

Síntese do conhecimento sobre a diversidade de sistemas visuais em Mollusca, com ênfase em Bivalvia

Synthesis of the knowledge of visual systems diversity in Mollusca, with emphasis on Bivalvia

Jorge Alves Audino*, José Eduardo Amoroso Rodriguez Marian e Sônia Godoy Bueno Carvalho Lopes

Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia

*Contato: jorgeaudino@ib.usp.br

Resumo. A diversidade de sistemas visuais encontrada em Metazoa é surpreendente, e seu estudo vem crescendo exponencialmente com avanços significativos, principalmente por meio do emprego de novas técnicas e abordagens. Ampla variedade de sistemas visuais ocorre no filo Mollusca, em especial na classe Bivalvia, sendo esses animais considerados potenciais modelos de estudo na área. Primeiramente, este artigo explora a classificação da diversidade visual em Metazoa e as principais discussões atuais sobre homologies e convergências da fotopercepção animal. Em seguida, é apresentada uma revisão crítica do conhecimento sobre sistemas visuais em moluscos, destacando-se a organização ocular em bivalves. Finalmente, são apontadas lacunas no conhecimento e novas perspectivas de estudos empregando moluscos, considerando o histórico de investigações no grupo e os atuais paradigmas da evolução da visão animal.

Palavras-chave. Bivalves; Convergências; Fotorreceptores; Moluscos; Olhos

Abstract. The diversity of metazoan visual systems is astonishing, and numerous recent studies have been advancing our knowledge by incorporating novel techniques and approaches. The phylum Mollusca exhibits huge diversity of ocular structures, and Bivalvia is the most diverse class in this aspect, bivalves being regarded as potential models for the study of visual systems evolution. Firstly, this paper explores the classification of visual diversity in Metazoa, and the main current hypotheses on homologies and convergences in animal photoreception. Then, a critical review of the knowledge of molluscan visual systems is presented, with emphasis on ocular organization in bivalves. Finally, gaps in our knowledge and perspectives for future research are discussed, as well as current paradigms in animal vision evolution.

Keywords. Bivalves; Convergences; Eyes; Mollusks; Photoreceptors

Introdução

A compreensão da evolução e função adaptativa dos fotorreceptores é um tema complexo, amplamente estudado e com avanços recentes a partir do emprego de diferentes abordagens moleculares e evolutivas (e.g., Erclik et al., 2009; Vopalensky e Kozmik, 2009; Gehring, 2012). Estruturas fotossensíveis estão presentes nas mais diversas espécies de seres vivos, desde fotorreceptores simples em bactérias e eucariontes unicelulares, até olhos complexos em muitos animais, como lulas e aves (Nilsson, 2009).

Há pouca informação disponível sobre o surgimento de órgãos fotossensíveis em Metazoa, porém os registros mais antigos sobre estruturas oculares incluem impressões das facetas de olhos compostos preservadas em fósseis de trilobitas do início do Cambriano, cerca de 530 milhões de anos atrás (maa) (Land e Nilsson, 2012). Já o registro fóssil do início do

Ordoviciano (488 maa), que inclui representantes da maioria dos filos de metazoários atualmente reconhecidos, revela, de forma surpreendente, ampla variedade de estruturas oculares (Nilsson, 2009; Land e Nilsson, 2012).

Fotopercepção

Apesar do emprego recorrente na literatura científica de termos como “visão” e “olho”, esses conceitos nem sempre são claramente definidos. O crescente avanço no estudo da fotopercepção animal faz com que este seja um tema constantemente reavaliado. A proposta de classificação apresentada a seguir baseia-se na compilação de dados da literatura sobre fotopercepção em Metazoa (Land e Nilsson, 2012; Nilsson, 2013), sendo particularmente útil na compreensão da diversidade ocular em Mollusca, como discutido mais adiante. Segundo Nilssen (2013), a classificação dos sistemas fotossensíveis é definida como a sequência de quatro classes

Recebido: 06fev15

Aceito: 12jun15

Publicado: 30jul15

Revisado por

Daniel Lahr e

Anônimos

evolutivamente relacionadas, sob a premissa de que a evolução da estrutura fotorreceptora está associada à evolução de comportamentos visualmente guiados. Neste contexto, são apresentadas as quatro classes morfofuncionais:

I. Fotopercepção não-direcional. Células fotorreceptoras simples, geralmente isoladas, apenas identificam a presença, intensidade e ausência de luz. Esse tipo de fotopercepção é muito comum, por exemplo, em organismos do zooplâncton, auxiliando na migração vertical ao longo da coluna de água.

II. Fotopercepção direcional. Células fotorreceptoras são acompanhadas de células pigmentadas que atuam sombreando os fotorreceptores, de modo que a luz é detectada em algumas direções, mas não em outras. A fototaxia, por exemplo, depende de um sistema direcional de fotopercepção, como ocorre nos ocelos de planárias.

III. Visão de baixa resolução. Quando diferentes células fotorreceptoras encontram-se organizadas, por exemplo, em taças pigmentares, diferentes direções são simultaneamente percebidas. Esta é considerada a origem da visão, pois a variação de luz no espaço é detectada de forma simultânea e comparada. Este sistema está presente, por exemplo, nos olhos de muitos gastrópodes marinhos e terrestres.

IV. Visão de alta resolução. A inclusão de diferentes componentes e estruturas ao sistema III está associada ao avanço da resolução óptica e, conseqüentemente, ao aumento da diversidade de morfologias oculares. Os olhos de aves, cefalópodes e alguns mamíferos são os mais notáveis exemplos dessa classe. O surgimento de lentes e outros mecanismos foram inovações-chave na evolução de comportamentos visualmente guiados mais complexos. Em suma, apenas as classes III e IV são rigorosamente consideradas visão em razão de sua acuidade espacial. Conseqüentemente, olhos são estruturas visuais incluídas nestas duas classes.

Estruturas fotorreceptoras em Metazoa

A fotopercepção mais simples em Metazoa corresponde às classes I e II, presentes na maioria dos filos animais (Nilsson, 2009; Land e Nilsson, 2012). Entretanto, estruturas como manchas oclares frequentemente variam quanto à classificação (II ou III) conforme critérios ópticos e comportamentais (Nilsson, 2013). Os sistemas oculares (classes III e IV) são classificados de acordo com os mecanismos de formação de imagem, podendo ser subdivididos em olhos compostos e simples. Os olhos compostos, formados pelo arranjo de milhares de unidades fotorreceptoras denominadas ommatídeos, são característicos dos artrópodes, principalmente de Crustacea e Insecta, além de ocorrer também em poliquetos e bivalves (Nilsson, 1994). Os olhos simples são formados por camadas de células fotorreceptoras associadas a células pigmentadas; entretanto, outros elementos podem estar presentes, como lentes, retinas acessórias e córnea (Land, 1992; Jonasova e Kozmik, 2008). Tanto olhos compostos quanto simples são chamados de complexos quando possuem maior acuidade e/ou sensibilidade visual (Land e Nilsson, 2012).

As células fotorreceptoras animais podem apresen-

tar dois tipos de modificação da membrana celular relacionadas à sensibilidade e resposta à luz (Eakim, 1965): rabdoma (Fig. 1A), conjunto de microvilosidades presente em diversos filões de animais, e cílio (Fig. 1B), no qual há dobras na região da membrana que o envolve, este último tipo presente nos deuterostômios (Eakim, 1965; Nilsson, 2004; Fain et al., 2010). Receptores rabdoméricos e ciliares também diferem quanto às proteínas envolvidas na cascata de sinalização celular produzida (Arendt, 2003). Embora se observe uma aparente dicotomia entre deuterostômios e protostômios, a evolução das células receptoras ainda é amplamente discutida (Fain et al., 2010). Por exemplo, invertebrados protostômios como bivalves e artrópodes também apresentam receptores ciliares semelhantes aos de vertebrados, revelando casos de convergência evolutiva (Arendt, 2003). De forma consensual, a evolução da morfologia das células fotorreceptoras é considerada homoplástica, com inúmeros casos de convergência e evolução independente em distintos táxons animais (Salvini-Plawen, 2008).

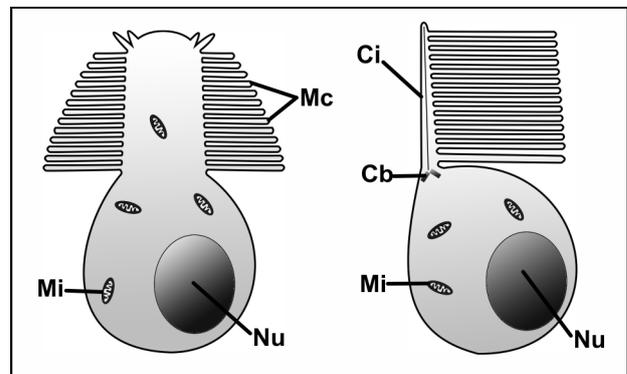


Figura 1. Representação esquemática dos dois tipos morfológicos de células fotorreceptoras animais. A. Célula fotorreceptora rabdômica cujas proteínas fotossensíveis (opsinas) estão agrupadas na membrana celular organizada em microvilosidades (rabdomas). B. Célula fotorreceptora ciliosa onde as opsinas encontram-se presentes em expansões da membrana celular do cílio modificado. Cb, corpúsculo basal; Ci, cílio; Mc, microvilosidades; Mi, mitocôndrias; Nu, núcleo.

Homologias

Como descrito acima, olhos são encontrados em diversos filões e possuem uma variedade morfológica surpreendente. O desenvolvimento ocular é distinto entre os grandes grupos de animais e, apesar de haver semelhanças, em geral assume-se que não há qualquer homologia estrutural envolvida (Land e Nilsson, 2012). Mesmo dentro dos filões, como no caso de Mollusca, a evolução dos fotorreceptores e estruturas oculares é reconhecidamente não-homóloga (Salvini-Plawen, 2008).

Apesar das evidências morfológicas apontarem para caminhos independentes e convergentes, nas últimas décadas dados da biologia molecular colocaram em questão a completa ausência de homologia entre tantas estruturas visuais. Pesquisas na área de regulação gênica de estruturas oculares revelaram que genes da família Pax estão intimamente relacionados à regulação de transcrições envolvidas na formação de estruturas visuais em metazoários (e.g., Gehring, 2005, 2012; Nilsson, 2004; Fernald, 2006;

Vopalensky e Kozmik, 2009). Mais especificamente, os genes Pax atuam na transcrição das duas principais classes de opsinas que estão presentes no sistema de fotorreceptores rabdomérico e ciliar (Nilsson, 2009).

As opsinas são proteínas trans-membranas, altamente conservadas em Metazoa, e essenciais na cascata proteica envolvida na despolarização ou hiperpolarização da membrana celular durante a transdução do sinal luminoso (Fain et al., 2010). Genes da família Pax também estão presente em Cnidaria, recebendo o nome de PaxB em razão das variações nos domínios principais (Piatigorsky e Kozmik, 2004). Estudos recentes sugerem que o gene PaxB possa corresponder à condição ancestral, a qual, por meio de eventos de duplicação e diversificação, teria originado as variedades Pax6 e Pax 2/5/8 dos bilatérios (e.g., Ruzickova et al., 2009).

Em suma, as evidências acumuladas para diferentes grupos animais revelam que, apesar da origem embrionária distinta e das demais diferenças no desenvolvimento de órgãos fotorreceptores, há uma base molecular ancestral comum: os animais compartilham genes ortólogos (i.e., que descendem evolutivamente de um mesmo gene ancestral) reguladores de transcrição, fundamentais para formação de estruturas visuais (e.g., Nilsson, 2004; Fernald, 2006; Ruzickova et al., 2009; Gehring, 2012). Sendo assim, pode não haver homologia nos tecidos que origi-

nam os olhos, porém ela existe quando considerada a base molecular reguladora dessa formação. Como apontado por Piatigorsky (2008), é fundamental se pensar em diferentes níveis de homologia quando se trata da evolução das estruturas visuais nos animais.

Mollusca

O contexto evolutivo e morfológico dos sistemas visuais dos metazoários é fundamental para o embasamento das discussões sobre evolução e caracterização das estruturas fotorreceptoras de Mollusca. O filo corresponde a um dos mais diversificados grupos de metazoários, com cerca de 130.000 espécies descritas para a fauna atual e 70.000 para o registro fóssil (Haszprunar et al., 2008). Apesar das classes Solenogastres, Caudofoveata, Monoplacophora e Scaphopoda não possuírem órgãos oculares (Serb e Earnings, 2008), a diversidade de estruturas fotossensíveis é surpreendentemente diversa nas demais classes, pois, além da fotopercepção direcional e não direcional (classes I e II), a visão pode ocorrer em taças ou cúpulas pigmentares (classes II e III) ou em olhos do tipo câmara (classes III e IV). A variedade de estudos sobre fotopercepção no filo inclui abordagens genéticas, experimentais, fisiológicas e anatômicas, permitindo o reconhecimento de padrões gerais bem como especificidades em cada classe.

Uma das sinapomorfias de Polyplacophora é justamente a presença de estruturas sensoriais características denominadas estetos, presentes em canais que atravessam as placas valvares (Todt et al., 2008). O conjunto de células fotorreceptoras (ocelos) presente em tais canalículos percebe a luminosidade do meio externo, permitindo ao animal uma resposta de exposição ou fuga de ambientes mais iluminados (Moseley, 1884; Fitzgerald, 1975). A distribuição de ocelos pode ser regular ou irregular e, em alguns casos, com maior concentração nas val-

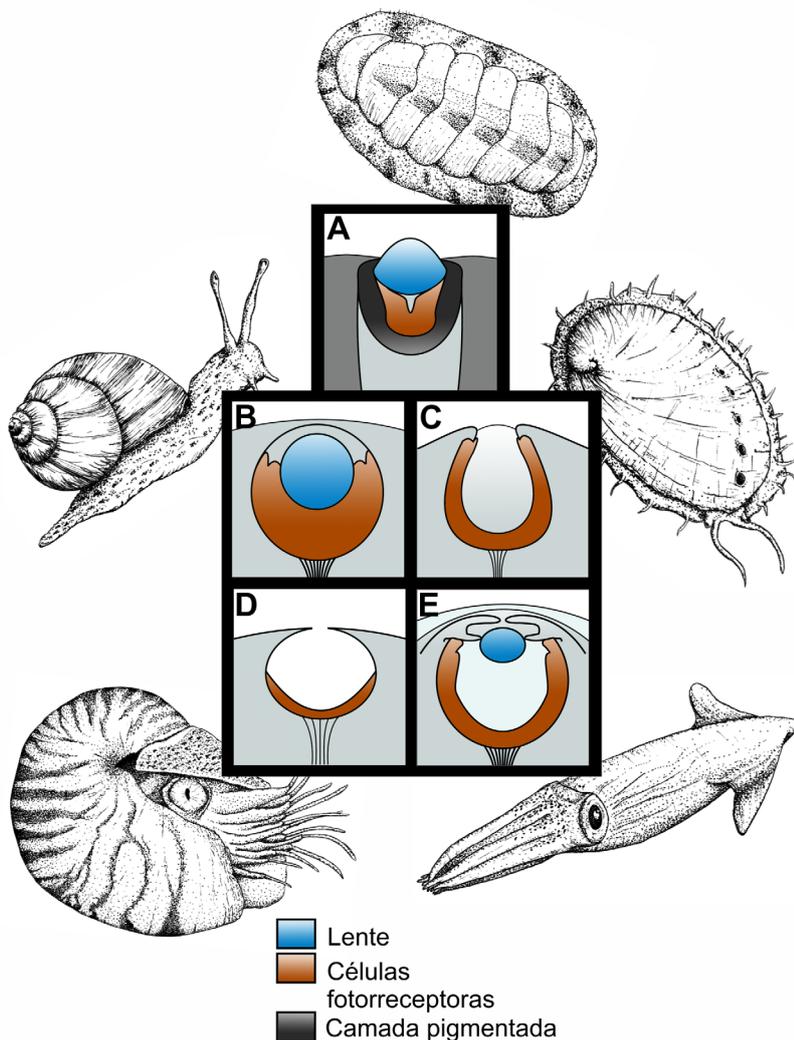


Figura 2. Diversidade de estruturas oculares em Mollusca. A. *Acanthopleura granulata* (Polyplacophora: Chitonidae). Quitons podem possuir milhares de estetos com ocelos desenvolvidos distribuídos ao longo das placas valvares. B. *Helix aspersa* (Gastropoda: Helicidae). Alguns gastrópodes terrestres apresentam olhos fechados no ápice dos tentáculos cefálicos. C. *Haliotis* sp. (Gastropoda: Haliotidae). Muitas espécies de gastrópodes marinhos possuem olhos abertos, preenchidos por uma matriz homogênea, e localizados na base dos tentáculos cefálicos. D. *Nautilus pompilius* (Cephalopoda: Nautilidae). Os náutilos possuem um par de olhos abertos do tipo câmara e com o interior em contato direto com o ambiente. E. *Doryteuthis plei* (Cephalopoda: Loliginidae). Lulas, sépias e polvos apresentam característico arranjo ocular fechado, do tipo câmara e com diversos componentes oculares.

vas anteriores (Speiser et al., 2011a). Pode haver também variedade nos tipos estruturais presentes, como ocelos intra e extra-pigmentares, que permitem a percepção de intensidade e direção da luz (Crozier, 1920; Fischer, 1978).

Surpreendentemente, casos de visão em baixa resolução ocorrem no grupo a partir de estruturas diferenciadas. Por exemplo, o quíton *Acanthopleura granulata* (Chitonidae) possui estetos cujos ocelos (Fig. 2A) contêm lentes compostas por aragonita, uma curiosa exceção entre os animais, os quais, em sua maioria, possuem lentes formadas por proteínas (Speiser et al., 2011a). Nesta espécie, a lente de aragonita é apontada como responsável, em parte, pela capacidade de formação de imagem na retina tanto na condição submersa como em exposição ao ar (Speiser et al., 2011a). Apesar das descrições gerais e dos estudos aprofundados com *A. granulata*, as estruturas fotorreceptoras dos polioplacóforos ainda foram pouco investigadas. Detalhes da anatomia e variação entre os diferentes grupos da classe são escassos, assim como estudos genéticos, ontogenéticos e fisiológicos.

Os gastrópodes, em sua maioria, apresentam olhos cefálicos localizados na base dos tentáculos. No caso dos gastrópodes pulmonados terrestres, os olhos são terminais, localizados no ápice dos tentáculos cefálicos (Mordan e Wade, 2008). Duas morfologias oculares podem estar presentes em Gastropoda: olhos fechados, que podem apresentar lentes, e olhos sem córnea, abertos para o meio (*open pit*) (Serb, 2008). De modo geral, tais condições morfológicas sugerem fotopercepção associada às classes II e III. Caramujos e lesmas terrestres, como o scargot (*Helix aspersa*, Helicidae), possuem estrutura ocular terminal com córnea, retina e lente celular (Fig. 2B) (Meisenhaimer, 1912). Gastrópodes marinhos do gênero *Littorina* (Littorinidae), comuns em costões rochosos, possuem organização similar, embora seus olhos ocorram na base dos tentáculos cefálicos (Seyer, 1992). Já em outros grupos, como no gênero *Haliotis* (Haliotidae), conhecidos como abalones, o olho possui uma abertura estreita para o meio, além de uma cavidade com retina e preenchimento gelatinoso homogêneo (Fig. 2C) (Cox, 1962). É interessante notar que, além dos olhos cefálicos, estudos morfofisiológicos também foram conduzidos com ocelos localizados em papilas dorsais de lesmas marinhas da família Onchidiidae (Katagiri et al., 2002).

As áreas mais estudadas no contexto da fotopercepção em Gastropoda são a ultraestrutura e a fisiologia, principalmente empregando espécies de pulmonados terrestres e aquáticos, que são modelos comuns em investigações sobre olhos (e.g., Bobkova et al., 2004; Zieger e Meyer-Rochow, 2008). A regeneração ocular é outro tema muito explorado, havendo ampla variedade de informações compiladas para diferentes espécies de gastrópodes (Tuchina e Meyer-Rochow, 2010). Detalhes da formação do órgão visual foram descritos para *Helix aspersa* (Eakin e Bradenburger, 1967), entretanto estudos mais recentes de morfogênese e expressão gênica são escassos para o grupo (e.g., O'Brien e Degnan, 2002).

Em Cephalopoda ocorrem dois padrões básicos de olhos cefálicos do tipo câmera. Na subclasse Nautiloidea,

cujos representantes são os náutilos, os olhos possuem uma organização conhecida como *pinhole camera*, pois se trata de uma cavidade aberta para o meio, sem lente nem córnea (Fig. 2D). Sendo assim, a retina está localizada ao fundo do olho e em contato direto com a água do mar (Muntz e Raj, 1984). Os olhos dos náutilos são relativamente grandes e estima-se que esse arranjo ocular permita percepção de movimento com alta resolução, contudo a sensibilidade é muito reduzida devido à pequena abertura ocular, limitando a captura de luz (Muntz e Raj, 1984; Muntz, 1999). Diferentes hipóteses sobre a evolução dos olhos associada a hábitos de vida em náutilos já foram levantadas, explorando principalmente a compatibilidade do sistema visual com visão a curta distância, movimentos lentos de natação e migração vertical (Muntz, 1999; Colicchia, 2006).

Na subclasse Coleoidea (lulas, sépias e polvos) ocorrem olhos do tipo câmera, cuja organização é a mais complexa dentre os invertebrados e de notável convergência com o modelo ocular de vertebrados, i.e., sistema de retina, lente, íris, pupila e córnea (Fig. 2E) (Young, 1971; Serb, 2008). Os olhos desses cefalópodes são classificados dentro da classe IV em razão de sua complexidade estrutural, alta resolução e vasto repertório de comportamentos visualmente guiados, sendo o único grupo de Mollusca a receber tal classificação (Nilsson, 2013). Dentre os cefalópodes, o olho mais sofisticado pertence às lulas (ordem Teuthida), contudo há grande variação na forma, simetria e composição ocular, de modo que diferentes aspectos da evolução do sistema visual em Coleoidea vêm sendo investigados em conjunto com informações sobre hábito de vida pelágico, profundidade de ocorrência, metabolismo e captura de presas (Sweeney et al., 2007; Serb, 2008). O sistema sensorial e nervoso de cefalópodes foi e ainda é o mais intensamente estudado em comparação com os demais grupos de moluscos. Neste sentido, é interessante ressaltar que informações mais detalhadas sobre anatomia ocular, neurofisiologia, comportamento e ecologia visual de cefalópodes podem ser encontradas na literatura (e.g., Hanlon e Messenger, 1996; Hanlon e Shashar, 2003; Nixon e Young, 2003; Sweeney et al., 2007).

Bivalvia

Os moluscos bivalves são animais de corpo mole protegido por duas valvas e que apresentam extensa diversidade de formas e hábitos de vida (Giribet, 2008). O adulto não possui região cefálica e os diferentes tipos de órgãos sensoriais ocorrem principalmente concentrados no manto e em sua margem livre (Stasek e McWilliams, 1973; Yonge, 1983). Dentre os demais moluscos, os bivalves apresentam a maior diversidade de estruturas fotorreceptoras (Serb, 2008).

Segundo Morton (2008), a fotopercepção neste grupo pode ocorrer basicamente por três tipos: receptores simples do manto, ocelos cefálicos ou olhos paliais. O primeiro tipo corresponde a fotorreceptores simples, onde o próprio nervo palial contém células sensíveis à luminosidade (Kennedy, 1960). Essa condição sugere uma fotopercepção não-direcional vinculada à classe I. Res-

postas à sombra são típicas nesse caso, por exemplo, com consequente retração dos sífões. Esse tipo de mecanismo é observado em diversos bivalves, principalmente em habitantes de águas mais rasas e de substratos pouco profundos, como é o caso do escavador *Donax* (Donacidae), que responde a variações de luminosidade com ajustes de sua posição no sedimento (Ansell et al., 1998).

Os ocelos cefálicos foram descritos para a fase larval de representantes de apenas algumas famílias do agrupamento que inclui as ostras, vieiras e mexilhões (e.g., Cole, 1938; Hodgson e Burke, 1988; Carriker, 1990), o que levou à hipótese de que tais órgãos teriam surgido apenas uma vez em Bivalvia (Morton, 2008). Situados na região cefálica da larva (anteriormente às brânquias), os ocelos cefálicos possuem forma de taça pigmentar uniforme, podendo inclusive haver uma lente amorfa (Waller, 1981; Hodgson e Burke, 1988). Tais estruturas ocorrem apenas na fase larval e sofrem degeneração ao longo do desenvolvimento (Carriker, 1990). Apesar de aspectos funcionais serem ainda especulativos, o padrão morfológico para esses ocelos sugere uma fotopercepção direcional (classe II).

Os olhos paliais certamente compõem o tipo ocular que mais se destaca, tanto pela diversidade quanto pela plasticidade (Fig. 3). Tais estruturas ocorrem na margem livre do manto e assume-se que seu surgimento tenha ocorrido diversas vezes de forma independente ao lon-

go da evolução do grupo (Morton, 2008). A hipótese da evolução homoplástica de estruturas oculares em Bivalvia, principalmente de olhos paliais, é fortemente sustentada por diferentes dados morfológicos e ultraestruturais sobre diversidade de fotorreceptores nessa classe (Salvini-Plawen, 2008). Tal cenário é congruente com a evolução da fotopercepção em Mollusca e também entre os demais grupos de metazoários, cujo recrutamento e interação independente de genes regulatórios são responsáveis pela diversidade de estruturas oculares, muitas vezes com notáveis convergências evolutivas (Jonasova e Kozmik, 2008; Piatigorsky, 2008).

A borda livre do manto apresenta geralmente três pregas distintas e, segundo Morton (2008), a classificação dos olhos paliais em bivalves pauta-se na localização nessas pregas, havendo, portanto, três categorias de olhos. No primeiro tipo ocular, os olhos são formados na face interna da prega externa, sendo a porção mais externa responsável pela secreção dos componentes da valva. É interessante notar que o sulco entre a prega mediana e a externa é responsável pela secreção do perióstraco, camada proteica mais externa da concha. Devido a sua localização, as estruturas visuais ficam permanentemente sob a camada do perióstraco, o que limita a percepção luminosa (Morton, 1995).

Olhos paliais da prega externa estão presentes em algumas famílias de bivalves, i.e., Pteriidae, Limopsidae, Anomiidae e Arcidae (Morton, 2008). Para *Pteria brevialata* (Pteriidae), células fotossensíveis e células pigmentadas se agrupam na prega externa sob o perióstraco (Morton, 1995). Em espécies de Arcidae, como *Barbatia virescens* e *Anadara notabilis*, observam-se células fotossensíveis entremeadas às células pigmentadas formando pequenas cúpulas (Morton, 1987; Nilsson, 1994; Morton e Peharda, 2008). Já *Arca zebra*, *Arca noae* e *Barbatia cancellaria* apre-

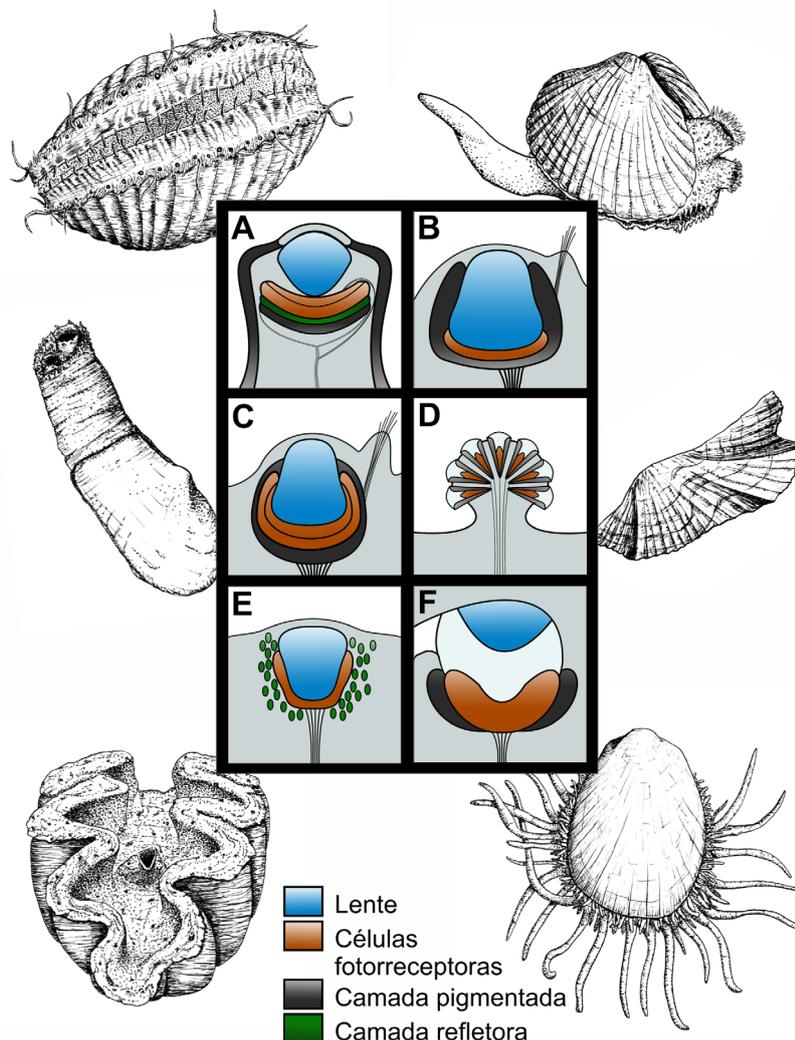


Figura 3. Representação de diferentes membros da classe Bivalvia com seus respectivos esquemas de olhos paliais em destaque. A. *Argopecten irradians* (Pectinidae), vieira que possui dezenas de olhos paliais espelhados na prega mediana do manto e distribuídos em ambos os lados do corpo. B. *Cerastoderma edule* (Cardiidae), bivalve que apresenta pequenos ocelos na região da prega palial interna em tentáculos associados aos sífões e à abertura ventral. C. *Laternula truncata* (Laternulidae), bivalve com olhos complexos presentes em tentáculos ópticos dos sífões. D. *Arca zebra* (Arcidae), bivalve que possui vários olhos compostos distribuídos na prega palial externa. E. *Tridacna maxima* (Tridacnidae), bivalve com milhares de ocelos associados a zooxantelas presentes na prega interna hipertrofiada do manto. F. *Tenooides floridanus* (Limidae), bivalve com olhos abertos para o ambiente e localizados na prega palial mediana.

sentam centenas de olhos compostos multifacetados cuja organização em omatídeos se assemelha superficialmente aos olhos compostos dos artrópodes (Fig. 3D) (Waller, 1980; Nilsson, 1994; Morton e Peharda, 2008). Cada unidade corresponde a um tubo afunilado, desprovido de lente e com células receptoras ao fundo cercadas por células pigmentadas (Nilsson, 1994). Tal arranjo indica uma fotopercepção direcional (classe II) associada ao fechamento das valvas por detecção de sombra e movimentos (Nilsson, 1994, 2013).

A formação de olhos paliais nas pregas mediana e interna é apontada como uma das possíveis condições que favoreceram o surgimento de estruturas visuais mais complexas (Morton, 2008). A vantagem oferecida no desenvolvimento de estruturas oculares nessas pregas é a ausência da cobertura do perióstraco, condição que pode estar associada ao aumento da resolução e sensibilidade visual (Morton, 2008).

A segunda categoria ocular corresponde aos olhos formados pelo lobo palial mediano, que estão presentes nas famílias Limidae, Pectinidae e Spondylidae (Dakin, 1928). Na base dos tentáculos de *Ctenoides floridanus* (Limidae), os olhos correspondem a invaginações da porção externa da prega mediana e possuem forma de taça pigmentar que envolve os fotorreceptores (Fig. 3F) (Morton, 2000a). Outro aspecto relevante é a presença de uma lente celular, contudo, o olho possui, curiosamente, conexão com o meio externo, sendo preenchido por uma matriz amorfa (Morton, 2000a). Com exceção dessas informações e daquelas acerca da fisiologia dos fotorreceptores de *Lima scabra* (Nasi, 1991), dados mais detalhados da anatomia, desenvolvimento e variabilidade ocular são ausentes para família.

Situação inversa ocorre com os olhos de vieiras (Pectinidae), possivelmente o grupo mais bem estudado dentre os Bivalvia quanto a aspectos visuais (Serb e Earnisse, 2008). Os olhos paliais deste grupo apresentam córnea, lente, retina dupla e outros componentes (Fig. 3A) (Dakin, 1910). É interessante notar que esse tipo ocular complexo ocorre tanto em Pectinidae, família de bivalves com grande capacidade de mobilidade, inclusive de natação, como em Spondylidae, que reúne bivalves sésseis que vivem cimentados ao substrato (Dakin, 1928; Speiser e Johnsen, 2008). Devido à proximidade de parentesco entre ambas as famílias citadas, supõe-se que esses olhos paliais já estivessem presentes em seu ancestral comum (Morton, 2008).

Os olhos das vieiras vêm sendo extensamente estudados quanto a aspectos de anatomia e fisiologia desde o início do século 20 (e.g., Dakin, 1910; Land, 1965; Barber et al., 1967; Speiser e Johnsen, 2008). Localizados no ápice de pequenos pedúnculos, os olhos ocorrem entre centenas de tentáculos na prega mediana da margem palial (Dakin, 1910). A retina dupla destes órgãos é formada por fotorreceptores em uma camada proximal, rabdomérica, e uma camada distal, ciliar (Barber et al., 1967). Além de diferirem quanto à morfologia, as camadas de retina possuem diferentes sensibilidades ao espectro de luz, o que se soma ao conjunto de evidências que apontam para a hipótese da

especialização dessas retinas para diferentes tarefas visuais, como detecção de movimentos (Speiser et al., 2011b). Abaixo da retina dupla há uma camada côncava refletora composta por cristais de guanina que refletem a luz como um espelho (Barber et al., 1967; Wilkens 2006). A luz que entra pela abertura ocular passa pela córnea e lente, sendo refletida no fundo do olho pela camada refletora de modo que a imagem em baixa resolução resultante é formada na retina (Land, 1964, Nilsson, 2013). Recentemente, estudos pioneiros em genética e transcriptoma de pectinídeos revelaram como genes que codificam fotoproteínas variam nesses animais, fornecendo dados para hipóteses sobre origem e evolução da base molecular da fotopercepção no grupo (Pairett e Serb, 2013; Serb et al., 2013).

Debates sobre função dos olhos em Pectinidae e Spondylidae são extensos, e muitas vezes não consensuais, principalmente devido à complexidade de fatores associados à evolução de tais órgãos (Morton, 2000b). Especula-se que seu papel funcional esteja relacionado à resposta de fuga de predadores em espécies com capacidade de natação, embora haja controvérsias nessa hipótese devido à participação de quimiorreceptores em tais tarefas (Wilkens, 2006). Dados de anatomia comparada também indicam variação ocular em função da mobilidade do organismo (Speiser e Johnsen, 2008). Funções relacionadas à orientação do animal no ambiente e substrato também foram sugeridas a partir de experimentos comportamentais com *Argopecten irradians* (Hamilton e Koch, 1996).

Finalmente, a última categoria de olhos corresponde àqueles formados na prega palial interna (i.e., famílias Myidae, Cardiidae, Tridacnidae, Laternulidae). A presença de um tufo ciliar associado ao órgão fotorreceptor parece comum neste caso, porém sua função é desconhecida (Morton, 2008). Na família Cardiidae, os olhos paliais mais estudados são os que ocorrem nos tentáculos dos sífios de *Cerastoderma edule*, cuja organização ocular é em forma de cúpula com células pigmentadas envolvendo os fotorreceptores (Fig. 3B) (Barber e Land, 1967).

Os representantes do gênero *Tridacna* (Tridacnidae), os maiores bivalves existentes, possuem numerosos ocelos ao longo da margem hipertrofiada do manto, a qual abriga milhares de zooxantelas (i.e., dinoflagelados fotossintetizantes endossimbiontes) (Yonge, 1936). Morfológicamente, os ocelos de *Tridacna* são muito similares aos de Cardiidae, contendo córnea, lente e retina; não obstante, há uma diferença fundamental associada à presença das zooxantelas localizadas no entorno dos componentes visuais (Fig. 3E). Essa organização ocular parece se utilizar dos simbiontes como refletores de luz, aumentando a eficiência de percepção direcional da luz (Fankboner, 1981; Wilkens, 1986). Apesar de haver poucos dados ultraestruturais e fisiológicos sobre os ocelos de Tridacnidae, um vasto repertório de comportamentos visualmente guiados foi registrado, como retração do manto e sífio, produção de jatos de água e fechamento das valvas (Wilkens, 1986; Land 2003). De modo geral, os dados de comportamento e anatomia sugerem fotopercepção direcional (classe II) como a classe morfofuncional desses bivalves.

Outro exemplo notável de organização estrutural

está presente nos representantes de Laternulidae, cujos olhos são muito semelhantes e tão complexos quanto os de Pectinidae. Entretanto, a distância filogenética entre essas famílias sugere um alto grau de convergência (Morton, 2008). Os olhos de *Laternula truncata*, associados aos tentáculos dos sífoes na prega interna do manto, possuem córnea, lente e duas camadas de retina (ambas com fotorreceptores rabdoméricos), além de um órgão sensorial ciliar acessório (Fig. 3C) (Adal e Morton, 1973; Morton, 1973). Todavia, não há mais informações além da anatomia geral desses olhos.

Considerações finais

Ao longo das últimas décadas novas metodologias vêm sendo integradas a diferentes áreas do conhecimento na tentativa de esclarecer questões sobre a evolução e diversidade dos sistemas visuais animais. Dentre elas, destacam-se técnicas de biologia molecular, genética, ecologia comportamental e microscopia. Os debates sobre homologias e convergências ganham continuamente mais elementos à medida que novas informações são descobertas para diferentes grupos de animais, genes e proteínas. Consensos estão finalmente sendo definidos, principalmente quanto à variabilidade no recrutamento e expressão de genes ortólogos regulatórios. De modo geral, entretanto, a maior parte dos estudos sobre sistemas visuais é baseada em animais vertebrados, sendo estes os principais objetos de estudo na área. Para melhor compreender a evolução da visão em Metazoa, os invertebrados ganharam mais atenção nas últimas décadas, principalmente artrópodes, moluscos e, mais recentemente, cnidários.

Em Bivalvia, a diversidade de formas e organizações oculares é notável, atingindo surpreendentes níveis de especialização e convergência. Neste contexto, a borda do manto parece ser a região com maior plasticidade e variabilidade de sistemas oculares, abrigando tipos variados nas mais diferentes famílias. Embora descrições gerais de órgãos visuais sejam abundantes, essa classe de moluscos ainda carece de dados comparativos de anatomia e comportamento que correspondam à sua diversidade taxonômica. Diferentemente do estado do conhecimento sobre os olhos de cefalópodes e gastrópodes, informações morfológicas e ultraestruturais ainda são insuficientes para compreensão da diversidade e funcionamento de órgãos visuais em Bivalvia. Deve-se ressaltar ainda que a plasticidade de estruturas fotorreceptoras dos bivalves torna esses animais excelentes modelos para investigações sobre diversificação da fotopercepção.

Estudos moleculares voltados à pesquisa de fotorreceptores são escassos para o grupo, embora iniciativas recentes tenham contribuído significativamente no entendimento de sua maquinaria molecular. Neste sentido, novas perspectivas na compreensão da evolução dos olhos em bivalves devem surgir a partir de estudos de expressão gênica e regulação da formação de olhos. De forma complementar, investigações morfogenéticas também são carentes e devem acrescentar substancial informação sobre o tema ao grupo. Em síntese, o uso integrado de diferentes técnicas e abordagens mostra-se vital na continuidade dos

estudos sobre estruturas fotorreceptoras em Bivalvia.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao apoio da Fundação de Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, processo número 010/17000-5) e também às cuidadosas sugestões feitas por dois revisores anônimos, que contribuíram para o engrandecimento do presente artigo.

Referências

- Adal MN, Morton B. 1973. The fine structure of the pallial eyes of *Laternula truncata* (Bivalvia: Anomalodesmata: Pandoracea). *Journal of Zoology* 170:533-556.
- Ansell AD, Gunther CP, Burrows MT. 1998. Partial emergence of the bivalve *Donax vittatus* in response to abrupt changes in light intensity and before spawning. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 78:669-672.
- Arendt D. 2003. Evolution of eyes and photoreceptor cell types. *International Journal of Developmental Biology* 47:563-571.
- Barber VC, Evans EM, Land MF. 1967. The fine structure of the eye of the mollusk *Pecten maximus*. *Zeitschrift für Zellforschung* 76:295-312.
- Barber VC, Land MF. 1967. The eye of the cockle, *Cardium edule*: anatomical and physiological investigations. *Cellular and Molecular Life Sciences* 23(8):677-678.
- Bobkova MV, Gál J, Zhukov VV, Shepeleva IP, Meyer-Rochow VB. 2004. Variations in the retinal designs of pulmonate snails (Mollusca, Gastropoda): squaring phylogenetic background and ecophysiological needs (I). *Invertebrate Biology* 123(2):101-115.
- Carriker MR. 1990. Functional significance of the pediveliger in bivalve development. In: Morton B, editor. *The Bivalvia: Proceedings of a Memorial Symposium in honour of Sir Charles Maurice Yonge (1899-1986) at the 9th International Malacological Congress, Edinburgh, 1986*. Hong Kong: Hong Kong University Press.
- Cole HA. 1938. The fate of larval organs in the metamorphosis of *Ostrea edulis*. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 22:469-484.
- Colicchia G. 2006. Ancient cephalopod scavenges successfully with its pinhole eye. *Physics Education* 41:15-17.
- Cox KW. 1962. California abalones, family Haliotidae. *Fish Bulletin* 118.
- Crozier WJ. 1920. On the photic sensitivity of the chitons. *The American Naturalist* 54:376-380.
- Dakin WJ. 1910. The eye of *Pecten*. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 55:49-112.
- Dakin WJ. 1928. The eyes of *Pecten*, *Spondylus*, *Amussium* and allied Lamellibranchs, with a short discussion on their evolution. *Proceedings of the Royal Society of London B* 103:355-365.
- Eakin RM. 1965. Evolution of photoreceptors. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 30:363-370.
- Eakin RM, Bradenburger JL. 1967. Differentiation in the eye of a pulmonate snail *Helix aspersa*. *Journal of Ultrastructure Research* 18:391-421.
- Erclik T, Hartenstein V, McInnes RR, Lipshitz HD. 2009. Eye evolution at high resolution: The neuron as a unit of homology. *Developmental Biology* 332:70-79.
- Fain GL, Hardie R, Laughlin SB. 2010. Phototransduction and evolution of photoreceptors. *Current Biology* 20:114-124.
- Fankboner PV. 1981. Siphonal eyes of giant clams and their relationship to adjacent zooxanthellae. *The Veliger* 23:245-249.

- Fernald RD. 2006. Casting a genetic light on the evolution of the eyes. *Science* 313:1914-1918.
- Fischer FP. 1978. Photoreceptor cell in chiton aesthetes. *Spixiana* 1:209-213.
- Fitzgerald WJ. 1975. Movement patterns and phototactic response of *Mopalia ciliata* and *Mopalia muscosa* in Marin County, California. *The Veliger* 18:37-39.
- Gehring WJ. 2005. New perspectives on eye development and the evolution of eyes and photoreceptors. *Journal of Heredity* 96(3):171-184.
- Gehring WJ. 2012. The animal body plan, the prototypic body segment, and eye evolution. *Evolution e Development* 14:34-46.
- Giribet G. 2008. Bivalvia. In: Ponder WF, Lindberg DR, editors. *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. California: University of California Press.
- Hamilton PV, Koch KM. 1996. Orientation toward natural and artificial grassbeds by swimming bay scallops, *Argopecten irradians* (Lamarck, 1819). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 199:79-88.
- Hanlon RT, Messenger JB. 1996. *Cephalopod Behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hanlon RT, Shashar N. 2003. Aspects of the sensory ecology of cephalopods. In: Collin SP, Marshall NJ. *Sensory processing in aquatic environments*. New York: Springer New York.
- Haszprunar G, Schander C, Halanych KM. 2008. Relationships of Higher Molluscan Taxa. In: Ponder WF, Lindberg DR, editors. *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. California: University of California Press.
- Hodgson CA, Burke RD. 1988. Development and larval morphology of the spiny oyster, *Chlamys hastata*. *Biological Bulletin* 174:303-318.
- Jonasova K, Kozmik Z. 2008. Eye evolution: lens and cornea as an upgrade of animal visual system. *Seminars in Cell e Developmental Biology* 19:71-81.
- Katagiri N, Suzuki T, Shimatani Y, Katagiri Y. 2002. Localization of retinal proteins in the stalk and dorsal eyes of the marine gastropod, *Onchidium*. *Zoological Science* 19(11):1231-1240.
- Kennedy D. 1960. Neural photoreception in a lamellibranch mollusc. *Journal of General Physiology* 44:277-299.
- Land MF. 1965. Image formation by a concave reflector in the eye of the scallop, *Pecten maximus*. *Journal of Physiology* 179:138-153.
- Land MF. 1992. The evolution of eyes. *Annual Review of Neurosciences* 15:1-9.
- Land MF. 2003. The spatial resolution of the pinhole eyes of giant clams (*Tridacna maxima*). *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences* 270:185-188.
- Land MF, Nilsson D. 2012. *Animal eyes*. Oxford: Oxford University Press.
- Meisenheimer J. 1912. Die weinbergschnecke *Helix pomatia* L. Leipzig: Werner Klinkhardt.
- Mordan P, Wade C. 2008. Heterobranchia II: the Pulmonata. In: Ponder WF, Lindberg DR, editors. *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. California: University of California Press.
- Morton B. 1973. The biology and functional morphology of *Laternula truncata* (Lamarck 1818) (Bivalvia: Anomalodesmata: Pandoracea). *Biological Bulletin* 145:509-531.
- Morton B. 1987. The pallial photophores of *Barbatia virescens* (Bivalvia: Arcacea). *Journal of Molluscan Studies* 53:241-243.
- Morton B. 1995. The biology and functional morphology of *Pteria breviaalata* (Bivalvia: Pterioidea) associated with gorgonians in Hong Kong. *Journal of Zoology* 236:223-241.
- Morton B. 2000a. The pallial eyes of *Ctenoides floridanus* (Bivalvia: Limidae). *Journal of Molluscan Studies* 66:449-455.
- Morton B. 2000b. The function of pallial eyes within the Pectinidae, with a description of those present in *Patinopecten yessoensis*. In: Harper EM, Taylor JD, Crame AJ. *The Evolutionary Biology of the Bivalvia*. The Geological Society of London, Special Publications 177:247-255.
- Morton B. 2008. The evolution of eyes in the Bivalvia: new insights. *American Malacological Bulletin* 26(1/2):35-45.
- Morton B, Peharda M. 2008. The biology and functional morphology of *Arca noae* (Bivalvia: Arcidae) from the Adriatic Sea, Croatia, with a discussion on the evolution of the bivalve mantle margin. *Acta Zoologica* 89:19-28.
- Moseley HN. 1884. On the presence of eyes and other sense-organs in the shells of the Chitonidae. *Annals and Magazine of Natural History* 5:141-147.
- Muntz WRA, Raj U. 1984. On the visual system of *Nautilus pompilius*. *Journal of Experimental Biology* 109:253-263.
- Muntz WRA. 1999. Visual systems, behaviour, and environment in cephalopods. In: Archer SN, Djamgoz MBA, Loew ER, Partridgeand JC, Vallerga S, editors. *Adaptive Mechanisms in the Ecology of Vision*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Nasi E. 1991. Whole-cell clamp of dissociated photoreceptors from the eye of *Lima scabra*. *Journal of General Physiology* 97:35-54.
- Nilsson D. 1994. Eyes as optical alarms systems in fan warms and ark clams. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 346:195-212.
- Nilsson D. 2004. Eye evolution: a question of genetic promiscuity. *Current Opinion in Neurobiology* 14:407-414.
- Nilsson D. 2009. The evolution of eyes and visually guided behavior. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364:2833-2847.
- Nilsson D. 2013. Eye evolution and its functional basis. *Visual Neuroscience* 30:5-20.
- Nixon M, Young JZ. 2003. *The brains and lives of cephalopods*. Oxford: Oxford University Press.
- O'Brien EK, Degnan BM. 2002. Developmental expression of a class IV POU gene in the gastropod *Haliotis asinina* supports a conserved role in sensory cell development in bilaterians. *Development Genes and Evolution* 212:394-398.
- Pairett AN, Serb JM. 2013. De novo assembly and characterization of two transcriptomes reveal multiple light-mediated functions in the scallop eye (Bivalvia: Pectinidae). *PLoS ONE* 8(7): e69852.
- Piatigorsky J, Kozmik Z. 2004. Cubozoan jellyfish: an Evo/Devo model for eyes and other sensory systems. *International Journal of Developmental Biology* 48:719-729.
- Piatigorsky J. 2008. Evolution of mollusc lens crystallins: Glutathione S-transferase/S-crystallins and aldehyde dehydrogenase/Ω-crystallins. *American Malacological Bulletin* 26(1/2):73-81.
- Ponder WF, Lindberg DR. 2008. *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. California: University of California Press.
- Ruzickova J, Piatigorsky J, Kozmik Z. 2009. Eye-specific expression of an ancestral jellyfish Pax B gene interferes with Pax6 function despite its conserved Pax6/Pax2 characteristics. *International Journal of Developmental Biology* 53:469-482.

- Salvini-Plawen L. 2008. Photoreception and the polyphyletic evolution of photoreceptors (with special reference to Mollusca). *American Malacological Bulletin* 26(1/2):83-100.
- Serb JM. 2008. Toward developing models to study the disease, ecology, and evolution of the eye in Mollusca. *American Malacological Bulletin* 26(1/2):3-18.
- Serb JM, Eernisse DJ. 2008. Charting evolution's trajectory: using molluscan eye diversity to understand parallel and convergent evolution. *Evolution Education Outreach* 1:439-447.
- Serb JM, Porath-Krause AJ, Pairett AN. 2013. Uncovering a gene duplication of the photoreceptive protein, opsin, in scallops (Bivalvia: Pectinidae). *Integrative and Comparative Biology* 53:68-77.
- Seyer J. 1992. Resolution and sensitivity in the eye of the winkle *Littorina littorea*. *Journal of Experimental Biology* 170:57-69.
- Speiser DI, Johnsen S. 2008. Comparative morphology of the concave mirror eyes of scallops (Pectinoidea). *American Malacological Bulletin* 26:27-33.
- Speiser DI, Eernisse DJ, Johnsen S. 2011a. A chiton uses aragonite lenses to form images. *Current Biology* 21:665-670.
- Speiser DI, Loew ER, Johnsen S. 2011b. Spectral sensitivity of the concave mirror eyes of scallops: potential influences of habitat, self-screening and longitudinal chromatic aberration. *Journal of Experimental Biology* 214:422-431.
- Stasek CR, McWilliams WR. 1973. The comparative morphology and evolution of molluscan mantle edge. *The Veliger* 16:1-19.
- Sweeney AM, Haddock SHD, Johnsen S. 2007. Comparative visual acuity of coleoid cephalopods. *Integrative and Comparative Biology* 47(6):808-814.
- Todt C, Okusu A, Schander C, Schwabe E. 2008. Solenogastres, Caudofoveata, and Polyplacophora. In: Ponder WF, Lindberg DR, editors. *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. California: University of California Press.
- Tuchina O, Meyer-Rochow VB. 2010. Regeneration of the visual system in gastropods (Mollusca). *Invertebrate Biology* 129(1):27-38.
- Vopalensky P, Kozmik Z. 2009. Eye evolution: common use and independent recruitment of genetic components. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364:2819-2832.
- Waller TR. 1980. Scanning electron microscopy of shell and mantle in the order Arcoida (Mollusca: Bivalvia). *Smithsonian Contributions to Zoology* 313:1-58.
- Waller TR. 1981. Functional morphology and development of veliger larvae of the European oyster, *Ostrea edulis*. *Smithsonian Contributions to Zoology* 328:1-70.
- Wilkins LA. 1986. The visual system of the giant clam Tridacna: behavioral adaptations. *Biological Bulletin* 170:393-408.
- Wilkins LA. 2006. Neurobiology and behaviour of the scallop. In: Shumway SE, Parsons GJ, editors. *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture*. Amsterdam: Elsevier.
- Yonge CM. 1936. Mode of life, feeding, digestion and symbiosis with zooxanthellae in the Tridacnidae. *Scientific Reports of the Great Barrier Reef Expedition 1928-1929* 1:283-321.
- Yonge CM. 1983. Symmetries and the role of the mantle margins in the bivalve Mollusca. *Malacological Review* 16:1-10.
- Young JZ. 1971. *The anatomy of the nervous system of Octopus vulgaris*. Oxford: Clarendon Press.
- Zieger MV, Meyer-Rochow VB. 2008. Understanding the cephalic eyes of pulmonate gastropods: a review. *American Malacological Bulletin* 26:47-66.