

ANATOMIA FUNCIONAL DE *GARI SOLIDA* (GRAY, 1828)(BIVALVIA:  
PSAMMOBIIDAE) DO LITORAL DE DICHATO, CHILE.

OSMAR DOMANESCHI

Departamento de Zoologia, Instituto  
de Biociências, Universidade de São  
Paulo, Caixa Postal 20520, CEP  
01498 São Paulo, SP - Brasil  
(Recebido em 19.12.91)

**RESUMO:** *Gari solida* (Gray, 1828) ocorre em quase toda extensão da Província Malacológica Peruana, onde vive enterrada na areia ou cascalho da zona infralitoralânea. A abundância de indivíduos em certas áreas de distribuição da espécie permite sua exploração econômica como alimento, o que justifica a necessidade de estudos sobre a sua biologia e de esforços no sentido de se evitar sua dizimação. Como contribuição ao conhecimento de *G. solida*, o autor descreve em detalhes a concha, manto, sífoes, pé e respectiva musculatura, órgãos da cavidade do manto e trato digestivo. Especial atenção é dada ao funcionamento dos órgãos da cavidade do manto e ao conteúdo estomacal.

Os sífoes são típicos dos Tellinacea, sendo relativamente curtos mas amplos e guarnecidos por tentáculos simples. Os ctenídios, do tipo C(2) de Atkins (1937), são intensamente pregueados, heterorrábídicos, com a crista das pregas posteriores praticamente duplicadas em forma de "Y" e cada uma das demibrânquias possuindo um sulco marginal evidente. Os palpos são muito pequenos, comparados ao tamanho dos ctenídios e a relação entre ambos pertence à categoria III de Stasek (1963). Falta a prega adicional do manto que forma o canal de rejeição de pseudofeces. O saco do estilete e o intestino são unidos, a parte livre deste último sendo muito longa e enovelada. O estômago, tipo V de Purchon (1960), apresentou-se praticamente preenchido por uma massa viscosa, englobando muito material amorfo, marrom-esverdeado e partículas pouco densas, ambos preponderando sobre o material tipicamente de fundo.

A comparação da anatomia funcional de *G. solida* com a de outros Psammobiidae conhecidos, permitiu a constatação das adaptações da espécie para viver em ambientes de águas calmas, com pequenos distúrbios do sedimento, e alimentar-se predominantemente do material em suspensão.

**ABSTRACT:** *Gari solida* (Gray, 1828) is widespread throughout the Peruvian Malacological Province, where it lives buried in sand and gravel of the lower intertidal zone. The species is found in dense concentrations in certain areas along its limits of distribution, making possible its commercial exploitation for food. This fact justifies the need of a biological study of the species and efforts to prevent its decimate. As a contribution to the knowledge of *G. solida*, the author describes in details de shell, mantle, siphons, foot and associated musculature, the mantle cavity organs and digestive tract. Special attention is paid to the functioning of the mantle cavity organs and to the stomach contents.

The siphons are typical of the Tellinacea, being relatively short but wide, both fringed with simple tentacles. The ctenidia, type C(2) of Atkins (1937), are deeply plicated, heterorhabdic, the posteriormost plicae "Y"-splited at the crest and each demibranch possessing a marginal groove. The labial palps are very small compared with the size of the ctenidia, its relationships being of category III of Stasek (1963) No waste canal is present. The style-sac and intestine are conjoined, the last one being very long and coiled. The stomach, type V of Purchon (1960), was filled with a very sticky mass including an amorphous greenish-brown material and light particles, both prevailing on the typically bottom material

The comparison of the functional morphology of *G. solida* with that of others known Psammobiidae revealed the adaptations of the species to live in quite waters environments with a little disturbance of the bottom deposits, and to feed predominantly upon suspended material.

#### INTRODUÇÃO

*Gari solida* (Gray, 1828), bivalve da família Psammobiidae Fleming, 1828 ocorre de Pucusana no Peru até o Arquipélago dos Chonos no Sul do Chile (Marincovich, 1973), dentro dos limites da Província Malacológica Peruana. Não obstante a densidade com que se apresenta em certas localidades, permitindo sua exploração como recurso alimentar de grande valor econômico, a espécie não figura (Stuardo, 1964) entre os bivalves mais característicos dessa Província Malacológica.

Trata-se de recurso a ser preservado, visando a manutenção dos estoques naturais e, conseqüentemente, de suas potencialidades como fonte alimentar alternativa e geradora de benefícios sócio-econômicos. A preservação da

## Anatomia funcional de *Gari solida* (Gray, 1828)

espécie só é possível com o conhecimento de sua biologia e modo de vida, o qual fornecerá os subsídios indispensáveis para a elaboração de normas disciplinares de sua captura e comercialização. Para se estudar a biologia de uma espécie é importante o conhecimento de suas características anatômicas e respectivas funções, sobretudo se a mesma apresenta uma ampla distribuição geográfica e variado comportamento ecológico (Villarreal & Stuardo, 1977)

Estudos parciais da anatomia de espécies de Psammobiidae foram realizados por diversos autores. Entre eles, Yonge (1926) analisou a estrutura e funcionamento dos divertículos digestivos de *Gari tellinella* (Lamarck) e Graham (1937) registrou as correntes ciliares dos ctenídeos dessa espécie; Atkins (1937) definiu o tipo de brânquias e suas correntes ciliares em *Gari fervensis* (=ferroensis) (Gmelin) e *G. tellinella*, enquanto Yonge (1949) analisou vários aspectos da anatomia funcional relacionados à maneira de alimentação dessas duas espécies; Dinamani (1967) descreveu a anatomia e o funcionamento do estômago de *Sanguinolaria diplos* (Linné) e Purchon (1960) realizou o mesmo para o estômago de *Gari togata* Deshayes e *Asaphis deflorata* Linné. Somente Pohlo (1972), Narchi (1980) e Narchi & Domaneschi (no prelo) realizaram um estudo mais completo da anatomia funcional de um Psammobiidae, ao analisarem, respectivamente, *Sanguinolaria nuttallii* Conrad, *Asaphis dichotoma* (Anton) e *Heterodonax bimaculatus* (Linné)

Descrições puramente anatômicas de espécies dos gêneros *Gari* Schumacher e *Asaphis* Modeer são encontrados nos trabalhos de Bloomer (1911), Pelseneer (1911) e Graham (1934, 1934a)

Sobre *G. solida* conhecem-se apenas citações de cunho sistemático, onde a concha é o elemento de maior importância, e referências isoladas de caráter ecológico ou da biologia, não havendo qualquer estudo sobre sua anatomia funcional. O autor, em curta temporada no Chile, teve a oportunidade de examinar espécimes vivos e se propôs a realizar o estudo de sua anatomia funcional. Contou para isso com todo o incentivo e colaboração do Dr. Victor A. Gallardo e do Dr. José Stuardo, ambos do "Departamento de Oceanología da Facultad de Ciencias Biológicas y Recursos Naturales da "Universidad de Concepción", que colocaram à disposição todas as facilidades dos laboratórios e biblioteca da "Estación de Biología Marina" em Dichato. O tempo exiguo e a dificuldade de coleta de mais espécimes vivos não permitiram um estudo completo da parte funcional. É desejável que este estudo da espécie venha encorajar os zoológicos chilenos a empreenderem pesquisas mais exaustivas

que conduzam a uma compreensão mais global da biologia e modo de vida de *G. solida*.

#### NOTA SISTEMÁTICA

A sistemática dos Psammobiidae Fleming, 1828 não está bem estabelecida, havendo controvérsias quanto à própria denominação da família. Abbott (1954) não reconheceu o termo Psammobiidae, propondo para a família a denominação Sanguinolariidae. Posteriormente, em 1974, reconsiderou sua posição, adotando Psammobiidae e colocando na sinonímia desta os termos Sanguinolariidae, Garidae (Stoliczka, 1871) e Asaphidae (Winckworth, 1932), conforme havia sido feito por Keen (1969), que não se referiu a Sanguinolariidae Abbott, 1954.

Keen (1969) dividiu os Psammobiidae em duas subfamílias: Sanguinolariinae Grant & Gale, 1931 com um único gênero e Psammobiinae Fleming, 1828 com dez gêneros, dentre os quais *Gari* Schumacher, 1817. Verificou-se, dentre a bibliografia citada no presente trabalho, que Thiele (1935), Yonge (1949), Purchon (1960) e Coan (1973), porém não Keen (1969), referiram-se a *Tagelus* Gray, 1847 e *Solecurtus* Blainville, 1824 como pertencentes aos Psammobiidae. Graham (1934, 1934a), baseado em estudos anatômicos de representantes de Tellinacea e Solenacea propôs o "retorno ao critério adotado em 1846 por d'Orbigny, como registrado por Forbes & Hanley (1853)", de se dividir os Solenidae Lamarck, 1809 (Solenacea) em Solenidae e Solecurtidae d'Orbigny, 1846, esta última abrigando o gênero *Solecurtus*. Por sugestão de Graham (1934, 1934a), Solecurtidae deveria ser alocada para os Tellinacea, no que foi seguido por Newell (1965), Keen (1969, 1971), Abbott (1974) e Villarroel & Stuardo (1977), entre outros. Estes quatro últimos autores referiram-se também a *Tagelus* como Solecurtidae. Pelas razões expostas, a anatomia de *G. solida* é comparada apenas à das espécies estudadas e incluídas dentre os Psammobiidae consideradas na concepção de Keen (1969).

Ridewood (1903) e Bloomer (1911), estudando representantes dos Psammobiidae, consideraram *Psammobia* Lamarck, 1818, como um táxon genérico, o qual, para Keen (1969), é subgênero de *Gari*. Corruptelas na denominação de espécies levaram esses dois primeiros autores a registrarem *Gari* (*Psammobia*) *fervensis* (Gmelin, 1791) (= *ferroensis* = *feroensis*), como *Psammobia ferroensis*; por cautela, Atkins (1937) a ela se referiu como *G. fervensis* (= *ferroensis*). Face ao exposto, no ato da comparação de *G. solida* com as

## Anatomia funcional de *Gari solida* (Gray, 1828)

espécies de Psammobiidae referidas na bibliografia citada, os nomes genéricos e específicos destas serão transcritos como grafados pelos respectivos autores dos trabalhos.

### MATERIAL E MÉTODOS

Os espécimes de *Gari solida* analisados no presente estudo provieram do infralitoral da Baía Coliumo, Dichato, Chile (36°32'S; 72°57'W), onde vivem acerca de sete metros abaixo da superfície da água, enterrados em substrato de areia grossa, em ambiente de águas calmas. A coleta foi realizada por estudantes mergulhadores da Estação de Biología Marinha da Universidade de Concepción que recolheram os animais diretamente com as mãos.

Os espécimes vivos foram transferidos para aquários marinhos contendo o sedimento natural e água do mar circulante, onde se mantiveram em boas condições, permitindo observações sobre o comportamento dos sífões e do pé. bem como a análise, em animais vivos dissecados, de correntes ciliares nos principais órgãos da cavidade do manto. As correntes ciliares foram verificadas com o uso de partículas de carmim, Aquadag, carborundum e sílica e os desenhos realizados a partir da observação de animais vivos, animais fixados e de cortes histológicos de 6-8 µm de espessura, corados com hematoxilina e eosina.

### OBSERVAÇÕES SOBRE O COMPORTAMENTO DO ANIMAL

*Gari solida* foi encontrada no interior da Baía Coliumo formando grandes concentrações de indivíduos, enterrados em areia grossa e limpa, a dez ou pouco mais centímetros abaixo da superfície do sedimento.

Alguns exemplares vivos, transferidos para aquários com areia do local de coleta, enterraram-se prontamente, expondo as aberturas dos sífões rente à superfície do substrato, enquanto outros permaneceram muitas horas fora do sedimento. Neste último caso os animais apresentaram o mesmo comportamento observado por Bloomer (1911) em *Psammobia vespertina* (Chemnitz): a concha era mantida ligeiramente aberta, com a prega média de cada lobo do manto expandida, curvando-se uma em direção à outra, com as margens fechando praticamente toda abertura pediosa; seus tentáculos só eram expostos à medida que o pé e os sífões protraíam. Nestas ocasiões, essa prega se expandia ao máximo além da margem da concha, alcançando mais que um centímetro de largura em espécimes de nove centímetros de comprimento. A prega média

e seus tentáculos permaneciam em íntimo contato com o pé e os sifões impedindo que, ao recolhimento dos mesmos, partículas do sedimento fossem arrastadas para dentro da cavidade do manto.

O pé tem aspecto linguiforme, triangular, espesso e é muito ativo: no interior da cuba de dissecação o animal o protraía pela região mais anterior entre as valvas, ora executando movimentos ondulatórios para iniciar a atividade cavadora, ora dobrando-o fortemente sob a concha; nessas oportunidades chegava a expandi-lo o correspondente a toda área lateral do próprio corpo. O comportamento de dobrar o pé fortemente sob a concha, com esta apoiada sobre uma das valvas, sugere a possibilidade dessa espécie rastejar ou "pular" quando fora do substrato, como foi registrado por Bloomer (1911) para *P. vespertina* e por Ansell (1967) para *Gari tellinella* e *G. fervensis*; Ansell (1967) verificou que a primeira espécie o fazia em resposta ao contato com a estrela-do-mar *Asterias rubens* e a segunda quando recém-desenterrada e arremessada sobre substratos duros submersos na água do mar.

A forma e movimentação do pé de *G. solida* recordam aquelas do Donacidae *Donax hanleyanus* Philippi estudado por Narchi (1978); essa mesma semelhança foi verificada por Yonge (1949) entre *G. fervensis*, *G. tellinella* e *Donax vittatus* (da Costa).

A força muscular do pé de *G. solida* e sua capacidade cavadora são notáveis, como pôde ser verificado com um exemplar de quatro centímetros de comprimento: apesar deste ter uma das valvas removidas para o estudo dos órgãos da cavidade palial e ficar destituído de apoio para uma parte da musculatura retratora do pé, conseguiu enterrar-se completamente na areia da cuba em poucos minutos.

Os espécimes enterrados a algum tempo, na areia do aquário, mantinham as aberturas dos sifões rentes à superfície do sedimento ou imediatamente acima ou abaixo daquela. O epitélio interno da extremidade distal dos sifões (Fig. 4), é branco-leitoso, com manchas claras, de cor amarela-limão. Tais manchas podem ser pequenas, em grande número, e concentradas formando faixas longitudinais regulares que terminam em cada um dos tentáculos que guarnece a abertura, ou podem ser grandes, pouco numerosas e com distribuição menos regular. A luz que penetra no interior das aberturas dos sifões, quando o animal está enterrado, deve ressaltar a presença dessas manchas coloridas. Contudo, é difícil atribuir-lhes qualquer papel funcional.

## Anatomia funcional de *Gari solida* (Gray, 1828)

### CONCHA

A concha de *Gari solida* (Fig. 1A) tem contorno ovalado, umbos relativamente proeminentes, sub-central anterior e ligamento externo, robusto, opistodético, preso a uma plataforma ninfal. A região da concha, posterior ao umbo, é mais alongada, ampla e ligeiramente truncada, comparada à anterior. O perióstraco é fino, deiscente e de coloração marrom-acinzentada ou marrom-olivácea; apresenta-se irregularmente enrugado, especialmente na margem posterior, e permanece íntegro apenas na região periférica, à medida que os exemplares envelhecem. A superfície destituída de perióstraco é branca e ornamentada com numerosas linhas de crescimento, finas e concêntricas.

A face interna das valvas (Fig. 1B) é branca, com cicatrizes musculares fortemente impressas, exceção feita ao do músculo cruciforme, praticamente invisíveis. Três costelas irradiam-se a partir do umbo: duas divergindo em direção à base das cicatrizes dos músculos adutores e uma mediana, terminando em contato com a região mais anterior do seio palial. As cicatrizes dos adutores são ovaladas, subiguais; a do anterior mais alta e estreita. O seio palial tem a forma de um "U" regular, fracamente inclinado em direção dorsal; a linha palial mantém-se regularmente paralela à margem ventral da concha, confluindo com o seio palial, com o qual forma um ângulo de aproximadamente dez graus. Na concavidade do umbo, à frente do dente cardinal anterior, localiza-se a cicatriz irregular do músculo elevador do pé.

A charneira (Fig. 2) é estreita, guarnecida apenas com dentes cardinais e apresenta a região posterior ao umbo alargada e se elevando dorsalmente para constituir a plataforma ninfal. O dente cardinal anterior da valva esquerda e o posterior da direita são de aspecto laminar, com ápice truncado e ligeiramente bifido; o dente cardinal anterior da valva direita tem base espessada e ápice aguçado e o posterior da valva esquerda é laminar, delgado, estreito e muito quebradiço.

Os espécimes de *G. solida* examinados apresentaram as seguintes dimensões mínimas e máximas: 2,64 e 9,50 cm de comprimento; 1,63 e 6,58 cm de altura; 0,84 e 3,75 cm de largura. A relação entre o comprimento e a altura é maior no exemplar de maior dimensão, revelando uma taxa de crescimento mais acentuada do comprimento em detrimento da altura, à medida que esses animais envelhecem.

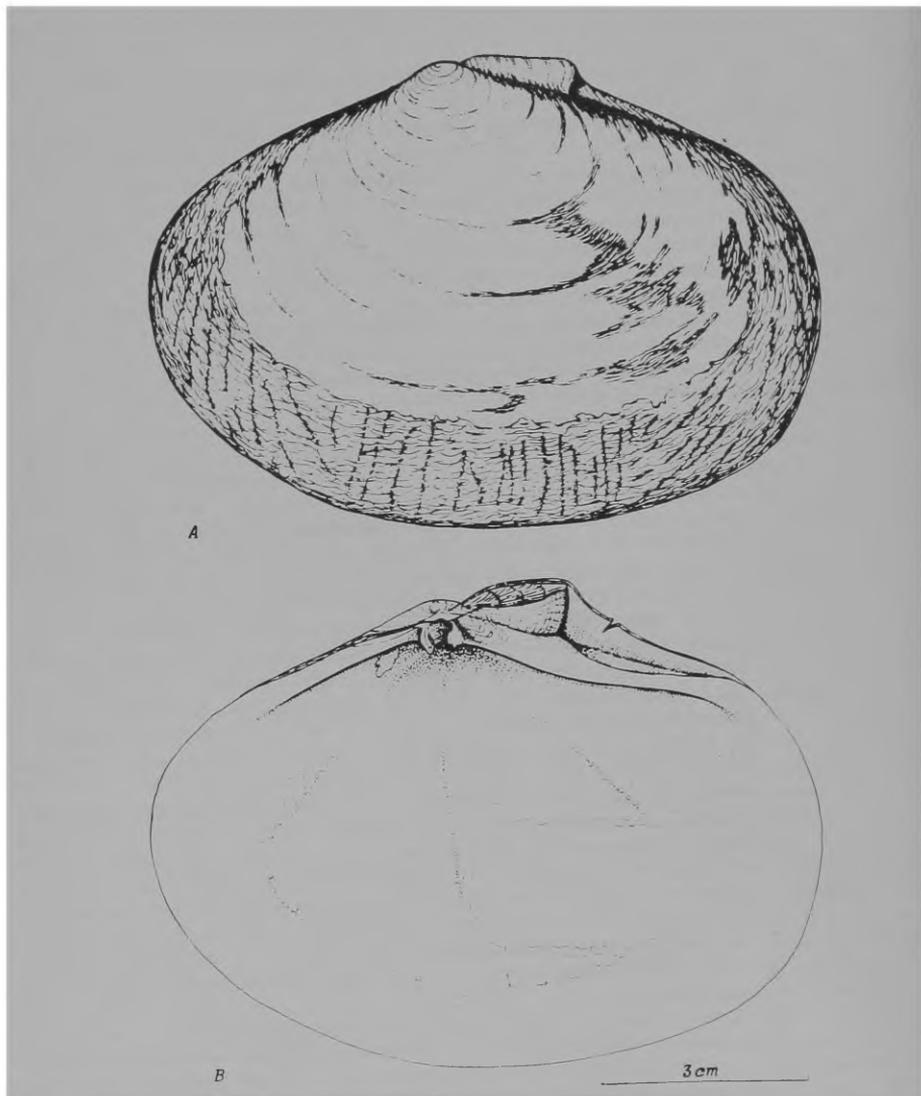


Fig 1 *Gari solida*. A, concha vista pela valva esquerda, mostrando o perióstraco deiscente e o ligamento muito desenvolvido. B, vista interna da valva direita, mostrando as cicatrizes musculares e a denteção da charneira.

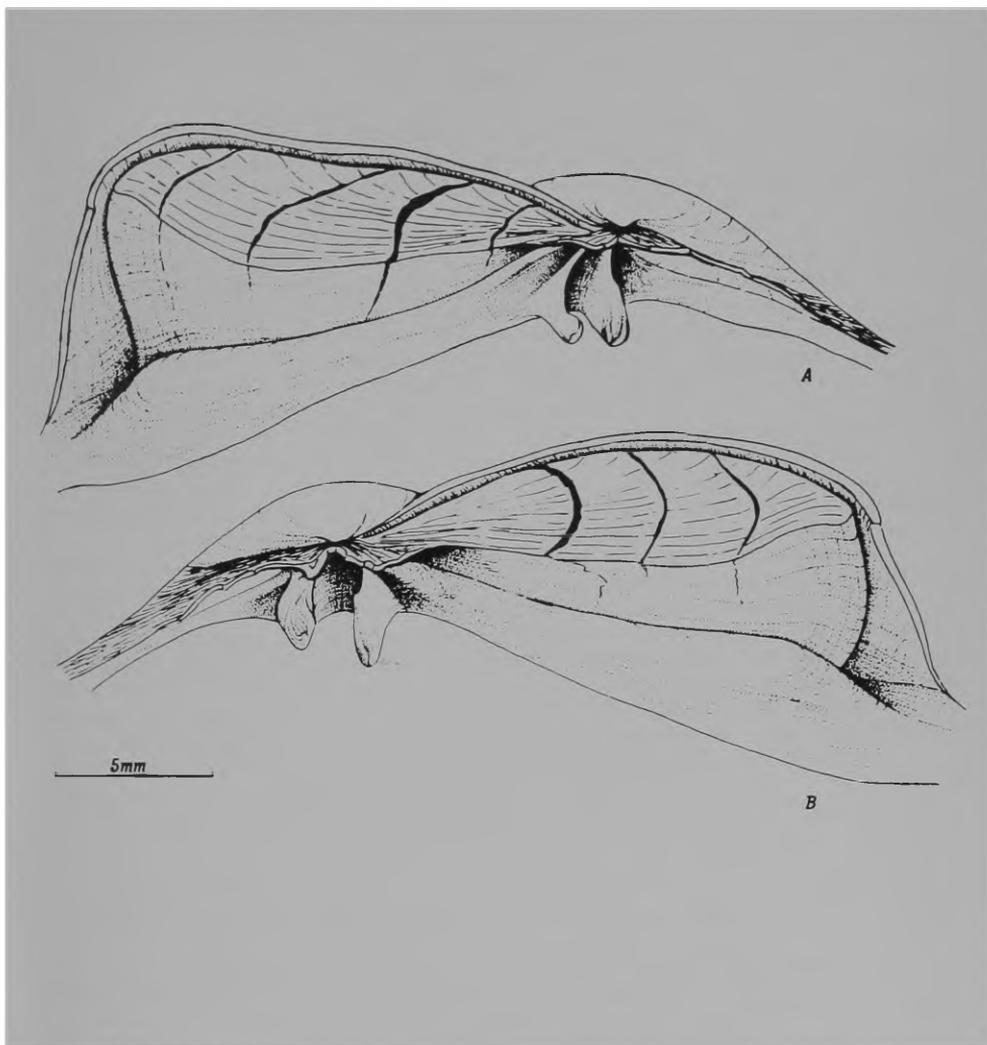
**Anatomia funcional de *Gari solida* (Gray, 1828)**

Fig. 2. *Gari solida*. Detalhe da região da charneira mostrando a denteção e o ligamento. A, valva esquerda. B, valva direita.

## MANTO

O manto de *Gari solida* é delgado e transparente, com exceção de suas margens espessadas, musculosas e da região dos músculos retratores dos sifões. Distinguem-se nas margens (Fig. 3 e 4A) três pregas características, sendo a mediana a mais desenvolvida e dotada de tentáculos cilíndricos, alongados, bojudos na base, alguns dos quais bifurcados distalmente. Os tentáculos estão organizados em três fileiras longitudinais; destas, a interna apresenta os tentáculos mais longos e a externa os mais curtos. Em *G. solida*, como nos Psammobiidae estudados por Yonge (1949), Pohlo (1972), Narchi (1980) e Narchi & Domaneschi (no prelo), não ocorre a prega adicional que forma, com a prega interna, o que Kellogg (1915) denominou de "waste canal", ou canal de rejeição das pseudofezes. Paralelamente à base dos tentáculos externos situa-se o sulco periostracal, glandular, formador do periostraco; este reveste toda face externa da prega mediana antes de alcançar a concha.

Os lobos do manto estão unidos na região dorsal, aquém e além do istmo do manto (Fig. 3), sendo possível distinguir as três pregas somente a meio caminho entre o músculo elevador e o retrator anterior do pé e novamente sobre o músculo adutor posterior. Como consequência dessa união o periostraco é secretado de forma a unir as duas valvas além dos limites do ligamento primário, originando uma "extensão secundária do ligamento" como a denominou Yonge (1957); em *G. solida* essa extensão é mais alongada e evidente na região posterior ao ligamento. Quando presente, a extensão secundária contribui para a manutenção das valvas em sua posição correta e está correlacionada com a redução ou completa ausência de dentes na charneira (Yonge, 1949), permanecendo o ligamento primário como o responsável pela força que promove a abertura das valvas (Yonge & Allen, 1985).

Outros dois pontos de fusão ocorrem na região posterior do animal, envolvendo apenas as pregas internas do manto: um junto à base do sifão inalante, onde se origina o músculo cruciforme e outro isolando a abertura proximal de ambos os sifões. Dessa fusão e hipertrofia das pregas internas, na região posterior, resultam os sifões da espécie, à semelhança do que foi descrito por Bloomer (1911) e Yonge (1948, 1957 e 1982) para outros Tellinacea.

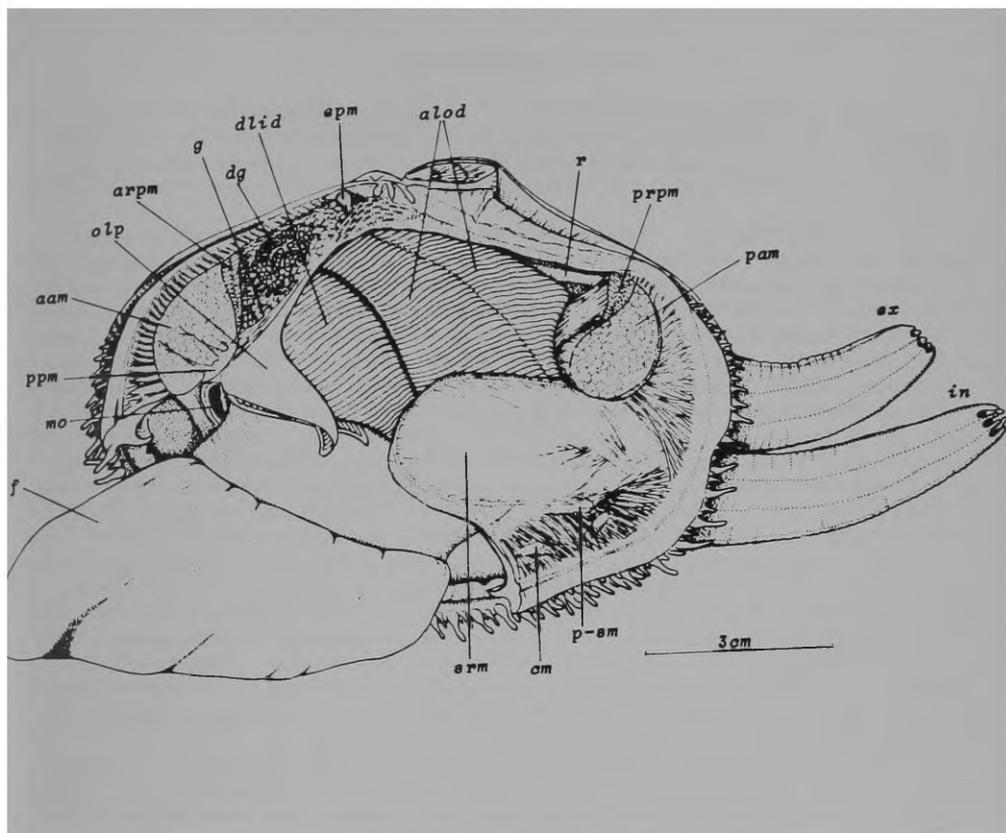
Anatomia funcional de *Gari solida* (Gray, 1828)

Fig. 3. *Gari solida*. órgãos da cavidade do manto vistos pelo lado esquerdo, após a remoção da valva esquerda e parte do respectivo lobo do manto; aam, músculo adutor anterior; alod, lamela ascendente da demibrânquia externa; arpm, músculo retrator anterior do pé; cm, músculo cruciforme; dg, glândulas digestivas; dld, lamela descendente da demibrânquia interna; epm, músculo elevador do pé; ex, sifão exalante; f, pé; g, gônada; in, sifão inalante; mo, boca; olp, palpo labial externo; pam, músculo adutor posterior; ppm, músculo protractor do pé; prpm, músculo retrator posterior do pé; p-sm, músculo pálio-sifonal; r, reto; srm, músculo retrator dos sifões.

## SIFÕES

Os sifões de *Gari solida* (Fig. 3 e 4) são moderadamente longos e separados, típicos dos Tellinacea; sua origem a partir da fusão e hipertrofia das pregas internas do manto caracteriza-os como pertencentes ao tipo "A" de Yonge (1948 e 1982)

A abertura inalante e a exalante são amplas e guarnecidas, respectivamente, por seis e oito tentáculos simples, digitiformes, os do inalante sendo os mais longos. Na face externa dos tentáculos terminam cada uma das fileiras de papilas situadas no epitélio externo dos sifões. As papilas são estruturas sensoriais (Rawitz, 1872 apud Yonge, 1949) e consistem, em *G. solida*, de botões piriformes cujo diâmetro maior, coincidindo com o eixo do pedúnculo, é da ordem de 150  $\mu\text{m}$  e o menor de 80  $\mu\text{m}$ . Cada fileira de papilas estende-se ao longo de todo o comprimento do sifão e corresponde, em posição, a cada um dos cordões nervosos situados no interior da parede sifonal Pohlo (1972) constatou seis tentáculos em ambos os sifões de *Sanguinolaria nuttallii*, mas não se referiu à existência de papilas sensoriais; estas estão presentes em *Asaphis dichotoma* (Narchi, 1980), constituindo doze fileiras no sifão inalante e seis no exalante, cada um terminando sobre um tentáculo na abertura sifonal Narchi & Domaneschi (no prelo), registraram seis e oito fileiras de tentáculos diminutos, simples e incolores, de função sensorial, respectivamente nos sifões inalante e exalante de *Heterodonax bimaculatus*. Seis tentáculos longos, alternados com seis curtos, ao redor da abertura inalante, e oito longos alternados com papilas, ao redor da exalante, foram descritos por esses autores para *H. bimaculatus*.

Observações do animal durante a coleta, e em aquário, indicam que o mesmo distende os sifões pouco mais que o comprimento da própria concha; os mesmos são curtos e amplos comparados àqueles dos Tellinacea-Semelidae *Scrobicularia plana* e *Semele proficua* analisadas, respectivamente, por Hughes (1969) e Domaneschi (1982); nestas espécies os sifões distendem-se o correspondente a quatro a cinco vezes o comprimento da concha.

A protração dos sifões de *G. solida* é lenta e gradativa e resulta da afluência de sangue para os espaços sanguíneos entre as camadas musculares; sua retração é mais rápida e efetuada pela musculatura longitudinal. Os sifões parcialmente contraídos e dobrados abrigam-se completamente no espaço sifonal, com a porção proximal dilatada, avançando muito pouco para dentro da cavidade do manto

## Anatomia funcional de *Gari solida* (Gray, 1828)

### CAVIDADE DO MANTO

Os órgãos da cavidade do manto são mostrados na Fig. 3 onde o pé e os sífões estão representados parcialmente contraídos, o primeiro ligeiramente deslocado para expor a boca sob o músculo adutor anterior

### Ctenídios

Os ctenídios cobrem grande parte da região visceral e são intensamente pregueados. A demibrânquia interna estende-se em direção ventral muito além da externa; a lamela ascendente desta última possui uma extensão supra-axial com área equivalente à da parte ventral ao eixo. Ridewood (1903) descreveu arranjo semelhante para as brânquias de *Psammobia ferroensis*, *P. vespertina*, *P. togata*, *P. pallida* e *Asaphis deflorata*; Narchi (1980) e Narchi & Domaneschi (no prelo) registraram o mesmo respectivamente para *Asaphis dichotoma* e *Heterodonax bimaculatus*.

As duas demibrânquias de *G. solida* possuem um número equivalente de pregas: cerca de 30 num exemplar de 3,5 cm de comprimento e 60 noutro, com o dobro desse tamanho. As pregas mais desenvolvidas da demibrânquia interna atingem um milímetro de profundidade e seus filamentos são semelhantes, com exceção daquele situado no fundo entre duas pregas sucessivas (Fig. 5), caracterizando as brânquias desta espécie como heterorráblicas na concepção de Ridewood (1903). O número de filamentos por prega da demibrânquia interna de *G. solida* varia de um mínimo de 15 a um máximo de 50. Narchi (1980) observou uma variação de 24 a 40 em ambas as demibrânquias de *A. dichotoma* e Narchi & Domaneschi (no prelo) de 12 a 14 na interna e de 7 a 8 na externa de *H. bimaculatus*, enquanto Ridewood (1903) não se referiu à existência de flutuação no número de filamentos em uma dada demibrânquia; registrou 14 e 18, 24 e 30, 35 e 40, 18 e 20, 36 e 40 respectivamente para as demibrânquias externa e interna de *P. ferroensis*, *P. vespertina*, *P. togata*, *P. pallida* e *Asaphis deflorata*.

As pregas da região posterior das lamelas externa e interna de ambas as demibrânquias de *G. solida* apresentam uma feição peculiar, não registrada para qualquer Psammobiidae estudado: sua crista (Fig. 5C e 8A) sofre um achatamento a partir de uma certa altura ao longo da prega; esse achatamento evolui, em direção ventral, para uma invaginação mais e mais pronunciada, a ponto de algumas pregas terem a extremidade ventral, outras cerca de metade de sua extensão e as mais posteriores serem completamente

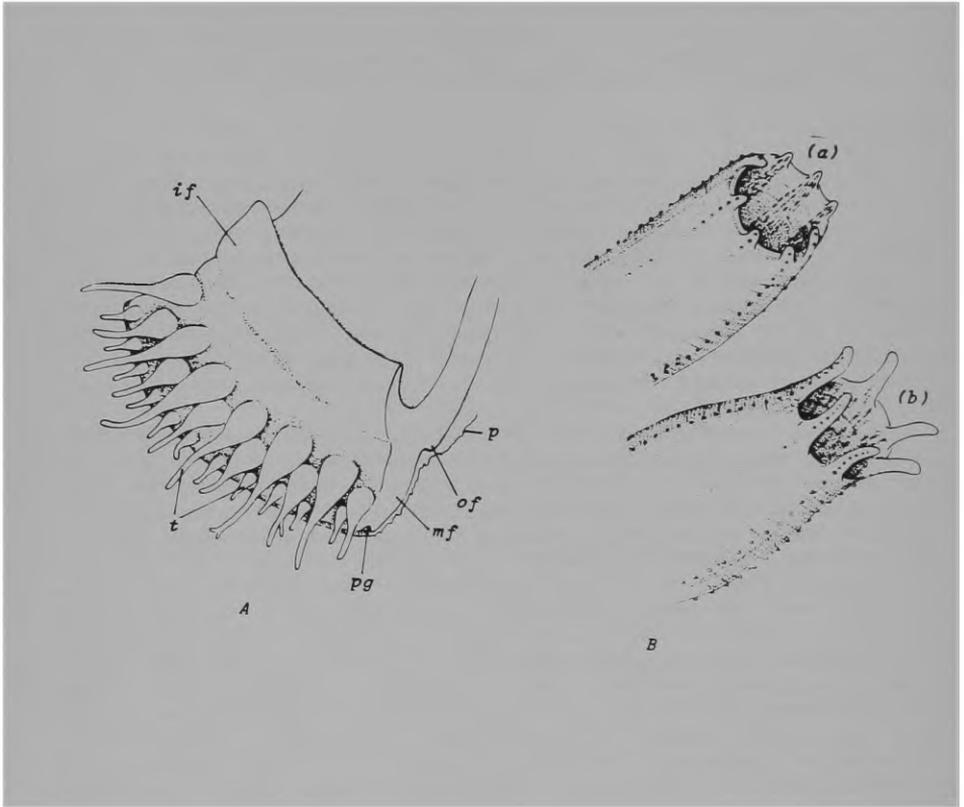


Fig 4 *Gari solida*. A, representação semi-diagramática de uma secção do lobo do manto e respectivas pregas; of, prega externa; if, prega interna; mf, prega mediana; p, periostraco; pg, sulco periostracal; t, tentáculos. B, extremidades dos sifões (a) exalante e (b) inalante. Observar a presença de manchas no epitélio interno de ambos.

**Anatomia funcional de *Gari solida* (Gray, 1828)**

fendidas em "Y" A porção supra-axial das pregas da demibrânquia externa não é afetada por essa "duplicação" Num exame da brânquia íntegra, ao estereomicroscópio, o observador poderá confundir tais formações com pregas distintas. Essa falsa impressão é dirimida através de um exame histológico dos filamentos: estes não se diferenciam em principal e secundários como os de uma prega típica.

As brânquias de *G. solida* apresentam (Fig. 5A) um vaso sanguíneo no tecido subfilamentar do ápice da prega, um canal sanguíneo aferente na base do filamento principal e septos de junção interlamelar estendendo-se, sem exceção, por toda a altura da demibrânquia interna e da porção infraxial da externa. Esses aspectos estruturais são semelhantes aos que ocorrem nas quatro espécies de *Psammobia* analisadas por Ridewood (1903) Como em *P. pallida* (Ridewood, 1903), há em *G. solida* uma proliferação do tecido subfilamentar, preenchendo grande parte do espaço intrapical O filamento principal de *G. solida* tem na face frontal um sulco que varia em largura e profundidade. Esse sulco torna-se mais e mais raso até o seu desaparecimento completo nas proximidades da extremidade distal do filamento (confrontar Figs. 5A e 5B), semelhante ao observado por Ridewood (1903) em *P. ferroensis*.

Os ctenídios de *G. solida* pertencem ao tipo C (2) da classificação de Atkins (1937), com um sulco na margem livre de cada uma das duas demibrânquias (Fig. 6) Em todas as lamelas das duas demibrânquias as correntes ciliares frontais nos filamentos da crista e das faces laterais das pregas são em direção à margem livre, com exceção daquelas no terço dorsal da lamela interna da demibrânquia externa, onde os cílios batem em direção oposta, conduzindo as partículas para um forte trato de aceitação no eixo dos ctenídios; estas correntes contrárias talvez possam ser revertidas ou não ocorrerem igualmente em todas as pregas, pois, num mesmo exemplar verificou-se apenas batimento em direção ventral em toda a extensão de algumas pregas. O comportamento dos cílios dos filamentos principais não pôde ser observado.

As partículas que escapam à ação dos cílios frontais nas pregas e alcançam o sulco entre estas, na porção mais proximal da lamela descendente da demibrânquia interna, são conduzidas dorsalmente, indo se juntar à corrente de direção oral, no eixo dos ctenídios. Não se observou correntes ciliares, em direção oral ao longo da margem livre das lamelas ascendentes. De cada lado do corpo do animal há, assim, três correntes conduzindo material para os palpos e

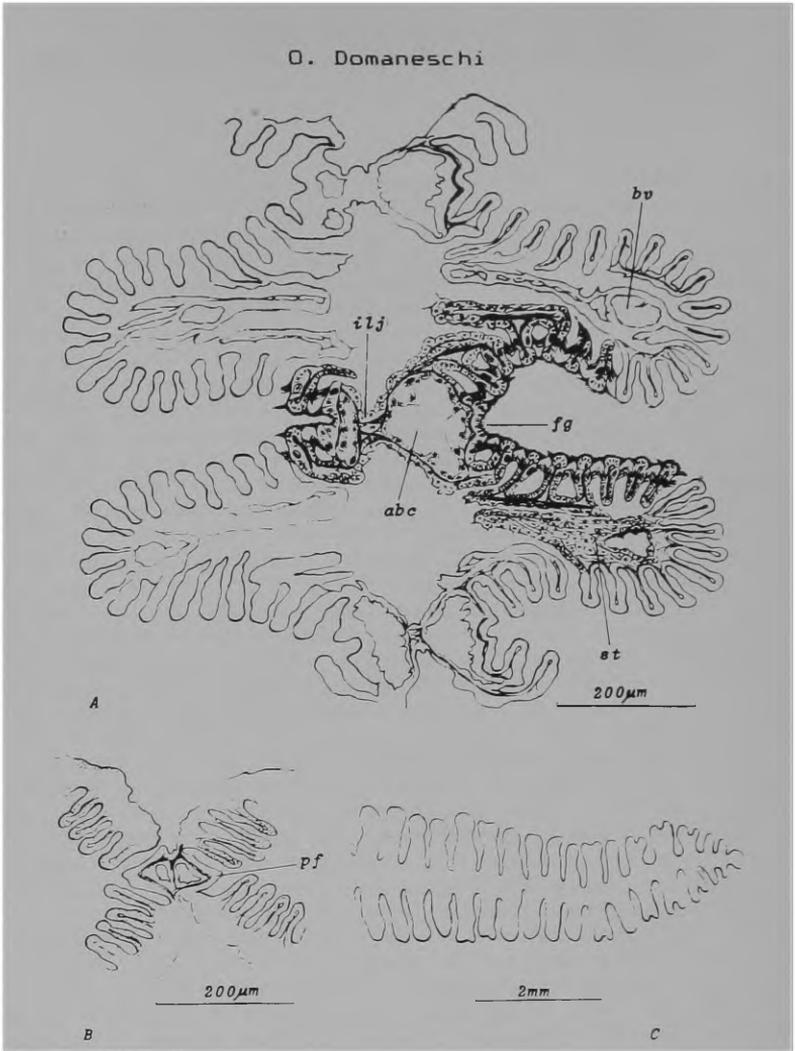


Fig 5. A, secção horizontal através de uma região mediana da demibrânquia interna; abc canal sanguíneo aferente; bv, vaso sanguíneo; fg, sulco frontal do filamento principal; ilj, septo de junção interlamelar; st, tecido subfilamentar B, secção horizontal através da demibrânquia interna, próximo à margem ventral, para mostrar a modificação na superfície frontal do filamento principal (comparar com "A") C, secção horizontal através da região posterior da demibrânquia interna, para mostrar as pregas com a extremidade apical fendida em "Y"

## Anatomia funcional de *Gari solida* (Gray, 1828)

boca: uma no eixo dos ctenídios e as duas restantes, uma em cada sulco na margem livre da demibrânquia interna e externa.

Atkins (1937) não incluiu nenhum Psammobiidae em seu tipo C(2) de classificação branquial *Gari tellinella* e *G. fervensis* (=ferroensis) analisadas por essa autora, possuem brânquias do tipo C(1a) (corroborado por Graham, 1937, para a primeira espécie e por Yonge, 1949, para ambas) que difere fundamentalmente do tipo C(2), presente em *G. solida*, pela ausência de sulco ciliado na margem livre da demibrânquia externa.

Pohlo (1972) registrou inicialmente a inexistência de sulco marginal nas demibrânquias de *Sanguinolaria nuttallii* para, posteriormente (1982), considerar sua informação "in error" ao constatar a presença desse sulco em uma e outra demibrânquia. A associação desta nova informação e a descrição das correntes ciliares apresentada (1972), permite identificar os ctenídios dessa espécie como pertencentes também ao tipo C(2). Narchi (1980) registrou o tipo C(1) para os ctenídios de *Asaphis dichotoma* e Narchi & Domaneschi (no prelo), descreveram as brânquias de *H. bimaculatus* como pertencentes ao tipo C(1a), ligeiramente modificado, devido a presença de correntes em direção dorsal apenas no sulco entre as pregas da lamela descendente da demibrânquia interna.

### Correntes ciliares na superfície da massa visceral

Nenhuma movimentação de partículas foi observada sobre o pé de *G. solida*. Sobre o epitélio da porção visceral, as correntes são todas em direção ventral e restritas à região sobreposta pela demibrânquia interna e palpo labial interno. As partículas nessas correntes podem ser captadas, em seu trajeto, pelos cílios da demibrânquia e palpo e submetidas à seleção ou ser descartadas para as correntes de rejeição no manto. Dentre os Psammobiidae há registro de correntes ciliares, sobre essa região do animal, apenas para *Sanguinolaria nuttallii*; nesta espécie Pohlo (1972, fig 1) representou correntes sobre o epitélio da massa visceral e sobre o pé, transportando material sempre em direção à margem posterior de ambos.

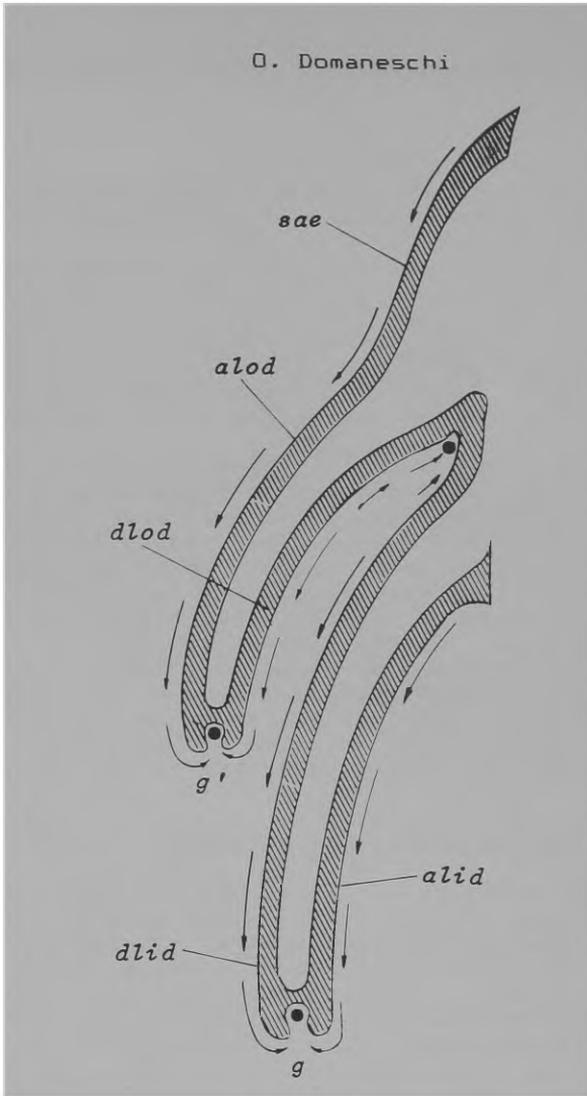


Fig. 6. *Gari solida*. Diagrama da secção vertical através das demibrânquias, mostrando as principais correntes ciliares; alid, alod, respectivamente, lamela ascendente das demibrânquias interna e externa; dlid, dlod, respectivamente, lamela descendente das demibrânquias interna e externa; g, sulco marginal da demibrânquia interna; g, sulco marginal da demibrânquia externa; sae, extensão supraxial da demibrânquia externa; o, correntes ciliares de direção oral

## Anatomia funcional de *Gari solida* (Gray, 1828)

### Correntes ciliares no manto

A face interna dos lobos do manto é ciliada e em sua superfície as correntes (Fig. 7) são em direção ventral, conduzindo o material que escapou à ação dos cílios nos ctenídios e palpos ou foi rejeitado por essas estruturas. As partículas são concentradas ventralmente num trato de rejeição vigoroso e transportadas em direção à base do sifão inalante onde se acumulam até sua expulsão como pseudofeces.

### PALPOS LABIAIS

Os palpos labiais (Figs. 3 e 8) têm as mesmas características daqueles de outros Tellinacea: são triangulares, achatados, com a face interna profundamente pregueada e a externa lisa; a face aboral de suas pregas é intensamente enrugada. Os palpos são pequenos comparados aos ctenídios e a relação anatômica entre ambos corresponde à categoria III de Stasek (1963)

A margem dorsal interna dos palpos é lisa e relativamente ampla e a ventral lisa e estreita; os cílios nesta última conduzem partículas em direção aboral para a extremidade do palpo, passando-as para as correntes de rejeição na cavidade do manto.

As partículas captadas pela face externa dos palpos são conduzidas por correntes transversais em direção dorsal de onde passam para a margem lisa da face interna e são submetidas a seguir à ação dos cílios nas pregas.

Partículas pequenas transportadas pelas correntes ciliares no sulco marginal de ambas as demibrânquias chegam geralmente ao sulco oral lateral entre os palpos e daí à boca; para esse sulco lateral dirigem-se também aquelas partículas provenientes da corrente de aceitação no eixo dos ctenídios. Partículas maiores que atingem a margem livre da demibrânquia interna tendem a ser lançadas para a superfície da massa visceral ou do manto e rejeitadas, antes de chegarem aos palpos.

A face pregueada dos palpos possui tratos ciliares especializados que atuam sobre as partículas, selecionando-as para a ingestão ou rejeição. A observação das correntes nessa face foi dificultada pela mucosidade abundante produzida pelos palpos. O carmim, pouco denso, mal conseguia tocar as pregas e o emprego de carborundum, grãos de sílica de tamanhos variados, mais o carmim possibilitou o registro

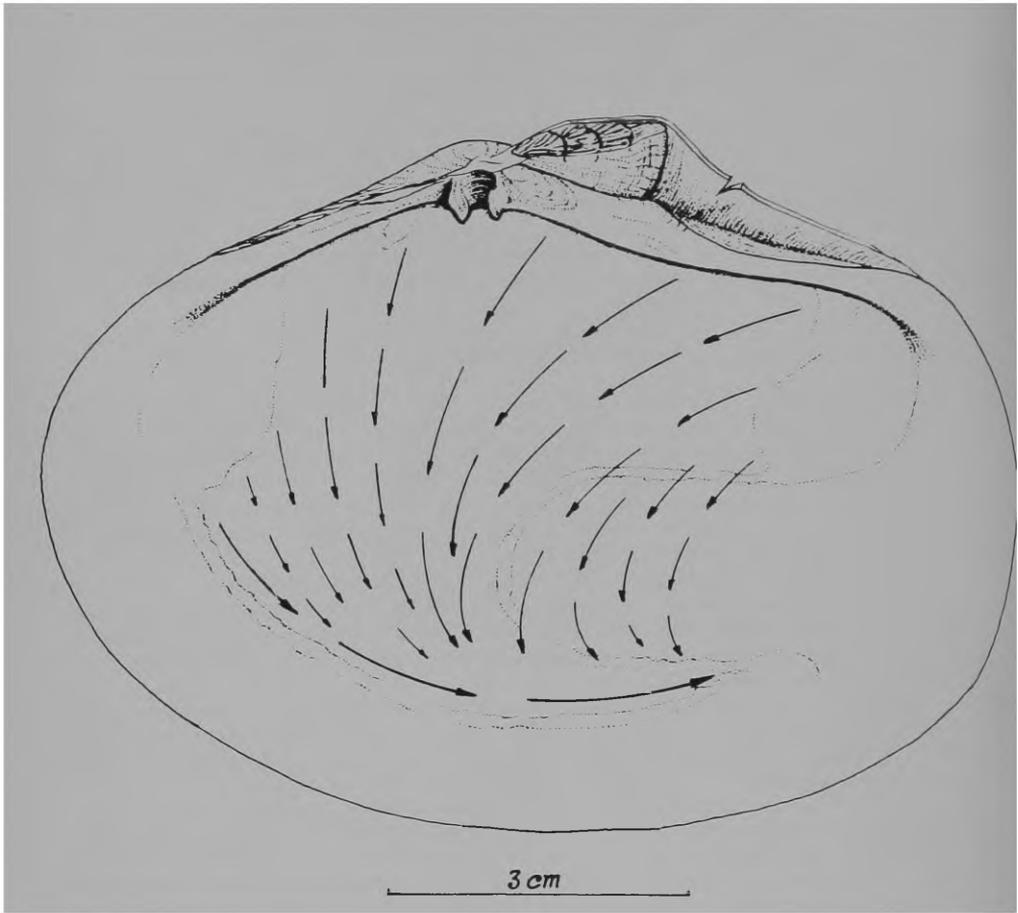


Fig 7. *Gari solida*. Superfície interna do lobo direito do manto e respectivas correntes ciliares.

## Anatomia funcional de *Gari solida* (Gray, 1828)

das seguintes correntes (Fig. 8B), simbolizadas por letras: (a) de crista a crista das pregas, funcionando como correntes de aceitação ou rejeição, dependendo do volume de material, tamanho e densidade das partículas; (b) conduzindo o excesso de partículas ou material indesejado para a corrente de rejeição principal (e) na margem lisa ventral do palpo; (c) de seleção do material que chega entre as pregas, expondo-o à ação da corrente "b" ou lançando-o além desta para ser captado pelos cílios na crista da prega (corrente "a") e conduzido em direção anterior até o sulco oral lateral. As partículas que precipitam sobre o assoalho do sulco entre as pregas, especialmente as mais densas, são rapidamente arrastadas pela corrente "d" em direção à corrente "e". As correntes na face proximal das pregas não foram observadas.

## MUSCULATURA

### Músculo palial

As margens do manto são dotadas de uma musculatura bem desenvolvida, constituída principalmente por feixes que se fixam às valvas pela linha palial e penetram nas pregas (Fig. 9A); esses feixes correspondem aos músculos denominados de "radiais" por Yonge (1949). Feixes de fibras longitudinais e transversais também estão presentes, mas visíveis apenas em preparações histológicas.

Os feixes radiais, de Yonge, denominados também de "transversais" por Bloomer (1911), estão separados em duas porções, próximo à linha palial, por um dos ramos do nervo palial: uma delas acompanha o epitélio externo que forma a prega externa, secretora da concha, e a outra situa-se junto ao epitélio interno. Ambas suprem, fundamentalmente, a prega mediana, embora da segunda porção derivem algumas fibras para a prega interna. Na margem posterior do manto, dorsalmente ao músculo cruciforme, as fibras radiais de cada lado do animal formam um feixe muscular possante (Fig. 3); parte de suas fibras supre, do lado correspondente, a prega interna que, nesta região, hipertrofia e participa na formação dos sifões. Dessa forma, esses feixes dão apoio aos movimentos dos sifões conforme supunham Villarroel & Stuardo (1977). Estes autores parecem ter sido os primeiros a destacar a importância funcional desse feixe muscular, e para o qual propuseram a denominação de "músculo pálio-sifonal".

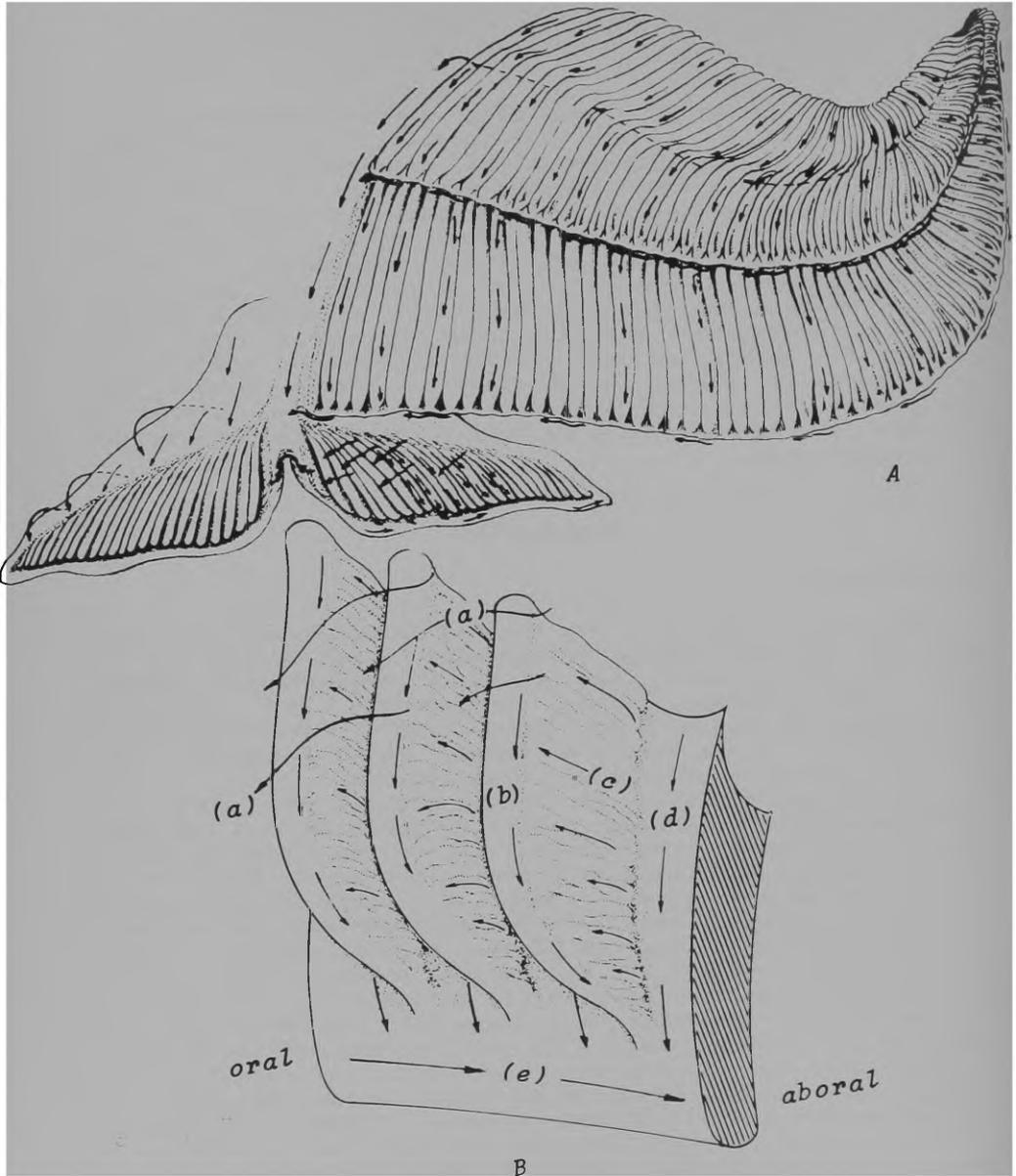


Fig 8. *Gari solida*. A, associação entre ctenídio e palpos, mostrando as correntes ciliares e aceitação de partículas. B, desenho semi-diagramático de uma secção do palpo labial para mostrar os mecanismos ciliares de aceitação e rejeição de partículas (para legendas, ver texto).

## Anatomia funcional de *Gari solida* (Gray, 1828)

Outras fibras dispostas radialmente, mas não ligadas à concha, são encontradas junto ao epitélio interno da prega média, penetrando pouco profundamente no interior da prega interna. Essas fibras agrupam-se em feixes muito tênues, às vezes de difícil visualização ao microscópio óptico.

Os feixes de fibras longitudinais da margem do manto dispõem-se perpendicularmente aos radiais e estão restritos às pregas interna e média.

Os feixes transversais são bem evidentes desde a linha palial até o interior das pregas média e interna, unindo-se pelas extremidades aos epitélios que constituem o lobo e respectivas pregas do manto.

Os feixes transversais e os radiais delimitam espaços de dimensões variáveis, para os quais afluí o sangue; este age antagonicamente à ação muscular que retrai as pregas do manto.

### Músculo cruciforme

O músculo cruciforme de *G. solida* está localizado próximo e anterior à base do sifão inalante (Fig. 3) e suas características morfológicas são muito semelhantes àquelas descritas por Graham (1934) para *G. tellinella*: cada feixe é dividido, em sua metade posterior, por uma fenda à qual está associado um órgão sensorial; este abre-se diretamente para o espaço sifonal através de uma papila diminuta.

A presença desse músculo nos Tellinacea, sua função e a do seu órgão sensorial foram discutidas especialmente por Graham (1934) e Yonge (1949) e, mais recentemente, por Moeza & Frenkiel (1974, 1976, 1977)

### Músculo dos sifões

As paredes dos sifões inalante e exalante são constituídas igualmente por oito camadas musculares (Fig. 9B). Estas alternam-se regularmente em uma circular (c) e uma longitudinal (l), a partir do epitélio externo, com exceção das três camadas mais internas formadas por duas longitudinais consecutivas e uma circular, esta última junto ao epitélio interno.

As camadas circulares e longitudinais adjacentes aos epitélios contrastam em espessura com aquelas mais internas que são muito desenvolvidas, especialmente as longitudinais. São estas últimas que se agrupam na base dos sifões, de onde emergem formando feixes curtos: os provenientes do exalante cruzam com os do inalante e a partir desse ponto suas fibras se espriam em pequenos leques para constituírem o grande retrator dos sifões (Fig. 3). A formação do retrator

sifonal, por pequenos feixes que se cruzam na base, foi registrado em outros Tellinacea como *Donax trunculus*, Linné (Donacidae), por Mueza & Frenkiel (1974), *Tagelus dombeii* (Lamarck), *T. longisinuatus* Pilsbry & Lowe (Solecurtidae) por Villarroel & Stuardo (1977) e em *Semele proficua* (Pulteney) (Semelidae) por Domaneschi (1982)

Além das fibras circulares e longitudinais, outras, dispostas radialmente (rm), vão da membrana basal do epitélio externo àquela do epitélio interno, separando, em seu trajeto, as fibras longitudinais em grandes feixes musculares. Estes, na camada interna ( $l_3$ ), estão mais concentrados e desenvolvidos aos lados de cada um dos nervos dos sífões. Esse fator determina o aparecimento na luz dos sífões inalante e exalante de, respectivamente, seis e oito protuberâncias semicirculares, à semelhança do que Bloomer (1911) descreveu para *Psammobia vespertina*. A região intermediária entre essas protuberâncias, embora mais delgada, também assume aspecto semicircular, nos sífões contraídos.

Estudos realizados com outros Psammobiidae revelaram uma musculatura sifonal semelhante à de *G. solida*, com pequenas variações no número, espessura e posição das camadas. Algumas destas são muito delgadas, especialmente as mais periféricas e, dependendo da qualidade da preparação histológica e dos recursos ópticos, podem escapar à percepção do observador. Rawitz (1892) apud Yonge (1949) descreveu sete camadas em *P. vespertina* enquanto Bloomer (1911) registrou apenas cinco delas para os sífões dessa mesma espécie. Graham (1934a) mencionou seis camadas para *Gari tellinella* e Yonge (1949) referiu-se à presença de sete em *G. fervensis*.

#### Músculos adutores

Os músculos adutores (Fig. 10) são subiguais; o anterior é de secção elíptica e ligeiramente maior em altura que o posterior, que tem contorno ovalado. A face ventral posterior do adutor anterior tem contorno irregular devido a penetração, entre seus feixes de fibras, de parte dos feixes do músculo protrator do pé, que se fixam às valvas juntamente com o adutor

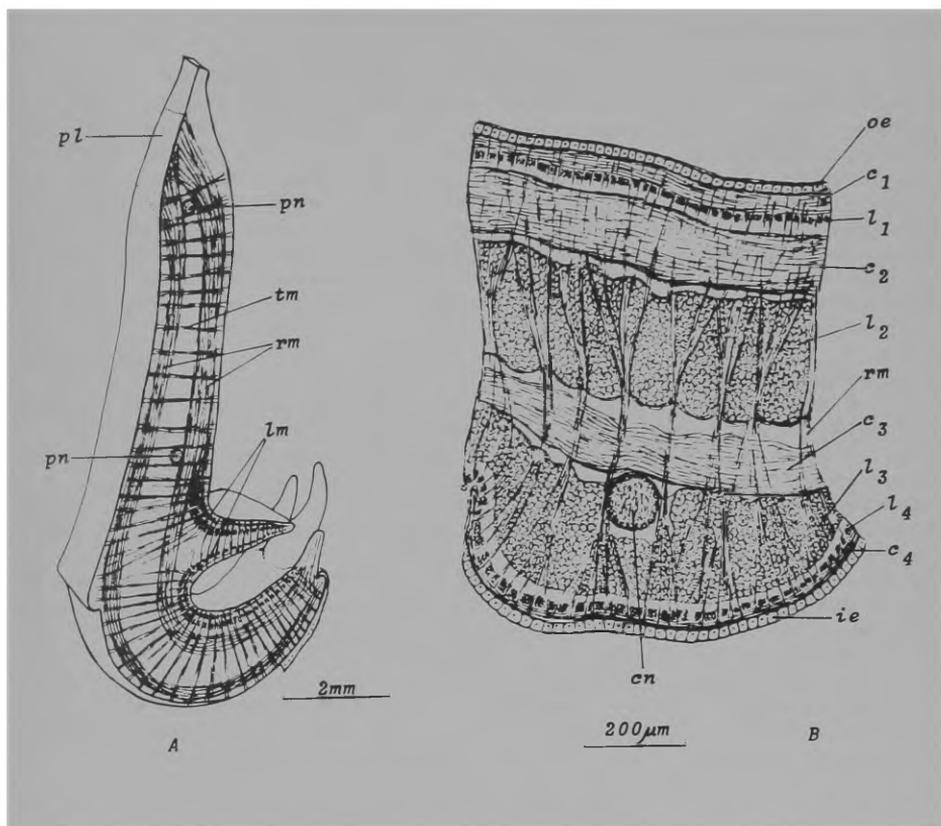
Anatomia funcional de *Gari solida* (Gray, 1828)

Fig 9. *Gari solida* A, desenho semi-esquemático de uma secção da margem do manto, para mostrar os feixes musculares associados; lm, feixes longitudinais; pl, linha palial, pn, nervo palial; rm, feixes radiais; tm, feixes transversais. B, desenho semi-esquemático de uma secção transversal à parede do sifão exalante; c<sub>1</sub>-c<sub>4</sub>, camadas circulares de fibras musculares; cn, cordão nervoso longitudinal; ie, epitélio interno; l<sub>1</sub>-l<sub>4</sub>, camadas longitudinais de fibras musculares; oe, epitélio externo; rm, feixe radial de fibras musculares.

### Músculos pediosos

O pé de *G. solida*, em forma de machado, é muito musculoso e capaz de grande expansão e mobilidade. Na sua margem posterior distingue-se uma pequena depressão em fenda, comparável ao que Graham (1934a) descreveu para *G. tellinella* como sendo a abertura do duto da glândula do bisso. Pelseneer (1911) mencionou a existência de complexo bissogênico vestigial em *Gari*, representado por um "ceco pequeno, rudimentar, sem cavidade alargada nem revestimento glandular". De acordo com Narchi & Domaneschi (no prelo), abertura de glândula bissogênica inexistente em *Heterodonax bimaculatus*.

A musculatura associada ao pé de *G. solida* está representada na Fig. 10.

A musculatura intrínseca é constituída por uma camada circular, uma dorso-ventral e por feixes transversais.

A camada circular é a mais superficial e corresponde ao que Bloomer (1911) denominou de "integumento pedioso". Ela é espessa na metade ventral da porção visceral, onde suas fibras são quase horizontais; seus feixes adjacentes à face ventral do músculo adutor anterior irradiam-se em leque, envolvendo a metade dorsal da massa visceral. Essa porção mais dorsal da camada circular é extremamente delgada e suas fibras, dispostas obliquamente, confundem-se com as de outros músculos.

A camada muscular dorso-ventral é muito tênue e está em íntimo contato com a camada circular; é observada em toda a porção visceral do pé e suas fibras são praticamente perpendiculares, o que as distingue dos demais músculos.

O restante da musculatura intrínseca é constituída por um grande número de feixes de fibras, espessos, que vão de um lado ao outro da massa visceral, passando entre as voltas do intestino, dos divertículos digestivos e das gônadas. As extremidades desses feixes dividem-se em feixes menores, achatados, cujas extremidades terminam bruscamente em contato com as paredes musculares laterais, onde umas poucas fibras penetram até alcançar a camada circular externa. A grande proximidade entre os feixes transversais limita enormemente o espaço para acomodação das vísceras; as gônadas ocupam a maior parte dos interstícios disponíveis nessa região pediosa, envolvendo completamente o intestino, estômago e parte das glândulas digestivas.

A musculatura extrínseca consiste de músculos que, emergindo do pé, vão se fixar as valvas da concha. São eles o protractor, o retrator anterior, o retrator posterior e o elevador do pé.

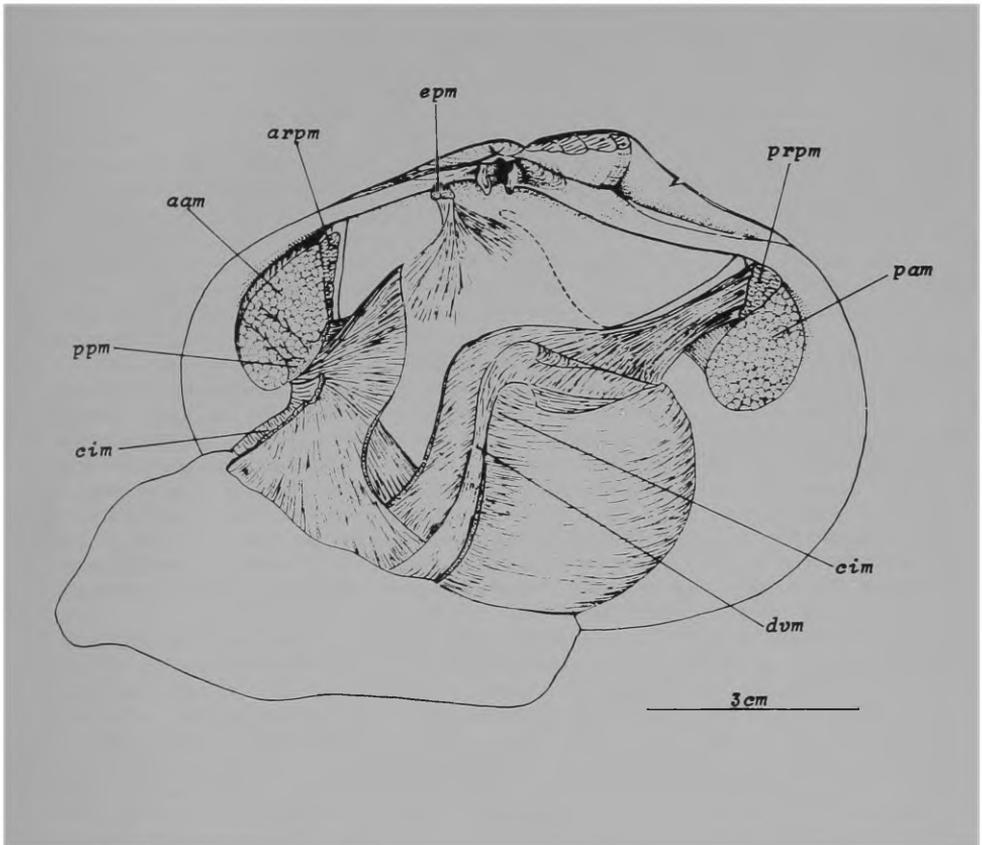
Anatomia funcional de *Gari solida* (Gray, 1828)

Fig. 10. *Gari solida*. Arranjo da musculatura; aam, músculo adutor anterior; arpm, músculo retrator anterior do pé; cim, musculatura circular; dvm, musculatura dorso-ventral; epm, músculo elevador do pé; pam, músculo adutor posterior; ppm, músculo protractor do pé; prpm, músculo retrator posterior do pé

O músculo protractor é constituído, de cada lado do animal, por um feixe de secção estreita e alongada que penetra parcialmente na face posterior ventral do adutor anterior, fixando-se com este à valva da concha. Suas fibras mais ventrais e anteriores aderem-se à base do músculo adutor anterior, semelhante ao que foi registrado por Bloomer (1911) para *Psammobia vespertina*; a partir dessa inserção irradiam-se ventralmente por toda extensão lateral do pé, com uma maior convergência para a extremidade anterior deste. As fibras fixadas na valva distribuem-se por toda porção dorsal da massa visceral, formando uma camada muito delgada, difícil de ser distinguida da musculatura circular externa.

O músculo retrator anterior do pé fixa-se a cada uma das valvas por uma única inserção triangular alongada, unida à face posterior dorsal do adutor anterior. O feixe de cada lado converge medianamente e, sem que haja interdigitação de suas fibras, separam-se novamente ao entrarem no pé; no interior deste constituem a camada muscular mais interna.

O músculo retrator posterior do pé tem secção triangular menos alongada que a do anterior e está unida à face anterior dorsal do adutor posterior. O feixe de cada lado converge medianamente e, no ponto em que penetram na região visceral do pé, suas fibras cruzam-se, aquelas do lado direito dirigindo-se, em sua maior parte, para o lado esquerdo do pé e vice-versa. No interior deste constituem a quarta camada muscular, localizada entre a do retrator anterior e a do protractor.

O último dos músculos extrínsecos do pé de *G. solida* é constituído por dois feixes de fibras que se fixam às valvas na concavidade umbonal, próximo e anterior ao dente cardinal anterior. Cada feixe é muito curto, mas conspicuo; parte de suas fibras penetra quase perpendicularmente no pé, indo se juntar àquelas do retrator posterior. As fibras restantes, mais internas, e em maior número, inclinam-se em direção posterior sobre o teto da massa visceral, onde é praticamente impossível determinar-lhes o trajeto. Embora evidentes, esses feixes parecem funcionalmente inexpressivos, comparados aos demais músculos pediosos; devem corresponder ao elevador atrofiado como se verifica em outros Tellinacea como *Semele proficua* (Domaneschi, 1982). Pelseneer (1911) referiu-se à presença de músculo elevador em *Gari*, o que foi corroborado por Bloomer (1911) ao analisar *P. vespertina* e *P. tellinella*; estes autores descreveram-no fixando-se às valvas exatamente na posição assinalada para *G. solida*. Para Pelseneer (1911) esse músculo age como depressor da face posterior da massa visceral. Sua presença, no entanto, parece não ser universal

## Anatomia funcional de *Gari solida* (Gray, 1828)

no gênero *Gari*, uma vez que Graham (1934a) não conseguiu detectá-lo em *G. tellinella*, contrariando a afirmação de Bloomer (1911); sua ausência nesta espécie também foi confirmada por Yonge (1949). Músculos elevadores não foram encontrados em *Asaphis dichotoma* e *Heterodonax bimaculatus*, estudados, respectivamente, por Narchi (1980) e Narchi & Domaneschi (no prelo).

### CANAL ALIMENTAR

A configuração geral do canal alimentar de *Gari solida* é apresentada na Fig. 11. Seu estudo exigiu dissecções cuidadosas devido ao grande número de feixes musculares que constituem a musculatura transversal do pé, bem como à presença de fibras conjuntivas que se fixam a esta musculatura e dão suporte aos dutos e divertículos das glândulas digestivas e gônadas.

O esôfago (o) é achatado na porção inicial em contato com o músculo adutor anterior, dilatando-se à medida que se aproxima do estômago. Este é constituído por uma região proximal globular, onde desembocam o esôfago e os dutos das glândulas digestivas, e uma distal, cilíndrica, formada pela união do saco do estilete (ss) e a parte inicial do intestino médio (mg).

Na região proximal do estômago verifica-se a presença do capuz dorsal (dh), bem desenvolvido, como o ilustrado por Yonge (1949) para *Tellina tenuis* da Costa, Tellinidae, porém com a extremidade distal fortemente curvada em direção posterior, como em *Semele proficua*, Semelidae (Domaneschi, 1982). Um apêndice (ax) piriforme, de pedúnculo estreito e curto emerge do teto no lado direito do estômago de *G. solida*; seu comprimento máximo corresponde a um décimo do eixo ântero-posterior da região proximal do estômago. Purchon (1960) observou apêndice piriforme em *Gari togata*, mas o descreveu como uma estrutura grande e muito distensível. Yonge (1949) referiu-se à existência de um apêndice alongado em *G. tellinella* e *G. fervensis* e o mesmo foi observado por Pohlo (1972) para *Sanguinolaria nuttallii*; Purchon (1960) e Narchi (1980), constatarem, respectivamente, que o apêndice de *Asaphis deflorata* e *A. dichotoma* é uma estrutura saculiforme, ampla e de paredes com atividade muscular intensa. Dinamani (1967) referiu-se a um apêndice muito desenvolvido em *Sanguinolaria diphos*, o qual é subdividido em duas câmaras: a da direita tem a superfície interna pregueada, constituindo uma área de seleção. Narchi & Domaneschi (no prelo) descreveram o apêndice de *Heterodonax bimaculatus* como uma câmara cônica, de paredes distensíveis.

Do lado esquerdo do estômago de *G. solida*, ventralmente ao capuz dorsal, localiza-se a bolsa esquerda (lp), onde desembocam vários dutos das glândulas digestivas. Na linha mediana do assoalho do estômago surge o ceco esquerdo (lc), muito longo e ramificado, que penetra ventralmente na massa visceral; no lado direito e ventral situa-se o ceco direito (rc), quase inconspicuo, onde desembocam três grandes dutos das glândulas digestivas.

A região distal do estômago, ou saco do estilete, abre-se no assoalho da parte globular e aprofunda-se na massa visceral, em direção ventral e posterior. Seu terço final é fortemente curvado em direção posterior nos espécimes fixados e com o pé parcialmente protraído, assemelhando-se à imagem especular de um "J". Uma inflexão abrupta de 180° marca o seu término e a continuidade do intestino médio.

Bloomer (1911) descreveu essa região distal do estômago de *Psammobia vespertina* e *P. ferroensis* como ligeiramente curvada em direção posterior; ilustrou a de *P. costulata* Turton flexionando em direção anterior e a de *P. tellinella* praticamente reta. Esse autor destacou que o intestino médio, em todas elas, torna-se independente a partir da extremidade distal do saco do estilete, à semelhança do que ocorre em *G. solida*. Contudo, Graham (1934a, fig. 2) representou o intestino de *G. tellinella* separando-se na porção subterminal do saco do estilete. Narchi (1980) ilustrou essa região de *Asaphis dichotoma*, suavemente côncava em toda face posterior e afinando-se gradativamente em continuidade com o intestino. Em *Heterodonax bimaculatus*, Narchi & Domaneschi (no prelo) descreveram o intestino médio separando-se do saco do estilete à semelhança do que ocorre em *G. solida*.

O intestino médio de *G. solida* é muito longo e forma várias alças e voltas em espiral à medida que ascende em direção dorsal, sempre próximo e posterior ao saco do estilete. Na altura do estômago situam-se as voltas que constituem o intestino posterior; este emerge da massa visceral, penetra no pericárdio, é envolvido pelo ventrículo e, apoiando-se na face posterior do adutor posterior, termina no ânus, no interior da câmara supra-branquial.

A julgar pela descrição e figuras do trato digestivo dos Psammobiidae estudados por Bloomer (1911), Graham (1934a) e Narchi & Domaneschi (no prelo), o intestino de *G. solida* é, certamente, o mais longo e mais enovelado de todos; equipara-se e em alguns casos supera o comprimento daquele de outros Tellinacea não Psammobiidae como o de *Tellina crassa* Pennant (Graham 1934a), *Macoma balthica* (Linné), *Scrobicularia plana* (Da Costa) (Graham, 1934a;

Anatomia funcional de *Gari solida* (Gray, 1828)

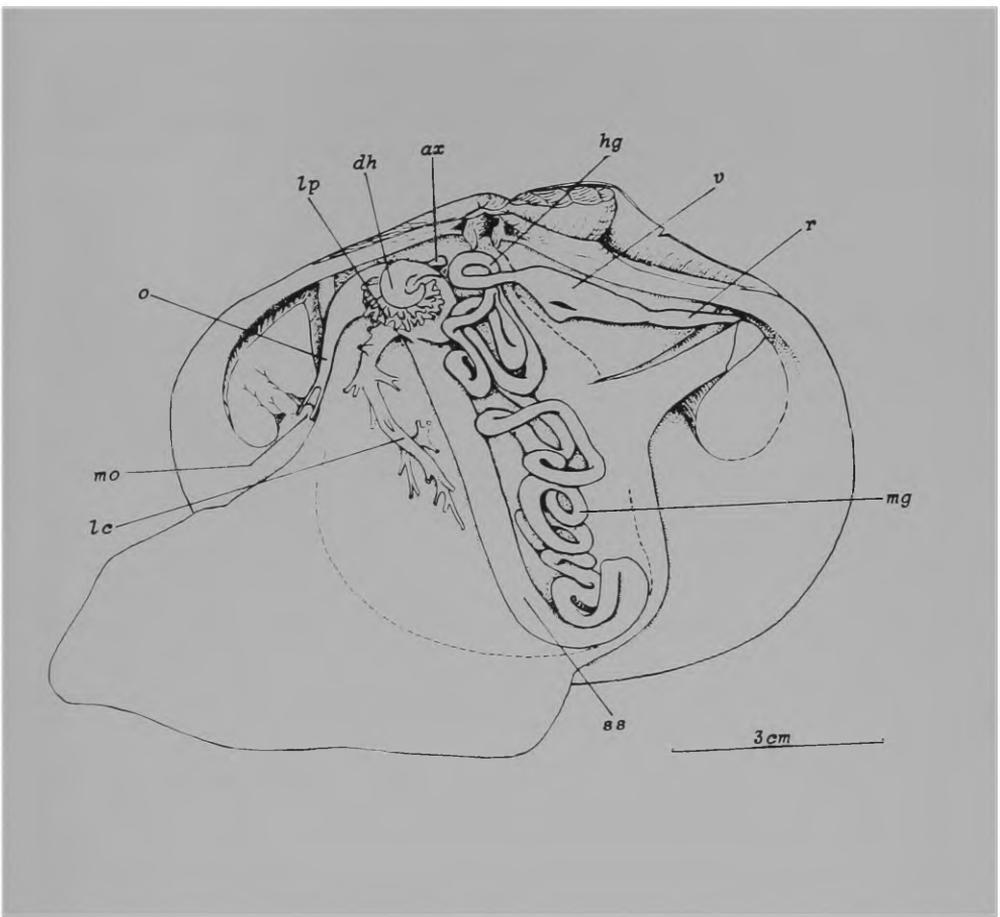


Fig. 11 *Gari solida*. Trato digestivo visto pelo lado esquerdo. O músculo protrator e o retrator anterior do pé foram omitidos para se expor a região bucal; esta é representada parcialmente seccionada; ax, apêndice; dh, capuz dorsal; hg, intestino posterior; lp, bolsa esquerda; lc, ceco esquerdo; mg, intestino médio; mo, boca; o, esôfago; r, reto; ss, saco do estilete; v, ventrículo

Yonge, 1949), *Abra alba* (Wood) e *A. nitida* (Müller) (Yonge, 1949) Sua configuração e comprimento são muito semelhantes ao dos Tellinacea-Semelidae, *Semele casali* Doello-Jurado e *S. proficua*, estudados respectivamente por Narchi & Domaneschi (1977) e Domaneschi (1982)

### ESTÔMAGO

A anatomia interna desse órgão é semelhante à dos Psammobiidae *Gari togata* e *Asaphis deflorata* (Purchon, 1960), *Sanguinolaria diphos* (Dinamani, 1967), *Sanguinolaria nuttallii* (Pohlo, 1972), *Asaphis dichotoma* (Narchi, 1980) e *Heterodonax bimaculatus* (Narchi & Domaneschi, no prelo); identifica-se mais, entretanto, com o de *G. togata* cuja descrição feita por Purchon é seguida e apenas as diferenças principais, ressaltadas. As correntes ciliares no estômago de *G. solida* só foram analisadas em um único exemplar vivo, o que não permite afirmações seguras quanto as áreas de seleção existentes, razão pela qual estas não serão tratadas no presente estudo; somente o que pôde ser confirmado da anatomia é dado a conhecer. As letras entre parênteses ou aspas, que se seguem, correspondem à nomenclatura adotada por Purchon (1960), somente que transcritas em minúsculas.

O esôfago (o) abre-se na região ântero-dorsal do estômago e essa abertura é delimitada por dobras lobulares (rm) que representam terminações de dobras longitudinais na parede do esôfago.

O saco do estilete (ss) unido ao intestino médio (mg) abre-se no assoalho da região posterior do estômago. A tiflossole menor (mt) termina na abertura do saco do estilete, enquanto a tiflossole maior (ty) prolonga-se em direção anterior, pelo lado direito do assoalho do estômago, sem a bifurcação característica (elevação semi-circular "e") descrita para *G. togata* por Purchon (1960) e em *H. bimaculatus* por Narchi & Domaneschi (no prelo) A tiflossole maior penetra no ceco direito (rc), que recebe três dutos principais das glândulas digestivas; cada abertura de duto é invadida por uma projeção linguiforme da tiflossole. Esta, ao emergir do ceco direito, continua-se transversalmente através da parede anterior do estômago, penetra profundamente no ceco esquerdo, emitindo uma "língua" para dentro de cada um dos seis dutos principais provenientes das glândulas digestivas. Essa tiflossole termina no interior do ceco, onde descreve uma volta completa em espiral frouxa. Purchon (1960) referiu-se à ocorrência de oito dutos de glândulas digestivas desembocando no ceco esquerdo de *G. togata*, apenas dois dos quais recebendo projeção da

## Anatomia funcional de *Gari solida* (Gray, 1828)

tiflossole maior: Narchi & Domaneschi (no prelo) verificaram que a tiflossole maior não penetra no interior do ceco direito de *H. bimaculatus*, registrando, assim, o primeiro caso conhecido dentre os Psammobiidae de um estômago que não se enquadra no tipo V da classificação de Purchon (1960)

O capuz dorsal (dh) é grande e sua borda ventral é protegida por um prolongamento do escudo gástrico (gs) em forma de calha. Uma prega ampla (r) eleva-se do assoalho, na região anterior do estômago; ela inicia-se próximo à abertura do ceco esquerdo, alarga-se rapidamente na altura do ceco direito para se estreitar, gradativamente, à medida que progride pela parede direita e teto do estômago e região anterior do teto do capuz dorsal. Uma segunda prega mais estreita e alongada ("r<sub>1</sub>" em *G. togata*) foi evidenciada em um espécime fixado de *G. solida*, mas não confirmada em outro. O apêndice (ax) piriforme, pequeno e com pedunculo curto em espécimes fixados, abre-se no interior do estômago por um orifício estreito e com paredes pregueadas.

A abertura da bolsa esquerda (lp) situa-se ântero-ventralmente à entrada do capuz dorsal; sua margem posterior é protegida por outra projeção em forma de calha, proveniente do escudo gástrico. Na bolsa esquerda desembocam vários dutos das glândulas digestivas, os quais se ramificam imediatamente após a sua emergência da parede da bolsa, dificultando a determinação de seu número total. Purchon (1960) observou seis dutos primários desembocando na bolsa esquerda de *G. togata*.

Ao se referir às áreas de seleção em *G. togata*, Purchon (1960) mencionou a existência de uma em particular, constituindo uma projeção alongada, lingüiforme (el), na parede lateral direita do estômago e cuja margem posterior, junto à abertura do saco do estilete, é marcada por uma série de cinco ou seis bolsas rasas (b) e em fundo cego; descreveu também a ocorrência de seis protuberâncias arredondadas (bs), enfileiradas transversalmente e situadas entre a prega "r" e a abertura do esôfago no estômago. O exame do estômago do exemplar vivo de *G. solida*, confrontado com o de animais fixados, confirmou a presença de "el" e a ausência das bolsas (b) e das protuberâncias (bs)

### CONTEUDO DO ESTÔMAGO E DO INTESTINO

O estômago de espécimes fixados apresentou-se preenchido por uma massa gelatinosa semi-transparente, com a porção periférica de cor marrom-esverdeada; esta penetra pelo interior da bolsa esquerda, do capuz dorsal, das aberturas dos cecos e adere às suas paredes; sua remoção

provocou, muitas vezes, o rompimento de partes do órgão, inutilizando-o ou dificultando seu estudo. Condição semelhante foi constatada por Purchon (1960) no estômago de espécimes vivos de *G. togata* e por Narchi & Domaneschi (no prelo) no de *Heterodonax bimaculatus*.

O material ingerido por *G. solida* encontrava-se embebido nessa massa viscosa e incluía, principalmente, partículas orgânicas amorfas, marrom-esverdeadas, coloração essa devida à presença de fitoplâncton (Reid, 1971). Constatou-se também os seguintes organismos inteiros ou partes, cujo diâmetro ou comprimento máximo é apresentado entre parênteses: diatomáceas simples (20-120  $\mu\text{m}$ ) e diatomáceas em cadeias; fragmentos de algas laminares (200  $\mu\text{m}$ ) e de algas filamentosas simples ou ramificadas (450  $\mu\text{m}$ ); apêndices ou partes de carapaças de microcrustáceos sem conteúdo interno (600  $\mu\text{m}$ ); vermes (raros) inteiros (180  $\mu\text{m}$ ); organismos globosos aparentando ovos embrionados ou organismos coloniais (60-120  $\mu\text{m}$ ); estruturas aciculares, delicadas (até 100  $\mu\text{m}$ ), lembrando espículas de esponjas; algumas cerdas de poliquetos (300-750  $\mu\text{m}$ ) e prováveis cerdas de microcrustáceos. Além desses, verificou-se também pouquíssimos foraminíferos bentônicos (40-150 $\mu\text{m}$ ); pequeníssima quantidade de partículas minerais (30-250  $\mu\text{m}$ ) e fragmentos com aspecto fibroso (60-750  $\mu\text{m}$ ); estes últimos são, provavelmente, partículas de madeira, originárias do continente, de onde foram arrastadas para o mar pelos riachos e rios que passam nas proximidades de serrarias existentes em Dichato e arredores.

É importante destacar que, apesar da presença de material tipicamente de fundo como grãos minerais, espículas, cerdas, foraminíferos, etc., estes constituíram uma pequena fração do conteúdo estomacal. O principal componente foi o material amorfo, aglutinando muitas diatomáceas, alguns organismos e fragmentos que, pela forma ou pequena densidade, são facilmente mantidos em suspensão ou soerguidos do fundo por pequenos distúrbios deste.

Fibras longas, espículas, fragmentos fibrosos, cerdas, grãos minerais e raras diatomáceas integras, de 20  $\mu\text{m}$  de diâmetro, foram as estruturas de contornos definidos observados nas "fezes". As partículas minerais equiparam-se em dimensões àquelas do estômago; os apêndices ou partes de microcrustáceos estavam representados nas "fezes" apenas por fragmentos de dimensões inferiores aos observados no estômago e das diatomáceas maiores que 20 $\mu\text{m}$  só foram encontrados fragmentos.

## DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

*Gari solida* é bivalve infralitorâneo, adaptado como cavador em substratos arenosos e ao hábito de se alimentar predominantemente de partículas orgânicas e microorganismos em suspensão. As características anatômicas adaptativas mais importantes a esse modo de vida são as relacionadas com o hábito cavador e o alimentar, notavelmente a forma e funcionamento do pé, sífões, margem do manto, ctenídios, palpos e estômago.

A espécie, como em outros Psammobiidae, parece reter a mobilidade na vertical, mas não é cavador ágil como denota a presença de músculos elevadores de pé, vestigiais. Por enterrar-se pouco profundamente, *G. solida* fica vulnerável ao ataque de predadores como estrelas-do-mar, reconhecidos inimigos de *Gari*. Seu comportamento de dobrar o pé fortemente sob a concha, quando esta é apoiada por uma das valvas sobre o substrato, é indicativo de que a espécie tem capacidade de rastejar ou "pular" quando fora do sedimento, embora não se tenha visto o animal fazê-lo, em laboratório; essa habilidade, registrada para outras espécies do gênero por Bloomer (1911), Ansell (1967) e Yonge & Thompson (1976), permite-lhes a fuga quando do ataque de inimigos.

O grande desenvolvimento da prega mediana do manto, dotada de forte musculatura quando comparada à prega interna, constitui-se numa importante adaptação ao modo de vida: os movimentos bruscos de rastejamento ou fuga, os de escavação e a protração dos sífões requerem grande afastamento entre as valvas, para saída do pé muito largo e dos amplos sífões, aumentando os riscos de penetração de sedimento na cavidade palial. A prega mediana, dotada de um eficiente sistema tentacular e enorme capacidade de expansão, bem como de movimentação por ação muscular, garante o fechamento do amplo espaço marginal da concha durante essas atividades e cria uma barreira segura contra a penetração de sedimento.

A presença de tentáculos simples, guarnecendo a abertura do sífão inalante, mostra que o animal está adaptado a ambientes de águas calmas, com pequeno distúrbio do sedimento, de modo que há pouquíssimas partículas densas em suspensão no meio líquido.

Hunt (1925) apud Yonge (1949) e Atkins (1937) classificaram espécies de *Gari* como comedoras de material depositado, tendo o primeiro autor se baseado na presença de areia, detritos e organismos ingeridos vivos, no estômago dos animais. Yonge (1949) esclareceu a maneira pela qual grandes quantidades de sedimento podem chegar à cavidade palial dos Psammobiidae, a despeito da presença, nesses

bivalves, de sífões curtos e amplos que reduzem o poder da corrente inalante e conseqüentemente a capacidade de succionar o material depositado; situação contrária se observa em alguns Tellinidae e Semelidae dotados de sífões longos e estreitos que lhes capacitam arrancar e aspirar ativamente o sedimento.

A análise do conteúdo estomacal de *G. solida* permite inferir que o comportamento de seus sífões é semelhante ao descrito por Yonge (1949) para *G. tellinella* e *G. fervensis* o que possibilita a captação principalmente do material em suspensão e também daquele labilmente acentado, bem como explica a presença de grãos minerais e microrganismos bentônicos no interior de seu estômago. A tomada de material denso do substrato ocorre primordialmente por mecanismos passivos, nas oportunidades em que o sífão inalante é contraído e sua abertura permanece rente ou próxima à superfície do sedimento. Como os tentáculos não possibilitam uma seleção efetiva, o sedimento adjacente à abertura sifonal cai para dentro desta e partículas suficientemente pequenas podem atingir o estômago. Dessa forma a espécie lida esporadicamente com grandes quantidades de sedimento, podendo derivar deste parte de seu alimento.

Reid (1971), revendo os critérios empregados para a classificação dos tipos de hábitos alimentares entre os bivalves, associou o comportamento do sífão inalante, o tipo de material existente no estômago, do qual o animal retira a maior parte de seu alimento, e o tamanho máximo das partículas ingeridas, para propor a criação de três categorias de hábitos alimentares; *G. solida* enquadra-se na categoria dos comedores de suspensões ("suspension feeders") pelo tipo de conteúdo estomacal e comportamento do sífão inalante, corroborando, assim, a afirmação de Yonge & Thompson (1976) de que *Gari* é comedora de material em suspensão.

A ausência de prega adicional que forma o canal de rejeição de pseudofezes, associada à presença de demibrânquias grandes e palpos comparativamente reduzidos, reforçam a idéia de que o fluxo da corrente inalante é pouco intenso em *G. solida* e que a espécie lida, esporadicamente, com grandes quantidades de partículas na cavidade palial. Yonge (1949) considerou que nas espécies que introduzem grandes volumes de material na cavidade do manto há uma tendência de manter as brânquias de tamanho o mais reduzido possível em consonância com a produção de uma corrente inalante adequada, em vista do problema apresentado com o volume de material aspirado. Para esse autor, quando as brânquias são grandes há uma considerável seleção de material antes deste ser passado para os palpos. De fato, o

## Anatomia funcional de *Gari solida* (Gray, 1828)

intenso pregueamento das brânquias de *G. solida*, a quase duplicação de sua pregas mais posteriores e a presença de sulco na margem de ambas as demibrânquias concorrem para uma efetiva seleção do material, antes deste chegar ao sulco oral e palpos.

A captação de material proveniente das correntes na superfície do manto e da massa visceral, pela face lisa dos palpos, e seu encaminhamento para a seleção nas pregas destes órgãos, sugere que a espécie aproveita ao máximo o material trazido pela corrente inalante, talvez por razões de seu habitat ser pobre em material em suspensão. Os mecanismos de triagem dos órgãos da cavidade do manto seriam mais rigorosos na seleção de partículas, em casos de grandes aportes de material do meio externo; nestas ocasiões todo material excedente e indesejável é descartado pelos tratos de rejeição nos ctenídios, palpos e superfície do manto.

*G. solida* é o primeiro Psammobiidae descrito a apresentar demibrânquias com pregas posteriores duplicadas e o segundo com um padrão branquial de correntes ciliares do tipo C(2) na concepção de Atkins (1937). Essas características conferem-lhe um aumento significativo de superfície ciliada para a filtração de grandes volumes de água e retenção do alimento disponível, bem como a seleção e condução deste em direção anterior, através de três importantes correntes de aceitação: uma no eixo ctenidial e as duas restantes, uma em cada margem livre da demibrânquia interna e externa. O desenvolvimento de sulco marginal nas demibrânquias externas, ausente na maioria das espécies de Psammobiidae estudadas, corrobora o fato da espécie lidar com pequenos volumes de materiais na cavidade palial e a necessidade de aproveitamento máximo do material que chega às brânquias. A ausência de sulco marginal está associada com a necessidade de se reduzir, tanto quanto possível, o volume de material conduzido em direção anterior, nas espécies que introduzem grandes volumes de material na cavidade palial (Yonge, 1949).

O estômago de *G. solida* é semelhante ao de *G. togata* (Purchon, 1960) pela topografia geral interna e presença de conteúdo estomacal viscoso; a coloração marrom-esverdeada, deste último, devida à preponderância de fitoplâncton, é típica de bivalves comedores de suspensão (Reid, 1971). Purchon (1960) considerou improvável que partículas individuais possam ser removidas dessa massa extremamente viscosa e sugere que, se essa for a condição normal do conteúdo estomacal de *G. togata*, suas áreas de seleção não estariam, provavelmente, relacionadas com a manipulação de partículas individuais. Para Purchon (1960) a presença de poucas áreas de triagem e sua simplicidade em *G. togata*

poderiam estar associadas a essa alta viscosidade do conteúdo estomacal. Os conhecimentos futuros das áreas de seleção e do funcionamento do estômago de *G. solida* poderão contribuir para a verificação dessas hipóteses.

A presença no intestino de *G. solida* de apenas fragmentos de certos microorganismos observados inteiros no interior do estômago da espécie, revela a existência de mecanismos capazes de quebrar estruturas frágeis e de liberar o conteúdo interno de diatomáceas e outros organismos providos de envoltório esquelético. Para serem efetivos, esses mecanismos teriam de atuar sobre os organismos isolados da massa viscosa, o que se opõe à hipótese de Purchon (1960) de que essa liberação seria improvável.

#### BIBLIOGRAFIA

- ATKINS, D. 1937 On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part III: types of lamellibranchs gills and their food currents. *G. J1 microsc Sci N.S.*, 79:375-421
- ABBOTT, R. T. 1954 *American seashells*. Princeton, D. Van Nostrand Co., Inc., 541 p.
- ABBOTT R. T. 1974. *American seashells*. New York, Van Nostrand Reinhold. 663 p.
- ANSELL, A.D. 1967 Leaping movements in two species of Asaphidae (Bivalvia) *Proc. malac. Soc. Lond.*, 37(6):395-398.
- BLOOMER, H.H. 1911 On the anatomy of the British species of the genus *Psammobia*. *Proc. malac. Soc. Lond.*, 9(4):231-239.
- COAN, E.V. 1973. The Northwest American Psammobiidae. *Veliger*, 16(1):40-57
- DINAMANI, P. 1967 Variation in the stomach structure of the Bivalvia. *Malacologia* 5(2):225-268.
- DOMANESCHI, O. 1982. Anatomia funcional de *Semele proficua* (Pulteney, 1799) (Bivalvia-Semelidae) *Actas del VIII Congreso Latinoamericano de Zoología*. SALINAS, P.J (ed) Mérida. 1:387-436.
- GRAHAM, A. 1934. The cruciform muscle of lamellibranchs. *Proc. Roy. Soc. Edinb.*, 54:17-30.
- GRAHAM, A. 1934a. The structure and relationships of lamellibranchs possessing a cruciform muscle. *Proc. Roy. Soc. Edinb.*, 54:158-187
- GRAHAM, A. 1937 On the ciliary currents on the gills of some Tellinacea (Lamellibranchiata) *Proc. Roy. Soc. Edinb.*, 57:128-134

**Anatomia funcional de *Gari solida* (Gray, 1828)**

- HUGHES, R.N. 1969. A study of feeding in *Scrobicularia plana*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 49(3):805-823.
- KEEN, A.M. 1969. Superfamily Tellinacea de Blainville, 1814. In: MOORE, R.C. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part N, vol 2, Mollusca 6, Bivalvia:613-643.
- KEEN, A.M. 1971. Sea shells of tropical West America. Stanford, Stanford University Press. 1064 p.
- KELLOGG, J.L. 1915. Ciliary mechanisms of lamellibranchs with descriptions of anatomy. *J. Morph.*, 26(4):625-701.
- MARINCOVICH JR., L. 1973. Intertidal mollusks of Iquique, Chile. *Sci Bull Nat. Hist. Mus. Los Ang. County, Los Angeles*, 16:1-49
- MOUEZA, M. & L. FRENKIEL. 1974. Contribution a l'etude des structures palleales des Tellinacea. Morphologie et structures du manteau de *Donax trunculus* L. *Proc. malac. Soc. Lond.*, 41(1):1-19.
- MOUEZA, M. & L. FRENKIEL. 1976. Premières données sur l'ultrastructure de l'organe sensoriel du muscle cruciforme de *Donax trunculus* L. (mollusque lamellibranche Tellinacea) *Archs. Zool exp. gén.* 117(4):485-492.
- MOUEZA, M. & L. FRENKIEL. 1977. Le fonctionnement du muscle cruciforme des Tellinacea. *J. moll Stud.*, 43(2):189-191
- NARCHI, W. 1978. Functional anatomy of *Donax hanleyanus* Philippi, 1847 (Donacidae-Bivalvia) *Boim Zool Univ. S. Paulo*, 3:121-142.
- NARCHI, W. 1980. A comparative study of the functional morphology of *Caecella chinensis* Deshayes, 1855 and *Asaphis dichotoma* (Anton, 1839) from Ma Shi Chau, Hong Kong. *Proceedings of the First International Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China*. MORTON, B.S. (ed.) Hong Kong University Press, p. 253-276.
- NARCHI, W. & O. DOMANESCHI 1977 *Semele casali* Doello-Jurado, 1949 (Mollusca-Bivalvia) in the Brazilian littoral *Stud. Neotr. Fauna Environ.*, 12:263-272.
- NARCHI, W. & O. DOMANESCHI (no prelo) Functional morphology of *Heterodonax bimaculatus* (Linné, 1758) (Bivalvia, Psammobiidae) *Amer. Malac. Bull*
- NEWELL, N.D. 1965. Classification of the Bivalvia. *Amer. Mus. Nov.*, 2206:1-25.
- PELSENEER, P. 1911. Les lamellibranchs de l'expédition du Siboga. *Siboga Expédition Monogr. Partie Anatomique*, 53a:1-125, 26 pls.

- POHLO, R.H. 1972. Feeding and associated morphology in *Sanguinolaria nuttallii* (Bivalvia:Tellinacea) *Veliger*, 14(3):298-301.
- POHLO, R. 1982. Evolution of the Tellinacea (Bivalvia) *J. moll Stud.* 48:245-256.
- PURCHON, R.D. 1960. The stomach in the Eulamellibranchia; stomach types IV and V. *Proc zool Soc. Lond.*, 135(3):431-489.
- REID, R.G.B. 1971. Criteria for categorizing feeding types in Bivalves. *Veliger*, 13(4):358-359.
- RIDEWOOD, W.G. 1903. On the structure of the gills of Lamellibranchia. *Phil Trans. Roy. Soc. Lond., Ser. B*, 195:147-284.
- STASEK, C.R. 1963. Synopsis and discussion of the association of ctenidia and labial palps in the bivalved Mollusca. *Veliger*, 6(2):91-97
- STUARDO, J. 1964. Distribución de los moluscos marinos litorales en Latinoamérica. *Bol Inst. Biol. Mar. Mar del Plata*, 7:79-91
- THIELE, J. 1935. Handbuch der systematischen Weichtierkunde. Jena, Gustav Fischer teil 3, p. 779-1154.
- VILLARROEL, M. & J. STUARDO. 1977. Observaciones sobre la morfología general, musculatura y aparato digestivo en *Tagelus* (*Tagelus*) *dombeii* y *T. (T.) longisinuatus* (Tellinacea: Solecurtidae) *Malacologia*, 16(2):333-352.
- YONGE, C.M. 1926. The digestive diverticula in lamellibranchs. *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, 54:703-718.
- YONGE, C.M. 1948. Formation of siphons in Lamellibranchia. *Nature*, 161:198-199.
- YONGE, C.M. 1949. On the structure and adaptations of the Tellinacea deposit-feeding Eulamellibranchia. *Phil Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B*, 234:29-76.
- YONGE, C.M. 1957. Mantle fusion in the Lamellibranchia. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 29:151-171
- YONGE, C.M. 1982. Mantle margins with a revision of siphonal types in the Bivalvia. *J. moll Stud.*, 48(1):102-103.
- YONGE, C.M. & T. E. THOMPSON. 1976. Living Marine Molluscs. London, William Collins Sons & Co. Ltd. 288p.
- YONGE, C.M. & J. A. ALLEN. 1985. On significant criteria in establishment of superfamilies in the Bivalvia: the creation of the superfamily Mesodesmatacea. *J. moll Stud.*, 51(3):345-349