealand** **27**: 1-311.
- DIETRICH, H. F. & FONTAINE, A. R. 1975. A decalcification method for ultrastructure of echinoderm tissues. **Stain Technology** **50**(5): 351-354.
- FOIGHIL, D. Ó. 1986. Prodissoconch morphology is environmentally modified in the brooding bivalve *Lasaea subviridis*. **Marine Biology** **92**: 517-524.
- FRANZÉN, A. 1955. Comparative morphological investigations into the spermiogenesis among Mollusca. **Zoologiska Bidrag Fran Uppsala** **30**: 399-456.
- HAIN, S. & ARNAUD, P. M. 1992 Notes on the reproduction of high-Antarctic molluscs from the Weddell Sea. **Polar Biology** **12**: 303-312.
- HANCOCK, A. 1853. On the animal of *Myochama anomioides*. **The Annals and Magazine of Natural History (Second Series)** **11**(64): 287-291.
- HARPER, E. M.; HIDE, E. A. & MORTON, B. 2000. Relationships between the extant Anomalodesmata: a cladistic test. In: HARPER, E. M.; TAYLOR, J. D. & CRAME, J. A. (eds.) **The Evolutionary Biology of the Bivalvia**. Geological Society, London, Special Publications, **177**: 129-143.
- HARPER, E. M. & MORTON, B. 2000. The biology and functional morphology of *Myochama anomioides* Stutchbury, 1830 (Bivalvia: Anomalodesmata: Pandoroidea) with reference to cementation. **Journal of Molluscan Studies**, **66**: 403-416.

- JABLONSKI, D. & LUTZ, R. A. 1980. Chapter 9. Molluscan larval shell morphology: Ecological and paleontological applications. In: RHOADS, D. C. & LUTZ, R. A. (eds.). 1980. **Skeletal growth of aquatic organisms: biological records of environment change**. Topics in Geobiology, vol. 1. Plenum Press, New York. 750p.
- KAMENEV, G. M. 2002. Genus *Parvithracia* (Bivalvia: Thraciidae) with descriptions of a new subgenus and two new species from the Northwestern Pacific. **Malacologia** 44(1): 107-134.
- KENNISH, M. J.; LUTZ, R. A. & RHOADS, D. C. 1980. Appendix 1. Part A: Molluscs. 1. Preparation of acetate peels and fractured sections for observation of growth patterns within the Bivalve shell. In: RHOADS, D. C. & LUTZ, R. A. (eds.). 1980. **Skeletal growth of aquatic organisms: biological records of environment change**. Topics in Geobiology, vol. 1. Plenum Press, New York. 750p.
- MORGAN, R. E. & ALLEN, J. A. 1976. On the functional morphology and adaptations of *Entodesma saxicola* (Bivalvia: Anomalodesmata). **Malacologia** 15(2): 233-240.
- MORSE, E. S. 1919. Observations on living lamellibranchs of New England. **Proceedings of the Boston Society of Natural History** 35(5): 139-196.
- MORSE, M. P. 1987. Comparative functional morphology of the bivalve excretory system. **American Zoologist** 27(3): 737-746.
- MORTON, B. 1973. The biology and functional morphology of *Laternula truncata* (Lamarck 1818) (Bivalvia: Anomalodesmata: Pandoracea). **Bulletin of the Marine Biological Laboratory, Woods Hole**, 145(3): 509-531.
- MORTON, B. 1974. Some aspects of the biology and functional morphology of *Cleidotherus maorianus* Finlay (Bivalvia: Anomalodesmata: Pandoracea). **Proceedings of the Malacological Society of London** 41(3): 201-222.
- MORTON, B. 1977a. Some aspects of the biology and functional morphology of *Myadora striata* (Quoy & Gaimard) (Bivalvia: Anomalodesmata: Pandoracea). **Journal of Molluscan Studies**, 43: 141-154.
- MORTON, B. 1977b. The hypobranchial gland in the Bivalvia. **Canadian Journal of Zoology** 55(8): 1225-1234.

- MORTON, B. 1980 Anatomy of the "living fossil" *Pholadomya candida* Sowerby 1823 (Bivalvia: Anomalodesmata: Pholodomyacea). **Vindenskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening i Kjobenhavn** **142**: 7-101.
- MORTON, B. 1981a. The Anomalodesmata. **Malacologia** **21**(1-2): 35-60.
- MORTON, B. 1981b. The biology and functional morphology of *Periploma (Offadesma) angasai* (Bivalvia: Anomalodesmata: Periplomatidae). **Journal of Zoology, London** **193**(1): 39-70.
- MORTON, B. 1982. The functional morphology of *Parilimya fragilis* (Bivalvia: Parilimyidae nov. fam.) with a discussion on the origin and evolution of the carnivorous septibranchs and a reclassification of the Anomalodesmata. **Transactions of the Zoological Society of London** **36**(3): 153-216.
- MORTON, B. 1984a. The biology and functional morphology of *Clavagella australis* (Bivalvia: Anomalodesmata). **Journal of Zoology, London** **202**: 489-511.
- MORTON, B. 1984b. Adventitious tube construction in *Brechites vaginiferus* (Bivalvia: Anomalodesmata: Clavagellacea) with an investigation of the juvenile of "*Humphreyia strangei*". **Journal of Zoology, London** **204**: 461-484.
- MORTON, B. 1984c. Prey capture in *Lyonsiella formosa* (Bivalvia: Anomalodesmata: Verticordiacea). **Pacific Science** **38**(4): 283-297.
- MORTON, B. 1985a. Adaptive radiation in the Anomalodesmata. In: Trueman, E. R. & Clarke, M. N. (eds) **The Mollusca, 10: Evolution**. Academic Press, Orlando. 491p.
- MORTON, B. 1985b. Statocyst structure in the Anomalodesmata (Bivalvia). **Journal of Zoology, London (A)** **206**: 23-34.
- MORTON, B. 1987. Siphon structure and prey capture as a guide to affinities in the abyssal septibranch Anomalodesmata (Bivalvia). **Sarsia** **72**: 49-69.
- MORTON, B. 1995. The ecology and functional morphology of *Trigonothracia jinxiangae* (Bivalvia: Anomalodesmata: Thracioidea) from Xiamen, China. **Journal of Zoology, London** **237**(3): 445-468.

- MORTON, B. 2002a. Biology and functional morphology of the watering pot shell *Brechites vaginiferus* (Bivalvia: Anomalodesmata: Clavagelloidea). **Journal of Zoology, London** **257**: 545-562.
- MORTON, B. 2002b. The biology and functional morphology of *Humphreyia strangei* (Bivalvia: Anomalodesmata: Clavagellidae): an Australian cemented 'watering pot' shell. **Journal of Zoology, London** **258**: 11-25.
- NARCHI, W. 1968. The functional morphology of *Lyonsia californica* Conrad, 1837 (Bivalvia). **The Veliger** **10**(4): 305-313.
- NICOL, D. 1966. Descriptions, ecology, and geographic distribution of some Antarctic pelecypods. **Bulletins of American Paleontology** **51**(231): 1-102.
- OCKELMANN, W. K. 1958. The zoology of East Greenland marine lamellibranchiata. **Meddelelser om Gronland** **122**(4): 1-256.
- OCKELMANN, K. W. 1965 Developmental types in marine bivalves and their distribution along the Atlantic coast of Europe. **Proceedings of the European Malacological Congress** **1**: 25-35.
- PEARSE, J. S.; BOSCH, I. & MCCLINTOCK, J. B. 1986. Contrasting modes of reproduction by common shallow-water Antarctic invertebrates. **Antarctic Journal of the United States** **20**(5): 138-139.
- PEARSE, J. S.; BOSCH, I.; MCCLINTOCK, J. B.; MARINOVIC, B. & BRITTON, R. 1987. Contrasting tempos of reproduction by shallow-water animals in McMurdo Sound, Antarctica. **Antarctic Journal of the United States** **21**(5): 182-184.
- PEARSE, J. S.; MCCLINTOCK, J. B. & BOSH, I. 1991. Reproduction of Antarctic benthic marine invertebrates: tempos, modes and timing. **American Zoologist** **31**: 65-80.
- PECK, L. S.; BROCKINGTON, S.; VANHOVE, S. & BEGHYN, M. 1999. Community recovery following catastrophic iceberg impacts in a soft-sediment shallow-water site at Signy Island, Antarctica. **Marine Ecology Progress Series** **186**: 1-8.
- PELSENEER, M. P. 1890. Sur le quatrième orifice palléal des Pélécypodes. **Comptes Rendus Hebdomadaires Des Séances de L'Académie Des Sciences** **110**: 154-156.

- PELSENEER, P. 1891. Sur l'existence d'un groupe entier de Lamellibranches hermaphrodites. **Zoologischer Anzeiger** **14**(353): 5-8.
- PELSENEER, P. 1895. Hermaphroditism in Mollusca. **Quarterly Journal of Microscopical Science (New Series)** **37**(145): 19-46.
- PELSENEER, P. 1911. Les Lamellibranches de L' Expédition du Siboga. Partie Anatomique. 127p. In: WEBER, M. (ed.) 1911. **Siboga-Expeditie 34 (Monogr. 53a)**. Brill: Leiden.
- PURCHON, R. D. 1958. The stomach in the Eulamellibranchia; stomach type IV. **Proceedings of the Zoological Society of London** **131**: 487-525.
- PURCHON, R. D. 1960. The stomach in the Eulamallibranchia; stomach types IV and V. **Proceedings of the Zoological Society of London** **135**: 431-489.
- PURCHON, R. D. 1987. The stomach in the Bivalvia. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B.**, **316**: 183-276.
- RIDEWOOD, W. G. 1903. On the structure of the gills of the Lamellibranchia. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B.**, **195**: 147-284.
- SOOT-RYEN, T. 1941. Northern pelecypods in the collection of Tromso Museum I: Order Anomalodesmacea, Families Pholadomyidae, Thraciidae and Periplomatidae. **Tromso Museum Arshefter** **61**(1): 1-41.
- SOOT-RYEN, T. 1951. Antarctic pelecypodes. **Scientific Results of the Norwegian Antarctic Expeditions 1927-1928 et sqq., instituted and financed by Consul Lars Christensen** **3**(32): 1-46.
- STANLEY, S. M. 1970. Relation of shell form to life habits in the Bivalvia (Mollusca). **Geological Society of America. Special papers** **125**: 1-296.
- STASEK, C. R. 1963. Synopsis and discussion of the association of ctenidia and labial palps in the bivalved Mollusca. **The Veliger** **6**(2): 91-97.
- TAYLOR, J. D. & LAYMAN, M. 1972. The mechanical properties of bivalve (Mollusca) shell structures. **Palaeontology** **15**(1): 73-87.

- TAYLOR, J. D.; KENNEDY, W. J. & HALL, A. 1973. The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. II. Lucinacea-Clavagellacea. Conclusions. **Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology** **22**(9): 253-294.
- THOMAS, M. L. H. 1967. *Thracia conradi* in Malpegue Bay, Prince Edward Island. **The Nautilus** **80**(3): 84-87.
- THORSON, G. 1936. The larval development, growth, and metabolism of arctic marine bottom invertebrates compared with those of other seas. **Meddelelser om Gronland** **100**(6): 1-155.
- YONGE, C. M. 1928. Structure and function of the organs of feeding and digestion in the septibranchs, *Cuspidaria* and *Poromya*. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B** **216**: 221-263.
- YONGE, C. M. 1937. The formation of siphonal openings by *Thracia pubescens*. **Proceedings of the Malacological Society of London** **22**: 337-338.
- YONGE, C. M. 1948a. Cleansing mechanisms and the function of the fourth pallial aperture in *Spisula subtruncata* (da Costa) and *Lutraria lutraria* (L.). **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom** **27**(3): 585-596.
- YONGE, C. M. 1948b. Formation of siphons in Lamellibranchia. **Nature** **161**: 198-199.
- YONGE, C. M. 1952. Structure and adaptation in *Entodesma saxicola* (Baird) and *Mytilimeria nuttallii* Conrad. **University of California Publications in Zoology**, **55**(10): 439-450.
- YONGE, C. M. 1957. Mantle fusion in the Lamellibranchia. **Pubblicazione della Stazione Zoologica di Napoli** **29**: 151-171.
- YONGE, C. M. 1982. Mantle margins with a revision of siphonal types in the Bivalvia. **The Journal of Molluscan Studies** **48**(1): 102-103.
- ZAMORANO, J. H.; DUARTE, W. E. & MORENO, C. A. 1986. Predation upon *Laternula elliptica* (Bivalvia, Anatinidae): A field manipulation in South Bay, Antarctica. **Polar Biology** **6**: 139-143.
- ZAR, J. H. 1996. **Biostatistical analysis**. 3 ed. Prentice-Hall, Upper Saddle River. 662 p.

Figura 1. *Thracia meridionalis*. Concha vista pelo lado esquerdo, evidenciando a forma, contorno geral e sua condição fracamente inequivalve e inequilateral.

Figura 2. *Thracia meridionalis*. Ornamentação sobre a superfície externa da concha. **A**, Superfície externa da valva esquerda, mostrando inúmeras elevações ordenadas em linhas comarginais. **B**, Detalhe de algumas elevações, evidenciando altura e revestimento por perióstraco. **C**, Detalhe de uma elevação com o perióstraco rompido, expondo o grânulo calcário esférico. **g**, grânulo; **p**, perióstraco.

Figura 3. *Thracia meridionalis*. **A**, Corte transversal à valva esquerda evidenciando camadas externa e interna indistintas. **B**, Detalhe da área marcada pelo retângulo em “A”, mostrando a microestrutura homogênea granular constituente de ambas as camadas da concha. **p**, perióstraco; **sl**, camadas externa e interna da concha.

Figura 4. *Thracia meridionalis*. Vista interna da valva direita, evidenciando os elementos da charneira e cicatrizes musculares. **aas**, cicatriz do músculo adutor anterior; **aprs**, cicatriz do músculo retrator anterior do pé; **c**, condróforo; **fl**, camada fibrosa do ligamento; **fp**, ligamento secundário de perióstraco fundido; **li**, litodesma; **ll**, camada lamelar do ligamento; **pas**, cicatriz do músculo adutor posterior; **pl**, linha palial; **ps**, seio palial.

Figura 5. *Thracia meridionalis*. Valva direita e respectivas fases de prodissococoncha I, prodissococoncha II e início da dissoconcha. **p1**, limite entre a prodissococoncha I e prodissococoncha II; **p2**, limite entre a prodissococoncha II e dissoconcha (linha de metamorfose).

Figura 6. *Thracia meridionalis*. **A**, Variação de H/L e **B**, AL/PL em função do comprimento da concha (n=40).

Figura 7. *Thracia meridionalis*. Topografia dos órgãos e estruturas da cavidade palial, após remoção da valva direita e parte do lobo direito do manto. **aa**, músculo adutor anterior; **apr**, músculo retrator anterior do pé; **es**, sifão exalante; **f**, pé; **hg**, glândula hipobranquial; **id**, demibrânquia interna; **is**, sifão inalante; **od**, demibrânquia externa; **olp**, palpo labial externo; **pa**, músculo adutor posterior; **po**, abertura pediosa; **ppr**, músculo retrator posterior do pé; **sml**, lobo direito do manto parcialmente seccionado; **sr**, músculo retrator dos sifões.

Figura 8. *Thracia meridionalis*. **A**, Corte transversal à região posterior do corpo, passando pelas glândulas hipobranquiais nos lobos esquerdo e direito do manto, evidenciando a forte assimetria entre ambas. **B** e **C**, setores ampliados das glândulas hipobranquiais esquerda e direita, respectivamente, mostrando diferenças morfológicas. **cc**, células cônicas ciliadas; **ci**, cílios; **hg**, glândulas hipobranquiais; **mc**, células secretoras; **sr**, músculos retratores dos sifões.

Figura 9. *Thracia meridionalis*. Papilas com receptores sensoriais ciliados sobre um dos tentáculos do sifão exalante. **A**, Vista frontal. **B**, Vista lateral. **ci**, cílios; **pap**, papilas.

Figura 10. *Thracia meridionalis*. **A**, Corte transversal ao sifão inalante, evidenciando musculatura e inervação. **B**, Detalhe ampliado do retângulo em “A”, evidenciando a camada mais externa de musculatura circular. **c1** a **c4**, camadas de musculatura circular; **ee**, epitélio externo; **ie**, epitélio interno; **L1** a **L4**, camadas de musculatura longitudinal; **ne**, cordão nervoso; **rdm**, feixes musculares radiais.

Figura 11. *Thracia meridionalis*. **A**, Representação esquemática de uma secção perpendicular à porção anterior do ctenídio esquerdo, evidenciando morfologia e tipo de união com a massa visceral. **B**, Superfície abfrontal da lamela ascendente da demibrânquia interna vista sob MEV, evidenciando tufo ciliares, junções teciduais interfilamentares e óstios. **C** e **D**, Cortes transversais às demibrânquias interna e externa, respectivamente, na altura indicada pelas linhas cinzas em “A”, mostrando a estrutura das pregas. **E** e **F**, Morfologia de um filamento ordinário e de um principal, respectivamente. **abs**, superfície abfrontal; **al**, lamela ascendente; **ca**, eixo do ctenídio; **cij**, junções ciliares; **cit**, tufo ciliares; **dl**, lamela descendente; **f**, pé; **fc**, cílios frontais; **ij**, junções interfilamentares; **ils**, septo de junção interlamelar; **lc**, cílios laterais; **lfc**, cílios látero-frontais; **mg**, sulco alimentar marginal; **od**, demibrânquia externa; **of**, filamento ordinário; **os**, óstios; **pf**, filamento principal; **sbc**, câmara supra-branquial; **vm**, massa visceral; **wt**, tubo aquífero.

Figura 12. *Thracia meridionalis*. Região posterior da câmara infra-branquial em vista ventral, após secção dos lobos do manto, anterior à quarta abertura, para evidenciar abertura de comunicação entre as câmaras infra e supra-branquiais. **fpa**, quarta abertura palial; **hg**, glândula hipobranquial; **id**, demibrânquia interna; **is**, abertura proximal do sifão inalante; **od**, demibrânquia externa; **sbc**, câmara supra-branquial vista através da abertura de comunicação entre as câmaras infra e supra-branquiais; **se**, septo de separação das aberturas proximais dos sifões; **sml**, lobos do manto seccionados.

Figura 13. *Thracia meridionalis*. **A**, Pé em vista posterior e ventral, mostrando a abertura da glândula do bisso. **B**, Detalhe de área do pé delimitada pelo retângulo em "A", evidenciando a transição entre as porções distal, uniformemente ciliada, e proximal dotada apenas de cílios sensoriais. **C**, Receptor ciliar da porção proximal do pé. **bga**, abertura da glândula do bisso; **cdp**, porção do pé uniformemente ciliada (distal); **cr**, receptores ciliares; **ncpp**, porção do pé dotada apenas de cílios sensoriais (proximal).

Figura 14. *Thracia meridionalis*. Musculatura e trato digestório vistos pelo lado esquerdo. **aa**, músculo adutor anterior; **ap**, papila anal; **apr**, músculo retrator anterior do pé; **ddd1** e **ddd4**, dutos dos divertículos digestivos; **dh**, capuz dorsal; **f**, pé; **gu**, intestino; **lp**, bolsa esquerda; **mo**, boca; **o**, esôfago; **pa**, músculo adutor posterior; **ppr**, músculo retrator posterior do pé; **re**, reto; **ss**, saco do estilete e porção inicial do intestino fundidos; **st**, estômago.

Figura 15. *Thracia meridionalis*. Anatomia interna do estômago após incisão longitudinal feita por sua parede dorsal. **cs**, estilete cristalino; **ddd1**, **ddd2**, **ddd3** e **ddd4**, aberturas de dutos dos divertículos digestivos; **dh**, capuz dorsal; **el**, elevação na parede direita do estômago; **gs**, escudo gástrico; **ig**, sulco intestinal; **lp**, bolsa esquerda; **mt**, tiflossole menor; **o**, esôfago; **r**, **r2** e **rm**, elevações formando pregas na parede do estômago; **sa**, **sa3**, **sa6**, **sa7** e **sa8**, áreas de triagem; **ty**, tiflossole maior.

Figura 16. *Thracia meridionalis*. Secção transversal aos rins, evidenciando os lobos proximais e distais, sistemas sanguíneos lacunares e cavidade pericárdica. **co**, concreções nas células dos lobos distais; **ct**, ctenídios; **dk**, lobos distais dos rins; **ls**, sistema sanguíneo lacunar; **ml**, lobo do manto; **ne**, cordões nervosos; **pe**, cavidade pericárdica; **pk**, lobos proximais dos rins; **re**, reto; **v**, ventrículo.

Figura 17. *Thracia meridionalis*. Vista geral dos órgãos da massa visceral após remoção da valva e ctenídio esquerdos e secção parcial do lobo esquerdo do manto e sifões. **ap**, papila anal; **au**, aurícula; **cg**, gânglio cerebral; **dd**, divertículos digestivos; **fa**, abertura genital feminina; **fpa**, quarta abertura palial; **id**, demibrânquia interna do lado direito; **k**, rim; **ma**, abertura genital masculina; **od**, demibrânquia externa do lado direito; **ov**, ovário; **pe**, cavidade pericárdica; **ra**, nefridióporo; **re**, reto; **se**, septo de separação das aberturas proximais dos sifões; **sr**, músculo retrator dos sifões; **t**, testículo; **v**, ventrículo; **yg**, gânglio visceral.

Figura 18. *Thracia meridionalis*. Gametas. **A**, Oócito maduro em microscopia de luz. **B**, Espermatozóide (MEV). **h**, cabeça; **mi**, micrópila; **mp**, peça mediana; **n**, núcleo; **ta**, cauda; **vim**, membrana vitelínica.