Carbon Sequestration: What Really Matters? - A Reply to Buckeridge & Aidar

Eduardo Arcoverde de Mattos [1]
Fábio Rubio Scarano [2]

Biota Neotropica Volume (2) - http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?point-of-view+BN01002022002

Date received 06/24/2002
Accepted 07/02/2002

1 Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia, Departamento de Ecologia, CCS - IB
Laboratório de Ecologia Vegetal, Ilha do Fundão - Rio de Janeiro, 21941-970, RJ Brasil
E.Mail: eamattos@biologia.ufrj.br
2 Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia, Departamento de Ecologia, CCS - IB
Laboratório de Ecologia Vegetal, Ilha do Fundão - Rio de Janeiro, 21941-970, RJ Brasil
E.Mail: fscarano@biologia.ufrj.br

Abstract

This is a reply to Buckeridge & Aidar's (2002) **Point of View** on the possible usefulness of GMOs (genetically modified organisms) built to increase carbon sequestration, and Plant Gene Therapy (PGT), particularly in rain forests, as future tools to reduce excessive atmospheric CO_2. We argue that the alternatives to carbon sequestration they presented should not be treated as scientific or political priority, since their arguments have major ecological and socio-political flaws, such as ecological unpredictability, the existence of an already high potential for carbon sequestration by native non-manipulated plants, and the relevance of scientific and political sovereignty in regard to the global change issue.

Key Words: *Carbon Sequestration, Ecological Integration, Environmental Stress, Gene Therapy, Global Change, Rain forest*

Resumo

Esta é uma resposta ao **Ponto de Vista** de Buckeridge & Aidar (2002) sobre a possível utilidade de organismos modificados geneticamente para aumentar o sequestro de carbono atmosférico e de Terapia Gênica Vegetal, particularmente em florestas tropicais chuvosas, como futuras ferramentas para reduzir dióxido de carbono em excesso na atmosfera. Nós defendemos o argumento que as alternativas apresentadas naquele artigo não devem ser tratadas como prioridades científicas ou políticas, uma vez que pecam por não considerarem importantes aspectos ecológicos e sócio-políticos, tais quais imprevisibilidade ecológica, a existência de um grande potencial de sequestro de carbono por plantas nativas não-manipuladas, e a relevância da soberania científica e política no que se refere ao tema das mudanças globais.

Palavras-chave: *Estresse Ambiental, Floresta Tropical Chuvosa, Integração Ecológica, Mudanças Globais, Seqüestro de Carbono, Terapia Gênica*

Introduction

Science helps to solve practical societal problems. Ecological science, despite some scepticism (e.g., Peters 1991), has been increasingly solving problems related to applied issues such as biological conservation, restoration and management (Pickett et al. 1994). However, Ecology is still a young science as compared for instance to Physics and, as such, faces many problems related to theoretical formulation and methodological soundness (see Shrader-Frechette & McCoy 1993, Murray 2001). For instance, Foucault (1972) refers to biological disciplines as *"still imprecise disciplines that are perhaps doomed for ever to remain below the threshold of scientificity"*. Thus, theoretical and methodological problems have to be tackled since they impede or at least reduce the predictive power of Ecology, therefore reducing its ability to solve problems within a large spatio-temporal scale framework, such as global environmental change. Pickett et al. (1994) argue that theoretical advancement followed by practical application will only be achieved through "ecological integration", as they call it. One can think of ecological integration as operating at two major levels: (a) inward integration, where scientists succeed in integrating the different hierarchical levels of ecological science (molecules, cells, organs, organisms, populations, communities, landscape, biogeography); and (b) outward integration, where scientists succeed in integrating Ecology as a whole to non-biological sciences, more notably social and political sciences.

Buckeridge & Aidar (2002) call our attention to global environmental change, a major ecological, social and political problem that requires solving. They appropriately highlight all the controversies surrounding global change theory, and develop their paper based on which is probably the most likely of two alternatives, i.e., that current rising of atmospheric CO_2 and temperature is man-induced and may bring disastrous consequences to life on Earth as we know it. The authors do not follow the other hypothesis, that current changes are within the variability expected, and thus are a common climatological event in Earth's geological history. The existence of these two hypotheses in itself is evidence of the premature stage of current ecological theory in order to predict one or another outcome. Of course, that should be no reason to discourage scientist to pursue the first hypothesis and search for alternatives to prevent this problem. Buckeridge & Aidar eloquently did so and approached the problem within the integration perspective.

They reported some recent success in producing genetically modified organisms (GMOs) and of Plant Gene Therapy (PGT). They expressed the viewpoint that genetic modification of rain forest trees to increase their capacity to sequestrate carbon should be considered as a future alternative to control the current rise of atmospheric CO_2. Despite the intrinsic scientific interest of the information they presented, we argue that their viewpoint about the possible applications of this approach has two major flaws: (a) an ecological flaw, which consists of an over-simplistic, although integrative approach (ecophysiology, genetics, agro-forestry are some of the fields integrated by them), since it fails to acknowledge important spatio-temporal ecological processes at population, community and landscape levels; and (b) a socio-political flaw, which consists of not attempting to pursue an outward integration to social and political sciences that at the present stage are likely to be more relevant to this issue.

Ecological Flaws

Buckeridge & Aidar (2002) state that '*our goal has to be to find ways to sequestrate carbon with higher efficiency*', and that the use of genetically modified trees with enhanced capacity for carbon assimilation can help us achieve this goal. Even if we assume this goal as legitimate (see *Socio-political flaws* below), we see two major ecological flaws in their argument: (1) at present, with native plants as they are, there are no available models to explain or predict Brazilian ecosystem function in a changing environment, nor to predict the variation in magnitude of ecological processes along gradients of environmental stress; so genetic changes would come with a high level of unpredictability; (2) there are accounts of Brazilian species with a great intrinsic capacity for carbon assimilation, despite growing in resource-poor and stressful environments such as cerrados, restingas or rocky outcrops (Prado & Moraes 1997, de Mattos 1998, de Mattos et al. unpublished data); this can be seen as indication of an already great natural potential for carbon assimilation. Buckeridge & Aidar (2002) acknowledge the premature status, unpredictability and the dangers related to the application of their proposal and our aim in this section is to highlight, based on these two ecological flaws, some of the risks related to this type of practice.

Ecological Unpredictability

The current absence of a clear theoretical understanding of ecosystem function in tropical environments limits the application of techniques like the one proposed by Buckeridge & Aidar. We trust that this theoretical vacuum is due to an overall absence of efforts to link different spatial and temporal scales and different organisation levels of biological systems. Although they attempted to integrate levels, as mentioned in our Introduction above, comprehensively they failed to account for many relevant hierarchical interactions. For instance, genetically modified trees (organism level), constructed to increase carbon sequestration, could possibly develop as a side effect leaves with high nitrogen content (biochemical level). If this is so, failure of the bottom-up control of population growth of herbivores could be in order along with the increase in decomposition rates (population and community level). Major insect outbreaks and the increase in mineralization rates could result in unpredictable changes in energy transfer and flow between trophic levels and decrease the potential for carbon storage (ecosystem level) and imply in irreversible

damages to the natural system (see Crawley 1996). This outcome would then result in smaller canopy cover, a consequent decline in productivity and, finally, a decrease in overall carbon sequestration and storage. This example shows how the absence of a theoretical framework limits our application of some management tools. In this case, the initial intention of increasing carbon sequestration would be twisted into just the opposite of the original goal. Moreover, a new problem would have to be dealt with: abnormally high insect populations.

Other examples of unexpected outcomes of genetic manipulation are likely to appear, if we only consider the ecological roles of species in the ecosystems. The usefulness of ecosystem services, such as carbon sink and storage, is well known (Vitousek et al. 1997, Tilman 1999), and also how some species alone can be directly responsible for the overall functioning of a given ecosystem (Lawton 1994, Brown 1995, Tilman 1999). In addition to diversity, species composition also matters (Tilman 1999). Thus, depending on the intrinsic buffering capacity of a given pool of species, changing conditions and resource availability may modify the physiognomy and function of ecosystems in a future world (Körner 2000). In Brazil, although some attempts have been made to pinpoint such keystone species (Scarano 2002), species roles in ecosystems are still largely unknown. Moreover, spatial and temporal variations are also likely to occur in regard to the functional role of a given species (Scarano et al. 2001). It is reasonable to assume at this stage that genetic manipulation to increase carbon sequestration may affect the very basis of ecosystem function, i.e., species composition and species interactions.

Alternatively, we have been developing a model to explain and hopefully predict the effects of atmospheric CO_2 enrichment and global climate change in ecological hierarchies and their interactions (Figure 1). The main premise of this model is that productivity and carbon storage of an assemblage of species are processes which integrate ecosystem responses to the constraints imposed by climate and soil, species composition, diversity and biological interactions, historical use and current anthropogenic nutrient load, mainly nitrogen. However, our own research and that of other Brazilian scientists has been focusing on only a few of the various aspects presented in this model. Of course, we are far from a robust theoretical construct and more research effort will be needed to accomplish this task, particularly in quantifying the relative effects of variability in spatial and temporal scales along gradients of environmental stresses on ecosystem properties related to productivity, decomposition, species diversity and biological interactions. As pointed out by Buckeridge & Aidar (2002), it may then be too late for sound conservation and management initiatives to be undertaken, but that should not discourage functional ecology studies nor be an excuse to premature manipulation at the molecular level.

The natural ecophysiological potential

The second ecological flaw of Buckeridge & Aidar's (2002) is related to the fact that they have overlooked recent studies showing some relevant information regarding plant survival under adverse environmental conditions for different Brazilian vegetation types (Scarano & Franco 1998, Scarano et al. 2001, de Mattos et al. 2002, Scarano 2002). Plants from poor and stressful

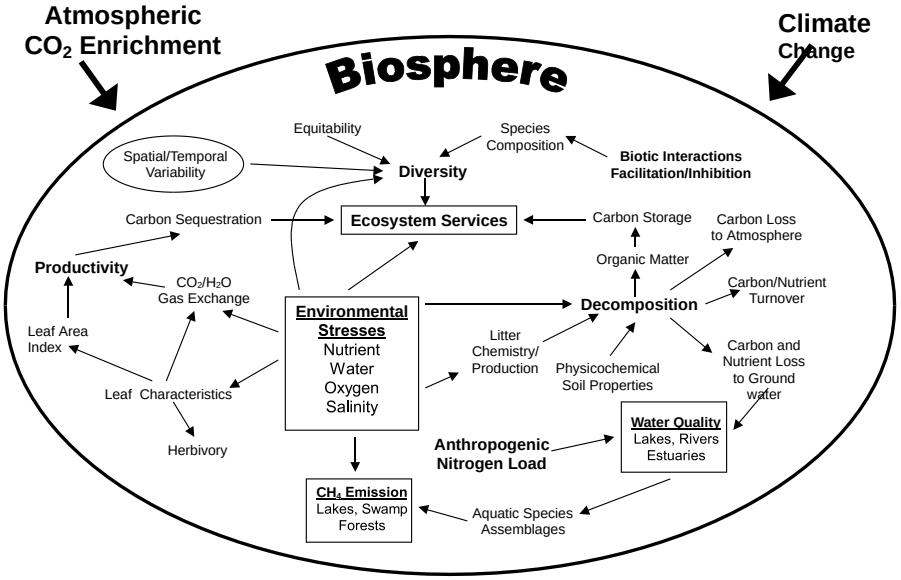


Figure 1: *General Path Model or Hypothesised Causal Relationships between Scales, Processes and Ecological Hierarchies that Should be Affected by CO_2 Enrichment of the Atmosphere and Global Climate Change.*

environments are able to survive by showing a constellation of attributes that may confer a great resistance to environmental stresses but negatively affect photosynthetic carbon assimilation (Chapin et al. 1993). Thus, more important than achieving high photosynthetic rates are the intrinsic abilities to cope with environmental stresses. Curiously, however, recent studies show unexpectedly high carbon assimilation rates of Brazilian plants in resource-poor environments during non-stressful periods (Prado & Moraes 1997, de Mattos 1998). Moreover, some native species are able to recover rapidly from environmental stresses and also have the capacity to maintain a higher carbon balance over periods of favourable conditions (de Mattos et al. 2002).

It seems as the example above indicates that Buckeridge & Aidar neglected another important topic of current photosynthetic research, namely how plants dispose solar energy in excess to drive photosynthesis under stressful conditions (de Mattos 1998, Scarano et al. 2001, de Mattos et al. 2002 and references therein). *In situ*, species respond to a multiplicity of stress conditions, which regulate population performance in dynamic environments. In a global change scenario, rise in atmospheric CO_2 would be only one of many other possible stress factors. Fortunately, it seems that light stress alone may be used to study the convergent effects of multiple environmental factors on the short and on the long-term patterns of leaf carbon balance (de Mattos 1998).

Socio-political flaws

Buckeridge & Aidar (2002) admit that reducing CO_2 emission is no trivial task, since it would mean a change in the current economic paradigm. They correctly assess that the highest CO_2 emissions in the world come from the United States of America (USA), who are unwilling to decrease economic and industrial activity contrary to the plea of a large group of Nations who signed the Agenda 21 in the Rio 1992 meeting. Indeed, USA along with the other developed nations, add up to only 20% of the world's population, consume no less than 80% of all the energy produced in the world and generates 80% of the pollution, including greenhouse gases (additional discussion on the new *Tragedy of the Commons* and related topics can be found at:
http:// members.aol.com/trajcom/private/trajcom.htm.
It is quite clear then, that if the global change hypothesis is correct, this is mostly due to the lifestyle of the population of only a few out of some 190 countries in the world. Would it be politically sane to offer Brazilian trees in some sort of genetic sacrifice to absorb excessive CO_2 produced by other nations? Other than that, this act itself would further contribute to the perpetuation of an economic model that, Buckeridge & Aidar (2002) agree, should change. For instance, companies with the technology to produce reagents and equipment necessary to perform such a large genetic enterprise all stand north of the Equator, on the west.

We saw there a major socio-political flaw in their assessment. The acknowledgement of political facts presented by the authors turned the scientific alternative proposed in the rest of the paper even more incoherent and, indeed, politically out of context. Basically, the authors assume that it shall be easier in the near future to genetically transform Brazilian trees to absorb higher rates of CO_2 than it should be to politically convince the world's highest CO_2 emitter, the USA, to slow down their economic and industrial activities! The authors compare the current economic system to *"a transatlantic cruise ship, which may break and hurt lots of people if changing directions takes place too quickly"*. Can this not be said of ecological systems as well, where changes in direction often break down the system and hurt lots of people and other beings? Indeed, Ecology and Economics resemble each other also in the fact that they have low predictive power (Shrader-Frechette & McCoy 1993).

Scientists and policy-makers make choices and establish priorities on a daily basis, and global issues such as environmental change should be analysed from a very broad perspective. In addition to presenting ecological flaws, Buckeridge & Aidar's (2002) paper also assumed as an unchangeable fact the major socio-political problem that surrounds the global change issue. The scientific results they reported are of utmost interest and clearly their goal was to provide tools to tackle a problem in case we have to face it. However, we believe, or else, hope, that in the present formulation it is an unlikely priority to be pursued scientifically and/or politically.

Final remarks

Lawlor (2002) summarizes our ecological considerations above in the following statement: *"Changing C- or N-assimilation requires modifications to many processes to effect improvements in the whole system; genetic engineering/molecular biology alterations to single steps in the central metabolism are unlikely to achieve this, because targets are unclear, and also because of the complex interactions between processes and environment"*. It is comforting, however, that if global change turns out to be a fact, either man-induced or not, there are many plant species that will be able to adjust, survive and persist under a new environmental scenario (Scarano et al. 2001, Scarano 2002). For instance, along with changes in CO_2 concentration, changes in the hydrological cycle may expose species in the near future to warmer and drier conditions in some places and wetter and prone to inundation in others. Some species are naturally capable to adjust to such changes, and it seems that many Atlantic rain forest species have done so in a recent geological past when they colonized lowland swamps and restingas (Scarano 2002). Therefore, understanding species plasticity and stress-persistence may help predict the capacity of given plant community to buffer or survive under more extreme conditions. Lawlor (2002) also argues *"unless this* (i.e., the relevance of ecological interactions)

is rapidly appreciated, the current loss of plant biochemical and physiological expertise in many countries in favour of molecular biology, will distort the knowledge base". Indeed, this should be a major concern to us in Brazil, since it may be already occurring to key biological fields such as plant taxonomy.

Buckeridge & Aidar (2002) finalise the paper with a question to the reader: *"if our patient* (Earth) *is really ill, nearly terminal: shall we use gene therapy to save it?"* We answer yes, as long as with gene therapy it would be possible to turn insensitive politicians sensitive: both the politicians imposing global environmental change upon us, and those that, out of complacency and lack of political sovereignty, are too lazy or too incompetent to react to the whims of our tyrants. In the meantime, let our trees be.

References

BROWN, J.H. 1995. Organisms as engineers: a useful framework for studying effects on ecosystems? Trends Ecol. Evol., 10(2): 51-52.

BUCKERIDGE, M.S. & AIDAR, M.P.M. 2002. Carbon sequestration in the rain forest: alternatives using environmentally friendly biotechnology. [published electronically at http://www.biotaneotropica.org.br/v2n1/en/abstract?point-of-view+BN00902012002

CHAPIN, F.S. II, AUTUMN, K. & PUGNAIRE, F. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. Am. Nat. 142: 78-92.

CRAWLEY, M.J. 1996. Plant Ecology. Blackwell Science, Oxford.

FOUCAULT, M. 1972. The archaeology of knowledge. Routledge Classics, London.

KÖRNER, C. 2000. Biosphere responses to CO_2 enrichment. Ecol. Appl., 10: 1590-1619.

LAWLOR, D.W. 2002. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. J. Exp. Bot. 53(370): 773-787.

LAWTON, J.H. 1994. What do species do in ecosystems? Oikos, 71(3): 367-374.

de MATTOS, E.A. 1998. Perspectives on Comparative Ecophysiology of some Brazilian Vegetation Types: Leaf CO_2 and H_2O gas exchange, chlorophyll *a* fluorescence and carbon isotope discrimination. In Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics. (F.R. Scarano & A.C. Franco, eds.). Series Oecologia Brasiliensis, vol. IV. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, p.1-18.

de MATTOS, E.A., LOBO, P.C. & JOLY, C.A. 2002. Overnight rainfall inducing rapid changes in photosynthetic behaviour in a *cerrado* woody species during a dry spell amidst the rainy season. Aust. J. Bot., 50(2): 241-246 .

MURRAY, B.G. Jr. 2001. Are ecological and evolutionary theories scientific? Biol. Rev. 76: 255-289.

PETERS, R.H. 1991. A critique for ecology. Cambridge University Press, Cambridge.

PICKETT, S.T.A., KOLASA, J. & JONES, C.G. 1994. Ecological understanding. Academic Press, New York.

PRADO, C.H.B.A. & MORAES, J.A.P.V. 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty wood species of cerrado vegetation under field conditions. Photosynthetica, 33: 103-112.

SCARANO, F.R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rain forest. Ann. Bot. (**in press**).

SCARANO, F.R. & FRANCO, A.C., eds. 1998. Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics. Series Oecologia Brasiliensis, vol IV. PPGE-UFRJ

SCARANO, F.R., DUARTE, H.M., RIBEIRO, K.T., RODRIGUES, P.J.F.P., BARCELLOS, E.M.B., FRANCO, A.C., BRULFERT, J., DELÉENS, E. & LÜTTGE, U. 2001. Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographical distribution to ecophysiological parameters. Bot. J. Linn. Soc., 136: 345-364.

SHRADER-FRECHETTE, K.S. & McCOY, E.D. 1993. Method in ecology: strategies for conservation. Cambridge University Press, Cambridge.

TILMAN, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. Ecol., 80: 1455-1474.

VITOUSEK, P.M., MOONEY, H.A., LUBCHENCO, J. & MELILLO, J.M. 1997. Human domination of earth's ecosystems. Science, 277: 494-499.

Title: Carbon Sequestration: What Really Matters? - A Reply to Buckeridge & Aidar

Authors: Eduardo Arcoverde de Mattos
Fábio Rubio Scarano

Biota Neotropica, Vol. 2 (number 2): 2002
http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?point-of-view+BN01002022002

Date Received 06/24/2002
Accepted 07/02/2002

ISSN 1676-0611

MITE DIVERSITY (ARTHROPODA: ACARI) ON EUPHORBIACEOUS PLANTS IN THREE LOCALITIES IN THE STATE OF SÃO PAULO

***Mauricio Sergio Zacarias*[1]**
***Gilberto José de Moraes*[2]**

Biota Neotropica Volume (2) -http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN00802022002

Date Received 04/26/2002
Revised 07/22/2002
Accepted 27/07/2002

1 Present address: EPAMIG CTSM/EcoCentro, C. Postal 176, 37200-000, Lavras-MG, Brazil;
CNPq researcher; e-mail: zacarias@epamig.ufla.br
2 Depto. de Entomologia, Fitopatologia e Zoologia Agrícola, ESALQ/USP, 13418-900, Piracicaba-SP, Brazil;
CNPq researcher; e-mail: gjmoraes@carpa.ciagri.usp.br

Abstract

Patches of natural vegetation have been reported to play an important role in the preservation of diversity of natural enemies of pest arthropods. Euphorbiaceous plants are common in natural and regenerated ecosystems in the State of São Paulo. Those plants may act as reservoirs of phytophagous mites and their respective natural enemies, both of which are also found on cultivated plants of the same family. The objective of the work reported in this paper was to study the diversity of mite species on euphorbiaceous plants in three regions of the State of São Paulo, and to compare the similarities between those regions in relation to the composition of the mite fauna they harbor. A total of 31,603 mites belonging to 105 species in 74 genera and 16 families were collected. Twenty one of those species belong to families composed essentially of phytophages (Diptilomiopidae, Eriophyidae, Tenuipalpidae and Tetranychidae) and 43, to families composed essentially of predaceous organisms (Ameroseiidae, Ascidae, Cheyletidae, Cunaxidae, Eupalopsellidae, Stigmaeidae and Phytoseiidae). The remaining species belong to families composed of species with diverse or inadequately known feeding habits, which are here categorized as "generalists" (Acaridae, Eupodidae, Tarsonemidae, Tydeidae and Winterschmidtiidae). The plants considered in the study were classified in two groups according to the mite fauna they harbor. Plants of the Group 1 had on the average higher diversity, uniformity and species richness than the Group 2. The only species commonly exploited commercially that was considered in this study, the rubber tree, had high similarity with the remaining plants of the same locality in which they were found, indicating a flux of mites between the plants considered in the study. None of the most important mite pests of rubber trees was found on other euphorbiaceous plants considered in this study. The result of this study may help in the selection of prospective predaceous mites to be tested in applied biological control projects for the control of the major mite pests on rubber tree.

Key Words: *Biological control, Acari, Euphorbiaceae, biodiversity, mites, rubber tree.*

Resumo

Há muitos relatos do importante papel de remanescentes de vegetação naturais na preservação da diversidade de inimigos naturais de artrópodes pragas. Plantas da família Euphorbiaceae são comuns em ecossistemas naturais e regenerados no Estado de São Paulo. Essas plantas podem agir como reservatórios de ácaros fitófagos e seus respectivos inimigos naturais, também encontrados em plantas cultivadas da mesma família. O objetivo do presente trabalho foi estudar a diversidade de espécies de ácaros em euforbiáceas de três regiões do Estado de São Paulo, e comparar a similaridade entre essas regiões em relação à composição da fauna de ácaros que elas abrigam. Um total de 31.603 ácaros pertencentes a 105 espécies em 74 gêneros e 16 famílias foram coletados. Vinte e uma dessas espécies pertencem a famílias compostas essencialmente por organismos fitófagos (Diptilomiopidae, Eriophyidae, Tenuipalpidae e Tetranychidae) e 43, a famílias compostas essencialmente por organismos predadores (Ameroseiidae, Ascidae, Cheyletidae, Cunaxidae, Eupalopsellidae, Stigmaeidae e Phytoseiidae). As espécies restantes pertencem a famílias compostas por espécies de hábitos alimentares diversos ou inadequadamente conhecidos, as quais são categorizadas neste estudo como "generalistas" (Acaridae, Eupodidae, Tarsonemidae, Tydeidae e Winterschmidtiidae). As plantas consideradas no estudo foram classificadas em dois grupos de acordo com a fauna de ácaros que abrigam. Plantas do Grupo 1 tiveram em média diversidade, uniformidade e riqueza de espécies mais altas que o Grupo 2. A única espécie comumente explorada comercialmente que foi considerada neste estudo, a seringueira, teve alta similaridade com as plantas restantes da mesma localidade em que foram encontradas, indicando um fluxo de ácaros entre as plantas consideradas no estudo. Nenhum dos ácaros praga mais importantes em seringueiras foi encontrado nas demais euforbiáceas consideradas neste estudo. O resultado deste estudo pode ajudar na seleção de prováveis ácaros predadores para serem testados em projetos de controle biológico aplicado para o controle dos principais ácaros praga em seringueiras.

Palavras-chave: *Controle biológico, Acari, Euphorbiaceae, biodiversidade, ácaros, seringueira.*

INTRODUCTION

Arguments for the conservation of biodiversity are generally related to the risk of extinction of large animals and certain plant species. Concurrently, considerable efforts towards conservation have dealt with organisms of immediate possible use for food, fiber, source of medicines, etc. Less noticeable organisms, especially arthropods, generally receive little or no attention. This probably explains the limited attention given to mites in natural habitats in Brazil.

Stability of a community usually increases with the increasing diversity of organisms in each system (Andow 1991). Alterations in the natural condition of a given system may allow a usually rare species to reach very high levels and to cause unpredictable effects (Silveira Neto et al. 1976). Through the years, man has simplified the structure of the environment over extensive areas, reducing the degree of natural biodiversity in explored areas by promoting the development of a small number of plant species of economic interest. The extreme is reached in areas of monocultures, which is instituted for maximum energy fixation and immediate ease of production (Altieri 1987). Such changes often include the exploitation of introduced crops, frequently in areas not appropriate for their cultivation. The result is the establishment of artificial, unsustainable ecosystems that require constant human interference. One of the most immediate results of monocultures is increased plant health problems due to disruptions of the natural equilibrium between organisms in natural ecosystems that is normally produced by natural control (Delucchi 1989, Costa 1993). Natural control is based on the collective forces of the environment that maintain the population of a given organism within historical levels lower than what could occur given its natural capacity for increase. It includes the action of climate, depletion or deterioration of feeding resources, competition and natural enemies (Van den Bosch et al. 1982).

The different degrees of interference in the environment for the purpose of agriculture produce a range of disturbances in relation to pest problems that lead growers to adopt different types of control practices, from disruptive use of chemical pesticides to more natural use of biological control agents. The latter include practices that promote conservation of natural enemies through the adoption of adequate agricultural practices and or adequate systems management. Proper management of ecosystems should lead to the maintenance of the genetic variability of each natural enemy species, which from a pragmatic point of view could meet present and future needs in pest control (Lasalle & Gauld 1991).

Conservation of areas of natural vegetation near cultivated areas may play an important role as a strategy for the conservation of native natural enemies of agricultural pests. The former are commonly referred to as “refuge stations” in the literature. Several studies have shown the practical importance of refuge areas as reservoirs of these natural enemies, which periodically move from these refugia to nearby agro-ecosystems (Altieri 1994). From an applied point of view, natural enemies of pests find alternative feeding substrates in refugia that allow them to bridge unfavorable periods in nearby crops (Altieri 1994). From an ecological point of view, some crops may be temporarily exploited by pests which in turn serve as prey or host for natural enemies (predators, parasites or pathogens) that live primarily in refuge areas. Crops that do not support these natural enemies permanently because of the cropping system involved may thus benefit from nearby refuge stations (Altieri 1994). Researchers have shown that both the size of each refuge station and the distance between them are important in the maintenance of diversity of the natural enemies of pests they contain (Brown Jr. 1997).

Refuge stations are also important for the maintenance of little known or unknown natural enemies of agricultural pests. For different reasons, new pests show up from time to time, and their control may be dependent on the natural enemies (predators, parasites and pathogens) present in the refuge stations.

Some plants of the family Euphorbiaceae are commercially important in Brazil and other parts of the world. One of the most outstanding examples is the rubber tree, *Hevea brasiliensis* (H.B.K.) M. Arg.. Plants of this family are common in natural and regenerated ecosystems in the State of São Paulo (Nogueira 1976, Cesar & Leitão Filho 1990, Salis et al. 1994) where they may harbor phytophagous mites and their respective natural enemies, both of which may now or in the future be found on cultivated plants of the same family.

Few papers have been published on the mite fauna of rubber trees. Feres (2000) reported 28 species of mites in 24 genera and 11 families on *Hevea* species. Severe damage caused by mites to rubber trees has been reported in midwestern and southeastern Brazil. The most significant damage has been attributed to *Calacarus heveae* Feres (Eriophyidae) and *Tenuipalpus heveae* Baker (Tenuipalpidae) (Feres 1992, N.J. Ferla & G.J. Moraes, unpublished). The former species was described from a large population collected in the State of São Paulo, and it was later found in high numbers in the State of Mato Grosso (N.J. Ferla & G.J. Moraes, unpublished). *C. haveae* was also recently collected from a small leaf sample from the Amazonas (Feres 2001), which is located in the region of origin of the rubber tree. *T. heveae* was originally described from the State of Pará, also in the region of origin of the rubber tree, but it is now known from Goiás, Mato Grosso and São Paulo (Pontier & Flechtmann 1999; G.J. de Moraes, unpublished observation).

It is possible that *C. heveae* and *T. heveae* reached pest status after having been introduced to the midwestern and southeastern regions of Brazil. Alternatively, they could have already been present on other euphorbiaceous plants in those regions, from which they moved to rubber tree. The study of the mite fauna on euphorbiaceous plants may help in clarifying the origin of

these mites as well as of other pest mite species on other cultivated euphorbiaceous plants. It may also help in the identification of prospective natural enemies to be used against them.

The objective of this study was to evaluate the diversity of mites on common euphorbiaceous trees in three localities of the State of São Paulo.

MATERIAL AND METHODS

Samplings were conducted in the following localities: Pariquera-Açu: Estação Experimental J. Cione, of Instituto Agronômico de Campinas, at 24S 36'50", 47W 53'00"; Cananéia: along Rodovia SP-226, 24S 55'00", 47W 50'00"; and Piracicaba: campus of Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 22S 42'30", 47W 37'40". Pariquera-Açu and Cananéia were selected for being located within a very extensive patch of Mata Atlântica (forest of the coastal plain in Pariquera-Açu and "restinga" forest in Cananéia). Piracicaba was selected for having a diversity of native and introduced euphorbiaceous plants as well as a patch of Mata Atlântica (semi-deciduous forest), and for logistical reasons.

The number of plants sampled in each region varied according to their availability, up to a predetermined maximum of four plants per locality. A total of 49 euphorbiaceous plants belonging to 12 species in nine genera were sampled, as follows: Piracicaba: *Alchornea glandulosa* Poepp. & Endl. (three plants), *Alchornea sidifolia* M. Arg. (one plant), *Croton floribundus* Spreng. (four plants), *Croton urucurana* Baill. (two plants), *Hevea brasiliensis* (H.B.K.) M. Arg. clone 527-A (rubber tree, four plants), *Hura crepitans* Linn. (two plants), *Joannesia princeps* Vell. (four plants) and *Pachystroma longifolium* M. Arg. (four plants); Pariquera-Açu: *A. glandulosa* (two plants), *A. sidifolia* (two plants), *Alchornea triplinervea* M. Arg. (four plants), *Aparisthmium cordatum* (A. Juss.) Baill. (four plants), *H. brasiliensis* clone C7 (four plants), *Sebastiania* sp. (four plants); Cananéia: *A. triplinervea* (two plants), *Pera glabrata* (Schott) Baill. (three plants).

Samplings were conducted in April 1998 in Pariquera-Açu and Cananéia and in June 1998 in Piracicaba, and consisted of leaves collected up to a height of 6 m. Three categories of leaf sizes were defined to determine the number of leaves to be collected from each plant species within a region: small 40, median 30, and large - 20 leaves. In every case, half of the leaves were sampled from the distal 5 cm of a branch while the remaining were sampled from other, non-senescent leaves. The species in each category were: small leaves: *A. triplinervea* and *P. glabrata* from Cananéia and *Sebastiania* sp. from Pariquera-Açu; median leaves: *A. triplinervea* from Pariquera-Açu, *A. glandulosa* and *A. sidifolia* from Pariquera-Açu and Piracicaba, *C. urucurana, H. crepitans* and *P. longifolium* from Piracicaba; and large leaves: *A. cordatum* from Pariquera-Açu, *C. floribundus, J. princeps* from Piracicaba, and *H. brasiliensis* (from Pariquera-Açu and Piracicaba).

Leaves of each plant were put in a paper bag which in turn was put in a plastic bag. They were transported to a laboratory in a cool box (15-21 °C) and then stored at ca. 10ºC for up to a week before examination under a stereomicroscope. Mites of the superfamily Eriophyoidea were collected with a brush while others were collected with a mite sucking device (Zacarias & Oliveira 2000). All samples from Pariquera-Açu and Cananéia as well as samples of *H. crepitans* and *A. sidifolia* from Piracicaba were processed in this way. Because of the very high populations, mites on other plants from Piracicaba were collected by washing the leaves with Keifer's sorbitol/alcohol solution (Jeppson et al. 1975), similarly to what was described by Krantz (1978). For identification, mites were mounted in Hoyer's medium except for eriophyoids, which were mounted in a modified Berlese mounting medium (Jeppson et al. 1975, Amrine & Manson 1996).

For each species found in large numbers (over ca. 150 individuals), only a subsample corresponding to ca. 10% of the total number collected was mounted for identification. These mites were counted and the resulting number was multiplied by 10 for estimation of the corresponding total number in the initial sample. Mite diversity was determined by Shannon-Weiner index. Species richness and uniformity of species were determined by the indices of Pielou (Odum 1988). All indices were calculated using $\log_{10}$. Mountford similarity indices between plant species according to the mite faunistic composition also were determined (Silveira Neto et al. 1976).

Representative specimens of each determined species were deposited in the mite reference collection of Departamento de Entomologia, Fitopatologia e Zoologia Agrícola, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba-SP, Brazil.

RESULTS AND DISCUSSION

A total of 31,603 mites belonging to 105 species representing 74 genera in 16 families were collected (Table 1). Twenty one of these species belong to families composed essentially of phytophagous forms (Diptilomiopidae, Eriophyidae, Tenuipalpidae and Tetranychidae) and 43 to families composed essentially of predaceous forms (Ameroseiidae, Ascidae, Cheyletidae, Cunaxidae, Eupalopsellidae, Stigmaeidae and Phytoseiidae). The remaining species belong to families of diverse or inadequately known feeding habits, which are here categorized as "generalists" (Acaridae, Eupodidae, Tarsonemidae, Tydeidae and Winterschmidtiidae). Generalists are thought to comprise detritivorous, algivorous, fungivorous, bacteriophagous and pollenophagous organisms (Walter& O'Dowd 1995).

Analysis of the similarities between plant species based on the mite species they harbor in common indicated the presence of two groups (Figure 1): Group 1, composed of the plant species of Pariquera-Açu and

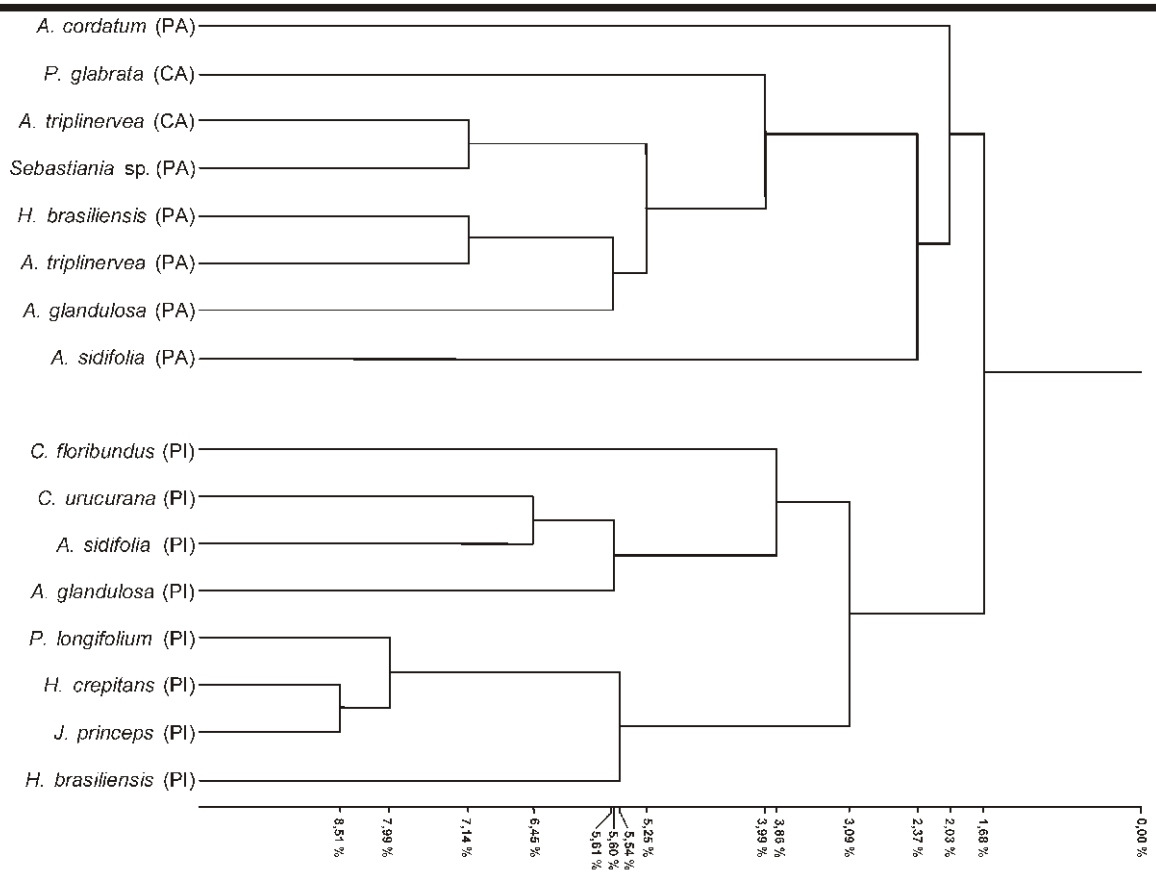


Figure 1. Aggregation of euphorbiaceous plants (Euphorbiaceae) of tthree localities of the State of São Paulo (Cananéia = CA, Pariquera-Açu = PA and Piracicaba = PI) according to Mountford similarity indices relative to associated mite species.

Cananéia, and Group 2, composed of the plant species of Piracicaba. The composition of these groups may be largely a function of the different abiotic factors prevailing in each locality as determined by their geographic location, the different plant community composition in each locality (in addition to the plant species considered in the study), and/or the influence of the alterations done by man, which is more intense in Piracicaba than in other two regions.

A distinct subgroup in the Group 1 was evident, and comprised by the plant species *P. glabrata*, *Sebastiania* sp., *H. brasiliensis*, *A. glandulosa* and *A. triplinervea* (from Cananéia and Pariquera-Açu). The predaceous phytoseiid mite *Typhlodromips cananeiensis* Gondim Jr. & Moraes was found on all plant species in this subgroup, and only on those plants. Concurrently, this was the most abundant predator on *H. brasiliensis* of the Group 1. *A. cordatum* and *A. sidifolia* were distinct within the group, in having the highest proportions of exclusive mite species in the group (35.0% and 21.1%, respectively)(Table 1).

Two subgroups were distinguished in the Group 2. The first was composed of *C. floribundus*, *C. urucurana*, *A. sidifolia* and *A. glandulosa*, and the second of *P. longifolium*, *H. crepitans*, *J. princeps* and *H. brasiliensis*. The phytoseiid *Amblyseius neochiapensis* Lofego, Moraes & McMurtry was found on all plants of the first subgroup, and only on those plants; the phytoseiids *Typhlodromina camelliae* (Chant & Yoshida-Shaul) and *Euseius citrifolius* Denmark & Muma were collected on all plants of the second subgroup, and exclusively on those plants; *T. camelliae* was the most abundant predaceous mite on *H. brasiliensis* of the Group 2.

The main factors determining the two subgroups within the Group 2 seem to be related to the precise location from where the samples were collected. The first subgroup corresponded to plants of natural remnants along the "Piracicamirim" stream, while the second subgroup included plants grown in the park of the campus or in a stand of *H. brasiliensis*.

About 10 times more mites (N) were found in the Group 2 than in the Group 1 (Table 2). However, a statistical comparison between these numbers is not appropriate because of the methodology used in the study. Despite such difference, the number of species (S) was about the same for both groups; also similar were the total numbers of predaceous specimens and species (N_p and S_p) in each group. The total numbers of phytophagous specimens and species (N_f and S_f) were considerably larger in the Group 2. Despite having higher total numbers of generalist specimens (N_g), the Group 2 had lower numbers of generalist species (S_g).

For the Group 1, 8.7% of the species were classified as phytophagous and 52.0%, as predators,

whereas for the Group 2, 72.9% e of the species were classified as phytophagous and 4.8%, as predators. In the latter group, most of the phytophagous species belonged to the family Eriophyidae. Generalist species comprised 39.4% in the former and 22.4% in the latter group. The larger proportion of predaceous species for the Group 1 is related to the low absolute numbers of generalist and (mainly) phytophagous mites collected on those plants, in comparison to what was observed for the Group 2. Practically the same absolute numbers of predaceous mites were observed in both groups.

Looking specifically at *H. brasiliensis* (rubber tree), phytophagous and predaceous species consisted of 29.5 and 6.0% in the Group 2, and 11.3 and 27.6%, in the Group 1, respectively; the proportion of generalist species was about the same in those groups (64.5% and 61.1%, respectively).

The differences between groups is apparently much smaller in relation to the biomass of the mites collected. The predominant predaceous mites collected represented the family Phytoseiidae, whose representatives are much larger than the predominant phytophagous mites which, in Piracicaba, belonged to the superfamily Eriophyoidea. Although not quantified, the microflora (lichen, moss) was notably more abundant on the leaves of plants of the Group 1. This difference might be related to the larger diversity of generalist mites in that sample series. However, the number of generalist specimens was not larger.

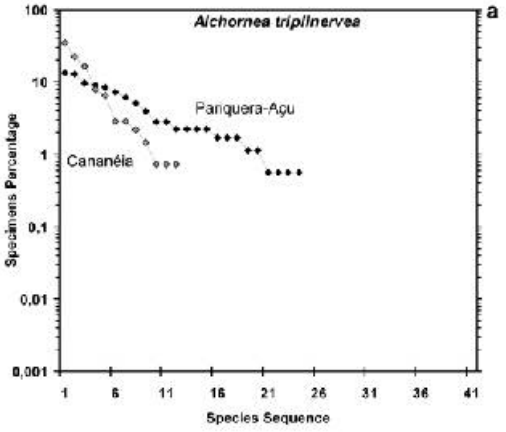
Mite species diversity indices (*H*) of the plants of the Group 1 and Group 2 varied from 0.80 to 1.25 and from 0.22 to 0.92, respectively. The diversity of the former (1.54) was considerably higher than that of the latter (1.12). Only *A. glandulosa* of the latter had higher diversity than a couple of plants of the former. In the Group 1, *A. glandulosa* had the highest mite diversity (1.25). Most of the difference was related to the generalist mite species (H_g) (Table 2).

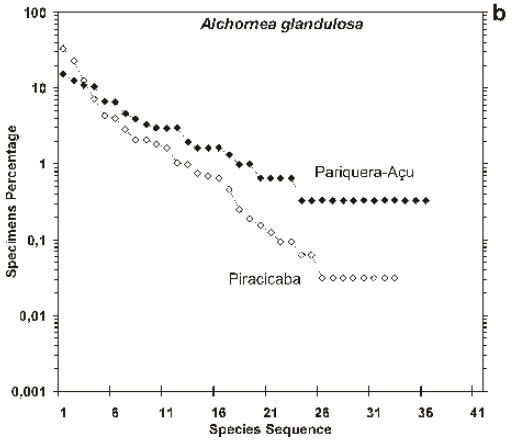
Uniformity (*e*) and species richness (*d*) were also higher for plants of the Group 1 (Table 2). Again, similarly to what was observed in relation to species diversity, most of the difference was related to the generalist mite species (e_g and d_g, respectively).

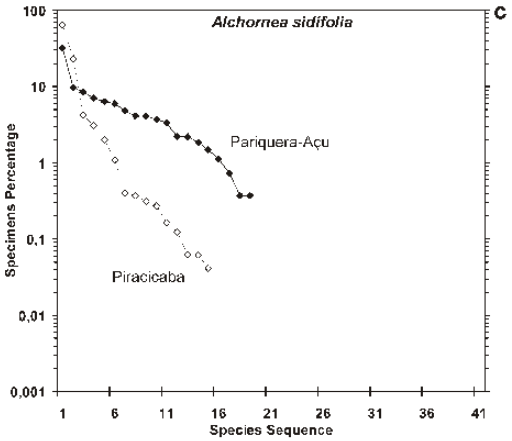
Mite species richness could be expected to be higher on plants of the Group 2 because of "border effect" (Odum 1988, Brown Jr. 1997); sampled plants of this group were located in fragmented woody areas, in contrast to plants of the Group 1, located in extensive woody areas. However, considering the plant species occurring concurrently in both groups (*A. glandulosa*, *A. sidifolia* and *H. brasiliensis*), this was not observed. Such a result does not necessarily negate with the border effect principle, which is normally evaluated by contrasting species diversity and richness along the edges and within a given plot.

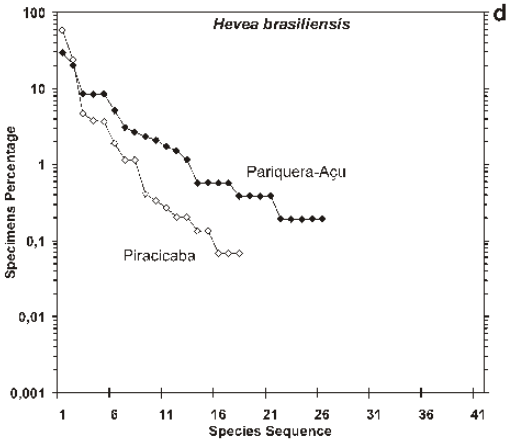
All plants of the Group 1 had dominance-diversity curves with less pronounced inclination (Figure 2a-g), indicating higher diversity and lower dominance of particular mite species over others. On rubber trees from Piracicaba, 85% of the collected specimens referred to just two species, the tydeid *Lorryia* sp.1 and the eriophyid *C. heveae* (58,2 and 27% of the total, respectively); on the same plant species from Pariquera-Açu, only 50.2% of the specimens collected referred to the two most abundant species, the tydeid *Lorryia formosa* Cooreman and the phytoseiid *T. cananeiensis* (29.7 and 20,5% of the total, respectively).

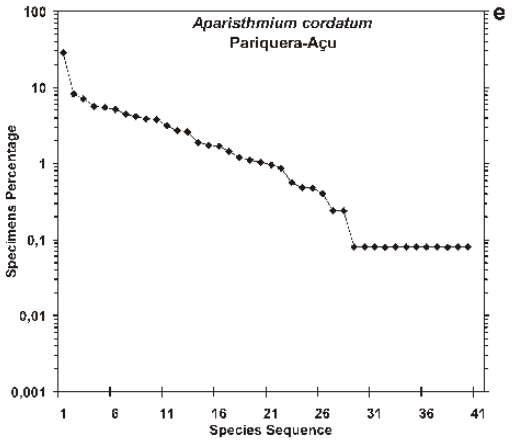
The lower diversity and the more pronounced inclination of the dominance-diversity curves for plants of the Group 2 (Figure 2b-d and 2h-l) suggest a higher disturbance in that region. This is clearly the case. The campus of Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz is situated in a woody area surrounded by the city of Piracicaba on one side and sugarcane fields on the others. Small, sparse patches of native vegetation are found in Piracicaba and the surrounding municipalities, which are largely covered by sugarcane fields.

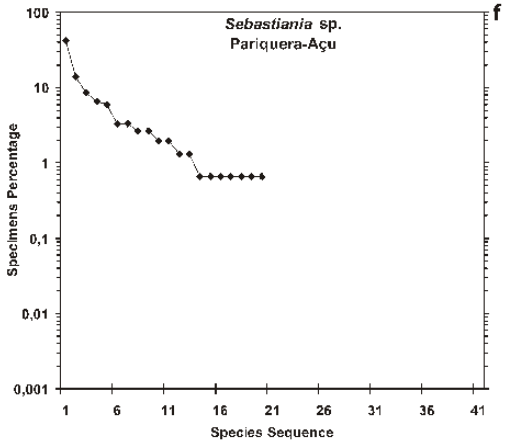


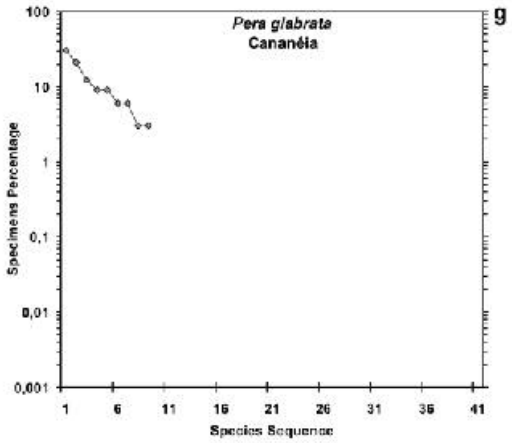


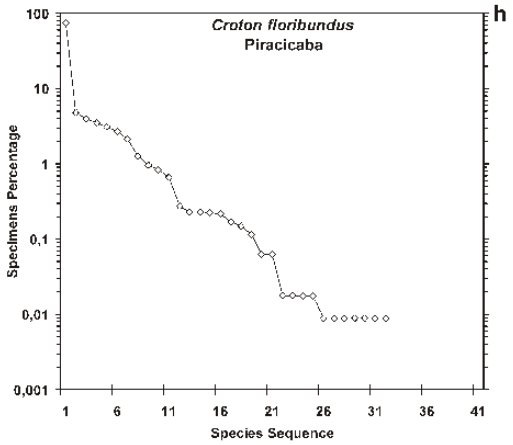

c
Alchornea sidifolia
Pariquera-Açu
Piracicaba
Specimens Percentage
Species Sequence

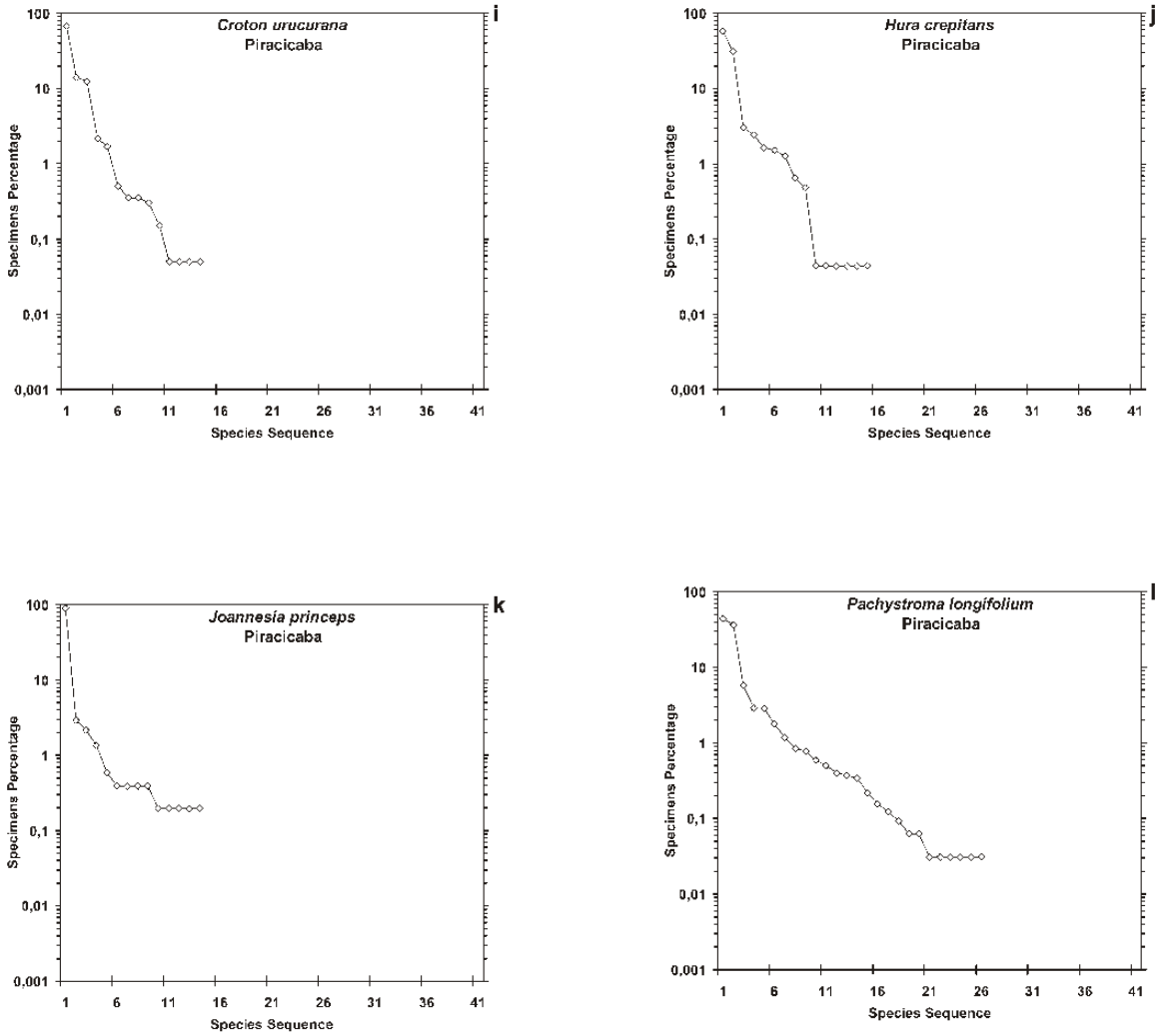

d
Hevea brasiliensis
Pariquera-Açu
Piracicaba
Specimens Percentage
Species Sequence


e
Aparisthmium cordatum
Pariquera-Açu
Specimens Percentage
Species Sequence


f
Sebastiania sp.
Pariquera-Açu
Specimens Percentage
Species Sequence


g
Pera glabrata
Cananéia
Specimens Percentage
Species Sequence


h
Croton floribundus
Piracicaba
Specimens Percentage
Species Sequence



Figures 2. Dominance-diversity curves of mite species collected on euphorbiaceous plants (Euphorbiaceae) in three localities of the State of São Paulo (Cananéia, Pariquera-Açu and Piracicaba) in 1998.

Natural stress (extreme meteorological condition, for example) or the stress resulting from human activities tend to produce more pronounced inclination in dominance-diversity curves. Thus, such curves can be used to estimate the effect of disturbance on the composition of a community (Odum 1988). In places where the stressing factors are stronger, diversity tends to be reduced, i.e., the number of specimens of the dominant species tends to increase, while the numbers of species and of specimens of the rarer species tend to decline (Silveira Neto et al. 1976).

The rubber tree was the only plant species studied that is presently grown commercially. Most of the commercial exploitation of this species in São Paulo is done in the northwestern part of the State, which is more similar to Piracicaba than to the Pariquera-Açu region in relation to level of human interference. None of the known species of mites considered to be pests of rubber tree was found in this study in any of the sampled plants. A few specimens belonging to the same genera as the two most important mite pests of rubber tree in Brazil, *C. heveae* and *T. heveae*, were collected on *A. cordatum* and *C. floribundus*, respectively. However, they represented other species (Table 1). Although we did not find any alternative host to those two pest species, it is still possible that other euphorbiaceous plants found in São Paulo but not sampled in this study could serve as host to *C. heveae* and *T. heveae*, from which the mites could have moved to rubber trees.

The results of the present study indicated that fewer problems with phytophagous mites on rubber trees would be expected to occur in the Pariquera-Açu region as a consequence of an expected higher influx of predaceous mites from the surrounding vegetation. This suggests that reforestation could significantly contribute to a more natural control of serious mite pests of rubber trees in São Paulo State. The results may also be useful for the selection of predaceous mites to be considered for use in applied

biological control projects against rubber tree mite pests.

ACKNOWLEDGEMENTS

To C.H.W. Flechtmann (ESALQ-USP) and R.J.F. Feres (IBILCE-UNESP) for the identification of mites in the superfamily Eriophyoidea. To R.R. Rodrigues and V.V. Souza (ESALQ-USP) for helping in the identification of the plant species considered in this study. To A.L. Lourenção and to Instituto Agronômico de Campinas for their collaboration in this work. This project was financed by the State of São Paulo Research Foundation (FAPESP), within the BIOTA/FAPESP The Biodiversity Virtual Institute Program (www.biotasp.org.br), by CAPES "Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior" (Ministério da Educação Brazil) and PRONEX (Ministério da Ciência e Tecnologia - Brazil).

LITERATURE

ALTIERI, M.A. 1987. The agroecosystem: determinants, resources and processes. In Agroecology. The scientific basis of alternative agriculture (M.A. Altieri, ed.). Westview Press, Boulder, p. 29-45.

ALTIERI, M.A. 1994. Biodiversity and pest management in agroecosystems. Food Products Press, New York. 185 p.

AMRINE Jr., J.W. & MANSON, D.M.C. 1996. Preparation, mounting and descriptive study of eriophyoid mites. In Eriophyoid Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control. (E.E. Lindquist, M.W. Sabelis & J. Bruin, ed.). Elsevier, Amsterdam, p. 383-396.

ANDOW, D. 1991. Vegetational diversity and arthropod population response. A. Rev. Ent. 36:561-586.

BROWN Jr., K.S. 1997. Diversity, disturbance, and sustainable use of neotropical forests: insects as indicators for conservation monitoring. J. Insect Conserv. 1:25-42.

CESAR, O. & LEITÃO FILHO, H.F. 1990. Estudo florístico quantitativo de mata mesófila semidecídua na fazenda Barreiro Rico, município de Anhembi, SP. Revta bras. Biol. 50:133-147.

COSTA, M.B.B. da. 1993. Princípios da agricultura alternativa. In Simpósio de Agricultura Ecológica. Fundação Cargill, Campinas, p. 1-16.

DELUCCHI, V. 1989. Integrated pest management vs systems management. In Biological control: a sustainable solution to crop pest problems in Africa. Proc. Inaugural Conference and Workshop IITA Biological Control Program Center for Africa, 5-9 December 1988 (J.S. Yaninek & H.R. Herren, ed.). Cotonou, Benin, p. 51-67.

FERES, R.J.F. 1992. A new species of *Calacarus* Keifer (Acari, Eriophyidae, Phyllocoptinae) from *H. brasiliensis* Muell. Arg. (Euphorbiaceae) from Brazil. Int. J. Acarology 18:61-65.

FERES, R.J.F. 2000. Levantamento e observações naturalísticas da acarofauna (Acari, Arachnida) de seringueiras cultivadas (*Hevea* spp., Euphorbiaceae) no Brasil. Revta bras. Zool. 17:157-173.

ERES, R.J.F. 2001. Primeiro registro de ácaros eriofiídeos (Acari, Eriophyidae) em seringueiras (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg., Euphorbiaceae) da Floresta Amazônica, Brasil. Revta bras. Zool. 18:343-345.

JEPPSON, L.R., KEIFER, H.H. & BAKER, E.W. 1975. Mites Injurious to Economic Plants. University of California Press, Berkeley. 679 p.

KRANTZ, G.W. 1978. A Manual of Acarology. 2nd ed. Oregon State University Book Stores Inc., Corvallis. 509 p.

LASALLE, J. & GAULD, I.D. 1991. Hymenoptera: their diversity, and their impact on the diversity of other organisms. In Hymenoptera and Biodiversity (J. Lasalle & I.D. Gauld, ed.). CAB International, Wellington, p. 1-26.

NOGUEIRA, J.C.B. 1976. A flora do município de Bauru. Silvicultura S. Paulo 10:45-54.

ODUM, E.P. 1988. Ecologia. Ed. Guanabara S.A., Rio de Janeiro. 434 p.

PONTIER, K.J.B. & FLECHTMANN, C.H.W. 1999. Description of male *Tenuipalpus heveae* Baker, 1945 (Acari: Prostigmata: Tenuipalpidae). Int. J. Acarol., 25(4): 293-296.

SALIS, S.M., TAMASHIRO, J.Y. & JOLY, C.A. 1994. Florística e fitossociologia do estrato arbóreo de um remanescente de mata ciliar do rio Jacaré-Pepira, Brotas, SP. Revta bras. Botânica 17:93-103.

SILVEIRA NETO, S., NAKANO, O., BARBIN, D. & VILLA NOVA, N.A. 1976. Manual de Ecologia dos Insetos. Ed. Agronômica Ceres Ltda., São Paulo. 419 p.

Van den BOSCH, R., MESSENGER, P.S. & GUTIERREZ, A.P. 1982. An Introduction to Biological Control. Plenum Press, New York. 247 p.

WALTER, D.E. & O'DOWD, D.J. 1995. Life on the forest phylloplane: hairs, little houses, and myriad mites. In Forest Canopies (M.D. Lowman & N.M. Nadkarni, ed.). Academic Press, San Diego, p. 325-351.

ZACARIAS, M.S. & OLIVEIRA, A.R. 2000. Coletor de ácaros por sucção. Anais Soc. Ent. Bras. 29:827-830.

Title: MITE DIVERSITY (ARTHROPODA: ACARI) ON EUPHORBIACEOUS PLANTS

Authors: Mauricio Zacarias & Gilberto Moraes

Biota Neotropica, Vol. 2(number 2): 2002
Http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN00802022002

Date Received 04/26/2002 - Revised 07/22/2002
Accepted 07/27/2002

ISSN 1676-0611

Mite taxa	Cananéia		Pariquera-Açu						Piracicaba							
	A. triplinervea	*P. glabrata*	*A. glandulosa*	*A. sidifolia*	*A. triplinervea*	*A. cordatum*	*H. brasiliensis*	*Sebastiania sp.*	*A. glandulosa*	*A. sidifolia*	*C. floribundus*	*C. urucurana*	*H. brasiliensis*	*H. crepitans*	*J. princeps*	*P. longifolium*
Acaridida																
Acaridae:																
Neotropacarus sp.	4		1	23	3	14	44	4	59	53	26	43	54		1	25
Winterschmidtiidae:																
Czenspinskia sp.	31		5	4	2	33	27		139	13	94	34	2	38		12
Oulenzia sp.			1	17			9		730	18	7			1	2	11
Actinedida																
Cunaxidae:																
Cunaxa sp.											26					
Cunaxoides sp.								1								
Neocunaxoides sp.			20	6	13			1								
Pulaeus sp.			5	2	1	48	1									
Scirula sp.	1		1													
Scutopalus sp.			47		15	102	3	5								
Cheyletidae:																
Cheyletia sp.											2		3	1		4
Stigmaeidae:																
Agistemus sp.	9		2		9	12	2	5	22		24	7	5	29	1	93
Eryngiopus sp.																1
Ledermuelleria sp.									1							
Zetzellia sp.	1					1							17	1		2
Eupalopsellidae:																
Exothorhis sp.											2					
Eupodidae:																
Eupodes sp.			1			1		1	1		1					
Tarsonemidae:																
Daidalotarsonemus sp.						1		1			1					
Fungitarsonemus sp.		10	1			1		21	4						1	
Tarsonemus (*T.*) sp.	2		1	3	4	1	14	3	92	148	302	1		1	2	1
Xenotarsonemus sp.1						89										
Xenotarsonemus sp.2			20		1	69	1									
Xenotarsonemus sp.3						1										
Xenotarsonemus sp.4			1													
Xenotarsonemus sp.5									1							
Tenuipalpidae:																
Brevipalpus sp.				19	1	15	44	2	15		539	247			1	7
Tenuipalpus sp.											1					
Tetranychidae:																
Allonychus reisi Paschoal						65			6			1			2	
Eutetranychus banksi (McGregor)						11	12						17			
Neotetranychus sp.											440					
Oligonychus gossypii (Zacher)										6		10	69			
Oligonychus sp.			2	11		21										
Tetranychus (*T.*) sp.						22								15		
Diptilomiopidae:																
Asetadiptacus sp.			3		7					3102	350					38

Diptilomiopinae (sp.1)									1068								

Mite taxa	Cananéia		Pariquera-Açu						Piracicaba							
	A. triplinervea	*P. glabrata*	*A. glandulosa*	*A. sidifolia*	*A. triplinervea*	*A. cordatum*	*H. brasiliensis*	*Sebastiania sp.*	*A. glandulosa*	*A. sidifolia*	*C. floribundus*	*C. urucurana*	*H. brasiliensis*	*H. crepitans*	*J. princeps*	*P. longifolium*
Eriophyidae:																
Calacarus heveae Feres							3						349			
Calacarus sp.						6										
Epitrimerus goniathrix Micos & Flechtmann														1325		
Eriophyes sp.																187
Eriophyidae (sp.1)																1412
Paraphytella sp.												1341				
Paraphytoptus sp.											8351					
Phyllocoptinae (sp.1)	3			1					400	1110						
Phyllocoptinae (sp.2)									230	200						
Shevtchenkella sp.									3		108					
Tegonotus sp.																3
Tydeidae:																
Afrotydeus sp.		2	2		1	13		64								
cf. *Homeopronematus* sp.						1										
cf. *Krantzlorryia* sp.						1										
Lorryia formosa Cooreman			33		2		155		5	2	1			69	3	93
Lorryia sp.1	48	4	4		16	7	6	3	129	97	391	282	859	712	462	1189
Lorryia sp.2			6			71										
Lorryia sp.3			3		5	24										
Lorryia sp.4						1										
Lorryia sp.5						1					1					
Lorryia sp.6						1										
Lorryia sp.7		2	1				2									
Lorryia sp.8				11						3	143				1	
cf. *Lorryia* sp.			5													
cf. *Metalorryia* sp.						3		2								
cf. *Metapronematus* sp.													2			
Meyerellinae (sp.1)									1							
Meyerellinae (sp.2)						18					1			1		
Neolorryia sp.									1							13
Paralorryia shawi (Baker)																1
Parapronematus acaciae Baker	1		1		4		11	1	1			1	28	1		2
Pausia sp.						1										
Pretydeus curiosa (Ueckermann & Smith-Meyer)									3				1			
Pretydeus reticulatus Flechtmann			2			39										
Pretydeus sp.	4		1				2	9								
Pronematus sp.									1				4			
cf. *Pronematus* sp.						6	3						3			
Triophtydeus sp.		1				3					2					1
Tydeus californicus (Banks)							44									
Tydeus costensis Baker							1									
Gamasida																
Ameroseiidae:																
?*Epicriopsis* sp.											13					
Ascidae:																
Asca sp.	11	3	38	9	4	355	1	1	33							
Phytoseiidae:																

Mite taxa	Cananéia		Pariquera-Açu						Piracicaba							
	A. triplinervea	*P. glabrata*	*A. glandulosa*	*A. sidifolia*	*A. triplinervea*	*A. cordatum*	*H. brasiliensis*	*Sebastiania sp.*	*A. glandulosa*	*A. sidifolia*	*C. floribundus*	*C. urucurana*	*H. brasiliensis*	*H. crepitans*	*J. princeps*	*P. longifolium*
Amblyseiulella sooretama (El-Banhawy)			9													
Amblyseius herbicolus (Chant)																16
Amblyseius impeltatus Denmark & Muma			1		3		3									
Amblyseius neochiapensis Lofego, Moraes & McMurtry									32	8	75	3				
Amblyseius operculatus DeLeon			14	86	17		8	4								
Amblyseius saopaulus Denmark & Muma		3		5	23		1									
Euseius alatus DeLeon					3				52		2		6		7	27
Euseius citrifolius Denmark & Muma													1	55	15	1
Euseius ho (DeLeon)			32	26					67	19	31					
Galendromimus alveolaris (DeLeon)									2		25					
Galendromimus paulista Zacarias & Moraes											19					
Iphiseiodes zuluagai Denmark & Muma									66	15	244	7	1	11	11	57
Paraphytoseius multidentatus Swirski & Shechter			1			52			24		17	1				
Phytoscutus sexpilis Muma		1					16		8	3						
Phytoseius latinus El-Benhawy				6												
Proprioseiopsis cannaensis (Muma)																5
Proprioseiopsis dominigos (El-Banhawy)			1	1		5	2		2							19
Proprioseiopsis neotropicus (Ehara)			9	10	4	34					7					
Proprioseius retroacuminatus Zacarias & Moraes						56										
Typhlodromalus aripo DeLeon									1							
Typhlodromalus manihoti Moraes				16	24							6				
Typhlodromalus peregrinus (Muma)					11											
Typhlodromalus sp.						49										
Typhlodromalus villacarmelensis Moraes			12													
Typhlodromina camelliae (Chant & Yoshida-Shaul)													56	35	2	1
Typhlodromips cananeiensis Gondim Jr. & Moraes	23	7	9		5		107	1								
Typhlodromips linharis El-Banhawy								13								
Typhlodromips sp.			10					10								
Typhlodromus annectens DeLeon				13					21		1					

Table 1. Number of specimens of each mite taxa (Arthropoda: Acari) collected in 1998 from euphorbiaceous plants (Euphorbiaceae) in localities of the State of São Paulo.

Locality	Plant species	Proportion of the total second food habit (%)			*N* (number of specimens)				*S* (number of species)				*H* (Shannon-Weiner diversity index)				*e* (Pielou uniformity index of species)				*d* (Pielou richness index of species)			
		$\%_p$	$\%_f$	$\%_g$	N	N_p	N_f	N_g	S	S_p	S_f	S_g	H	H_p	H_f	H_g	e	e_p	e_f	e_g	d	d_p	d_f	d_g
Cananéia	*A. triplinervea*	33	2	65	138	45	3	90	12	5	1	6	0.80	0.51	0.00	0.48	0.74	0.73	-	0.62	5.14	2.42	0.00	2.56
	P. glabrata	42	-	58	33	14	0	19	9	4	0	5	0.84	0.52	0.00	0.56	0.88	0.86	-	0.80	5.27	2.62	0.00	3.13
Pariquera-Açu	*A. glandulosa*	69	2	29	305	211	5	89	36	16	2	18	1.25	0.99	0.29	0.91	0.80	0.82	0.97	0.72	14.09	6.45	1.43	8.72
	A. sidifolia	66	12	22	269	180	31	58	19	11	3	5	1.05	0.76	0.34	0.60	0.82	0.73	0.71	0.86	7.41	4.43	1.34	2.27
	A. triplinervea	74	5	21	178	132	8	38	24	13	2	9	1.21	0.99	0.16	0.78	0.88	0.89	0.54	0.82	10.22	5.66	1.11	5.06
	A. cordatum	57	11	32	1254	714	140	400	40	10	6	24	1.20	0.71	0.65	0.99	0.75	0.71	0.84	0.72	12.59	3.15	2.33	8.84
	H. brasiliensis	28	11	61	522	144	59	319	26	10	3	13	0.99	0.44	0.30	0.73	0.70	0.44	0.63	0.65	9.20	4.17	1.13	4.79
	Sebastiania sp.	27	1	72	152	41	2	109	20	9	1	10	0.92	0.79	0.00	0.59	0.70	0.82	-	0.59	8.71	4.96	0.00	4.42
Piracicaba	*A. glandulosa*	10	54	36	3220	331	1722	1167	33	13	6	14	0.92	0.92	0.42	0.54	0.61	0.83	0.54	0.47	9.12	4.76	1.55	4.24
	A. sidifolia	1	92	7	4797	45	4481	334	15	4	4	7	0.48	0.53	0.32	0.59	0.41	0.88	0.54	0.70	3.80	1.81	0.82	2.38
	C. floribundus	4	87	9	11247	488	9789	970	32	14	6	12	0.52	0.76	0.26	0.62	0.34	0.66	0.34	0.57	7.65	4.84	1.25	3.68
	C. urucurana	1	81	18	1984	24	1599	361	14	5	4	5	0.46	0.63	0.21	0.30	0.40	0.91	0.34	0.44	3.94	2.90	0.94	1.56
	H. brasiliensis	6	30	65	1477	89	435	953	18	7	3	8	0.58	0.51	0.26	0.19	0.46	0.60	0.54	0.21	5.36	3.08	0.76	2.35
	H. crepitans	6	58	36	2295	132	1340	823	15	6	2	7	0.50	0.58	0.03	0.22	0.42	0.74	0.09	0.26	4.17	2.36	0.32	2.06
	J. princeps	7	1	92	511	36	3	472	14	5	2	7	0.22	0.57	0.28	0.06	0.19	0.81	0.92	0.07	4.80	2.57	2.10	2.24
	P. longifolium	7	51	42	3221	226	1647	1348	26	11	5	10	0.64	0.71	0.22	0.23	0.45	0.68	0.31	0.23	7.13	4.25	1.24	2.88
Euforbiaceous species group																								
Group 1		52	9	39	2851	1481	248	1122	71	28	9	34	1.54	1.12	0.77	1.23	0.83	0.78	0.80	0.80	20.26	8.52	3.34	10.82
Group 2		5	73	22	28752	1371	20953	6428	67	26	19	22	1.12	1.06	0.87	0.56	0.61	0.75	0.68	0.42	14.80	7.97	4.17	5.51

Table 2. Ecological parameters of mites collected in Cananéia, Pariquera-Açu and Piracicaba, State of São Paulo, in 1998.$\%_p$: proportion of predaceous mites; $\%_f$: proportion of phytophagous mites;$\%_g$: proportion of generalist mites; N: total number of specimens; S: total number of species; H: Shannon-Weiner species diversity index; e: Pielou species uniformity index; d: Pielou species richness index; subscripts p, f and g indicate the corresponding indices for predaceous, phytophagous and generalist mites, respectively.

TAXONOMY OF OPHIUROIDEA (ECHINODERMATA) FROM THE CONTINENTAL SHELF AND SLOPE OF THE SOUTHERN AND SOUTHEASTERN BRAZILIAN COAST.

Michela Borges [1,2] - Ana Maria Gouveia Monteiro[3] - Antonia Cecília Zacagnini Amaral[1]

Biota Neotropica v2(n2) – http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN02302022002

Date Received 07/16/2002

Revised 10/18/2002

Accepted 11/05/2002

[1]Depto Zool., Inst. de Biol., UNICAMP, CxP 6109 CEP–13083-970 Campinas, SP
[2]Pós-graduação UNESP-Rio Claro, SP CxP 199 CEP-13506-900 e-mail: michela_borges@hotmail.com
[3]Depto de Zool., UNESP, CxP 136 CEP-15001-970 S.J.Rio Preto, SP

Abstract – This study focuses on the ophiuroids collected during the Programme of Evaluation of the Living Resources of the Exclusive Economic Zone for the Brazilian coast (REVIZEE), South Score/Benthos, in the states of Rio de Janeiro (Ilha Grande Bay), São Paulo, Paraná, Santa Catarina and Rio Grande do Sul (Tramandaí) (24° 07,113' S and 29° 48,500' S; and 43° 46,759' W and 49° 06,800' W). Samples were collected on the continental shelf and slope (60-810 m) using the following equipment: van Veen, box corer and a rectangular dredge. Individuals were identified, measured and photographed under a stereomicroscope and a scanning electron microscope. Growth series of the species that contributed with more than 10 individuals were analysed. A total of 5044 individuals were collected and were represented by 29 species, which belonged to seven families. The most abundant species were Ophiura ljungmani and Ophiomisidium pulchellum, which represented 79.7% of the total number of individuals. The analyses and description of species as well as the organization of the growth series allowed the verification that some characteristics of morphological structures used for the identification of the group remain unaltered throughout the life of the organism, whilst others undergo alterations. We recorded two new occurrences for the Brazilian coast: Ophiostriatus striatus and Amphilimna mirabilis. The ophiuroid fauna is composed of species with wide distribution along the Brazilian coast, such as Ophiothrix angulata and Amphipholis squamata, species with occurrence restricted to certain areas, such as Ophioleptoplax brasiliana and Nudamphiura carvalhoi. Most species were collected within the bathymetry limits previously described for them.

Keywords – *taxonomy; Ophiuroidea; geographical distribution; bathymetric distribution; Brazil.*

Resumo – Este estudo foca os ofiuróides coletados durante o Programa de Avaliação do Potencial Sustentável dos Recursos Vivos da Zona Econômica Exclusiva (REVIZEE), Score Sul/Bentos, nos estados de Rio de Janeiro (Baía de Ilha Grande), São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Tramandaí) (24° 07.113' S e 29° 48.500' S; e 43° 46.759' W e 49° 06.800' W). As amostras foram coletadas na plataforma e talude continental (60-810 m de profundidade) usando os seguintes equipamentos: van Veen, "box corer" e uma draga retangular. Os indivíduos foram identificados, medidos e fotografados em um estereomicroscópio e um microscópio eletrônico de varredura. Séries de crescimento das espécies com mais de 10 exemplares foram analisadas. Do total de 5044 indivíduos, foram identificadas e descritas 29 espécies pertencentes a sete famílias, sendo que as mais abundantes foram Ophiura ljungmani e Ophiomisidium pulchellum, representando 79,7 % do total amostrado. A análise e descrição das espécies assim como a organização das séries de crescimento, permitiram constatar que algumas estruturas morfológicas utilizadas para a identificação do grupo permanecem inalteradas durante toda vida do organismo, enquanto outras passam por alterações. Foram registradas duas ocorrências novas para a costa brasileira: Ophiostriatus striatus e Amphilimna mirabilis. A fauna de ofiuróides está constituída tanto por espécies com ampla distribuição na costa brasileira, como Ophiothrix angulata e Amphipholis squamata, quanto por aquelas com ocorrência restrita a determinadas regiões, como Ophioleptoplax brasiliana e Nudamphiura carvalhoi. A maioria das espécies foi amostrada dentro dos limites batimétricos já registrados para cada uma delas.

Palavras-chave – *taxonomia; Ophiuroidea; distribuição geográfica; batimetria; Brasil.*

1. INTRODUÇÃO

Os Echinodermata compreendem atualmente cerca de 6.600 espécies recentes e mais de 13.000 fósseis. Estão entre os mais diversificados, abundantes e adaptados organismos da macrofauna bêntica (Hendler et al. 1995).

A classe Ophiuroidea com aproximadamente 2.000 espécies, 250 gêneros e 25 famílias é, sem dúvida, a mais amplamente adaptada entre os equinodermos e ocorre desde regiões polares a tropicais e da zona entremarés a grandes profundidades (Hendler 1996). Segundo este mesmo autor, a importância do grupo nas comunidades bentônicas é refletida em sua abundância e distribuição. De acordo com Ambrose (1993), tem um relevante papel na ecologia de comunidades marinhas, mas a dimensão deste, inclusive suas interações com outros organismos, raramente tem sido verificada. Hyman (1955) atribuiu parte do sucesso do grupo à sua motilidade, pequeno tamanho e habilidade para utilizar fendas, espaços sob pedras e outros refúgios naturais como proteção. Ocorrem em diferentes hábitats marinhos, com densidade muitas vezes elevada, devido ao comportamento gregário de muitas espécies, implicando na existência de uniformidade estrutural por longo período de tempo numa dada área (Monteiro 1987). Na sua maioria, são animais onívoros e exploram diversas fontes de alimento, incluindo fitoplâncton, zooplâncton e matéria orgânica depositada no fundo ou em suspensão (Monteiro 1987).

Os ofiuróides foram utilizados na caracterização de comunidades bentônicas marinhas, por Thorson (1957). Estudos desta natureza foram desenvolvidos por Barnard & Ziesenhenne (1961), na região sul da Califórnia, com o objetivo de verificar a importância destes animais para a estabilidade de comunidades marinhas de fundo. Foram também utilizados como bioindicadores de ambientes poluídos. Harmelin et al. (1981) encontraram Ophiocomina nigra em abundância em uma área impactada por esgotos de origem doméstica na região de Marselha (França), sugerindo que essa espécie apresenta melhores condições de vida em ambientes onde ocorre grande concentração de matéria orgânica.

Segundo Monteiro (1987), a pressão de predadores tem sido considerada entre outros, um dos fatores que interferem ou controlam a existência dos bancos de ofiuróides. Para Fell (1966), os peixes são seus principais predadores, ignorando até mesmo os espinhos aguçados presentes em algumas espécies. Vannucci (1963), Kawakami (1975), Zaneti-Prado (1978), Allen (1982), Fujita (1996) e Manso & Farias (1999) avaliaram a participação dos ofiuróides na dieta alimentar de peixes. Capítoli & Monteiro (2000) sugeriram que esta participação está relacionada principalmente às altas densidades de ofiuróides encontradas em algumas regiões, uma vez que seria mais vantajosos para o predador encontrar maior número de organismos em menor tempo possível.

Estes equinodermos nunca constituíram um importante item comercial para o homem, embora durante o século XVII, ovas destes animais eram consumidas na Indonésia (Hendler et al. 1995). Segundo estes autores, ao contrário de outras classes de equinodermos, como Asteroidea e Echinoidea, não são utilizados no comércio de "souvenirs" já que sua beleza frágil desaparece quando secos.

Os estudos sobre ofiuróides na costa brasileira ainda são insuficientes para se conhecer a real diversidade existente. Até a metade da década de 80 as pesquisas eram frutos de projetos isolados que visavam estudar a ecologia de grupos específicos. Atualmente há uma preocupação maior em associar as espécies às variáveis ambientais, principalmente temperatura, salinidade e tipo de fundo (Manso & Absalão 1988, Absalão 1990, Petti 1997); o que têm mostrado ser de grande importância na compreensão da distribuição e atividade da fauna.

Até o momento, cerca de 100 espécies de ofiuróides já foram registradas na costa brasileira, no entanto, a maioria dos estudos realizados restringem-se à ocorrência das mesmas. Os primeiros registros de ofiuróides para o Brasil foram efetuados por Verril (1868) *apud* Monteiro (1987) na região de Abrolhos. Posteriormente, outros trabalhos foram publicados, abordando aspectos taxonômicos e de distribuição geográfica, como os de Tommasi (1965, 1967a, b, 1970, 1985), Lima-Verde (1969), Albuquerque (1978, 1986), Monteiro (1987, 1990), Monteiro et al. (1992), Tommasi & Aron (1988), Tommasi et al. (1988a, b), Albuquerque & Guille (1991), Manso (1991), Albuquerque et al. (2001) e Borges (2001). Uma síntese sobre o conhecimento dos Echinodermata da costa brasileira do Estado de São Paulo é apresentada por Hadel et al. (1999). Informações sobre a biologia e a ecologia do grupo são apresentadas em alguns trabalhos, entre os quais devem ser mencionados o de Boffi (1972) que estudou especificamente os ofiuróides de fital; os de Monteiro (1987, 1990) que analisou os ofiuróides do litoral norte do Estado de São Paulo e mais recentemente Heitor (1996) os da Bacia de Campos (RJ).

Neste trabalho são identificados os ofiuróides da região sul-sudeste brasileira, analisando as estruturas externas com auxílio de fotomicrografias, que proporcionam maior precisão na identificação, já que estas estruturas são de grande importância para a sistemática do grupo. Foram também verificadas variações nas séries de crescimento das diferentes espécies, assim como as distribuições batimétrica e geográfica, ampliando o conhecimento sobre os ofiuróides da costa brasileira. Para tanto, foi examinado material procedente do Programa REVIZEE - Score Sul/Bentos, um dos componentes do "Programa de Avaliação do Potencial Sustentável dos Recursos Vivos da Zona Econômica Exclusiva", que tem como propósito estudar a fauna

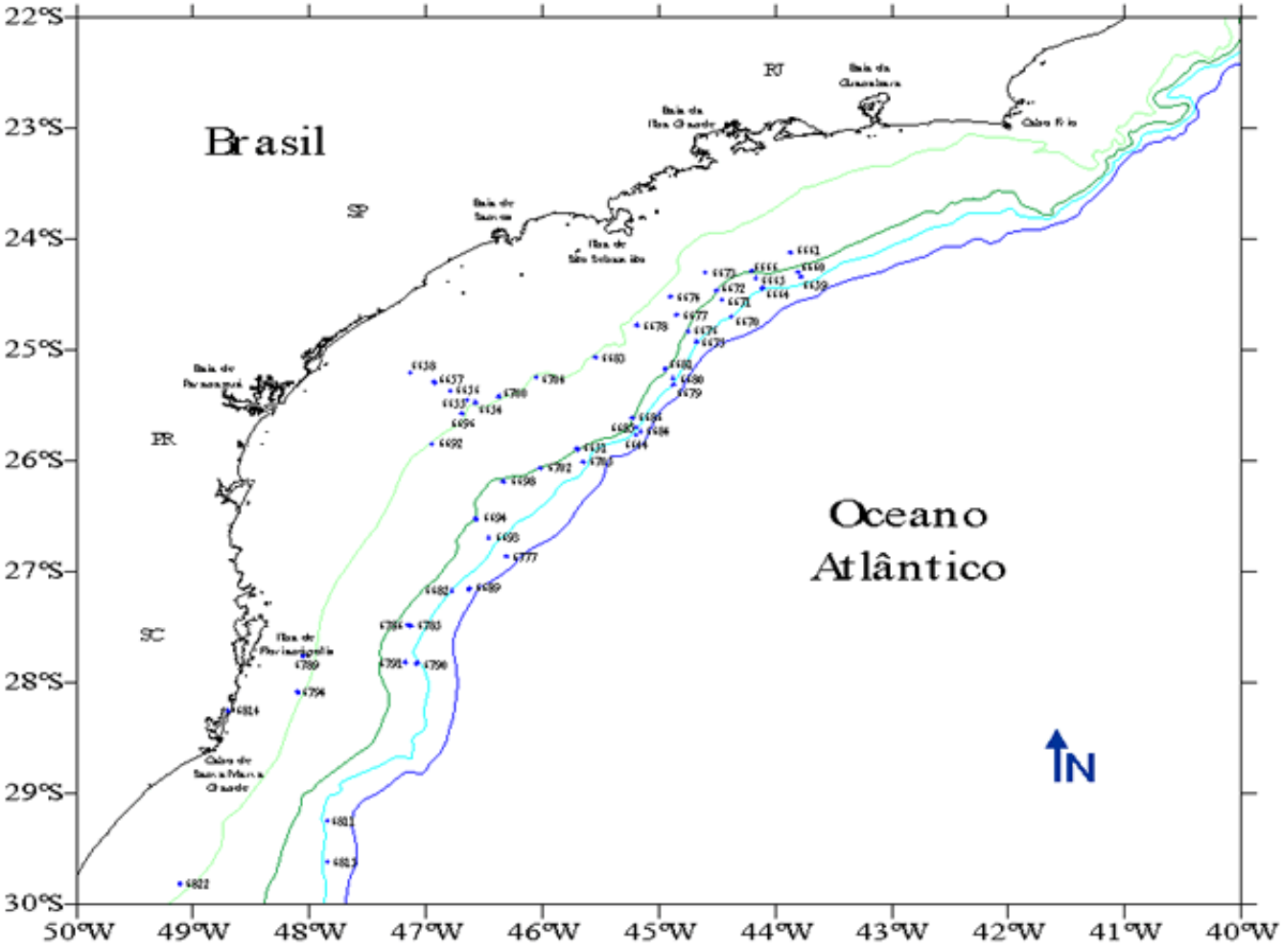


Figura 1. *Mapa da área de estudo e distribuição das estações com ocorrência de Ophiuroidea.*

bentônica da plataforma externa e talude continental, para fins de manutenção da Zona Econômica Exclusiva do Brasil. Projetos como o Revizee são de grande importância na conservação e gestão da biodiversidade, por constituírem a base para a elaboração de programas de monitoramento dos ecossistemas, exploração ou preservação de espécies comercialmente importantes, além da avaliação de impacto ambiental.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. *Caracterização da Área de Estudo*

A área de estudo do Programa REVIZEE Score Sul/ Bentos inclui a região sul sudeste, entre o Cabo de São Tomé (RJ) e o Arroio Chuí (RS), cobrindo a plataforma externa e parte do talude, entre as isóbatas de 60 a 810 m de profundidade. Neste trabalho, a área estudada envolve os estados do Rio de Janeiro (Baia de Ilha Grande), São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Tramandaí), compreendendo, respectivamente, as latitudes 24° 07.113' S e 29° 48.500' S e longitudes 43° 46.759' W e 49° 06.800' W (Fig.1).

De acordo com Figueiredo & Madureira (1999) a plataforma continental entre Vitória (ES) e Arroio Chuí (RS) apresenta largura variável, atingindo seu máximo (250 km) no embaiamento de São Paulo (da Ilha de São Sebastião-SP ao Cabo de Santa Marta Grande-SC) e a quebra da plataforma ocorre ao redor de 200 m.

A plataforma externa, a quebra da plataforma e o talude superior apresentam, ao longo de toda a extensão do Embaiamento de São Paulo, a presença de vales e canais, indicando para a maior parte da área, nessas profundidades, uma topografia bastante irregular (Mahiques 1998).

O talude continental apresenta grandes variações,

com áreas menos inclinadas entre o sul do Estado de São Paulo e o norte da cidade de Rio Grande (Figueiredo & Tessler 1999), as demais regiões, entre Cabo Frio e São Sebastião, apresentam declividades intermediárias (Alves & Ponzi 1984).

Com relação às características sedimentológicas, Furtado & Mahiques (1990) relatam que a plataforma continental ao norte do Estado de São Paulo é marcada por grande variabilidade de tipos sedimentológicos, conferindo certo grau de complexidade ao padrão de sedimentação na área. Há um domínio de areias finas e muito finas na plataforma continental.

Segundo Figueiredo & Madureira (1999), a plataforma continental ao norte da Ilha de São Sebastião é recoberta predominantemente por areia. Observa-se pequenas ocorrências de províncias de areia lamosa e de lama cascalhosa. Bolsões de areia lamosa e de lama arenosa ocorrem na plataforma média ao largo da Baía de Ilha Grande (RJ). A plataforma interna ao sul da Ilha de São Sebastião apresenta uma ampla distribuição de areias, predominando as areias finas e muito finas (Figueiredo & Tessler 1999). As lamas predominam sobre toda a extensão da plataforma média e externa nessa região, avançando sobre a plataforma interna a norte da Ilha de Santa Catarina. Exceção ocorre na plataforma continental média ao largo da Baía de Paranaguá, onde tem-se uma ampla faixa de areia lamosa (Figueiredo & Madureira 1999).

O talude continental entre Cabo Frio e São Sebastião é caracterizado por uma sedimentação lamosa, dominantemente síltica, cuja fração arenosa é constituída quase totalmente por componentes biodetríticos, principalmente foraminíferos (Alves & Ponzi 1984).

2.2. *Procedimento e Tratamento das Amostras*

As coletas do Programa REVIZEE-Score Sul/Bentos foram efetuadas durante os meses de dezembro de 1997 e janeiro de 1998 nos estados do Rio de Janeiro e São Paulo e no mês de março de 1998 no Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul.

Para amostragem da macrofauna bêntica foram realizados cinco cruzeiros oceanográficos com o N/Oc. "Prof. W. Besnard" do Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo (IO/USP), baseados em transectos, espaçados em aproximadamente 20 milhas náuticas. Em cada cruzeiro foram demarcados de dois a seis transectos e um número total de 15 a 29 estações oceanográficas (Tabela 1). Estas variações ocorreram devido, principalmente, às condições climáticas e as particularidades morfológicas do fundo. Em cada estação, sempre no início das atividades, foi efetuado o lançamento do CTD para obtenção dos dados hidrográficos (profundidade, temperatura, condutividade e luz).

Após posicionamento com GPS foram efetuadas coletas da fauna bentônica utilizando-se um pegador van Veen (0,1 m^2 de área e com capacidade de 20 l), um "box corer" (0,1 m^2 de área, 30 x 30 x 60 cm, e 54 l) e uma draga (boca de 80 x 27 cm de abertura e malha interna entrenós de 0,5 cm). Inicialmente foi utilizado o van Veen e, sendo esse lance bem sucedido (mínimo de 10 l de sedimento amostrado) procedeu-se o lançamento do "box corer".

Nas estações de sedimento arenoso ou areno-lodoso, ou nas quais não houve recuperação satisfatória das amostragens com van Veen ou "box corer", efetuou-se o

Cruzeiro	Período	Área	Latitude (°S)	Longitude (°W)	Nº Radiais	Nº Estações CTD	Nº Amostras Bentônicas		
							van Veen	"box corer"	Draga
São Paulo-Rio de Janeiro									
Calibração	13 - 17/12/97	Arredores de Santos/SP	25°11.890' 25°53.580'	45°11.770' 47°08.090'	02	15 (6644 - 6658)	15	09	11
01/98	08 - 14/01/98	Santos/SP à Baía de Ilha Grande/RJ	24°07.113' 25°43.903'	43°46.759' 45°32.578'	06 (01 - 06)	29 (6659 – 6686)	22	10	17
02/98	17 - 22/01/98	Santos/SP à Baía de Paranaguá/PR	25°14.561' 27°09.148'	45°38.915' 46°57.024'	05 (07 - 11)	20 (6689 – 6705)	17	15	04
Paraná-Santa Catarina-Rio Grande do Sul									
05/98	12 - 19/03/98	Baía de Paranaguá/PR ao Cabo de Santa Marta/SC	26°51.760' 28°05.000'	46°18.470' 48°06.000'	06 (25 - 30)	26 (6777 – 6794)	22	20	01
06/98	20 - 28/03/98	Cabo de Santa Marta/SC à Tramandaí/RS	29°14.672' 29°48.500'	47°50.669' 49°06.800'	05 (31 - 35)	17 (6811 – 6822)	16	11	01

Tabela 1. *Cruzeiros oceanográficos, georeferenciamento e número de radiais, estações e amostras/equipamentos.*

Cruzeiro de 13 a 17/12/97 - Calibração - ao largo de Santos

Estação	Latitude		Longitude		Prof.	% Ca CO3	Classificação	% Areia	% Silte	% Argila	Classificação
	Graus	Minutos	Graus	Minutos	(metros)		Larsonneur et al. (1982)				Shepard (1954)
6644	25	45.80'	45	11.77'	485	16,67	Litoclástico	37,61	49,48	12,91	Silte arenoso
6651	25	53.58'	45	42.13'	256	28,10	Litoclástico	55,09	33,11	11,79	Areia siltica
6654	25	28.20'	46	34.50'	90	20,33	Litoclástico	30,33	56,42	13,25	Silte arenoso
6655	25	26.88'	46	38.85'	80	20,53	Litoclástico	25,00	63,64	11,36	Silte arenoso
6656	25	22.10'	46	47.50'	70	19,07	Litoclástico	64,68	28,70	6,62	Areia siltica
6657	25	17.30'	46	55.60'	60	17,80	Litoclástico	78,88	16,90	4,22	Areia
6658	25	11.89'	47	08.09'	50	16,17	Litoclástico	93,72	6,28	0,00	Areia

Cruzeiro de 8 a 14/01/98 - Santos (SP) a Baia de Ilha Grande (RJ)

Estação	Latitude (S)		Longitude (W)		Prof.	% Ca CO3	Classificação	% Areia	% Silte	% Argila	Classificação
	Graus	Minutos	Graus	Minutos	(metros)		Larsonneur et al. (1982)				Shepard (1954)
6659	24	20.527'	43	46.759'	505						
6660	24	17.678'	43	48.198'	314	43,77	Litobioclástico	50,81	36,80	12,39	Areia siltica
6661*	24	07.113'	43	52.198'	150						
6664	24	26.475'	44	06.554'	500						
6665	24	20.844'	44	09.913'	258	71,17	Bioclástico				
6666	24	17.129'	44	12.149'	163	80,37	Bioclástico				
6670	24	41.657'	44	22.645'	503	32,00	Litobioclástico	5,26	65,79	28,95	Silte argiloso
6671	24	32.910'	44	27.460'	260	49,83	Litobioclástico	63,56	25,51	10,93	Areia siltica
6672	24	27.751'	44	30.351'	166	84,80	Bioclástico				
6673	24	17.939'	44	35.983'	133	83,60	Bioclástico				
6674	24	31.080'	44	54.000'	122	43,67	Litobioclástico	49,01	41,43	9,56	Areia siltica
6675	24	55.379'	44	40.577'	512	31,93	Litobioclástico	5,71	58,61	35,68	Silte argiloso
6676	24	49.699'	44	44.965'	153	91,83	Bioclástico				
6677	24	40.747'	44	50.822'	137	91,50	Bioclástico				
6678	24	46.357'	45	11.135'	100	67,10	Biolitoclástico				
6679	25	18.874'	44	52.516'	808						
6680	25	15.064'	44	52.865'	258	54,30	Biolitoclástico	32,75	59,34	7,91	Silte arenoso
6681	25	11.000'	44	56.650'	167	75,20	Bioclástico				
6683	25	03.887'	45	32.578'	100	23,87	Litoclástico	26,50	55,12	18,37	Silte arenoso
6684	25	43.903'	45	09.500'	511	22,07	Litoclástico	41,97	34,82	23,21	Areia siltica
6685	25	41.820'	45	11.686'	282	13,30	Litoclástico	31,21	58,57	10,22	Silte arenoso
6686	25	37.021'	45	13.586'	153	84,30	Bioclástico				

* - Não houve coleta devido a problemas com o amostrador

Tabela 2. Posicionamento e características do sedimento (conforme Figueiredo & Tessler 1999) das estações oceanográficas com ocorrência de ofiuróides.

Cruzeiro de 17 a 22/01/98 - Santos (SP) a Baia de Paranaguá (PR)

Estação	Latitude (S)		Longitude (W)		Prof.	% Ca CO3	Classificação	% Areia	% Silte	% Argila	Classificação
	Graus	Minutos	Graus	Minutos	(metros)		Larsonneur *et al.* (1982)				Shepard (1954)
6689	27	09.148'	46	37.684'	532	21,97	Litoclástico	10,55	72,98	16,48	Silte argiloso
6692	25	50.629'	46	57.024'	100	19,40	Litoclástico	21,08	61,86	17,06	Silte arenoso
6693	26	41.273'	46	27.500'	430						
6694	26	31.269'	46	34.377'	270						
6696	25	34.154'	46	41.384'	92,3	18,40	Litoclástico	19,08	61,75	19,17	Silte argiloso
6698	26	10.907'	46	20.048'	242	43,87	Litobioclástico	60,94	26,04	13,02	Areia siltica
6700	25	24.912'	46	22.334'	100	16,83	Litoclástico	14,08	56,32	29,20	Silte argiloso
6702	26	03.677'	46	01.153'	357	25,37	Litoclástico	17,26	61,47	21,28	Silte argiloso
6704	25	14.561'	46	03.012'	97	19,47	Litoclástico	11,47	73,04	15,49	Silte argiloso
6705	26	00.412'	45	38.915'	430	24,17	Litoclástico	29,43	56,96	13,61	Silte arenoso

Cruzeiro de 12 a 19/03/98 - Baia de Paranaguá (PR) a Cabo de Santa Marta (SC)

Estação	Latitude (S)		Longitude (W)		Prof.	% Ca CO3	Classificação	% Areia	% Silte	% Argila	Classificação
	Graus	Minutos	Graus	Minutos	(metros)		Larsonneur *et al.* (1982)				Shepard (1954)
6777	26	51.760'	46	18.470'	500	25,83	Litoclástico	7,12	71,79	21,09	Silte argiloso
6782	27	10.850'	46	46.800'	480	31,33	Litobioclástico	39,76	55,00	5,24	Silte arenoso
6785	27	29.050'	47	07.680'	510	39,70	Litobioclástico	29,05	50,61	20,34	Silte arenoso
6786	27	28.700'	47	09.660'	380	67,40	Biolitoclástico				
6789	27	45.850'	48	03.000'	95	10,73	Litoclástico	26,70	61,33	11,97	Silte arenoso
6790	27	49.290'	47	04.490'	500	54,73	Biolitoclástico	26,53	34,80	38,67	Argila silticо arenosa
6791	27	48.78'	47	10.63'	358						
6794	28	05.000'	48	06.000'	100	15,27	Litoclástico	24,42	61,42	14,15	Silte arenoso

Cruzeiro de 20 a 28/03/98 - Cabo de Santa Marta (SC) a Tramandaí (RS)

Estação	Latitude (S)		Longitude (W)		Prof.	% Ca CO3	Classificação	% Areia	% Silte	% Argila	Classificação
	Graus	Minutos	Graus	Minutos	(metros)		Larsonneur *et al.* (1982)				Shepard (1954)
6811	29	14.672'	47	50.669'	506	49,77	Litobioclástico	52,76	32,70	14,53	Areia siltica
6814	29	15.000'	48	41.800'	103	12,03	Litoclástico	16,76	64,07	19,17	Silte argiloso
6815	29	36.600'	47	50.800'	502	49,63	Litobioclástico	26,42	59,57	14,02	Silte arenoso
6822	29	48.500'	49	06.800'	103	19,23	Litoclástico	20,37	56,68	22,95	Silte argiloso

Tabela 2. Posicionamento e características do sedimento (conforme Figueiredo & Tessler 1999) das estações oceanográficas com ocorrência de ofiuróides.

lançamento da draga retangular a uma velocidade aproximada de dois nós durante cinco minutos. Devido a perda de material por entupimento da malha, a dragagem não foi utilizada em fundos lamosos. No total foram coletadas 92 amostras obtidas com o pegador van Veen, 65 com o "box corer" e 34 com a draga.

As amostras da macrofauna foram lavadas com água do mar, em peneiras sobrepostas com malha de 1,0 e 0,5 mm. Os animais maiores, previamente separados, foram fixados em formol a 4%; o sedimento retido, em formol a 6% e, em seguida, guardado em camburões de 50 l, para ser então triado em microscópio estereoscópico. Após uma primeira triagem todo material foi fixado em álcool 70%.

Foram realizadas coletas em 107 estações (Tabela 1) e na Tabela 2 estão reunidos os dados referentes ao georreferenciamento, profundidade e as análises de sedimento de 49 das 51 estações com ocorrência de ofiuróides.

2.3. *Tratamento dado aos Ophiuroidea*

Com o auxílio de um microscópio estereoscópico, os ofiuróides foram separados por estação de coleta, e então procedeu-se a identificação das espécies, utilizando as chaves de Fell (1960) e Tommasi (1970, 1999), além de outras publicações especializadas. Foram analisados todos os exemplares e para a caracterização das espécies utilizou-se o maior e melhor conservado. O diâmetro do disco dos indivíduos de maior porte foi medido com auxílio de um paquímetro digital Mitutoyo CD-6"CS e os menores com ocular micrométrica "Ernst Leitz Wetzlar". As espécies foram fotografadas em um sistema fotográfico WILD MPS52 acoplado a um estereomicroscópio WILD M5.

Foram analisadas séries de crescimento daquelas espécies com número de indivíduos superior a 10 (quando em bom estado de conservação) e estas foram também fotografadas em microscópio eletrônico de varredura (MEV). Para realização destas fotos, os exemplares de cada espécie foram retirados do álcool 70% e secos em placas de Petri. Posteriormente foram colados aos "stubs" com o auxílio de fita adesiva dupla face e, em seguida foi realizada a metalização com ouro. Depois de metalizados foram colocados no MEV e as fotografados.

O material examinado foi depositado no Museu de História Natural (MHN) da Universidade Estadual de Campinas e identificado pelas siglas MHN-BOPH/MB.

3. RESULTADOS

A sistemática da classe Ophiuroidea é ainda muito discutida. Várias classificações foram propostas, como as de Müller & Troschel (1842), Lyman (1882), Verril (1899), H.L.Clark (1915) e Matsumoto (1917) *apud* Hendler (1996). Spencer & Wright (1966) reconheceram três ordens de ofiuróides recentes: Oegophiurida (com uma espécie extinta), Phrynophiurida e Ophiurida. A Ordem Phrynophiurida é composta de duas Subordens: Ophiomyxina e Euryalina, caracterizadas pela presença de um tegumento denso e espesso. A ordem Ophiurida inclui indivíduos com tegumento reduzido e com disco e placas do braço relativamente robustas. Dentro desta ordem, os referidos autores reconheceram as Subordens Chilophiurina, Laemophiurina e Gnathophiurina, que apresentam distinções baseadas na morfologia esquelética interna. Hendler (1996) em suas considerações sistemáticas sobre os ofiuróides refere-se a duas Subordens: Euryalae e Ophiurae, incluindo respectivamente os animais com braços ramificados e os de braços simples. A base para esta separação foi a natureza da articulação dos braços, uma característica segundo Hendler (1996), mal definida. Novos conceitos, com bases filogenéticas são discutidos atualmente. Smith et al. (1995) publicaram uma análise cladística da classe substanciada em 43 caracteres morfológicos e concluíram que a taxonomia dos Ophiuroidea necessita de uma completa revisão. Hendler (1996) sugere a necessidade de análises mais compreensivas e revisão do conjunto de caracteres utilizados nestas classificações. Neste trabalho foi utilizada a classificação proposta por Spencer & Wright (1966) e seguida por Hendler (1996).

Do total de 4.969 indivíduos amostrados, foram identificadas 25 espécies, pertencentes a sete famílias, sendo que as mais abundantes foram *Ophiura ljungmani* (52,2%) e *Ophiomisidium pulchellum* (28,7%).

3.1. *Lista de Táxons*

OPHIOMYXIDAE Ljungman, 1866
Ophioleptoplax H.L.Clark, 1911
O. brasiliana Tommasi & Abreu, 1974
OPHIACANTHIDAE Perrier, 1891
Ophiacantha Müller & Troschel, 1842
O. brasiliensis Tommasi & Abreu, 1974
O. cosmica Lyman, 1878
Ophiomyces Lyman, 1869
O. frutectuosus Lyman, 1869
OPHIURIDAE Müller & Troschel, 1840
Ophiomastus Lyman, 1878
O. satelitae Tommasi & Abreu, 1974
Ophiomisidium Köehler, 1914
O. pulchellum (W. Thomsom, 1877)
Ophiura Lamarck, 1801
O. ljungmani (Lyman, 1878)
Amphipholizona H.L.Clark, 1915
A. delicata H.L.Clark, 1915
Ophiomusium Lyman, 1869
O. anaelisae Tommasi & Abreu, 1974
OPHIOLEUCIDAE Matsumoto, 1915
Ophiostriatus Madsen, 1983
O. striatus (Mortensen, 1933)
OPHIACTIDAE Matsumoto, 1915
Ophiactis Lutken, 1856
O. brasiliensis Manso, 1988b
O. lymani Ljungman, 1871
O. savignyi (Müller & Troschel, 1842)
AMPHIURIDAE Ljungman, 1867
Amphilimna Verrill, 1899
A. olivacea (Lyman, 1869)
A. mirabilis (H.L.Clark, 1941)
Amphioplus Verrill, 1899
A. albidus (Ljungman, 1867)
A. lucyae Tommasi, 1971
Amphipholis Ljungman, 1866
A. squamata (Delle Chiaje, 1828)
Amphiura Forbes, 1843
A. complanata Ljungman, 1867
A. flexuosa Ljungman, 1867
A. joubini Köehler, 1912
A. mülleri Marktanner-Turnerstscher, 1887
Nudamphiura Tommasi, 1965
N. carvalhoi Tommasi, 1965
OPHIOTRICHIDAE Ljungman, 1866
Ophiothrix Müller & Troschel, 1840
O. angulata (Say, 1825)
O. rathbuni Ludwig, 1882

3.2. *Taxonomia*

ORDEM PHRYNOPHIURIDA Matsumoto, 1915

OPHIOMYXIDAE

***Ophioleptoplax brasiliana* Tommasi & Abreu 1974**

(Fig.2a, b)

Ophioleptoplax brasiliana Tommasi & Abreu 1974: 27, fig. 6; Manso 1991: 11.

Material examinado. Três exemplares: um Est. 6644 (MHN-BOPH/MB-01), um Est. 6675 (MHN-BOPH/MB-52) e um Est. 6684 (MHN-BOPH/MB-70). Lat: 24°56.37´- 25°45.80´S; Long: 44°40.57´- 45°11.77´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 7,0 a 13,02 mm. Disco coberto por tegumento, sem escamas, espinhos ou grânulos (Fig.2a). Escamas e escudos radiais não evidentes. Dois corpúsculos calcários de formato irregular situados na região radial do disco, na base dos braços. Região ventral interradial também coberta somente por tegumento. Escudo oral pequeno, semi-losangular, com uma projeção mediano-posterior. Escudos adorais bem desenvolvidos, maiores que o oral, contíguos proximalmente e com o bordo distal tocando a primeira placa braquial ventral (Fig.2b). Mandíbulas robustas e com uma série irregular de papilas orais espiniformes de cada lado e no ápice. Segundo par de poro tentacular amplo, totalmente fora da fenda oral, ao lado do escudo adoral. Superfície braquial dorsal revestida por pele delgada. Primeira placa braquial ventral triangular, posteriores semi-retangulares, com reentrâncias laterais onde se alojam os amplos poros tentaculares. Placas laterais bem desenvolvidas. Não há escamas tentaculares. Quatro espinhos braquiais afilados, com dentículos marginais.

Comentários. Dos três exemplares coletados, em apenas um foi possível observar corpúsculos calcáreos alongados, espalhados pela superfície dorsal do disco, como mencionado na descrição original de Tommasi & Abreu (1974) e por Manso (1991). Notou-se principalmente corpúsculos de formato irregular na base dos braços. As demais características coincidem com aquelas mencionadas na descrição original de Tommasi & Abreu (1974).

Distribuição Batimétrica. 15-520 m. Tommasi & Abreu (1974) coletaram *Ophioleptoplax brasiliana* em profundidades entre 48 e 148 m; Tommasi et al. (1988a) a 78 m; Manso (1988a) entre 75 e 120 m e em 1991 de 56 a 78 m e Monteiro (1990, 1997) entre 15 e 120 m. No presente estudo foi encontrada entre 480 e 520 m.

Distribuição Geográfica. Atlântico Sul: Brasil (sudeste).

ORDEM OPHIURIDA Müller & Troschel, 1840

OPHIACANTHIDAE

***Ophiacantha brasiliensis* Tommasi & Abreu 1974**

(Fig.2c, d)

Ophiacantha brasiliensis Tommasi & Abreu 1974: 25, fig. 5.

Material Examinado. Cinco exemplares: quatro Est. 6661 (MHN-BOPH/MB-25) e um Est. 6686 (MHN-BOPH/MB-76). Lat: 24°07.63´- 25°36.98´S; Long: 45°13.57´- 45°51.89´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 1,2 a 1,9 mm. Disco pequeno e delicado, com reentrâncias radiais e interradiais, coberto por pequenos espinhos afilados com dentículos vítreos no ápice e região mediana destes espinhos (Fig.2c). Escudos radiais afilados, mais longos que largos, unidos entre si e situados na depressão da reentrância radial do disco. Região ventral interradial sem espinhos, exceto na porção marginal, onde há alguns espinhos com poucos dentículos vítreos ou nenhum. Fenda bursal não evidente. Escudos orais alongados, estreitos anteriormente e levemente arredondados na porção posterior. Adorais grandes, maiores que os orais, unidos proximalmente (Fig.2d). Uma papila oral de cada lado da mandíbula, afilada, espiniforme. Infradental robusta e retangular. Vértebras dilatadas no bordo distal, aparentando a presença de nódulos nos braços. Placa braquial dorsal pequena, com formato de leque, levemente curva no bordo distal e truncada no proximal. Placa braquial ventral mais larga do que longa, com uma leve saliência na margem proximal. Placas braquiais laterais bem desenvolvidas, tocando-se dorsal e ventralmente. Uma escama tentacular espiniforme. Sete espinhos braquiais afilados nos primeiros segmentos. Espinhos superiores maiores. Demais segmentos braquiais com cinco espinhos decrescendo para quatro na extremidade do braço.

Distribuição Batimétrica. 145-180 m. Tommasi & Abreu (1974) coletaram *Ophiacantha brasiliensis* a 180 m de profundidade; Heitor (1996) a 147 m. No presente trabalho, a espécie foi encontrada a 147 m.

Distribuição Geográfica. Atlântico Sul: Brasil (sudeste).

Figura 2. Ophioleptoplax brasiliana: **a**- *v. dorsal;* **b**- *v. ventral (dd=13,02 mm);* Ophiacantha brasiliensis: **c**- *v. dorsal;* **d**- *v. ventral (dd= 1,9 mm).*

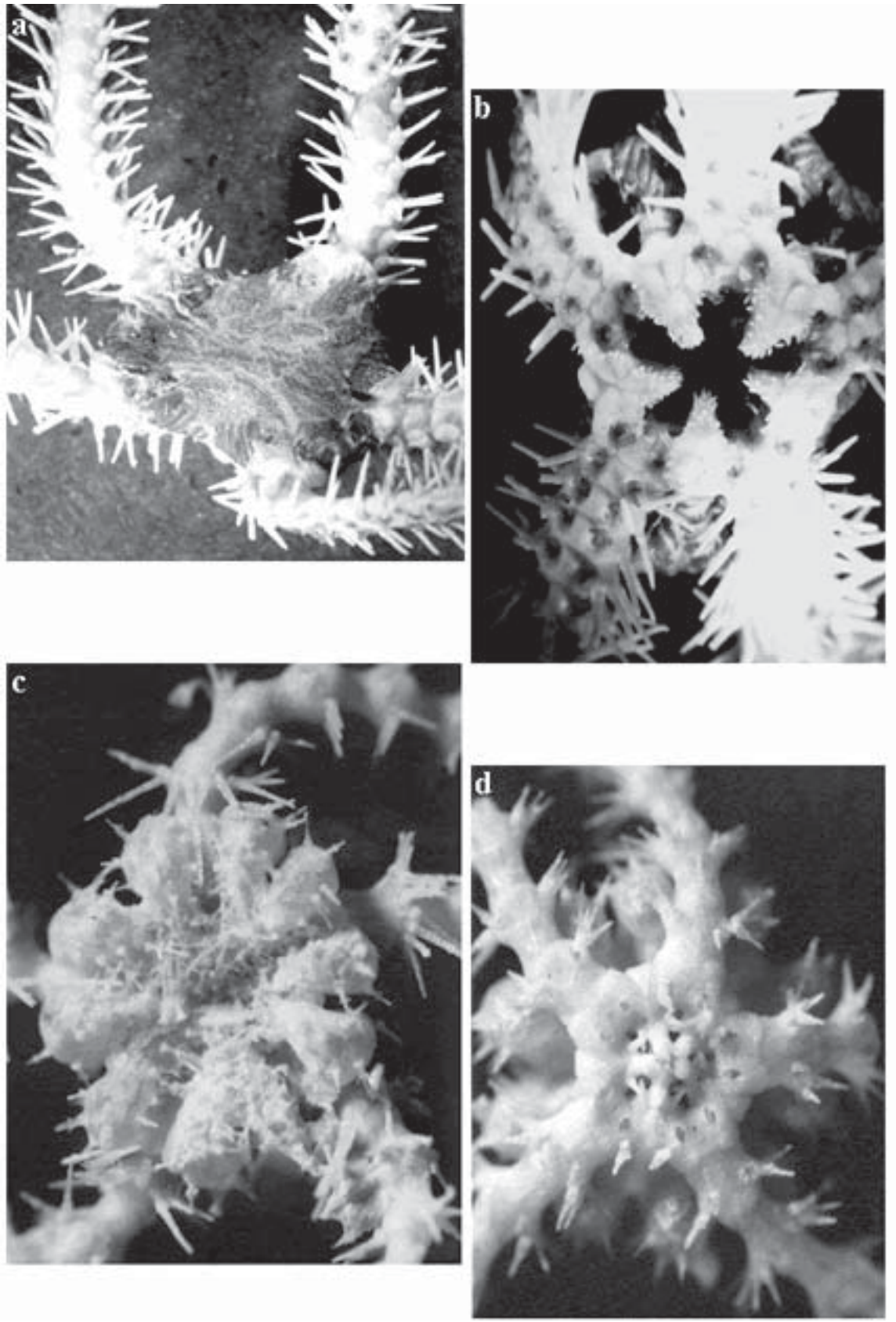


Figura 2. Ophioleptoplax brasiliana: ***a-*** *vista dorsal;* ***b-*** *v. ventral (dd=13,02 mm);* Ophiacantha brasiliensis: ***c-*** *v. dorsal;* ***d-*** *v. ventral (dd= 1,9 mm).*

Ophiacantha cosmica Lyman 1878
(Figs. 3a-c; 4a-d; 5a-d; 6a-c; 7a-d)

Ophiacantha cosmica Lyman 1878:146, est. X, figs. 251-254, 262, 265, 269, 270; Tommasi 1970: 17, figs. 6-7; Paterson 1985: 38, fig. 17; Albuquerque & Guille 1991: 3.

Material Examinado. 307 exemplares: dois Est. 6651 (MHN-BOPH/MB-03); cinco Est. 6659 (MHN-BOPH/MB-15); nove Est. 6661 (MHN-BOPH/MB-26); 171 Est. 6679 (MHN-BOPH/MB-59); um Est. 6681 (MHN-BOPH/MB-63); 10 Est. 6684 (MHN-BOPH/MB-71); 100 Est. 6686 (MHN-BOPH/MB-77); seis Est. 6693 (MHN-BOPH/MB-85); dois Est. 6786 (MHN-BOPH/MB-140) e um Est. 6811 (MHN-BOPH/MB-139). Lat: 24°07.63´- 29°14.67´S; Long: 43°46.75´-47°50.66´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 1,0 a 7,72 mm. Disco com reentrâncias interradiais, coberto por pequenos espinhos afilados com dentículos hialinos na superfície (Fig.5a). Não são evidentes escamas sobre o disco (Fig.3a). Escudos radiais mais longos que largos, afilados, totalmente separados entre si (Fig.4a). Região interradial ventral com os mesmos grânulos da face dorsal, porém em número bem menor. Fendas bursais alargadas. Escudos orais mais largos que longos, afilados anteriormente, lateralmente curvos, com uma saliência na porção mediana distal. Escudos adorais grandes, maiores que os orais, unidos anteriormente (Fig.3b, c). De três a quatro papilas orais afiladas em cada meia mandíbula, sendo a distal maior e com a extremidade arredondada. Uma infradental bem desenvolvida e ovalada no ápice (Fig.6a). Vértebras dilatadas no bordo distal, dando aos braços aparência nodulosa. Placas braquiais dorsais pequenas, com o bordo distal curvo em formato de leque, em alguns segmentos braquiais a placa dorsal pode ser semi-losangular. Placas ventrais mais largas que longas, subpentagonais, com a porção proximal levemente afilada e a distal curva (Fig.7a). Placas braquiais laterais bem desenvolvidas, tocando-se tanto na porção dorsal quanto na ventral. Uma pequena escama tentacular afilada (Fig.7a). Espinhos braquiais bem afilados e longos com dentículos em toda extensão (Figs.3b, 7a). Sete espinhos da região basal à mediana do braço e cinco ou seis nos segmentos posteriores.

Comentários. Lyman (1878) na descrição original de *Ophiacantha cosmica* menciona a presença de sete papilas orais em cada mandíbula de um indivíduo com 18 mm. Tommasi (1970) analisando esta espécie cita a presença de quatro papilas orais em cada meia mandíbula de um exemplar de 2,5 mm de diâmetro do disco. Paterson (1985) refere-se a presença de três a quatro papilas em um espécime com 19,5 mm dd. No material examinado observou-se uma variação de três a quatro papilas.

Série de Crescimento. Foram examinados quatro exemplares com as seguintes medidas dd: MHN-BOPH/MB-59: 2,36; 3,55 mm; MHN-BOPH/MB-15: 4,95 mm e MHN-BOPH/MB-85: 7,14 mm.

Escudos radiais unidos posteriormente nos dois exemplares menores (Fig.4c, d) e totalmente separados nos dois indivíduos maiores (Fig.4a, b). Espinhos do disco menos robustos e numerosos no indivíduo menor (Fig.5d) do que nos três maiores (Fig.5a-c). Região ventral interradial dos dois exemplares menores coberta por espinhos afilados bífidos ou trífidos; nos dois indivíduos maiores esta região é coberta por escamas, poucos espinhos pequenos e afilados. A configuração das papilas orais é semelhante em indivíduos de diferentes tamanhos, exceto pela presença de quatro papilas orais em algumas mandíbulas de exemplares maiores (Fig.6). Placas braquiais dorsais losangulares nos exemplares de 2,36 e 3,55 mm de diâmetro do disco; os indivíduos com 4,95 e 7,14 mm dd com placas braquiais dorsais em forma de leque, algumas losangulares. Placas ventrais levemente arredondadas nos dois menores (Fig.7c, d) e sub-pentagonais nos dois maiores (Fig.7a, b). Exemplar menor com quatro espinhos braquiais, no de 3,55 mm, cinco espinhos e nos dois espécimes maiores, sete.

Distribuição Batimétrica. 40-4005 m. Lyman (1878) amostrou *Ophiacantha cosmica* em profundidades entre 630 e 4005 m; Tommasi (1970), Tommasi et al. (1988a, b) entre 40 e 480 m; Paterson (1985), de 2509 à 3566 m; Manso (1988a) a 128 m; Albuquerque & Guille (1991) de 48 a 120 m; Sumida (1994) entre 136 e 600 m e Monteiro (1997) de 134 a 600 m. Neste estudo a espécie foi coletada entre 140 e 810 m.

Distribuição Geográfica. Índico: região sul, Nova Guiné; Pacífico: Panamá (Golfo do Panamá), Perú, Chile; Atlântico: África (sul); Brasil (Alagoas e sudeste-sul); Argentina (norte); Antártica (Ilhas Crozet e Príncipe Eduardo).

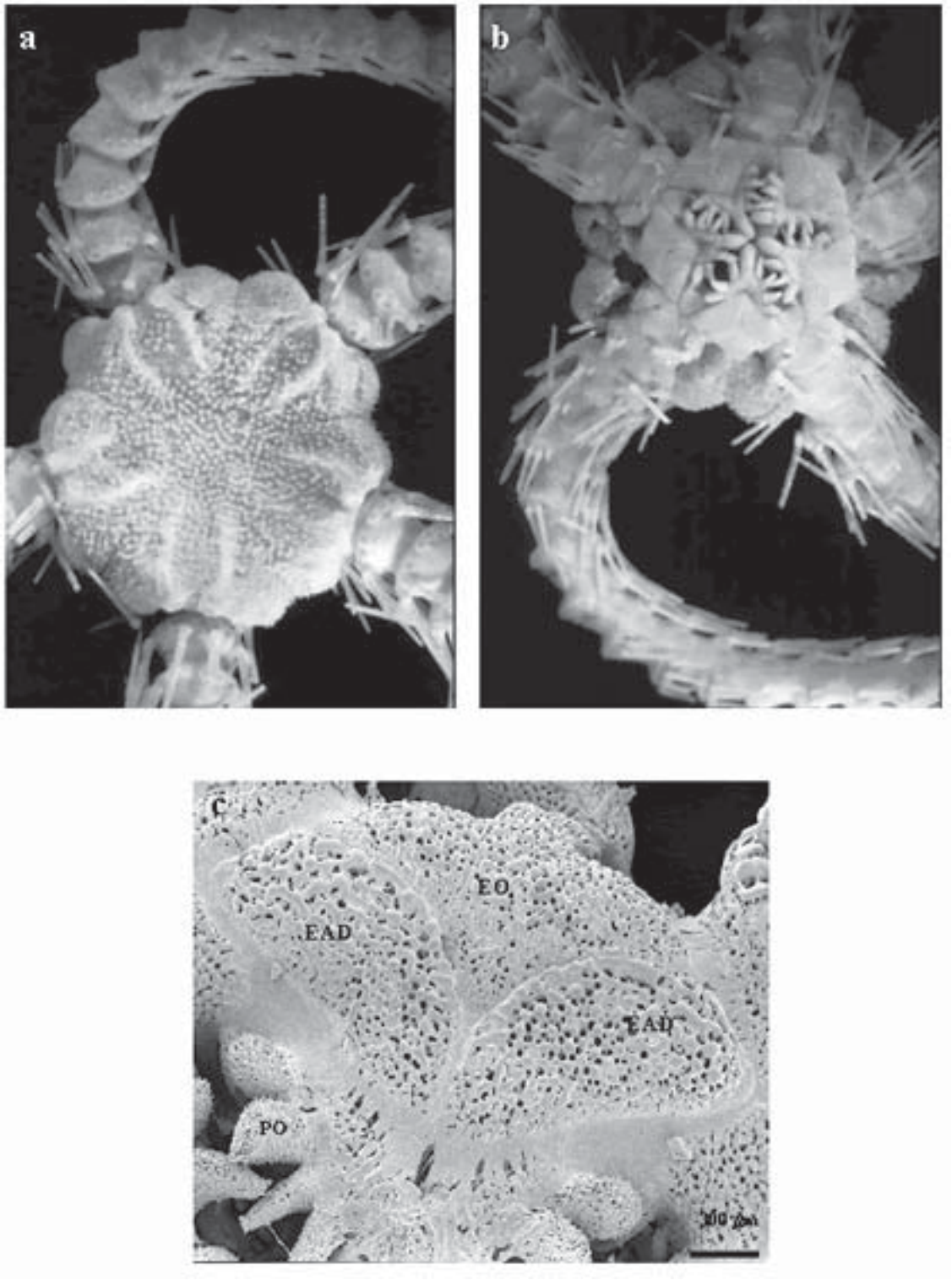


Figura 3. Ophiacantha cosmica*: **a**- vista dorsal (dd= 7,72 mm); **b**- v. ventral (dd= 7,72 mm); **c**- v. parcial ventral do disco, com detalhes dos escudos oral e adorais e das papilas orais (dd= 7,14 mm). **EO**- escudo oral; **EAD**- escudo adoral; **PO**- papilas orais.*

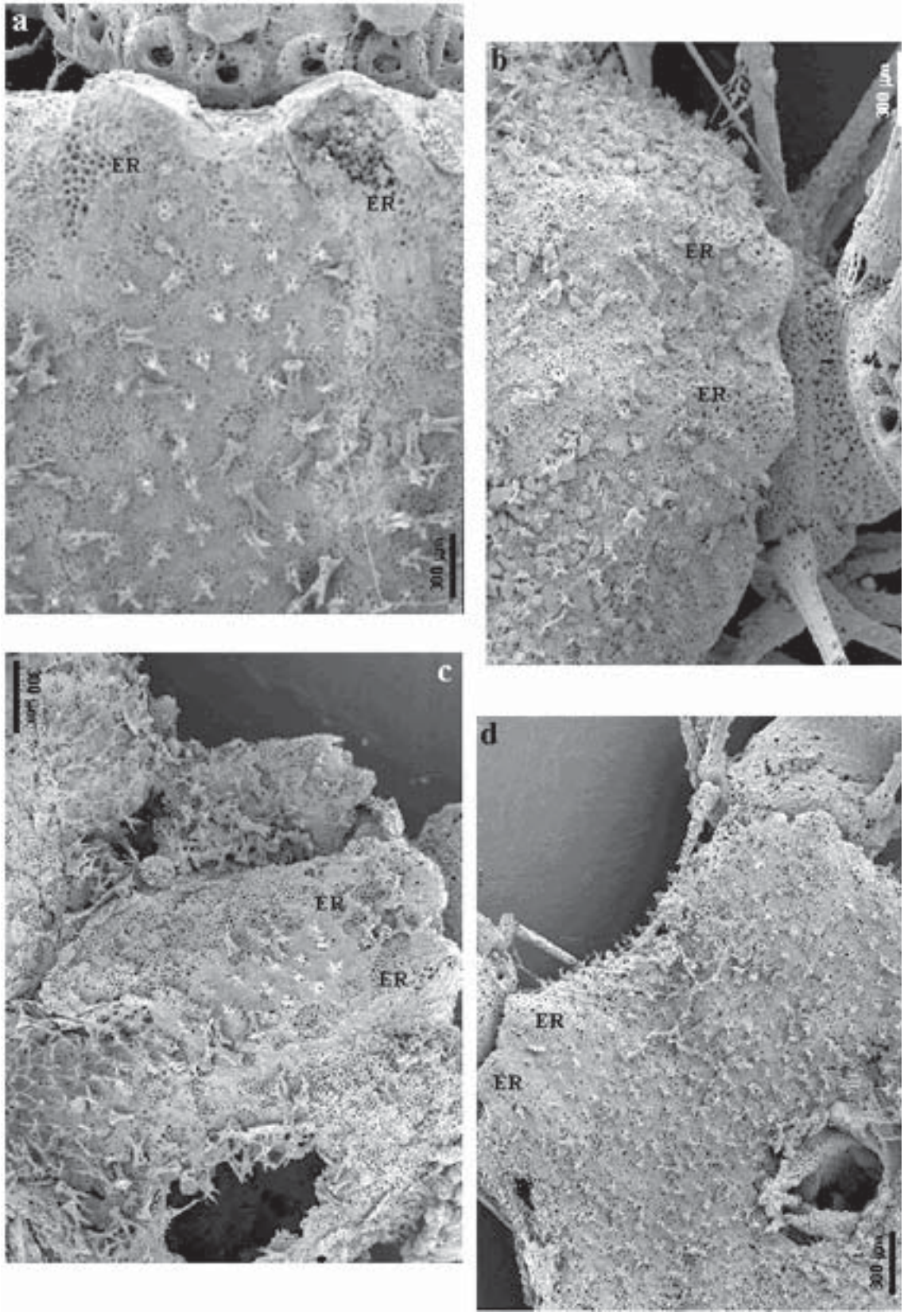


Figura 4. Ophiacantha cosmica*: vista parcial dorsal do disco, com detalhes dos escudos radiais, mostrando algumas alterações devido ao crescimento (**a**- dd= 7,14 mm; **b**- dd= 4,95 mm; **c**- dd= 3,55 mm; **d**- dd= 2,36 mm). **ER**- escudo radial.*

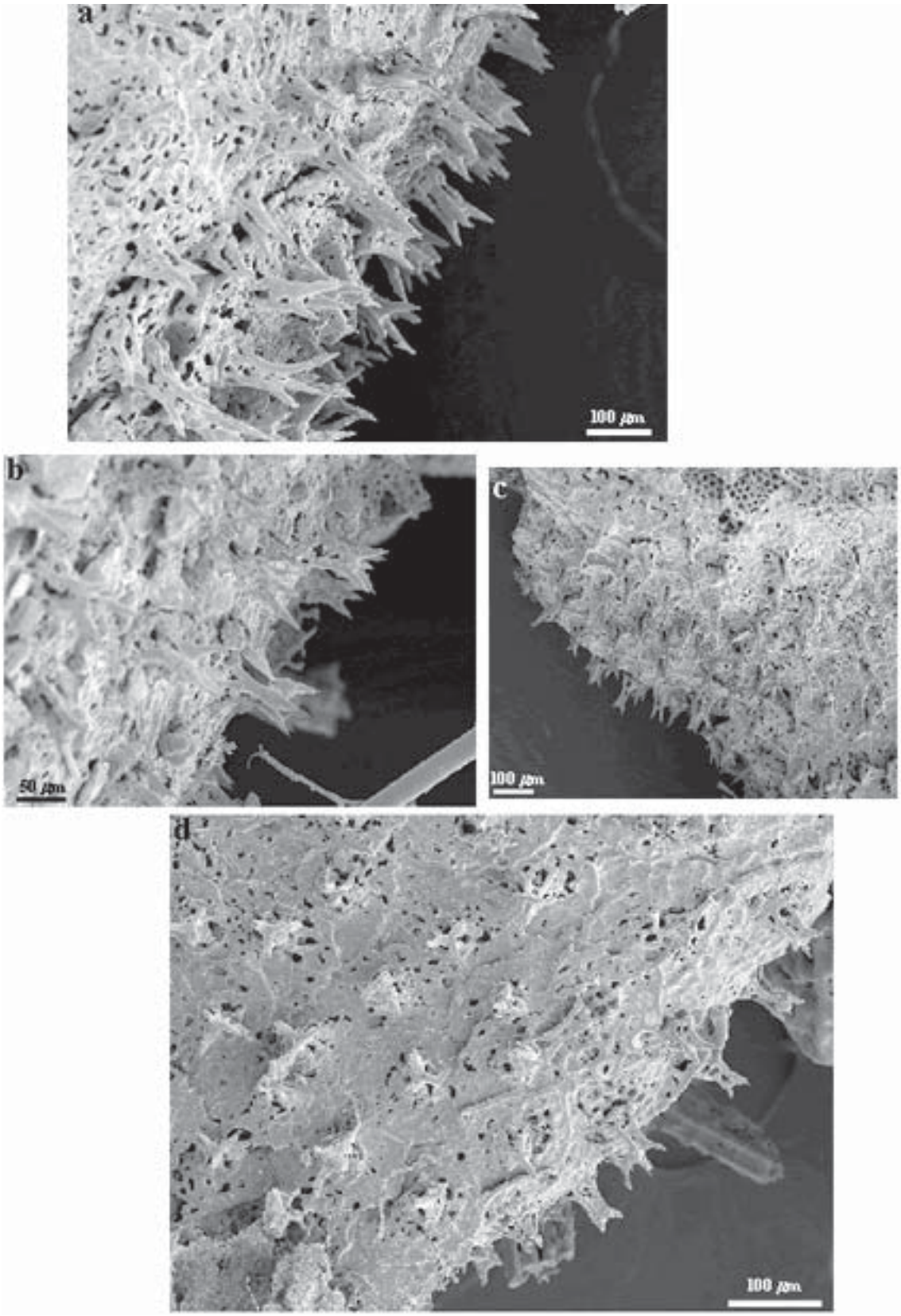


Figura 5. Ophiacantha cosmica*: vista parcial dorsal do disco, com detalhes dos espinhos, mostrando algumas alterações devido ao crescimento (**a**- dd= 7,14 mm; **b**- dd= 4,95 mm; **c**- dd= 3,55 mm; **d**- dd=2,36 mm).*

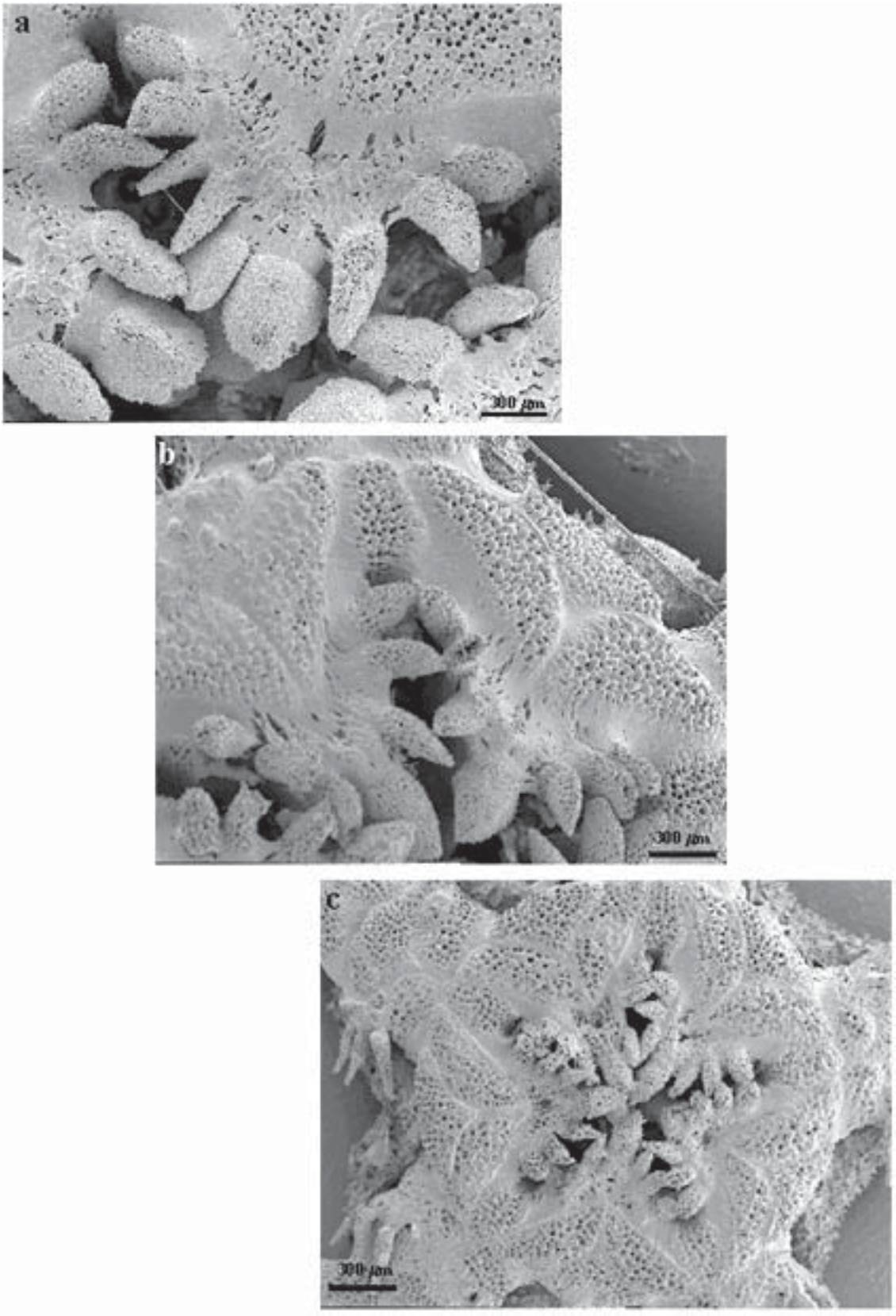


Figura 6. Ophiacantha cosmica*: vista parcial ventral do disco, com detalhes das papilas orais, mostrando algumas alterações devido ao crescimento (**a**- dd= 7,14 mm; **b**- dd= 4,95 mm; **c**- dd= 2,36 mm).*

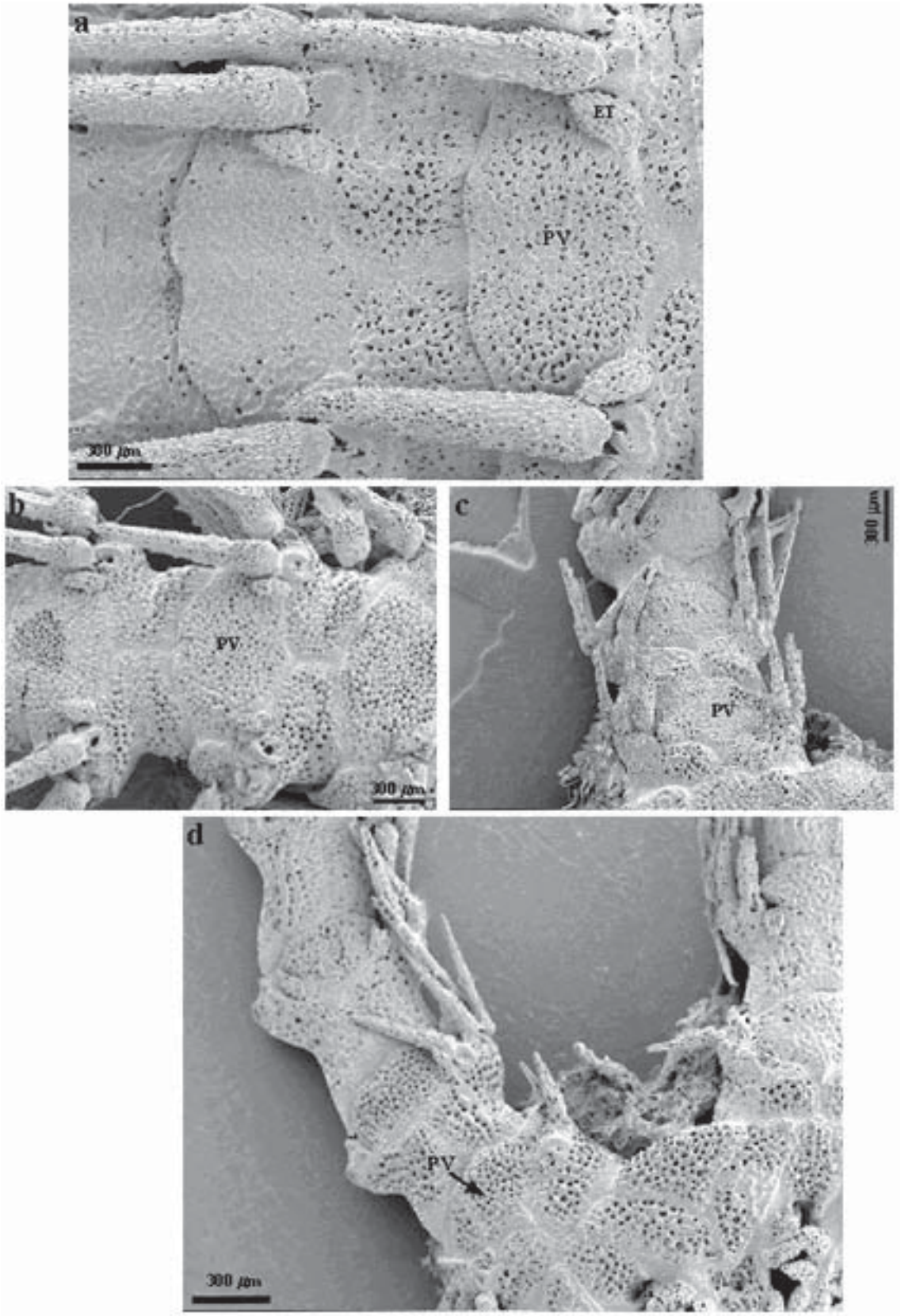


Figura 7. Ophiacantha cosmica*: vista parcial ventral do braço, com detalhes das placas braquiais ventrais, mostrando algumas alterações devido ao crescimento (**a**- dd= 7,14 mm; **b**- dd= 4,95 mm; **c**- dd=3,55 mm; **d**- dd= 2,36 mm). **PV**- placa braquial ventral; **ET**- escama tentacular.*

Ophiomyces frutectuosus Lyman 1869 (Fig.8 a, b)

Ophiomyces frutectuosus Fell 1960: 16; Tommasi 1970: 18, pl. V, figs. 10-11; Paterson 1985: 75, fig. 31; Albuquerque 1986: 54, Figs. 11 a, b, c, d; est. I: figs. 2 a, b, c.

Material examinado. 24 exemplares: quatro Est. 6665 (MHN-BOPH/MB-33), três Est. 6666 (MHN-BOPH/MB-38), um Est. 6665 (MHN-BOPH/MB-105) e 16 Est. 6672 (MHN-BOPH/MB-106). Lat: 24°17.12´- 26°27.75´S; Long: 44°09.91´-44°30.35´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 1,93 a 6,4 mm. Disco coberto por escamas pequenas e imbricadas, e por espinhos esparsos longos e afilados (Fig.8a). Escudos radiais não evidentes. Região interradial ventral com escamas muito pequenas e espinhos menores que os dorsais. Mandíbula coberta por papilas espatuladas, distribuídas em quatro fileiras longitudinais voltadas para a região distal. Três papilas orais finas e curtas em cada meia mandíbula, duas distais maiores. Papilas proximais das fileiras medianas menores e mais estreitas do que as distais. Uma papila no ápice da mandíbula, disposta verticalmente (Fig.8b). Escudos orais e adorais não visíveis. Dentes inferiores triangulares e robustos. Placas braquiais dorsais mais largas que longas com o bordo distal arredondado; ventrais mais longas do que largas; laterais encontrando-se dorsal e ventralmente. Primeiros segmentos do braço com 11 ou 12 espinhos, os cinco superiores menores e mais finos, 6º e 7º mais longos, inferiores largos e achatados, diminuindo para seis em direção à extremidade do braço. Duas escamas tentaculares espatuladas nos segmentos proximais; nos distais, com a extremidade afilada.

Comentários. Na descrição original, Lyman (1869) *apud* Albuquerque (1986) não faz referência aos espinhos presentes no disco, porém em suas ilustrações estes espinhos são evidentes. Albuquerque (1986) também cita a presença destes espinhos no disco. Paterson (1985) cita a presença de pequenos bastões em cada escama que recobre dorsalmente o disco. Do material coletado, somente em um exemplar foi possível observar a presença destes espinhos, devido ao estado de conservação dos exemplares.

Distribuição Batimétrica. 50-600 m. Ljungman (1871) *apud* Paterson (1985) coletou *Ophiomyces frutectuosus* em profundidades de 210 a 410 m; Tommasi (1970) entre 50 e 530 m; Paterson (1985) de 365 à 375 m, considerando esta espécie como batial, tendo como limite inferior a zona abissal superior; Albuquerque (1986) de 75 a 224 m; Tommasi et al. (1988a) de 140 a 480 m; Sumida (1994) de 180 a 248 m; Heitor (1996) de 132 a 147 m e Monteiro (1997) de 134 a 600 m. No presente estudo a espécie foi coletada entre 150 e 260 m.

Distribuição Geográfica. Atlântico: Portugal, Flórida, Antilhas, Brasil (norte e sudeste).

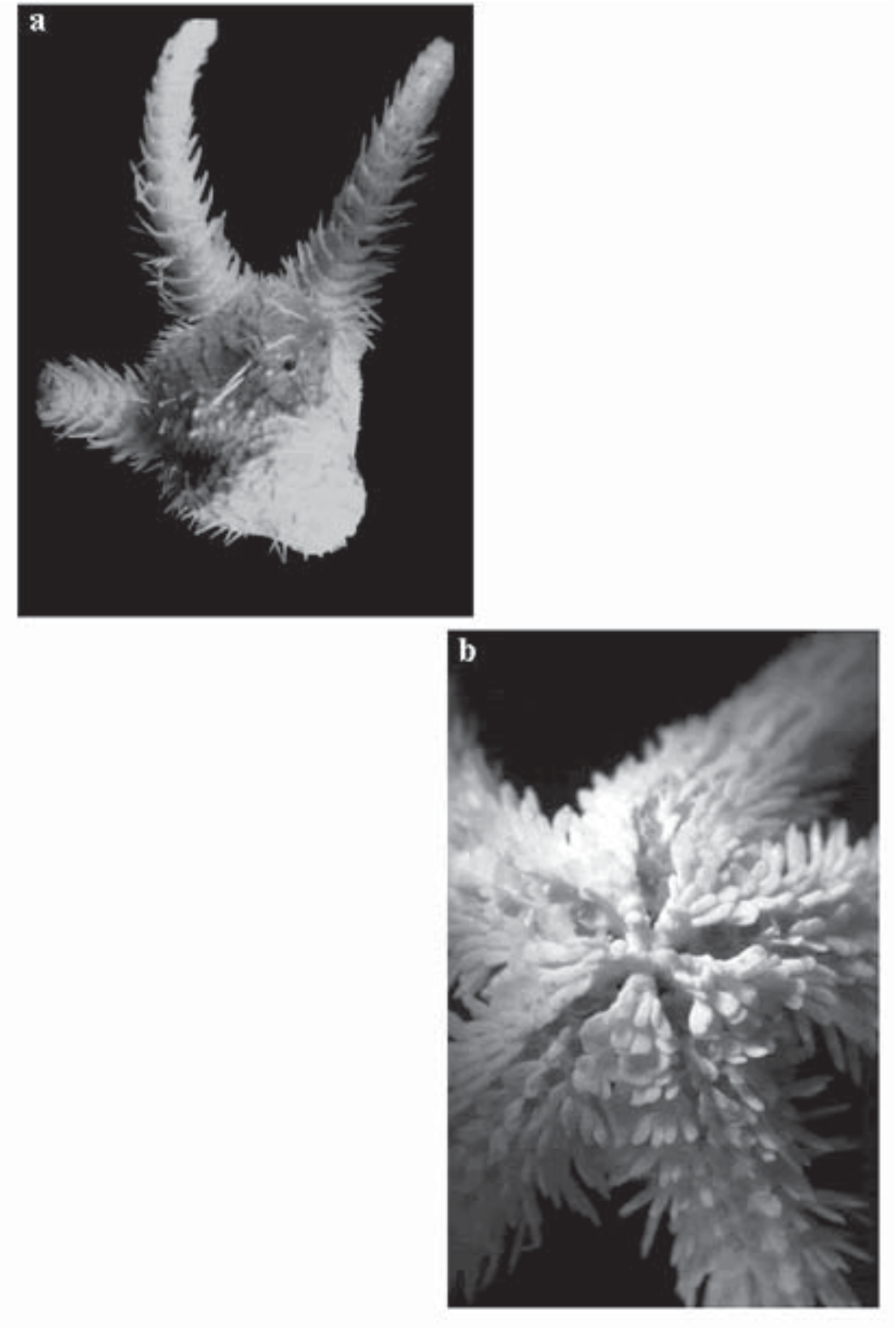


Figura 8. Ophiomyces frutectuosus*: **a**- vista dorsal; **b**- v. ventral (dd= 6,4 mm).*

OPHIURIDAE

***Ophiomastus satelitae* Tommasi & Abreu 1974**
(Figs. 9a-c; 10a-d; 11a-d)

Ophiomastus satelitae Tommasi & Abreu 1974: 18, fig. 2.

Material examinado. 79 exemplares: um Est. 6644 (MHN-BOPH/MB-02); nove Est. 6651 (MHN-BOPH/MB-04); 35 Est. 6659 (MHN-BOPH/MB-16); um Est. 6660 (MHN-BOPH/MB-19); 10 Est. 6684 (MHN-BOPH/MB-72); 21 Est. 6693 (MHN-BOPH/MB-86) e dois Est. 6786 (MHN-BOPH/MB-141). Lat: 24°17.67´- 27°28.70´S; Long: 43°46.75´-47°09.66´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 1,4 a 5,31 mm. Disco elevado, coberto por escamas grandes alternadas com escamas menores. Escamas centrodorsal e primárias evidentes (Fig.9a). Escudos radiais semi-triangulares, unidos distalmente e separados no bordo proximal por uma pequena escama triangular (Fig.9a, 10a). Região interradial ventral coberta por escamas grandes. Escudo oral afilado na porção proximal e curvo distalmente, com leves reentrâncias laterais. Escudos adorais robustos, truncados posteriormente e unidos na região anterior (Fig.9b, 11a). Três papilas orais de cada lado da mandíbula, em contato com a escama tentacular do 2° poro oral. Uma papila infradental robusta no ápice da mandíbula (Fig.11a). Fenda bursal estreita. Primeira placa braquial dorsal mais larga que longa, posteriores losangulares, reduzindo de tamanho em direção à extremidade do braço, presente até o 10º segmento. Placas braquiais ventrais curvas distalmente e afiladas anteriormente, decrescendo de tamanho para a extremidade do braço, com pequenas reentrâncias laterais dos poros tentaculares (Fig.9c). Placas braquiais laterais bem desenvolvidas tocando-se nos bordos dorsal e ventral. Primeira placa lateral tocando-se nos escudos oral e adoral. Poros tentaculares amplos, ocorrendo até o 14º segmento braquial, com uma escama tentacular (Fig.9c). Um espinho braquial adpresso pequeno.

Comentários. O exemplar examinado apresentou pequenas diferenças com relação à descrição original de Tommasi & Abreu (1974), tais como: placa braquial dorsal ocorrendo até, aproximadamente o 10º segmento, diferindo da descrição dos autores, que citam a presença desta placa somente até o 6º segmento. Porém verificou-se que em exemplares com diâmetro do disco ao redor de 2,5 mm, a placa braquial dorsal ocorre até o 6º ou 7º segmento braquial, conforme a descrição original.

Série de Crescimento. Foram examinados quatro exemplares com os seguintes tamanhos: MHN-BOPH/MB-72: 1,89; 3,28 mm; MHN-BOPH/MB-86: 4,65; 5,12 mm.

Disco mais elevado nos dois espécimes menores e mais achatado nos maiores. Quanto menor o disco do indivíduo, menor o número de escamas presentes. No exemplar menor, o disco é dorsalmente coberto pelas escamas primárias, centrodorsal e escudos radiais (Fig.10d); nos três exemplares maiores, o disco é coberto por escamas grandes alternadas por pequenas, sendo as escamas primárias e centrodorsal evidentes (Fig.10a-c). No espécime menor (1,89 mm) toda a região interradial ventral é coberta pelos escudos oral e adorais (Fig.11d); no indivíduo de 3,28 mm, há uma escama interradial (Fig.11c); exemplar de 4,65 mm com três a quatro escamas interradiais (Fig.11b) e no indivíduo maior, a região interradial ventral é coberta por cerca de cinco escamas, além das placas genitais bem desenvolvidas. Nos três espécimes menores os escudos orais são afilados anteriormente e arredondados na margem posterior (Fig.11b-d); no maior estes escudos apresentam leves reentrâncias laterais (Fig.11a), as quais não são observadas nos menores. Exemplar menor com duas papilas orais laterais (Fig.11d); nos maiores, três (Fig.11a-c). Placa braquial dorsal presente: até o 3° segmento braquial, no menor indivíduo; até o 8°, no exemplar com 3,28 mm e até o 12° segmento, nos dois indivíduos maiores (4,65 mm; 5,12 mm).

Distribuição Batimétrica. 115-600 m. Tommasi & Abreu (1974) amostraram *Ophiomastus satelitae* a 150 m de profundidade; Tommasi et al. (1988b) entre 400 e 480 m; Sumida (1994) de 248 a 600 m; Heitor (1996) a 115 m e Monteiro (1997) de 134 a 600 m. No presente estudo a espécie ocorreu entre 250 e 515 mm.

Distribuição Geográfica. Atlântico Sul: Brasil (sudeste e sul).

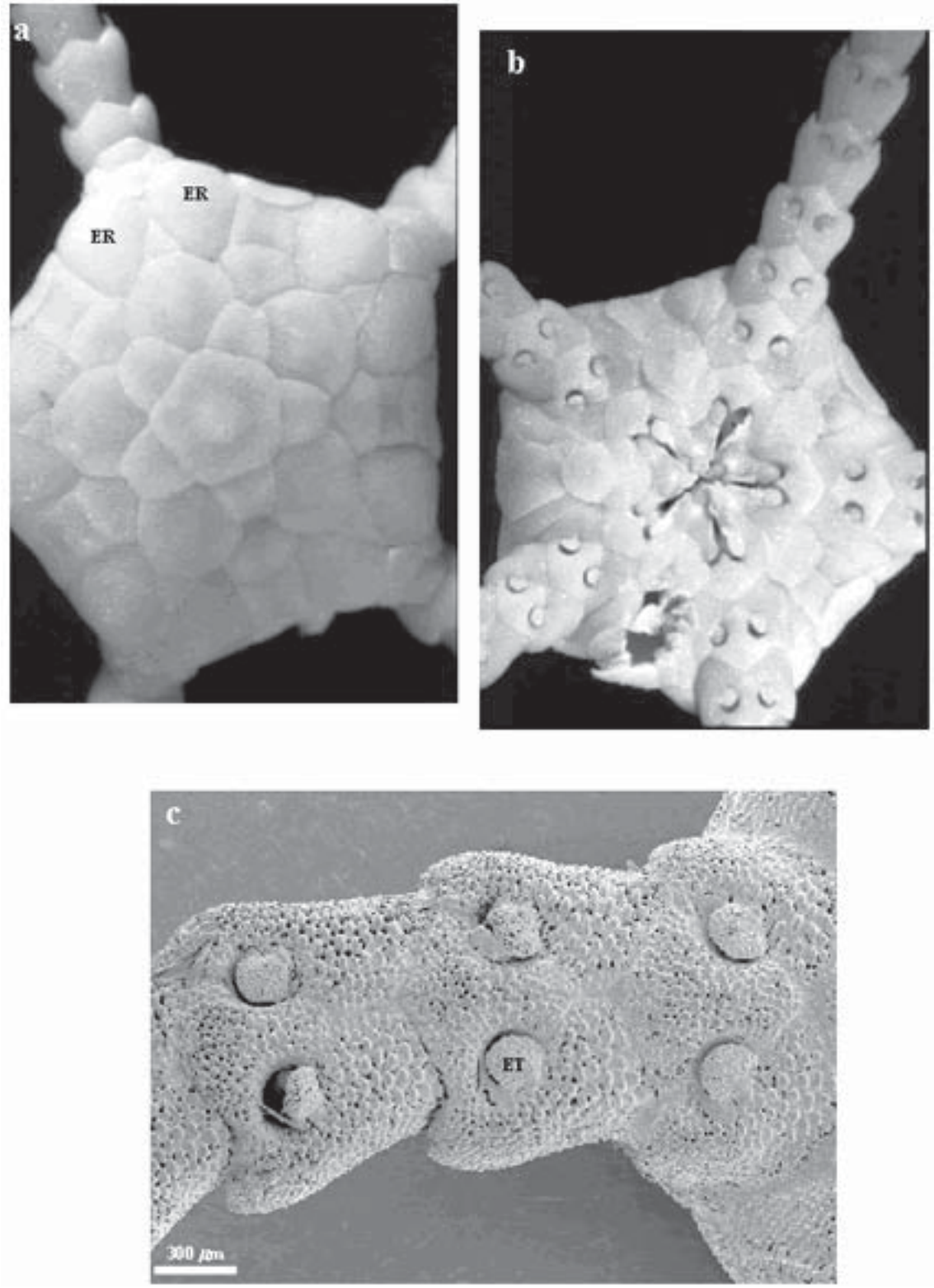


Figura 9. Ophiomastus satelitae*: **a**- vista dorsal (dd= 5,31 mm); **b**- v. ventral (dd= 5,31 mm); **c**- primeiros segmentos braquiais ventrais, com detalhes das escamas tentaculares (dd= 5,12 mm). **ER**- escudo radial; **ET**- escama tentacular.*

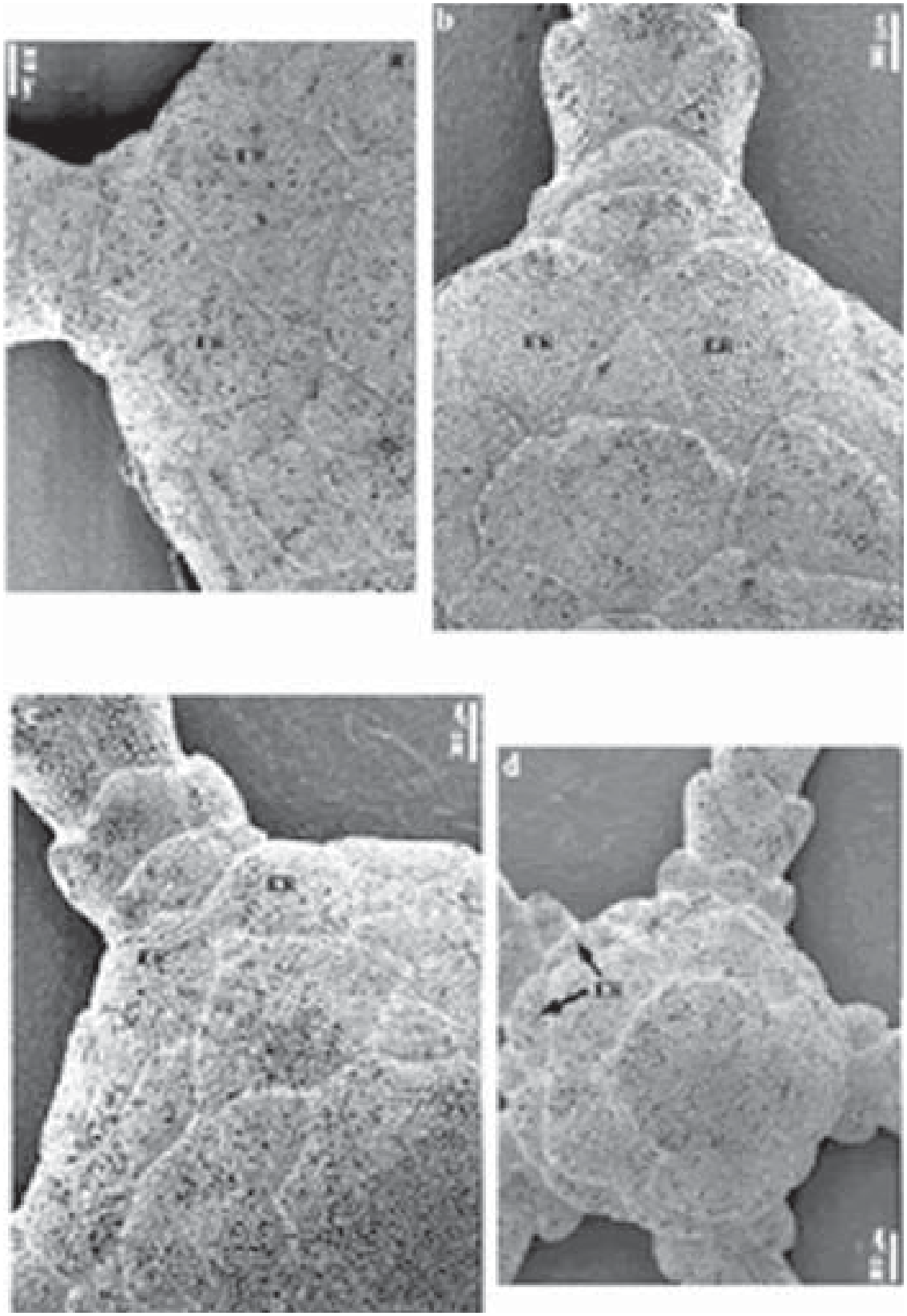


Figura 10. Ophiomastus satelitae*: vista parcial dorsal do disco, com detalhes das escamas e escudos radiais, mostrando algumas alterações devido ao crescimento (**a**- dd= 5,12 mm; **b**- dd= 4,65 mm; **c**- dd= 3,28 mm; **d**- dd= 1,89 mm). **ER**- escudo radial.*

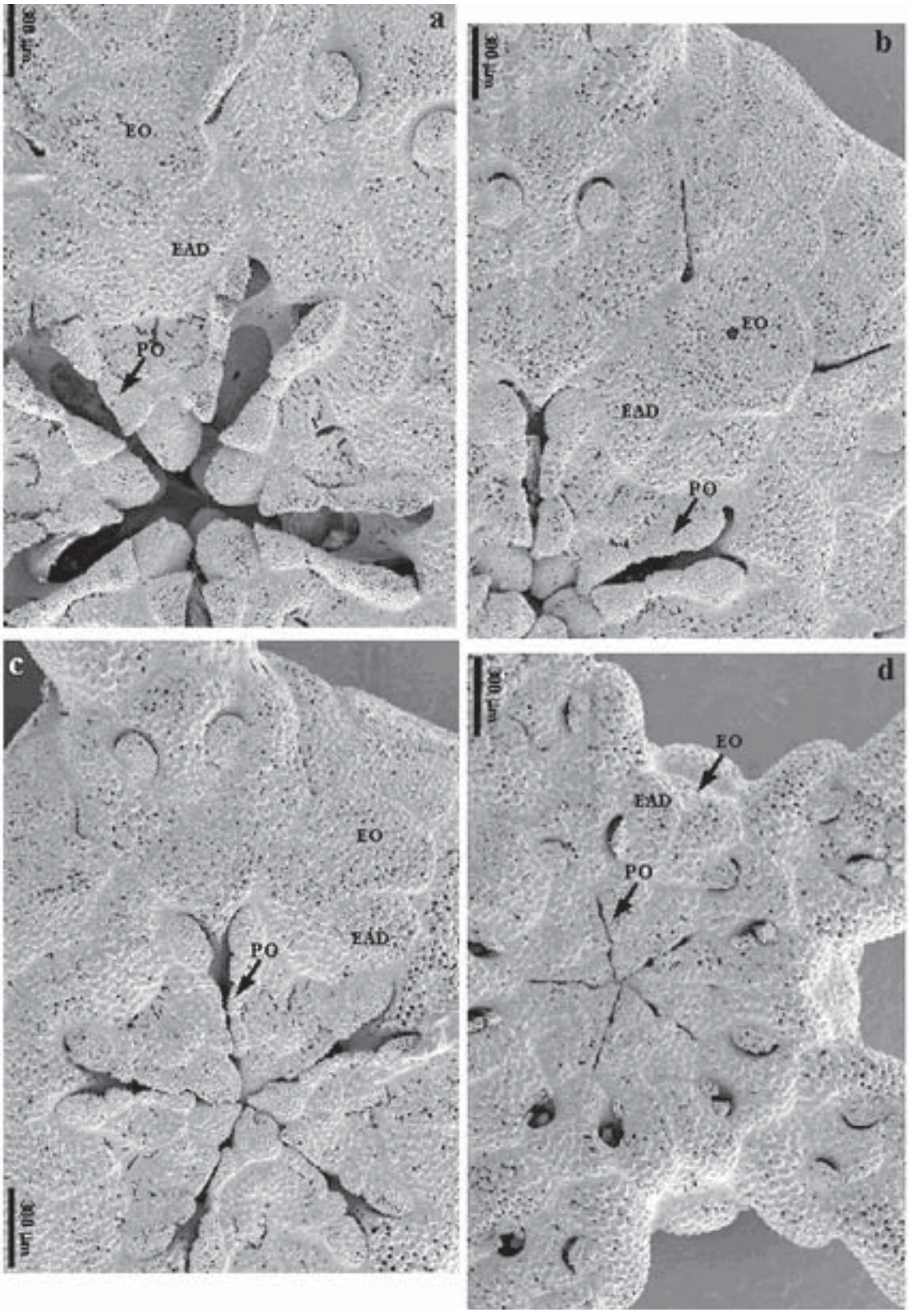


Figura 11. Ophiomastus satelitae*: vista parcial ventral do disco, com detalhes das escamas, escudos oral e adorais e papilas orais, mostrando algumas alterações devido ao crescimento (**a**- dd= 5,12 mm; **b**- dd= 4,65 mm; **c**- dd= 3,28 mm; **d**- dd= 1,89 mm). **EO**- escudo oral; **EAD**- escudo adoral; **PO**- papilas orais.*

Ophiomisidium pulchellum (Wyville Thompson 1877)

(Figs.12a-e; 13a-d; 14a-e)

Ophiomusium pulchellum Lyman 1878: 118, pl V, fig.144-145.

Ophiomisidium pulchellum: Tommasi 1970: 76, figs. 78-79; Paterson 1985: 141, fig. 53.

Material examinado. 1427 exemplares: 42 Est. 6660 (MHN-BOPH/MB-20); 764 Est. 6661 (MHN-BOPH/MB-27); 374 Est. 6665 (MHN-BOPH/MB-34); 19 Est. 6666 (MHN-BOPH/MB-39); um Est. 6666 (MHN-BOPH/MB-40); três Est. 6671 (MHN-BOPH/MB-42); 42 Est. 6672 (MHN-BOPH/MB-44); 25 Est. 6673 (MHN-BOPH/MB-46); três Est. 6674 (MHN-BOPH/MB-48); um Est. 6676 (MHN-BOPH/MB-53); um Est. 6677 (MHN-BOPH/MB-54); seis Est. 6681 (MHN-BOPH/MB-64) e 145 Est. 6686 (MHN-BOPH/MB-78). Lat: 24°07.63´-26°27.75´S; Long: 43°48.19´- 45°51.89´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 1,7 a 9,45 mm. Disco coberto por escamas rígidas e elevadas, centrodorsal circular, circundada pelas escamas primárias em número de cinco, intercaladas com cinco secundárias bem menores. Escamas marginais elevadas. Escudos radiais semiovalados, separados por duas ou três escamas, sendo a distal robusta, sub-cordiforme e elevada, a anterior semi-triangular (Fig.12a). A região distal dos escudos e escamas intercaladas a eles, constituem a elevação marginal do disco. Face interradial ventral com escamas bem desenvolvidas. Escudo oral grande, afilado anteriormente e alargado na porção distal, no bordo posterior este escudo articula-se com uma grande placa interradial que ocupa quase toda porção ventral. Adorais alongados, unidos anteriormente. Placas genitais bem desenvolvidas. (Fig.12b, d). Mandíbulas com uma depressão mediana. Quatro ou cinco papilas orais retangulares e fundidas de cada lado da mandíbula, distal maior. Uma infradental triangular no ápice (Fig.12b, 14a). Fenda bursal estreita e alongada (Fig.12d). Placa braquial dorsal pequena, subtriangular (Fig.12c) e presente somente até o 6º ou 7º segmento, situada na porção final deste. Ventrais também pequenas até o 4º ou 5º segmento. Laterais muito desenvolvidas, unindo-se nas superfícies dorsal e ventral. Segmentos braquiais basais com quatro espinhos e dois nos demais. Poro tentacular presente apenas nos dois primeiros segmentos braquiais, com uma escama tentacular circular (Fig.12b, e).

Comentários. Segundo Tommasi (1970), os escudos radiais de *Ophiomisidium pulchellum* são totalmente separados entre si por duas ou três escamas. No material examinado, esta característica foi observada somente em exemplares maiores, os menores apresentaram os escudos de um mesmo par, unidos na porção mediano-posterior e separados anteriormente por uma ou duas escamas.

Série de Crescimento. Foram examinados quatro exemplares com as seguintes medidas dd:. MHN-BOPH/MB-27: 2,90; 3,88 mm; MHN-BOPH/MB-78: 6,01; 8,19 mm.

Os três indivíduos menores apresentam escudos radiais unidos em um ponto na porção mediana distal e separados anteriormente por uma ou duas escamas triangulares (Fig.13b-d); no exemplar com diâmetro do disco de 2,90 mm, alguns escudos de pares diferentes tocam-se na região interradial (Fig.13d). Indivíduo maior com escudos radiais totalmente separados por três escamas (Fig.12a, 13a), sendo a distal maior e elevada; cada par de escudos radiais também apresenta-se separado do outro por duas ou três escamas. Os três espécimes menores com a face interradial ventral coberta pelas placas genitais, por uma escama distal e pelo escudo oral; indivíduo maior com esta face coberta pelas placas genitais bem desenvolvidas, por uma grande escama distal, pelo escudo oral e por quatro pequenas escamas intercaladas (não observadas nos três espécimes menores). Três papilas orais laterais nos dois indivíduos menores (Fig.14d, e) e quatro ou cinco nos dois maiores (Fig.14a-c). Placas braquiais ventrais presentes até o 2º segmento nos dois exemplares menores e até o 4º ou 5º segmento nos dois maiores. Indivíduo menor com dois espinhos braquiais; nos três espécimes maiores há de três a quatro espinhos braquiais nos segmentos basais e dois nos segmentos posteriores.

Distribuição Batimétrica. 11-3061 m. Lyman (1878) cita a ocorrência de *Ophiomisidium pulchellum* em profundidades entre 270 e 3015 m; Tommasi (1970) de 11 à 3061 m; Paterson (1985) à 274 m; Tommasi et al. (1988a) de 140 a 165 m; Manso (1988a) de 120 a 128 m; Monteiro (1990, 1997) de 15 a 600 m e Sumida (1994) de 134 a 320 m. Neste estudo a espécie foi amostrada entre 120 e 315 m.

Distribuição Geográfica. Atlântico Oriental: da Baia de Biscaia ao sul do Cabo da Boa Esperança; Atlântico Ocidental: da Carolina do Sul ao sudeste do Brasil; Pacífico: Austrália.

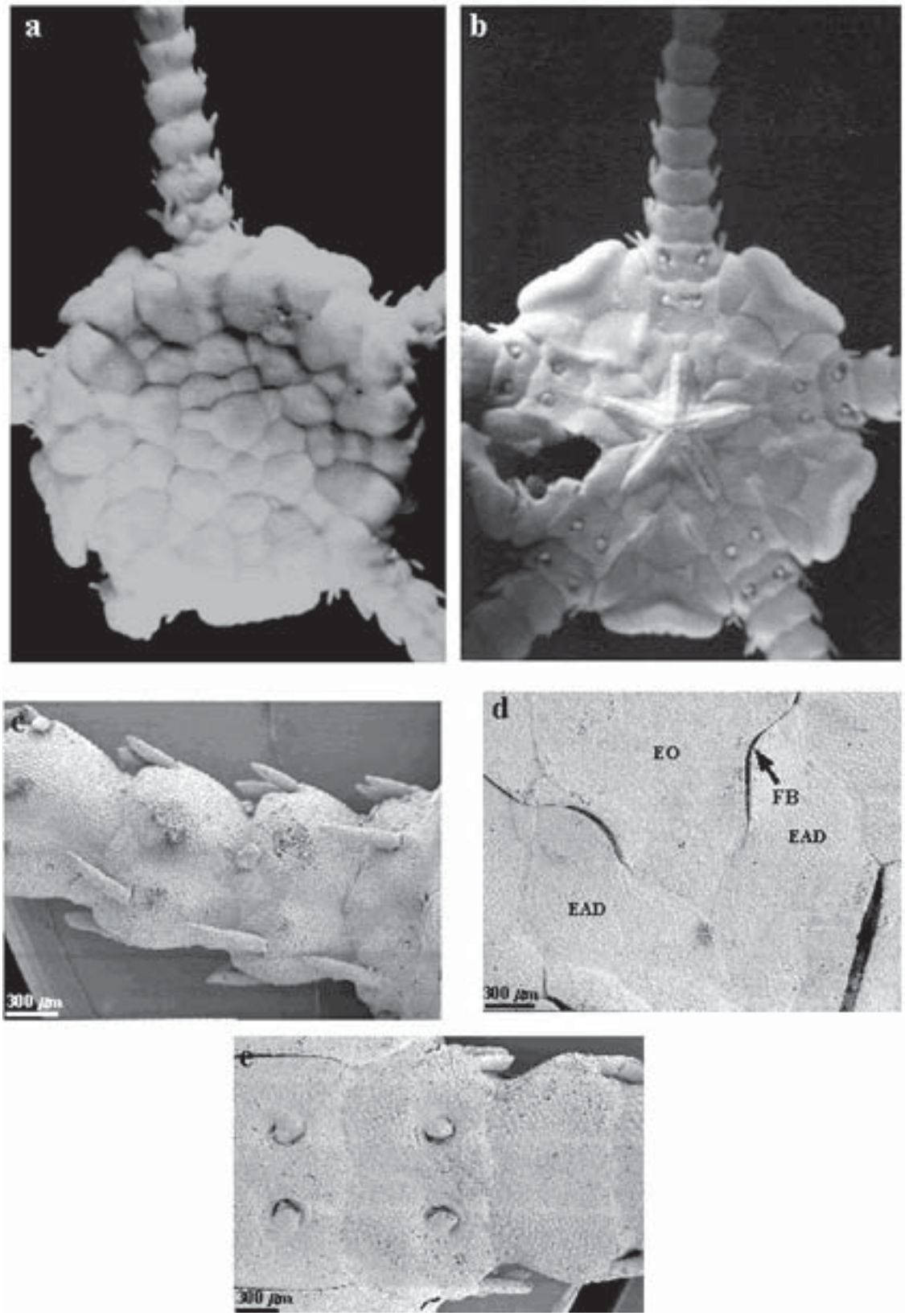


Figura 12. Ophiomisidium pulchellum*: **a**- vista dorsal (dd= 9,45 mm); **b**- v. ventral (dd= 9,45 mm); **c**- v. parcial dorsal do braço (dd= 6,01 mm); **d**- v. parcial ventral do disco, com detalhe da fenda bursal (dd= 8,19 mm); **e**- primeiros segmentos braquiais ventrais e poros tentaculares (dd= 8,19 mm). **FB**- fenda bursal; **EO**- escudo oral; **EAD**- escudo adoral.*

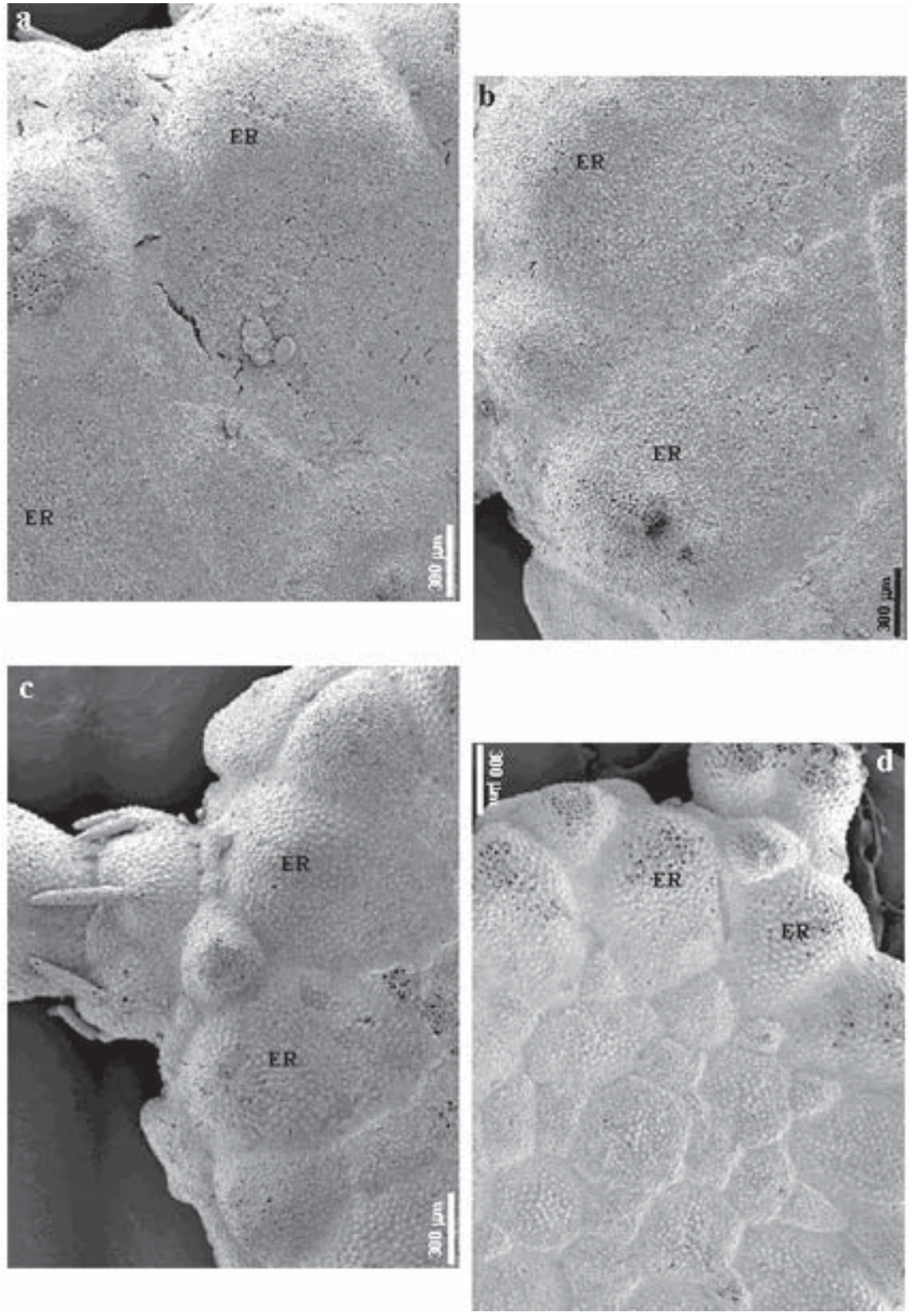


Figura 13. Ophiomisidium pulchellum*: vista parcial dorsal do disco, com detalhes dos escudos radiais, mostrando algumas alterações devido ao crescimento (**a**- dd= 8,19 mm; **b**- dd= 6,01 mm; **c**- dd= 3,88 mm; **d**- dd= 2,90 mm). **ER**- escudo radial.*

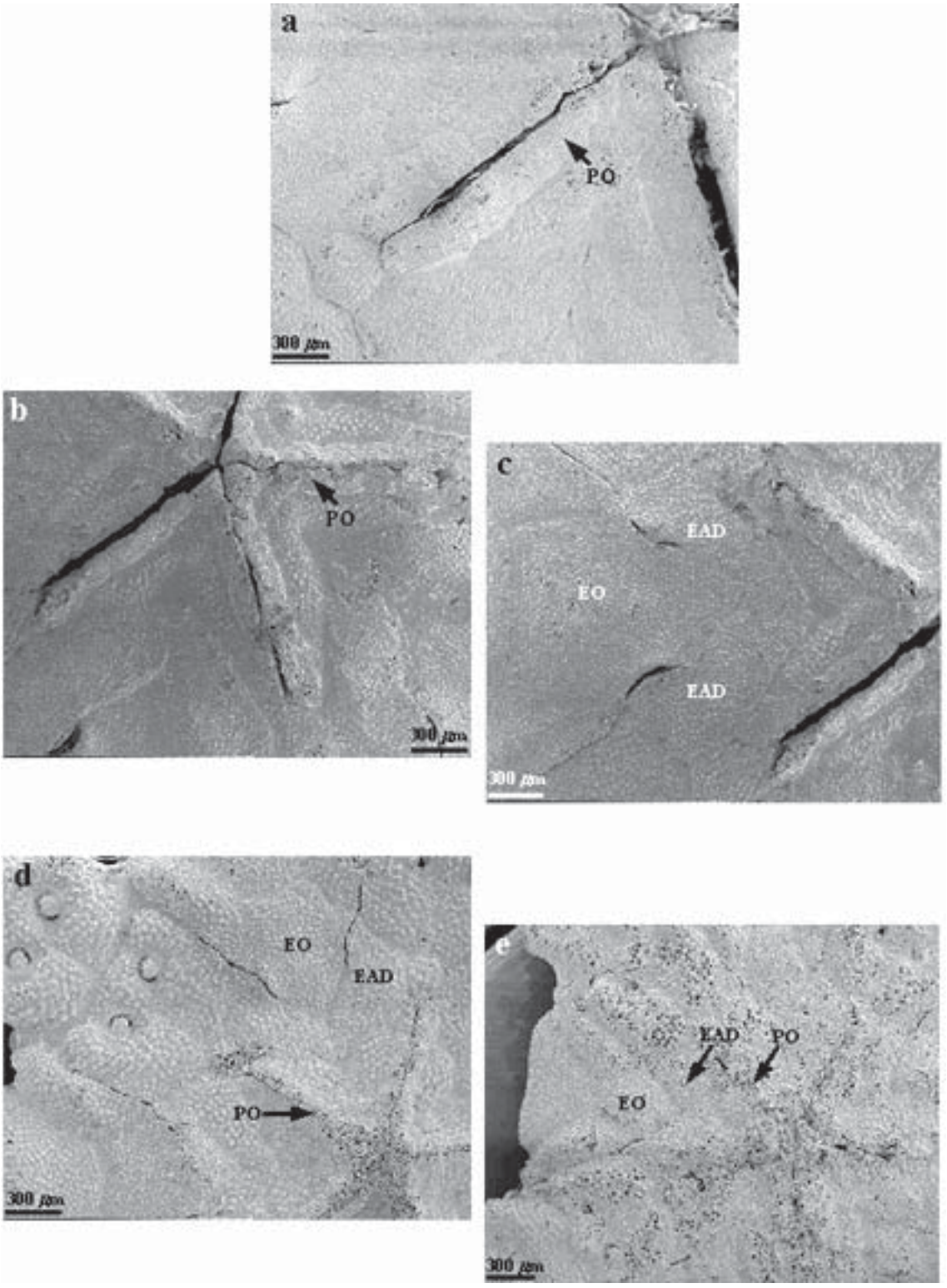


Figura 14. Ophiomisidium pulchellum*: vista parcial ventral do disco, com detalhes das papilas orais, mostrando algumas alterações devido ao crescimento (**a**- dd= 8,19 mm; **b,c**- dd= 6,01 mm; **d**- dd= 3,88 mm; **e**- dd= 2,90 mm). **EO**- escudo oral; **EAD**- escudo adoral;*

Ophiura ljungmani (Lyman 1878)
(Figs. 15a-c; 16a-f; 17a-d; 18a-c)

Ophioglypha ljungmani Lyman 1878: 71, est. III, figs. 77.

Ophiura ljungmani: Tommasi 1970: 79, figs. 80-81; Cherbonnier & Sibuet 1972: 1382; Bartsch 1983: 16; Paterson 1985: 118, fig. 44; Alva & Vadon 1989: 841, fig. 8a, b.

Material examinado. 2593 exemplares: 2418 Est. 6659 (MHN-BOPH/MB-17); cinco Est. 6660 (MHN-BOPH/MB-21); 26 Est. 6661 (MHN-BOPH/MB-28); 142 Est. 6665 (MHN-BOPH/MB-35) e dois Est. 6693 (MHN-BOPH/MB-87). Lat: 24°07.63´- 26°41.27´S; Long: 43°46.75´- 46°27.50´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 2,39 a 10,40 mm. As características observadas nestes exemplares coincidem perfeitamente com as descrições contidas em Tommasi (1970), Paterson (1985) (Fig.15).

Comentários. Lyman (1878), na descrição original de *Ophiura ljungmani*, cita a presença de quatro ou cinco papilas orais de cada lado da mandíbula em um indivíduo de 8,5 mm dd e uma ou duas infradentais no ápice; Tommasi (1970) descreve cinco papilas orais e uma infradental em um exemplar com 4,0 mm; os indivíduos examinados neste estudo apresentaram de três a cinco papilas e em algumas mandíbulas observou-se uma única infradental, em outras, duas. Em nenhum exemplar examinado foram observados os pequenos espinhos esparsos sobre a face dorsal do disco como citado por Paterson (1985), talvez devido à fragilidade destes espinhos. Alva & Vadon (1989) comentam que estes espinhos se destacam com a manipulação do animal. O número de escamas entre os escudos radiais de um mesmo par varia de cinco a 10, dependendo do tamanho do exemplar.

Os exemplares aqui examinados foram comparados com outros (23) enviados pelo Dr. Paul Tyler ("Southampton Oceanography Centre", Inglaterra) e foi verificada grande semelhança entre os espécimes de mesmo tamanho.

Série de Crescimento. Foram examinados quatro exemplares com as seguintes medidas dd: MHN-BOPH/MB-28: 2,45; 3,74 mm; MHN-BOPH/MB-35: 6,83; 9,48 mm.

Nos três exemplares menores observa-se a escama centrodorsal e as primárias; no indivíduo com diâmetro do disco de 9,48 mm, evidencia-se apenas a centrodorsal. Nos exemplares de 2,45 e 3,74 mm, os escudos radiais apresentam-se unidos posteriormente e separados na porção anterior por uma e três escamas, respectivamente (Fig.16d-f); nos dois espécimes maiores estes escudos são totalmente separados (Fig.16a-c), com cerca de cinco escamas entre eles no indivíduo com 6,83 mm e 10 no de 9,48 mm. O número de escamas entre cada par de escudos radiais aumenta com o tamanho do indivíduo.

Em todos os exemplares, os escudos orais são bem desenvolvidos: nos dois espécimes menores, os escudos orais ocupam toda a região interradial (Fig.17c, d) e nos maiores estes ocupam quase a metade da região ventral interradial (Fig.15b). Nos dois menores indivíduos, há quatro a cinco papilas orais e uma infradental (Fig.17c, d); nos maiores, há quatro papilas orais e duas infradentais na extremidade, as vezes uma (Fig.17a, b).

No exemplar menor, o poro tentacular oral apresenta de três a quatro escamas (Fig.17d); no de 3,74 mm cerca de cinco (Fig.17c); no de 6,83 mm cerca de oito escamas (Fig.17b) e no indivíduo maior de 10 a 12 escamas (Fig.17a). Exemplar menor com duas escamas no 1° poro tentacular braquial e à partir do 2°, uma (Fig.17d); o indivíduo com 3,74 mm apresenta quatro ou cinco escamas no 1° poro tentacular braquial, duas no 2° e a partir do 3° uma escama (Fig.18c); nos dois indivíduos maiores, os três segmentos braquiais proximais apresentam poro tentacular braquial amplo (Fig.18a, b) o 1° com sete escamas recobrindo, o 2° com cinco e o 3° com três, reduzindo para uma escama nos segmentos posteriores.

Distribuição Batimétrica. 100-6398 m. Lyman (1878) amostrou 12 espécimes de *Ophiura ljungmani* a 630 m de profundidade; Tommasi (1970) cita a ocorrência de 1500 a 6398 m; Cherbonnier & Sibuet (1972) relata que a espécie é de regiões batiais profundas e abissais (309 a 4070 m); Bartsch (1983) de 100 a 4000 m; Tyler et al. (1983) de 2000 a 2900 m; Gage et al. (1983) de 1150 a 3500 m; Paterson (1985) de 100 a 4150 m; Tommasi et al. (1988a) a 165 m; Alva & Vadon (1989) entre 528 e 1398 m; Sumida (1994) de 134 a 530 m e Monteiro (1997) de 134 a 600 m. Neste trabalho a espécie foi coletada entre 140 e 510 m.

Distribuição Geográfica. Atlântico Oriental: Europa (oeste), Groelândia (sul), Islândia, Escócia, África (oeste), Baía de Biscaia, Ilhas Açores e Madeira, Cabo da Boa Esperança; Atlântico Ocidental: Estados Unidos, Brasil (nordeste, sudeste e sul).

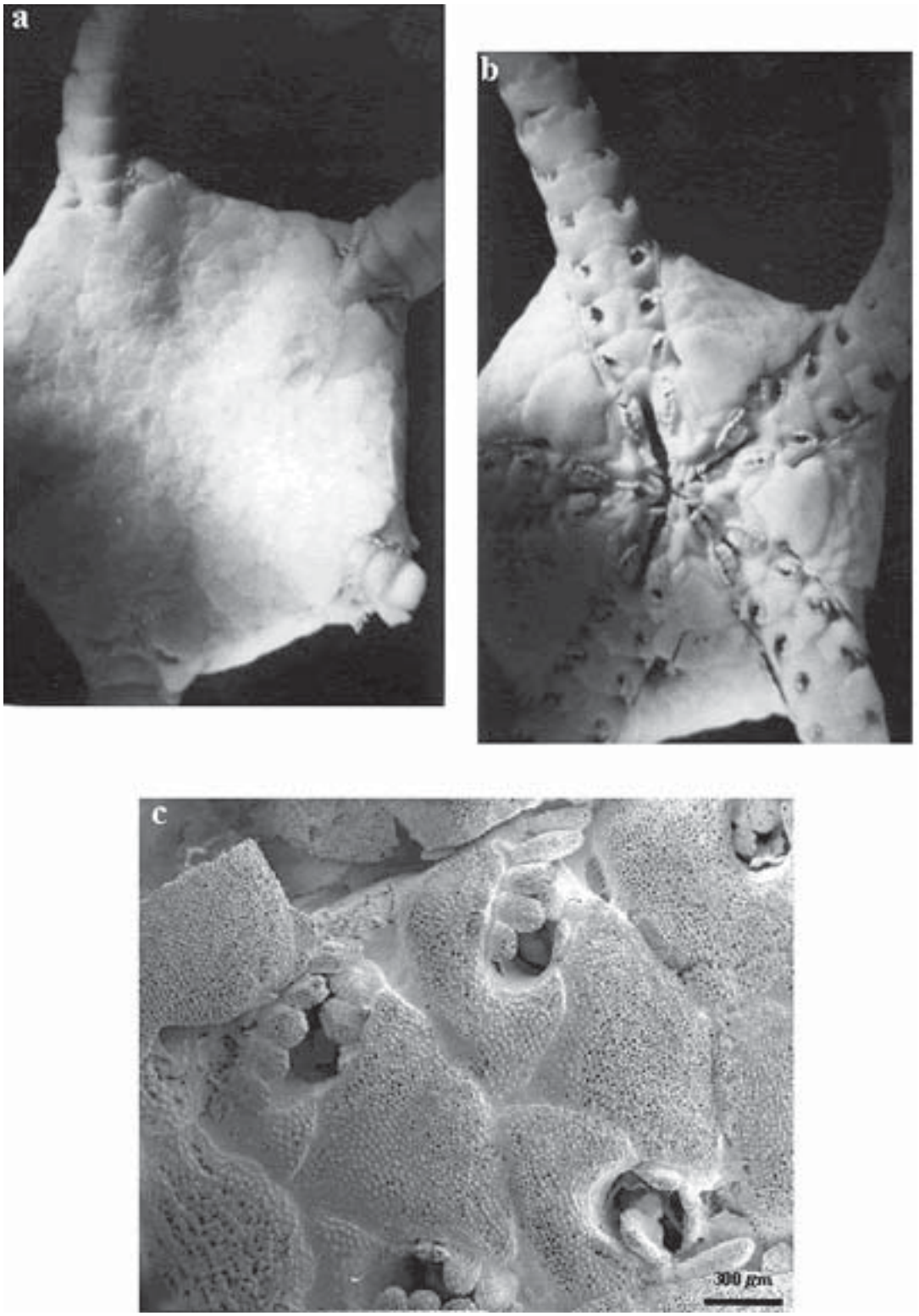


Figura 15. Ophiura ljungmani*: **a-** vista dorsal (dd= 10,40 mm); **b-** v. ventral (dd= 10,40 mm); **c-** primeiros segmentos braquiais ventrais, com detalhes das placas braquiais e poros tentaculares (dd= 9,48 mm).*

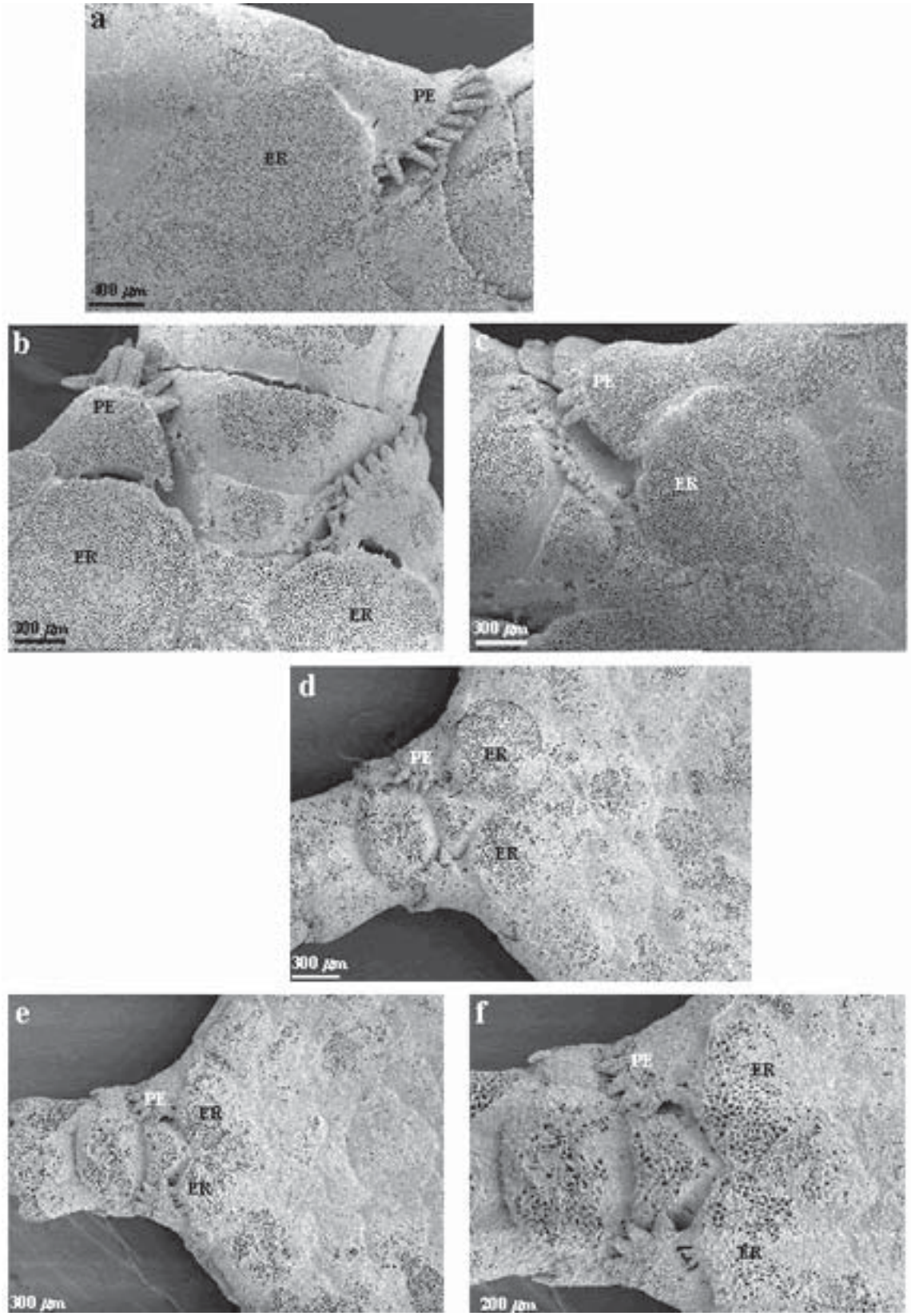


Figura 16. Ophiura ljungmani*: vista parcial dorsal do disco, com detalhes dos escudos radiais e pente braquial, mostrando algumas alterações devido ao crescimento (**a**- dd= 9,48 mm; **b,c**- dd= 6,83 mm; **d**- dd= 3,74 mm; **e,f**- dd= 2,45 mm). **PE**- pente braquial; **ER**- escudo radial.*

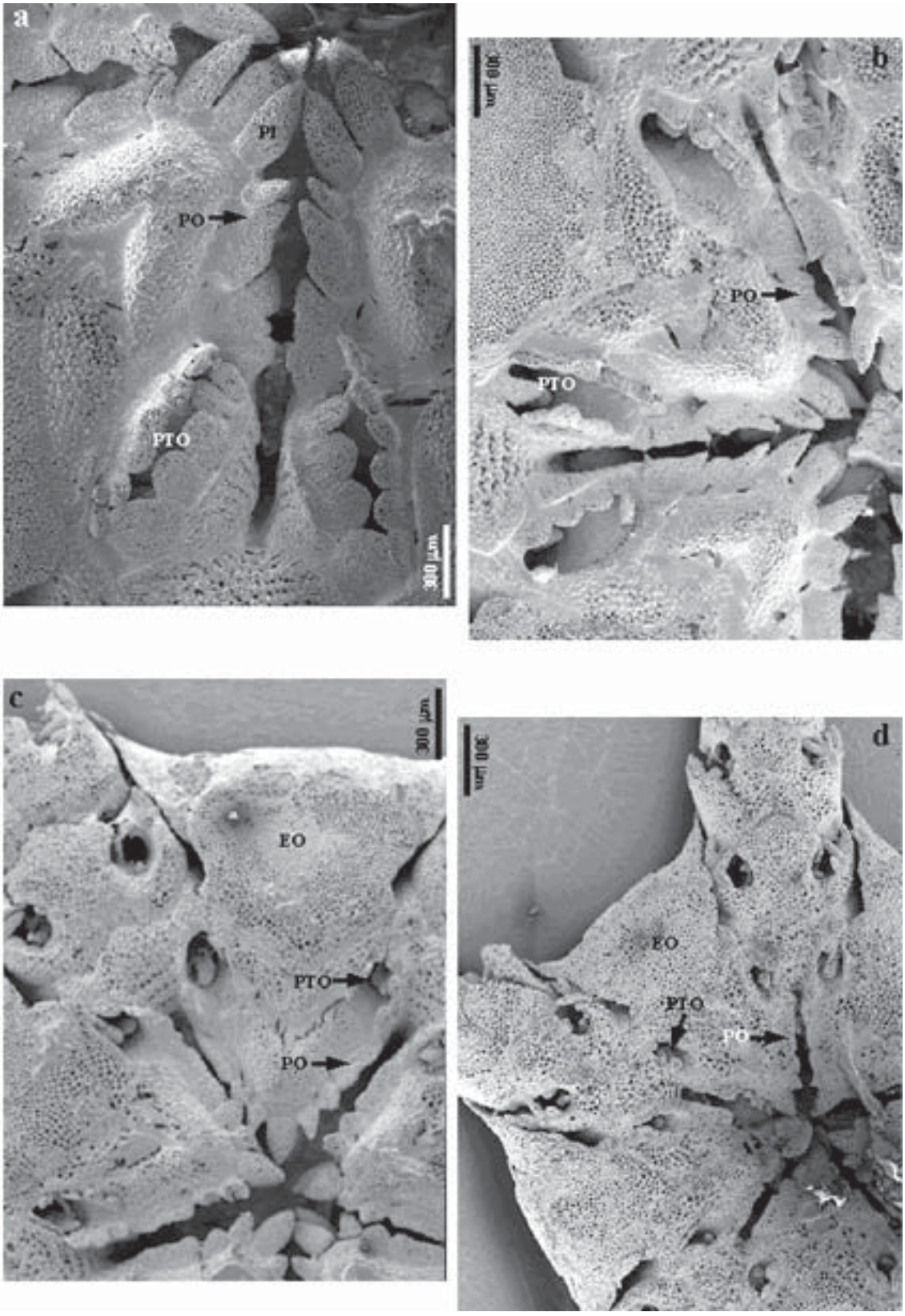


Figura 17. Ophiura ljungmani*: vista parcial ventral do disco, com detalhes das papilas orais e poros tentaculares orais, mostrando algumas alterações devido ao crescimento (**a**- dd= 9,48 mm; **b**- dd= 6,83 mm; **c**- dd= 3,74 mm; **d**- dd= 2,45 mm). **PO**- papilas orais; **PI**- papila infradental; **EO**- escudo oral; **PTO**- poro tentacular oral.*

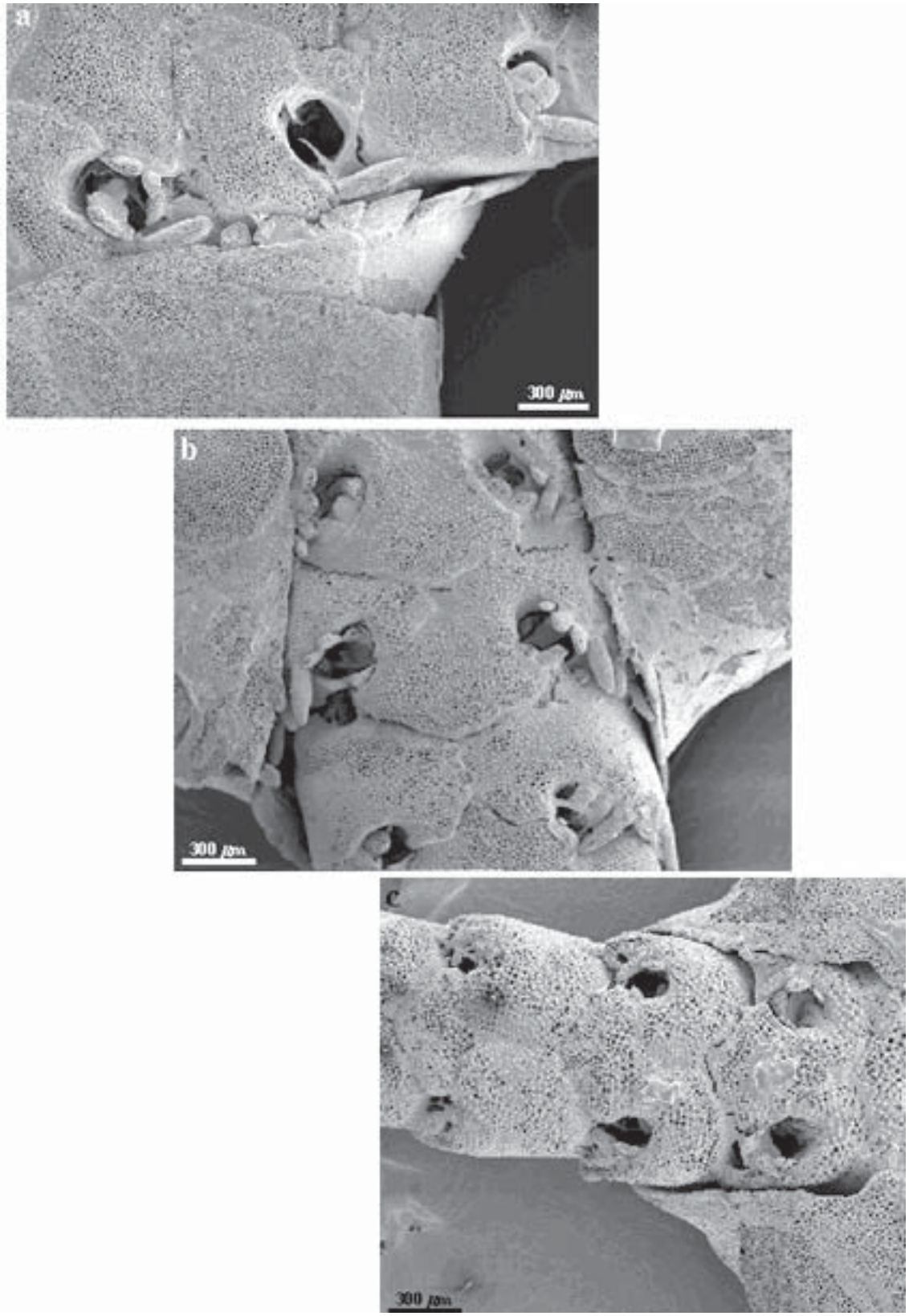


Figura 18. Ophiura ljungmani*: vista parcial ventral do braço, com detalhes dos poros tentaculares e pente braquial, mostrando algumas alterações devido ao crescimento (**a**- dd= 9,48 mm; **b**- dd= 6,83 mm; **c**- dd= 3,74 mm).*

Amphipholizona delicata H.L.Clark, 1915 (Fig. 19a, b)

Amphipholizona delicata Fell 1960: 34; Tommasi 1974: 13-14, fig. 12; Albuquerque 1986: 258, figs. 38 a, b, c; est. XV: figs. 1 a, b, c. Monteiro 1990: 735-738, fig. 1.

Material examinado. Três exemplares: um Est. 6674 (MHN-BOPH/MB-50), dois Est. 6681 (MHN-BOPH/MB-65). Lat: 24°31.08´- 25°11.00´S; Long: 44°54.00´- 44°56.60´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 2,86 a 3,07 mm. Disco coberto por escamas grandes, centrodorsal evidente, rodeada por cinco primárias. Região centrodorsal do disco com poucas escamas. Entre o par de escudos radiais há duas escamas grandes, semi-retangulares. Escudos radiais pouco mais longos que largos, unidos por toda extensão (Fig.19a). Face interradial ventral coberta por escamas imbricadas menores que as dorsais. Escudos orais pequenos e losangulares. Adorais bem desenvolvidos, alargados distalmente e unidos na porção anterior (Fig.19b). Duas papilas orais, sendo a distal maior. Um par de infradentais robustas no ápice da mandíbula. Fendas bursais estreitas, não muito evidentes. Placa braquial dorsal flabeliforme. Braquial ventral mais larga que longa, afilada anteriormente, com o bordo distal truncado. Braquiais laterais bem desenvolvidas, unindo-se nas regiões dorsal e ventral. Uma única escama tentacular até o 3º segmento braquial, nos demais esta escama não ocorre. Até o 3º segmento há cinco espinhos, nos demais quatro diminuindo para três na extremidade do braço.

Comentários. Albuquerque (1986) analisando *Amphipholizona delicata* cita a presença de três espinhos no 1º segmento, quatro no 2º, sete no 3º e depois quatro espinhos, decrescendo para três nos segmentos mais distais do braço. No material examinado, os braços não estavam em bom estado de conservação, muitos segmentos apresentaram espinhos quebrados. Monteiro (1990) cita que em espécimes com 3,0 mm de diâmetro do disco, as escamas primárias não são evidentes, porém em exemplares menores, elas ocupam toda porção central, rodeando a centrodorsal. No material examinado pode-se observar as escamas primárias.

Distribuição Batimétrica. 15-600 m. H.L.Clark (1915) *apud* Albuquerque (1986) coletou *Amphipholizona delicata* entre 139 e 188 m de profundidade; A.H.Clark (1921) *apud* Albuquerque (1986) a 366 m; Tommasi (1974) entre 55 e 89 m; Albuquerque (1986) entre 51 e 111 m; Monteiro (1990, 1997) de 15 a 600 m e Heitor (1996) de 20 a 147 m. Neste trabalho a espécie ocorreu entre 120 e 170 m.

Distribuição Geográfica. Atlântico: Barbados, Brasil (norte e sudeste).

Ophiomusium anaelisae Tommasi & Abreu 1974 (Fig.19c, d)

Ophiomusium anaelisae Tommasi & Abreu 1974: 21, fig. 3.

Material examinado. Cinco exemplares da Est. 6665 (MHN-BOPH/MB-36). Lat: 24°20.84´S; Long: 44°09.91´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 4,82 a 5,92 mm. Disco pentagonal, coberto por escamas bem desenvolvidas, semi-circulares, pouco imbricadas, com o bordo distal livre um pouco elevado. Escama centrodorsal sub-pentagonal, circundada pelas primárias e por uma fileira de escamas bem desenvolvidas. A espécie apresenta pequena granulação sobre os escudos radiais e face ventral do disco. Escudos radiais mais longos que largos, separados entre si por três escamas grandes, proximal maior que as demais escamas do disco, exceto a centrodorsal. Duas escamas retangulares entre cada par de escudos radiais (Fig.19c). Região interradial ventral coberta por cerca de cinco escamas mais elevadas e pelo escudo oral, que é afilado anteriormente e levemente convexo no bordo distal. Adorais alongados, unidos anteriormente e levemente alargados na porção distal (Fig.19d). Placas genitais bem desenvolvidas com pequenas granulações. Quatro ou cinco papilas orais contíguas. Uma papila infradental semi-triangular no ápice da mandíbula. Poro tentacular presente apenas no 2º e 3º segmentos braquiais. Uma escama tentacular pequena. Placa braquial dorsal pequena, triangular, decrescendo de tamanho até a extremidade do braço; braquial ventral pequena, presente até o 3º segmento; braquiais laterais bem desenvolvidas, unindo-se dorsal e ventralmente. Três espinhos braquiais adpressos.

Comentários. Tommasi & Abreu (1974), na descrição original de *Ophiomusium anaelisae*, citam que a escama centrodorsal é circular. Os exemplares examinados neste estudo apresentaram esta escama com formato variando de sub-pentagonal, nos maiores, a pentagonal, nos menores. Possivelmente, com o crescimento do animal, as bordas desta placa sofram um arredondamento.

Distribuição Batimétrica. 180-260 m. *Ophiomusium anaelisae* foi coletada a 180 m de profundidade por Tommasi & Abreu 1974. No presente trabalho a espécie foi amostrada a 258 m.

Distribuição Geográfica. Atlântico Sul: Brasil (sudeste).

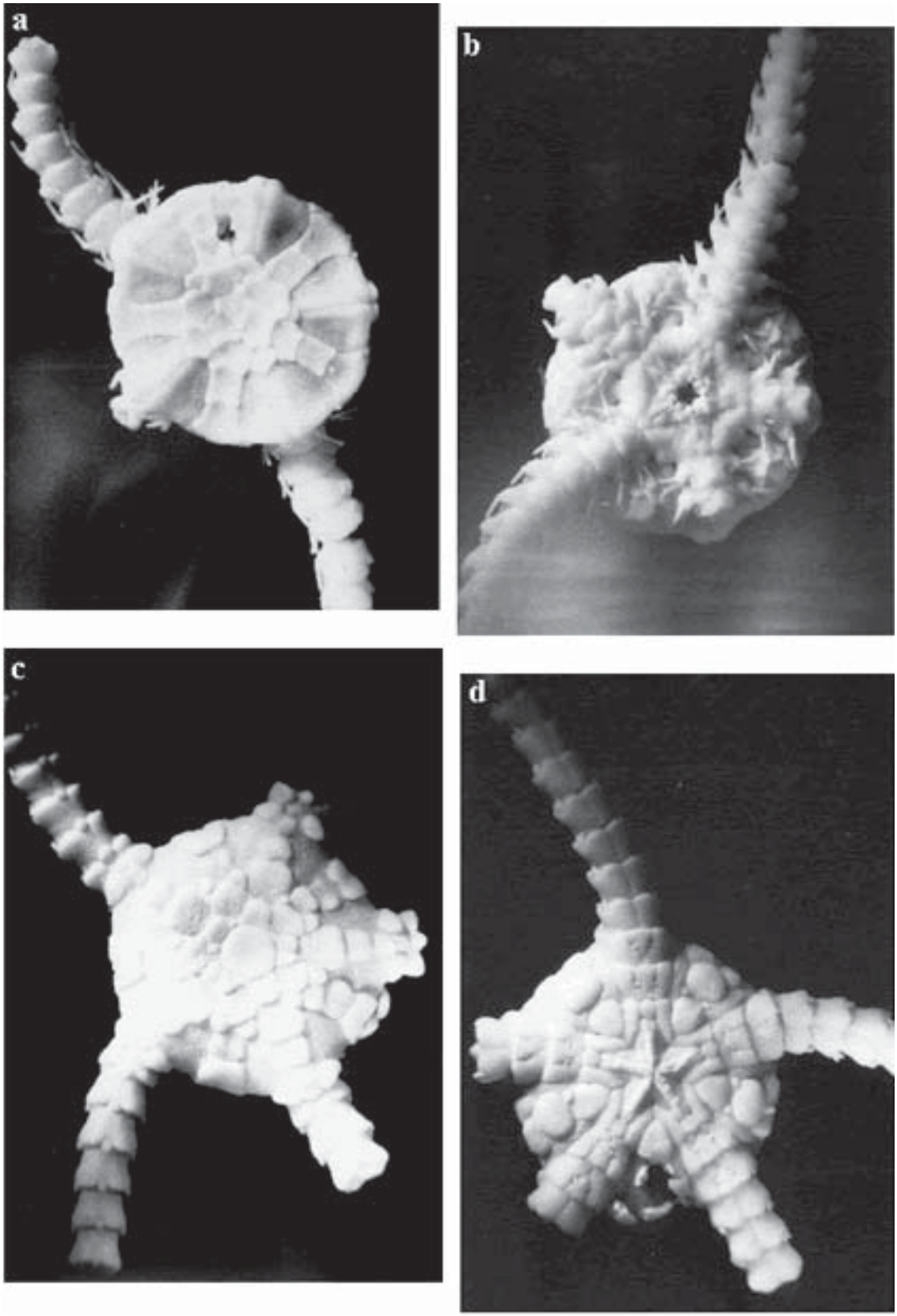


Figura 19. Amphipholizona delicata*: **a**- vista dorsal; **b**- v. ventral (dd= 3,07 mm);* Ophiomusium anaelisae*: **c**- v. dorsal; **d**- v. ventral (dd= 1,9 mm).*

OPHIOLEUCIDAE

Ophiostriatus striatus (Mortensen 1933) (Fig.20 a, b)

Ophiostriatus striatus Madsen 1983:61; figs. 13-14 a-d; Paterson 1985: 101; fig.41.

Material examinado. 28 exemplares: 24 Est. 6693 (MHN-BOPH/MB-111); quatro Est. 6694 (MHN-BOPH/MB-112). Lat: 26°31.26´- 26°41.27´S; Long: 46°27.50´- 46°34.37´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 2,02 a 5,08 mm. Disco coberto por grânulos dorsal e ventralmente (Fig.20a, b). Escudos radiais mais longos que largos, levemente afilados na região anterior e separados, alguns com grânulos na região proximal. Escudos orais cordiformes, adorais estreitos e unidos anteriormente, com grânulos esparsos na porção anterior, também presentes no restante da mandíbula (Fig.20b). Três papilas orais alongadas, sendo que junto a estas, mais distalmente há uma escama ovalada do poro tentacular oral. Um par de infradentais afiladas no ápice da mandíbula. Fenda bursal estreita. Placa braquial dorsal mais larga que longa com quilha na linha mediana. Braquial ventral pentagonal com uma reentrância na região mediana distal e reentrâncias laterais dos poros tentaculares. Estrias transversais em todas as placas braquiais. Uma escama tentacular. Três espinhos braquiais afilados.

Comentários. Este é o 1° registro de *Ophiostriatus striatus* para a costa brasileira. Foi inicialmente descrita por Mortensen (1933) *apud* Madsen (1983) com o nome de *Ophiopyren striatum*. Posteriorente Madsen (1983) retirou a espécie deste gênero e a incluiu no gênero *Ophiostriatus*, o qual apresenta uma única escama tentacular por todo braço e placas braquiais ventrais contíguas.

Distribuição Batimétrica. 270-3500 m. *Ophiostriatus striatus* foi coletada por Mortensen (1933) *apud* Madsen (1983) em profundidades entre 1375 e 1455 m; Madsen (1983) registra sua ocorrência entre 3300 e 3500 m. Neste estudo foram coletados entre 270 e 430 m.

Distribuição Geográfica. Atlântico: Groelândia, Islândia, Brasil (sudeste e sul).

OPHIACTIDAE

Ophiactis brasiliensis Manso 1988 b (Fig.20c, d)

Ophiactis brasiliensis Manso 1988 b: 375-379, figs. 1- 4.

Material examinado. seis exemplares: cinco Est. 6658 (MHN-BOPH/MB-102); um Est. 6666 (MHN-BOPH/MB-103). Lat: 24°17.12´- 25°11.89´S; Long: 44°12.17´- 47°08.09´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 1,3 a 2,0 mm. Exemplar coberto por fina granulação. Disco dorsalmente constituído por escamas grandes, irregulares e imbricadas (Fig.20c). Escudos radiais mais longos que largos, afilados anteriormente e alargados na porção distal, unidos, exceto na região proximal onde ocorre uma ou duas escamas. Região interradial ventral coberta por escamas menores que as dorsais. Escudos orais ovalados com a região anterior levemente afilada. Adorais alargados distalmente e separados na porção anterior (Fig.20d). Fenda bursal estreita. Uma papila oral distal espatulada de cada lado da mandíbula. Uma infradental robusta no ápice. Placas braquiais dorsais semi-elípticas. Ventrais pentagonais, contíguas nos segmentos proximais e não nos distais. Placas laterais tocando-se ventralmente nos segmentos distais. Uma grande escama tentacular ovalada. Nos segmentos basais há quatro espinhos braquiais, posteriormente três. Presença de dentículos na extremidade dos espinhos; nos mais robustos (região proximal) os dentículos apresentam-se na porção mediana distal, nos espinhos da porção distal do braço há dentículos apenas no lado do espinho voltado para o disco.

Distribuição Batimétrica. 5-163 m. Manso (1988b) coletou *Ophiactis brasiliensis* a 5 m de profundidade e Monteiro (1997) de 8 a 41 m. Neste estudo a espécie foi coletada entre 157 e 163 m.

Distribuição Geográfica. Atlântico Sul: Brasil (sudeste).

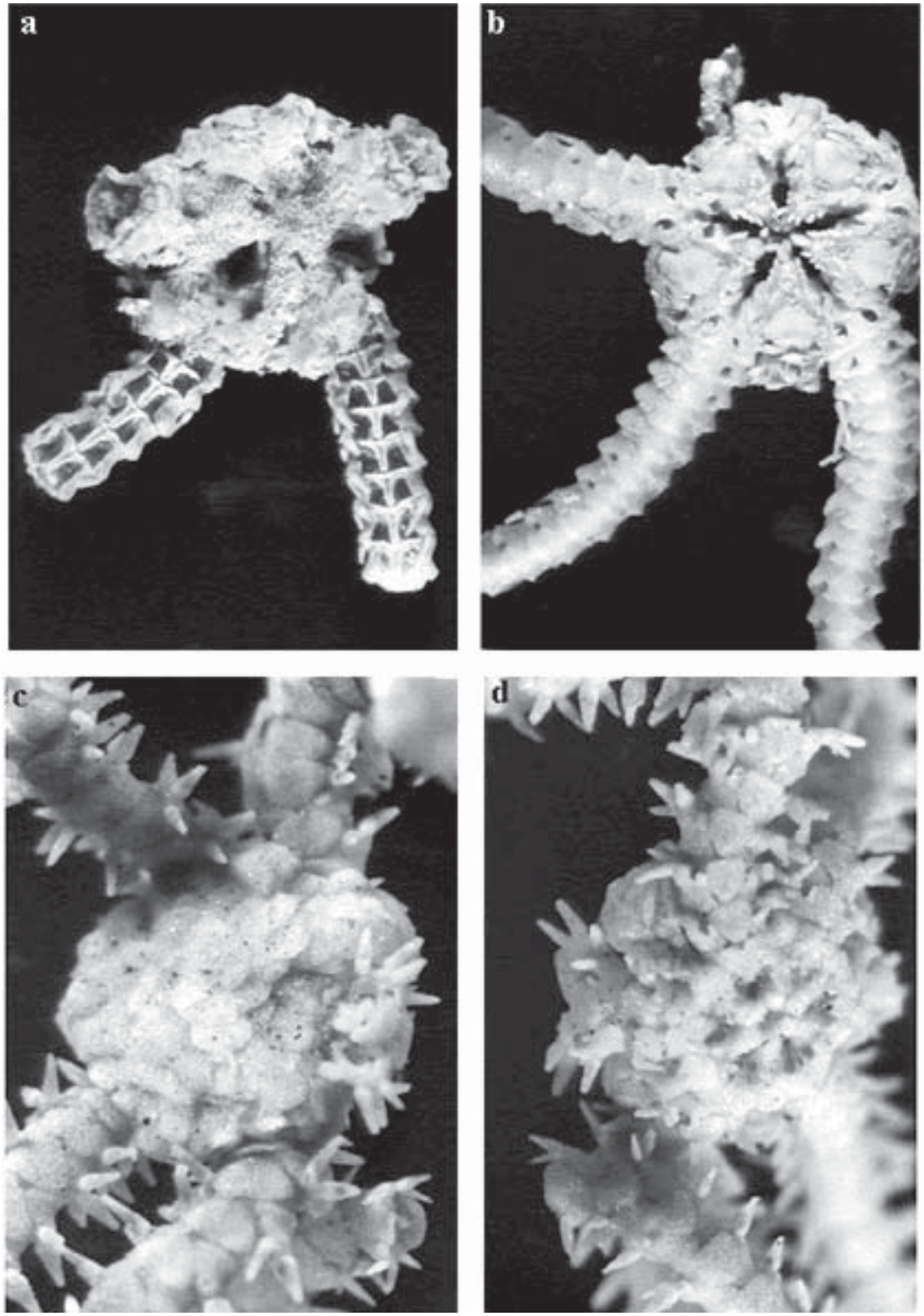


Figura 20. Ophiostriatus striatus, ***a****- vista dorsal;* ***b****- v. ventral (dd= 5,08 mm);* Ophiactis brasiliensis*:* ***c****- v. dorsal;* ***d****- v. ventral (dd= 2,0 mm).*

Ophiactis lymani Ljungman 1871 (Fig.21a, b)

Ophiactis lymani Tommasi 1965: 5-6, 1967 b: 50; Tommasi 1970: 22, fig. 14; Madsen 1970: 208-210; fig. 34; Albuquerque 1986: 138, figs. 23 a, b, c; est. VII: fig. 2 a, b, c; Monteiro 1987: 29, est. I- e; Alva & Vadon 1989: 838, fig. 5 a,b.

Material examinado. Dois exemplares: um Est. 6660 (MHN-BOPH/MB-23) e um Est. 6666 (MHN-BOPH/MB-104). Lat: 24°17.12´- 24°17.67´S; Long: 43°48.19´- 44°12.17´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 2,4 a 3,4 mm. Disco coberto por escamas grandes, irregulares; primárias evidentes. Escudos radiais duas vezes mais longos do que largos, unidos na região mediano-posterior e separados anteriormente por uma escama triangular (Fig.21a). Espinhos esparsos na região marginal do disco. Atrás dos escudos radiais há dois espinhos rombudos. Face interradial ventral coberta por escamas pequenas e alguns espinhos menores que os dorsais. Escudos orais tão largos quanto longos, pentagonais, afilados anteriormente e levemente curvos no bordo distal. Adorais alongados, unidos proximalmente e truncados distalmente (Fig.21b). Duas papilas orais de cada lado da mandíbula. Um par de infradentais irregulares no ápice. Cinco braços. Placa braquial dorsal flabeliforme; ventral arredondada na margem posterior, com os bordos laterais reentrantes devido a presença do poro tentacular amplo; laterais desenvolvidas, tocando-se dorsalmente. Uma escama tentacular. Fendas bursais amplas. Três espinhos braquiais sub-iguais rombudos.

Comentários. Tommasi (1967b) comenta que 6% dos exemplares examinados apresentaram cinco braços, o restante seis; Madsen (1970) cita que todos os exemplares examinados apresentam seis braços. Neste estudo, os dois exemplares coletados apresentam cinco braços. Não foram observadas expansões laterais bem desenvolvidas dos escudos adorais, como mencionado por Tommasi (1970), Albuquerque (1986) e Monteiro (1987). Segundo Albuquerque (1986), as escamas primárias nem sempre são evidentes e o número de espinhos pode variar de três a quatro. Monteiro (1987) cita a presença de três espinhos braquiais e Alva & Vadon (1989) quatro, nos segmentos proximais, e três nos distais. Estes mesmos autores mencionam que os espinhos do disco podem estar presentes ou ausentes, e podem ainda ter ou não a extremidade hialina.

Distribuição Batimétrica. 0-600 m. Segundo Madsen (1970) *Ophiactis lymani* é uma espécie de sub-litoral; Tommasi (1967b, 1970) coletou-a em profundidades de 0 à 110 m; Albuquerque (1986) entre 3 e 84 m; Monteiro (1987, 1990, 1997) entre 8 e 600 m; Tommasi et al. (1988a) a 90 m; Alva & Vadon (1989) entre 60 e 71 m; Heitor (1996) entre 20 e 100 m e Capítoli & Monteiro (2000) entre 13 e 30 m. Neste estudo a espécie foi coletada entre 163 e 314 m.

Distribuição Geográfica. *Ophiactis lymani* foi considerada por Tommasi (1967b) e Madsen (1970) uma espécie anfiatlântica. Atlântico: costa da África (Golfo da Guiné), Cabo Verde, Ilhas Virgens, Tobago, Bermudas, Tortugas, Brasil (norte, sudeste e sul).

Ophiactis savignyi (Müller & Troschel 1842) (Fig.21 c,d)

Ophiactis savignyi: Mortensen 1936: 264; Parslow & Clark 1963:44; Guille 1968:497-500; Tommasi 1970: 24-25, est. VIII, figs. 16-17; Madsen 1970: 207-208; fig. 33; Devaney 1974: 134; Cherbonnier & Guille 1978: 125, fig. 57; Irimura 1981:21; Albuquerque 1986: 150, figs. 25 a, b, c; est.VIII: figs.2 a, b, c. Monteiro 1987: 34, est. I– f, II– a, b. Alva & Vadon 1989: 839. Hendler et al. 1995: 148, fig. 70.

Material examinado. quatro exemplares: três Est. 6661 (MHN-BOPH/MB-29) e um Est. 6686 (MHN-BOPH/MB-79). Lat: 24°07.63´- 25°36.98´S; Long: 45°13.57´- 45°51.89´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 1,97 a 2,10 mm. Disco coberto por escamas irregulares e imbricadas. Escudos radiais grandes, semi-triangulares, unidos distalmente e separados no bordo proximal por uma ou duas escamas bem desenvolvidas (Fig.21c). Porção interradial ventral coberta por escamas menores que as dorsais. Escudos orais semi-losangulares. Madreporito bem evidente, com poros na porção mediana. Adorais triangulares, com o bordo distal alargado e unidos proximalmente (Fig.21d). Uma ou duas papilas orais de cada lado da mandíbula. Uma infradental grande no ápice. Fendas bursais amplas. Seis braços robustos. Placa braquial dorsal mais larga que longa, afilada proximalmente e com o bordo distal levemente curvo; ventral semi-hexagonal; laterais bem desenvolvidas. Uma escama tentacular. Quatro espinhos robustos com dentículos marginais nos segmentos braquiais basais e três nos posteriores. Espinhos inferiores menores que os latero-dorsais.

Comentários. Madsen (1970), Tommasi (1970), Albuquerque (1986), Monteiro (1987) e Hendler et al. (1995) citam a presença de pequenos espinhos esparsos na superfície do disco e mais numerosos na margem. Esta característica não foi observada no presente material, mas Hendler et al. (1995) comentam também que estes espinhos são mais evidentes em exemplares maiores. O número de espinhos braquiais foi menor com relação ao mencionado na literatura consultada, podendo-se atribuir esta diferença ao tamanho dos exemplares. Madsen (1970) comenta que a espécie é bastante polimórfica e tem sido descrita com vários nomes; pode apresentar cinco ou seis braços. Este mesmo autor comenta que espécimes do oeste da África possuem tipicamente duas papilas orais laterais, porém três podem ocorrer em uma ou outra mandíbula, e em uns poucos casos pode ser observado somente uma papila oral distal.

Distribuição Batimétrica. 0-518 m. Mortensen (1936) coletou exemplares de *Ophiactis savignyi* entre 16 e 30 m de profundidade; segundo Madsen (1970) esta espécie ocorre na zona entremarés e infralitoral; Tommasi (1970) coletou-a de 0 à 80 m; Cherbonnier & Guille (1978) de 0 a 200 m; Monteiro (1987, 1997) de 8 a 41 m; Alva & Vadon (1989) a 35 m; Hendler et al. (1995) de 0 à 518 m e Alves & Cerqueira (2000) na região entremarés. No presente estudo a espécie foi amostrada a 147 m.

Distribuição Geográfica. Atlântico: África (oeste e sul, Golfo da Guiné), Estados Unidos, Bermudas, Golfo do México, Caribe, Antilhas, Brasil (norte, nordeste e sudeste); Índico: Madagascar, Ilha Reunião; Pacífico: Mar do Japão, Austrália (sudeste); Mar Mediterrâneo; Mar Vermelho.

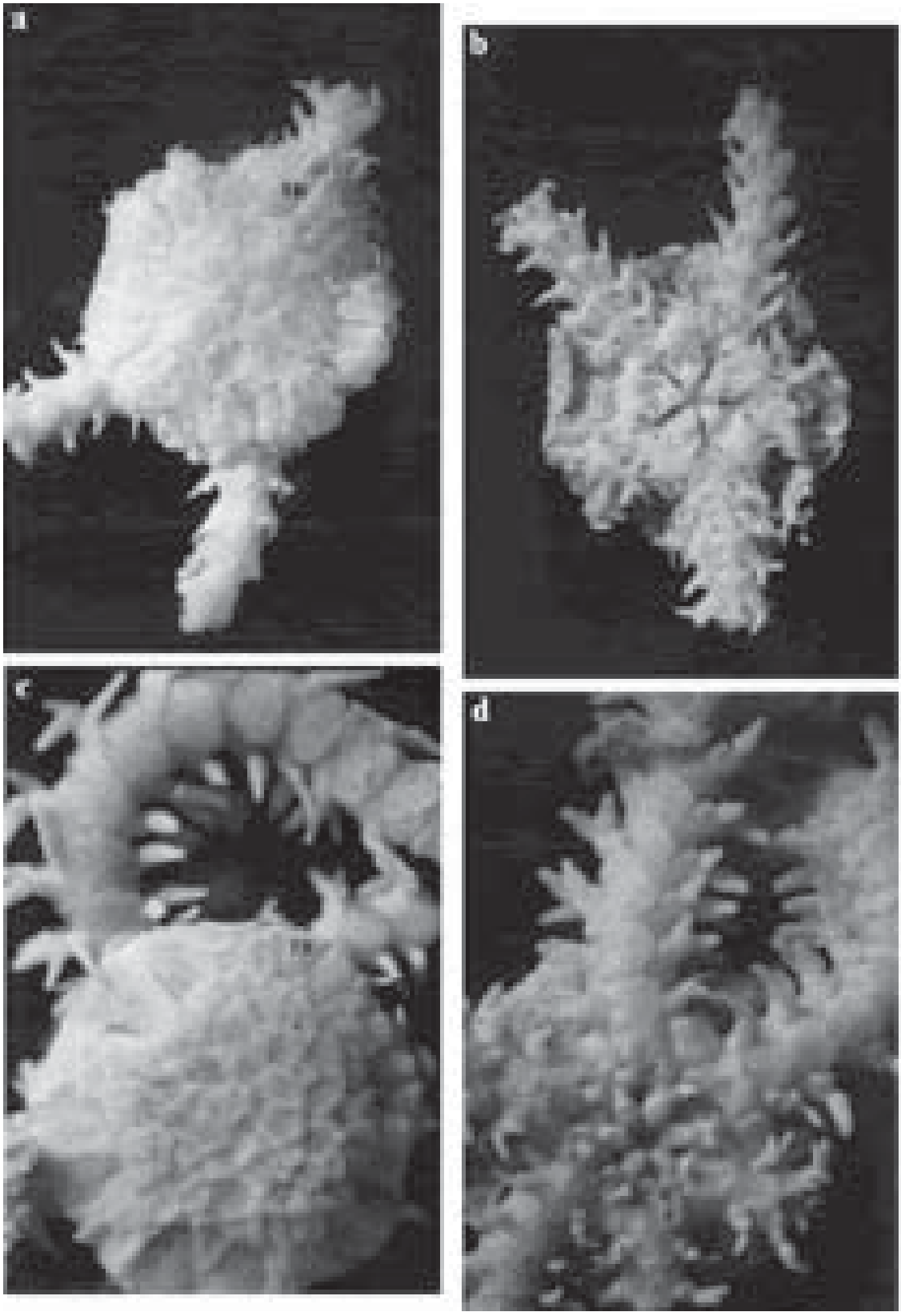


Figura 21. Ophiactis lymani, ***a****- vista dorsal;* ***b****- v. ventral (dd= 3,4 mm);* Ophiactis savignyi*:* ***c****- v. dorsal;* ***d****- v. ventral (dd= 2,10 mm).* ***ER****- escudo radial.*

AMPHIURIDAE

Amphilimna olivacea (Lyman 1869)
(Fig.22a, b)

Amphilimna olivacea: Tommasi 1967b: 538; 1970: 32, figs.30-31; Madsen 1970: 163, fig.3; Thomas & Schoener 1972:1-8, figs.1,2; Manso 1991:13.

Material Examinado. Nove exemplares: dois Est. 6660 (MHN-BOPH/MB-24); três Est. 6671 (MHN-BOPH/MB-43); um Est. 6685 (MHN-BOPH/MB-75); um Est. 6692 (MHN-BOPH/MB-82); um Est. 6696 (MHN-BOPH/MB-92) e um Est. 6704 (MHN-BOPH/MB-97). Lat: 24°17.67´- 26°50.90´S; Long: 43°48.19´- 46°56.84´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 2,96 a 13,47 mm. Disco com um sulco na região mediana radial. Totalmente coberto por espinhos afilados, os quais dificultam a visualização das escamas dorsais imbricadas. Escudos radiais estreitos, unidos e situados no sulco radial (Fig.22a). Região interradial ventral com espinhos similares aos dorsais. Escudos orais mais largos que longos com o bordo proximal afilado e o distal curvo (Fig.22b), com uma pequena expansão mediana. Madreporito bem desenvolvido, apresentando um grande poro na porção distal. Escudos adorais alongados, unidos na região proximal. Mandíbula estreita e alongada; três papilas orais, distal maior e a proximal situada interiormente. Duas ou três papilas infradentais no ápice da mandíbula, sendo a mediana maior que as laterais. Fendas bursais alongadas e estreitas, marginadas por escamas bem desenvolvidas. Placa braquial dorsal subpentagonal; ventral mais longa do que larga, com reentrâncias laterais devido a presença do poro tentacular. Placas laterais cobrindo parte da região dorsal. Duas escamas tentaculares até o 8º segmento do braço, interna maior e mais afilada que a externa, a partir do 9º segmento permanece apenas a externa. Oito espinhos braquiais, os quatro superiores sub-iguais e os quatro inferiores aumentam de tamanho em direção à região ventral. Os espinhos superiores localizados abaixo do disco apresentam-se fundidos à placa genital, formando uma estrutura em forma de asa (Fig.22b).

Comentários. Madsen (1970) cita que em *Amphilimna olivacea* ocorre uma variação na disposição das papilas sobre a boca de um mesmo espécime, além de registrar a ocorrência de duas ou três papilas infradentais subiguais em tamanho ou com a mediana duas vezes maior que as laterais.

Distribuição Batimétrica. 15-600 m. Madsen (1970) cita *Amphilimna olivacea* como uma espécie de infralitoral. No entanto, Tommasi (1967b e 1970) registrou-a em profundidades de 72 a 351 m, Manso (1988 a) entre 102 e 151 m, Manso (1991) a 80 m, Tommasi et al. (1988a) de 31 a 140 m, Heitor (1996) a 95 m, Monteiro (1990, 1997) de 15 a 600 m e Capítoli & Monteiro (2000) ao redor de 100 m. Neste estudo a espécie foi amostrada entre 90 e 320 m.

Distribuição Geográfica. Madsen (1970) cita que *Amphilimna olivacea* é uma espécie anfiatlântica. Atlântico Oriental: da Libéria a Angola; Atlântico Ocidental: da Baia de Massachusetts ao Uruguai.

Amphilimna mirabilis (H.L.Clark 1941) (Fig.22c, d)

Amphitarsus mirabilis Schoener 1967: 269; fig.1 a-c.

Amphilimna mirabilis Devaney 1974: 121.

Material Examinado. Quatro exemplares: dois Est. 6651 (MHN-BOPH/MB-109) e dois Est. 6698 (MHN-BOPH/MB-110). Lat: 25°53.58´- 26°10.87´S; Long: 45°42.13´-46°20.01´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 3,13 a 7,32 mm. Disco coberto por grânulos dorsal e ventralmente. Reentrâncias na região interradial. Escudos radiais estreitos e unidos (Fig.22c). Escudos orais mais largos que longos com os bordos proximal e distal arredondados. Adorais estreitos, unidos anteriormente e alargados na porção distal (Fig.22d). Duas papilas orais; juntamente a estas há duas escamas espatuladas recobrindo o segundo poro oral. Um par de infradentais bem desenvolvidas e arredondadas no ápice da mandíbula. Fenda bursal grande. Placa genital externa muito desenvolvida, com divisões. Placas braquiais dorsais pentagonais e contíguas. Ventrais mais longas que largas, contíguas, com reentrâncias laterais dos poros tentaculares. Do 1° ao 4° segmento de cada placa braquial lateral surge uma expansão laminar muito desenvolvida que representa uma fusão dos espinhos braquiais superiores localizados abaixo do disco com a placa genital (Fig.22d). Primeiro poro tentacular braquial com três escamas, duas pequenas situadas na placa ventral e uma maior na placa lateral. Do 2° ao 5° segmento, duas escamas tentaculares: uma espatulada na placa ventral e uma pequena na lateral; a partir do 6° segmento do braço apenas a escama tentacular espatulada. Sete espinhos braquiais, inferiores maiores que os superiores.

Comentários. Segundo Tommasi (1999), *Amphilimna olivacea* é a única espécie do gênero com ocorrência no Brasil. O material examinado difere desta pois *Amphilimna olivacea* apresenta o disco totalmente coberto por espinhos afilados, cinco papilas orais, duas escamas tentaculares até o 8° segmento e oito espinhos braquiais. *Amphilimna mirabilis* foi inicialmente descrita dentro do gênero *Amphitarsus* por H.L.Clark (1941) *apud* Devaney (1974). Em 1967, Schoener descreveu duas novas espécies de *Amphitarsus* e redescreveu e ilustrou *Amphitarsus mirabilis*. Assim como H.L.Clark (1941) *apud* Devaney (1974), ela considerou que a estrutura observada na base dos braços desta espécie, logo abaixo do disco, era a fusão das placas laterais à placa genital. Em 1972, Thomas & Schoener consideraram que a estrutura em forma de asa de *Amphitarsus mirabilis* são espinhos fundidos à placa genital, e então certamente *Amphitarsus mirabilis* e *Amphilimna olivacea* são congenéricas. Devaney (1974) em sua discussão sobre o gênero *Amphilimna*, inclui neste *Amphilimna mirabilis*.

Distribuição Batimétrica. 200-535 m. H.L.Clark (1941) *apud* Devaney (1974) coletou *Amphilimna mirabilis* em profundidades entre 320 e 430 m; Schoener (1967) entre 200 e 535 m. Neste trabalho a espécie foi coletada entre 240 e 256 m.

Distribuição Geográfica. Atlântico: norte ocidental, Cuba, Brasil (sudeste e sul).

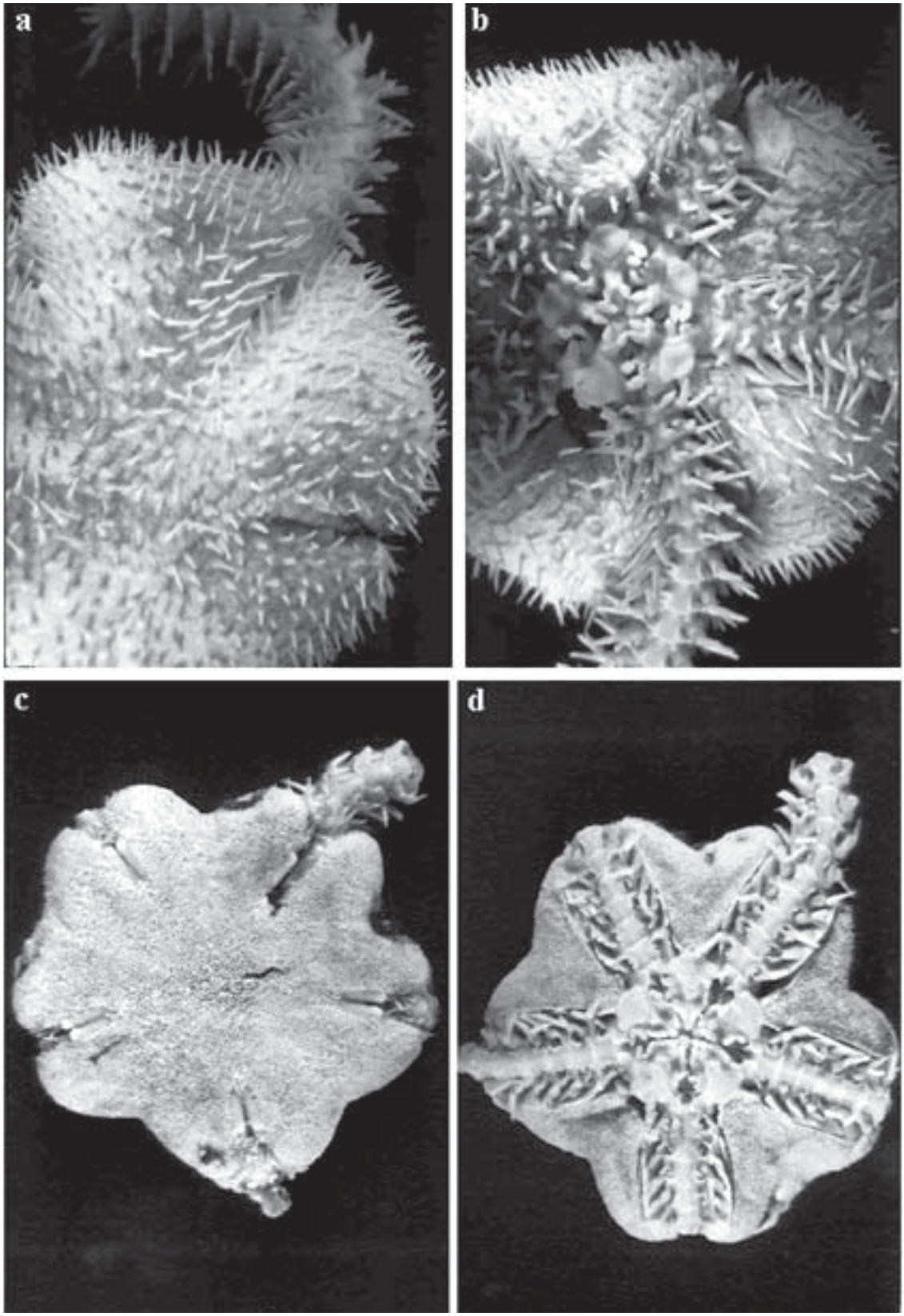


Figura 22. Amphilimna olivacea, ***a****- vista dorsal;* ***b****- v. ventral (dd= 13,47 mm);* Amphilimna mirabilis*:* ***c****- v. dorsal;* ***d****- v. ventral (dd= 7,31 mm).*

Amphioplus albidus (Ljungman 1867) (Fig.23a, b)

Amphioplus bernasconiae Tommasi 1968:118, figs. 1; 2.

Amphioplus albidus: Bernasconi & D' Agostino 1977: 87, pl.V, fig. 1, 2; pl. IX, fig. 3.

Material Examinado. Quatro exemplares: três Est. 6665 (MHN-BOPH/MB-113) e um Est. 6815 (MHN-BOPH/MB-145). Lat: 24°20.84´- 29°36.60´S; Long: 44°09.91´- 47°50.80´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 3,4 a 4,83 mm. Disco coberto por escamas irregulares, centrodorsal evidente. Escudos radiais mais longos que largos, divergentes, separados por três escamas (Fig.23a). Região ventral interradial coberta por escamas pouco menores que as dorsais. Escudos orais losangulares com leves reentrâncias latero-posteriores. Adorais bem desenvolvidos e unidos anteriormente (Fig.23b). Duas papilas orais: proximal afilada, distal alargada; juntamente a estas há uma escama arredondada do 2° poro tentacular oral. Um par de infradentais robustas no ápice da mandíbula. Fendas bursais amplas. Placas braquiais dorsais flabeliformes. Ventrais mais largas que longas com reentrâncias nas regiões mediana posterior e laterais dos poros tentaculares; duas escamas tentaculares ovaladas. Do 1° ao 6° segmentos há quatro espinhos braquiais globosos na base, nos demais três.

Comentários. Segundo Bernasconi & D´Agostino (1977) *Amphioplus albidus* apresenta cinco papilas orais. Os exemplares analisados no presente estudo apresentaram quatro papilas. Esta diferença pode estar relacionada ao tamanho dos exemplares em questão, já que o espécime descrito pelos autores mencionados acima apresentava 5,4 mm de diâmetro do disco.

Distribuição Batimétrica. 0-500 m. Bernasconi & D´Agostino (1977) coletaram *Amphioplus albidus* em profundidades de 0 a 14 m. Neste estudo a espécie foi coletada entre 258 e 500 m.

Distribuição Geográfica. Atlântico Sul: do sudeste do Brasil ao Uruguai.

Amphioplus lucyae Tommasi 1971 (Fig.23c, d)

Amphioplus lucyae Tommasi 1971:6,figs.19, 20; Monteiro 1987: 52, est. IV- a, b, c, d; Manso 1991:36.

Material Examinado. Um exemplar da Est. 6674 (MHN-BOPH/MB-51). Lat: 24°31.08´S; Long: 44°54.00´W.

Descrição. Diâmetro do disco igual a 4,8 mm. Disco densamente coberto por escamas irregulares e imbricadas; primárias bem evidentes, centrodorsal circular. Região interradial dorsal periférica com uma escama retangular maior que as adjacentes. Escudos radiais mais longos que largos, cuneiformes, divergentes e separados entre si por cerca de cinco escamas (Fig.23c). Região interradial ventral com escamas menores que as dorsais e muito imbricadas. Escudos orais mais largos do que longos com a porção anterior afilada e a posterior arredondada, formando uma concavidade nos dois lados anteriores, acompanhando a curva dos escudos adorais, que são robustos e unidos proximalmente. Madreporito bem evidente com poros na região distal (Fig.23d). Quatro papilas orais contíguas. Um par de infradentais grandes, triangulares e separadas no ápice da mandíbula. Placa braquial dorsal trapezoidal; ventral subpentagonal, com reentrâncias nas porções latero-distais; lateral bem desenvolvida. Duas escamas tentaculares, uma localizada na placa braquial ventral e outra na placa lateral (Fig.23d). Quatro espinhos braquiais.

Comentários. O número de papilas orais de cada lado da mandíbula no exemplar examinado foi igual a quatro, diferindo da descrição feita por Monteiro (1987), onde menciona que indivíduos com diâmetro do disco ao redor de 4,0 mm apresentam cinco papilas orais. Outras características descritas pela referida autora coincidem com as observadas no exemplar analisado.

Distribuição Batimétrica. 8-600 m. Tommasi (1971 e 1985) coletou *Amphioplus lucyae* entre 27 e 32 m de profundidade; Tommasi et al. (1988a, b) incluíram esta espécie entre as que ocorreram em largo intervalo de profundidade, de 55 a 480 m; Monteiro (1987, 1990, 1997) de 8 a 600 m, Manso (1988a, 1991) de 40 a 60 m e Capítoli & Monteiro (2000) entre 13 e 30 m. Neste trabalho a espécie foi amostrada a 122 m.

Distribuição Geográfica. Atlântico Sul: Brasil (sudeste e sul).

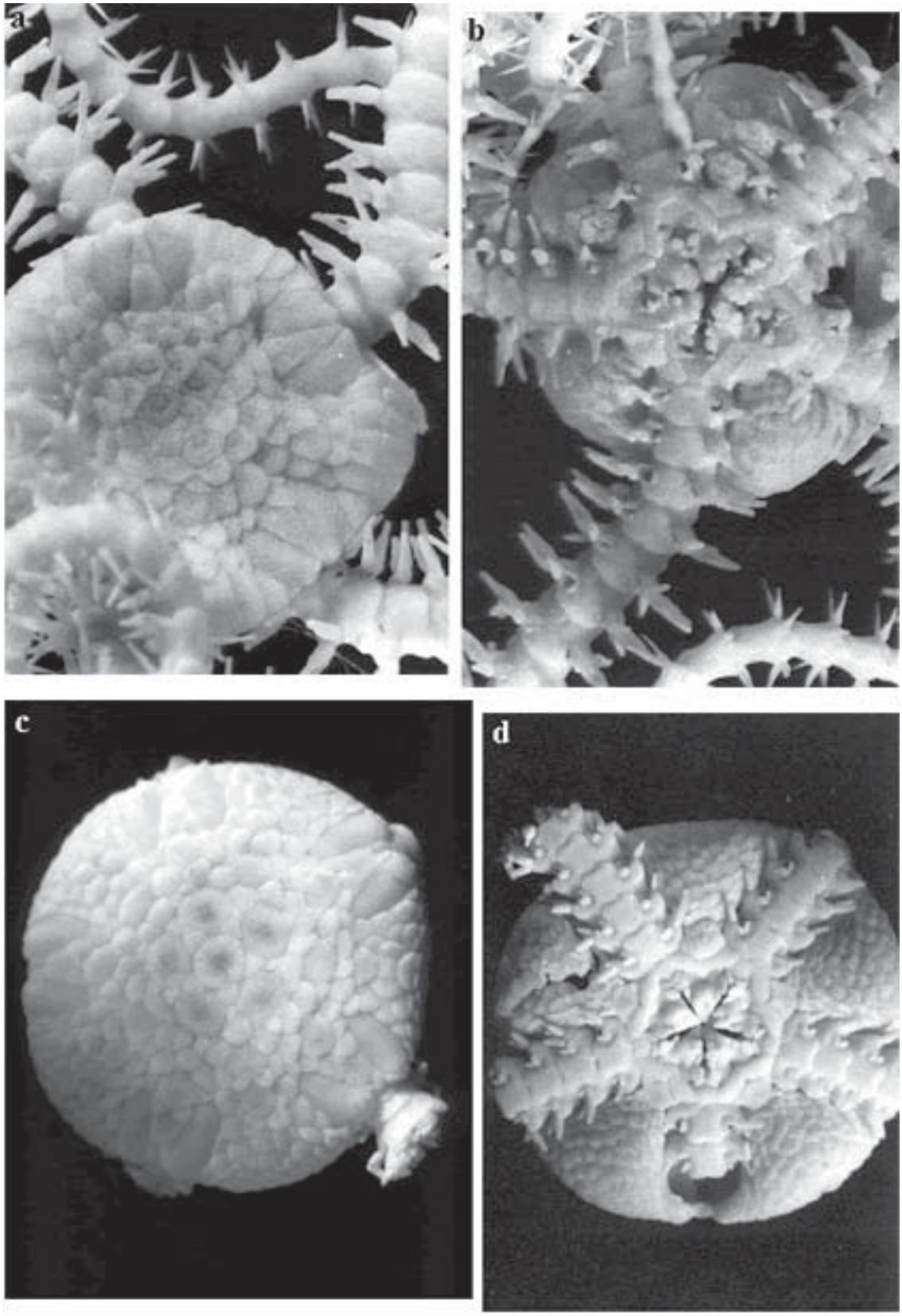


Figura 23. Amphioplus albidus, ***a-*** *vista dorsal;* ***b-*** *v. ventral (dd= 4,83 mm);* Amphioplus lucyae*:* ***c-*** *v. dorsal;* ***d-*** *v. ventral (dd= 4,8 mm).*

Amphipholis squamata (Delle Chiaje 1828) (Fig.24a, b)

Axiognathus squamata: Tommasi 1970: 37, fig.36.

Amphipholis squamata: Bernasconi 1926: 146; 1965: 147, III: 3-4; Thomas 1962: 662, fig. 13; Parslow & Clark 1963:44; Alarcón 1968: 39, fig.O; A.M. Clark 1970: 29-30; Madsen 1970: 202, fig. 30; Devaney 1974: 125; Gage et al. 1983: 293; Paterson 1985: 91, fig. 36; Monteiro 1987: 60, est. II-f; Alva & Vadon 1989: 834; Hendler 1996: 143, fig. 7.10; Hendler et al. 1995: 162, fig. 79.

Material Examinado. Sete exemplares da Est. 6661 (MHN-BOPH/MB-30). Lat: 24°07.63´S; Long: 45°51.89´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 1,0 a 3,0 mm. Disco coberto por escamas irregulares imbricadas. Escudos radiais mais longos que largos, contíguos por toda extensão, exceto no bordo proximal, onde há uma pequena escama triangular. Margem externa dos escudos radiais levemente curva e interna reta (Fig.24a). Escamas ventrais menores que as dorsais, imbricadas. Escudos orais afilados anteriormente, com o bordo distal curvo; adorais bem desenvolvidos, alargados no bordo distal e proximalmente unidos (Fig.24b). Duas papilas orais de cada mandíbula, distal retangular e alongada, bem maior que a proximal. Um par de infradentais alongadas. Fenda bursal ampla. Placa braquial dorsal mais larga que longa, em forma de leque e com as bordas arredondadas; ventral pentagonal com pequenas reentrâncias laterais dos poros; laterais bem desenvolvidas unindo-se dorsal e ventralmente. Duas escamas tentaculares. Três espinhos braquiais.

Comentários. A remoção de *Amphipholis squamata* do gênero *Amphipholis* para *Axiognathus* foi proposta por Thomas (1966) *apud* Monteiro (1987), baseado nas placas orais, escamas primárias e braços curtos desta espécie. A.M.Clark (1970) discordou de Thomas, pois as diferenças entre *Amphipholis squamata* e *A. januarii* (espécie tipo do gênero) eram tão superficiais que não permitiam considerá-las pertencendo a gêneros distintos. Segundo Hendler et al. (1995), desde sua descoberta a espécie já foi registrada com 25 nomes diferentes em várias regiões e há necessidade de pesquisas para se determinar as estreitas relações genéticas das diferentes populações de *Amphipholis squamata* e se esta é verdadeiramente uma espécie biológica simples. Segundo Madsen (1970) os maiores espécimes registrados na literatura mediram 5,0 mm e foram encontrados no oeste da África; os menores podem ainda não possuir escamas tentaculares desenvolvidas por todo braço.

Distribuição Batimétrica. 0-1330 m. Thomas (1962) coletou exemplares de *Amphipholis squamata* sobre esponjas em regiões de pouca profundidade; Bernasconi (1926, 1965) cita a ocorrência desta espécie entre 0 e 40 m; Madsen (1970), Tommasi (1970, 1985) e Tommasi et al. (1988a) de 0 a 740 m; Bernasconi & D'Agostino (1977) de 0 a 250 m; Gage et al. (1983) de 0 a 809 m; Paterson (1985) de 400 a 1200 m; Albuquerque (1986) de 21 a 52 m; Monteiro (1987, 1997) de 8 a 600 m; Alva & Vadon (1989) de 0 a 1000 m; Hendler (1996) e Hendler et al. (1995) citam sua ocorrência de 0 à 1330 m; Heitor (1996) de 38 a 132 m e Alves & Cerqueira (2000) coletaram-na na região entremarés. Neste estudo a espécie foi amostrada a 147 m.

Distribuição Geográfica. Alva & Vadon (1989) e Hendler et al. (1995) consideraram esta espécie cosmopolita, com ocorrência em todas as regiões exceto nos polos. Atlântico: costa oriental, Flórida, Argentina, Brasil (nordeste, sudeste); Pacífico: Chile; Mar Adriático.

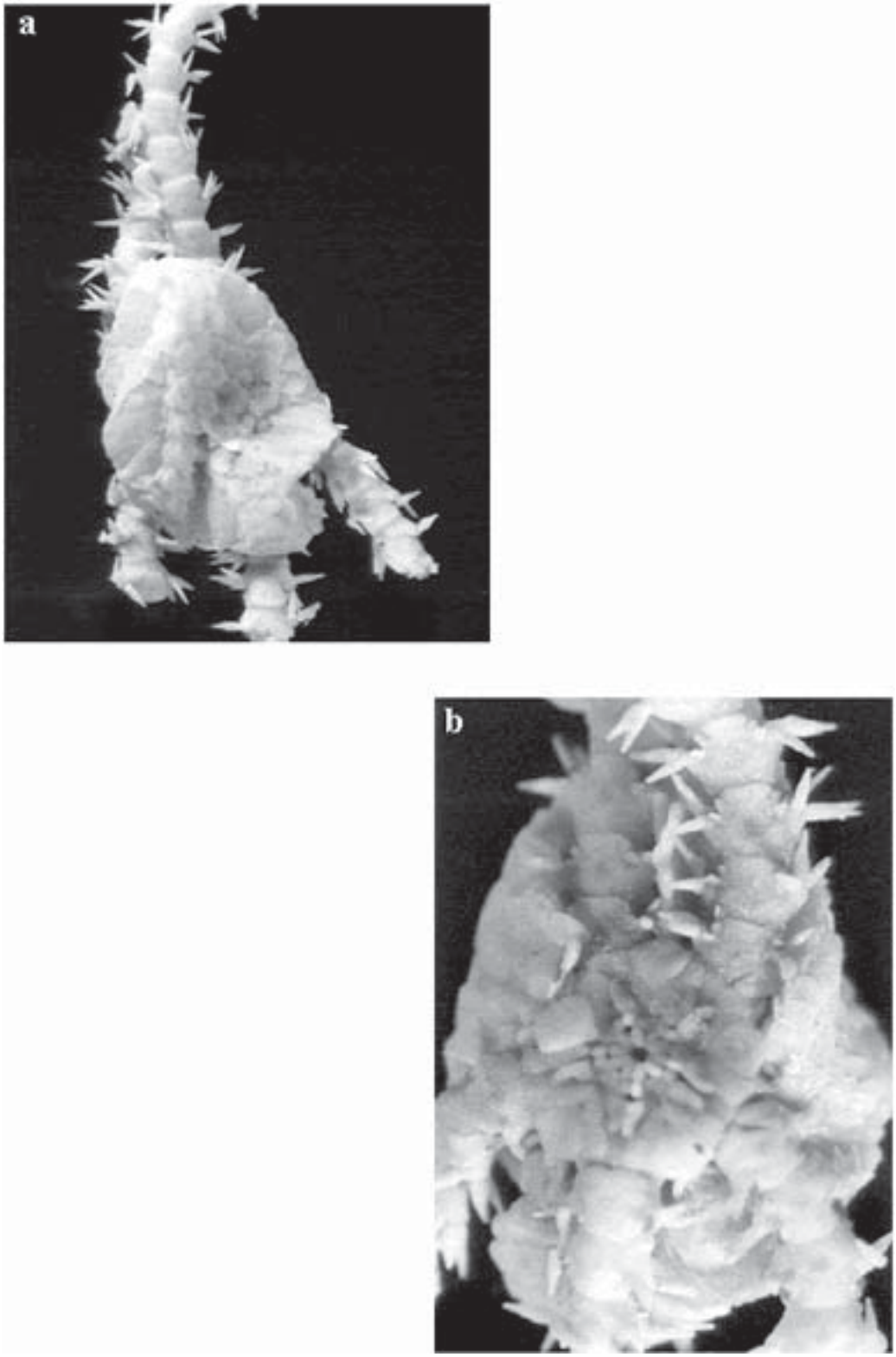


Figura 24. Amphipholis squamata*: **a**- vista dorsal; **b**- v. ventral (dd= 3,0 mm).*

Amphiura complanata Ljungman 1867
(Figs.25a-e; 26a-d; 27a-d; 28a-f)

Amphiura complanata Fell 1962:11; Monteiro 1987:64,est.IV-e,f; Manso 1991: 16.

Amphiura (Amphiura) complanata Tommasi 1970: 43, fig. 43.

Material Examinado. 92 exemplares: um Est. 6654 (MHN-BOPH/MB-05); nove Est. 6656 (MHN-BOPH/MB-07); cinco Est. 6656 (MHN-BOPH/MB-08); um Est. 6657 (MHN-BOPH/MB-11); um Est. 6657 (MHN-BOPH/MB-12); oito Est. 6673 (MHN-BOPH/MB-47); nove Est. 6678 (MHN-BOPH/MB-55); seis Est. 6678 (MHN-BOPH/MB-56); seis Est. 6679 (MHN-BOPH/MB-62); um Est. 6683 (MHN-BOPH/MB-68); um Est. 6683 (MHN-BOPH/MB-69); um Est. 6684 (MHN-BOPH/MB-74); um Est. 6692 (MHN-BOPH/MB-83); dois Est. 6692 (MHN-BOPH/MB-84); 11 Est. 6693 (MHN-BOPH/MB-90); um Est. 6696 (MHN-BOPH/MB-93); um Est. 6696 (MHN-BOPH/MB-94); oito Est. 6700 (MHN-BOPH/MB-95); quatro Est. 6700 (MHN-BOPH/MB-96); 10 Est. 6704 (MHN-BOPH/MB-98); quatro Est. 6704 (MHN-BOPH/MB-99) e um Est. 6789 (MHN-BOPH/MB-142). Lat: 24°17.93´-27°45.20´S; Long: 44°35.98´- 48°03.00´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 3,26 e 13,14 mm. As características observadas nestes exemplares coincidem com as descrições de Tommasi (1970), Monteiro (1987) e Manso (1991) (Fig.25).

Série de Crescimento. Foram examinados quatro exemplares com as seguintes medidas dd: MHN-BOPH/MB-90: 4,23 mm; MHN-BOPH/MB-08: 6,78 mm; MHN-BOPH/MB-98: 9,00 mm; MHN-BOPH/MB-05: 11,57 mm.

Escamas primárias evidentes somente no exemplar menor. Escudos radiais unidos posteriormente nos dois menores exemplares (Fig.26c, d); mais estreitos e totalmente separados nos dois maiores (Fig.26a, b). Exemplar de 4,23 mm (Fig.26c), com cerca de 12 escamas pequenas e de formato irregular entre o par de escudos radiais; no de 6,78 mm, cerca de 18 e nos dois espécimes maiores cerca de 25 (Fig.26a, b). Indivíduo menor com escudo oral mais arredondado, tão largo quanto longo e adorais separados na porção anterior (Fig.27d); nos três espécimes maiores os orais são ovalados, mais longos que largos, e adorais unidos anteriormente (Fig.27a-c). No exemplar menor o espinho hialino em forma de gancho aparece à partir do 10° segmento, sendo de difícil observação; no de 6,78 mm à partir do 15°; no de 9,0 mm à partir do 13° e no maior à partir do 14° segmento braquial. Exemplar menor com quatro espinhos braquiais; indivíduo de 6,78 mm com cinco espinhos nos primeiros segmentos e quatro nos posteriores; espécimes maiores com seis espinhos braquiais nos primeiros segmentos e cinco nos da extremidade (Fig.28).

Distribuição Batimétrica. 10-810 m. Tommasi (1970 e 1985) coletou *Amphiura complanata* entre 30-130 m de profundidade; Tommasi et al. (1988a, b) incluíram esta espécie entre as que ocorreram em largo intervalo de profundidade, de 40 a 480 m; Monteiro (1987, 1990, 1997) de 15 a 600 m; Manso (1988a, 1989, 1991) entre 25 e 122 m; Absalão (1990) de 10 a 50 m; Sumida (1994) a 136 m; Heitor (1996) entre 40 e 138 m e Capítoli & Monteiro (2000) de 30 a 100 m. No presente estudo a espécie foi coletada entre 60 e 810 m.

Distribuição Geográfica. Atlântico Sul: Brasil (sudeste e sul), Argentina (norte).

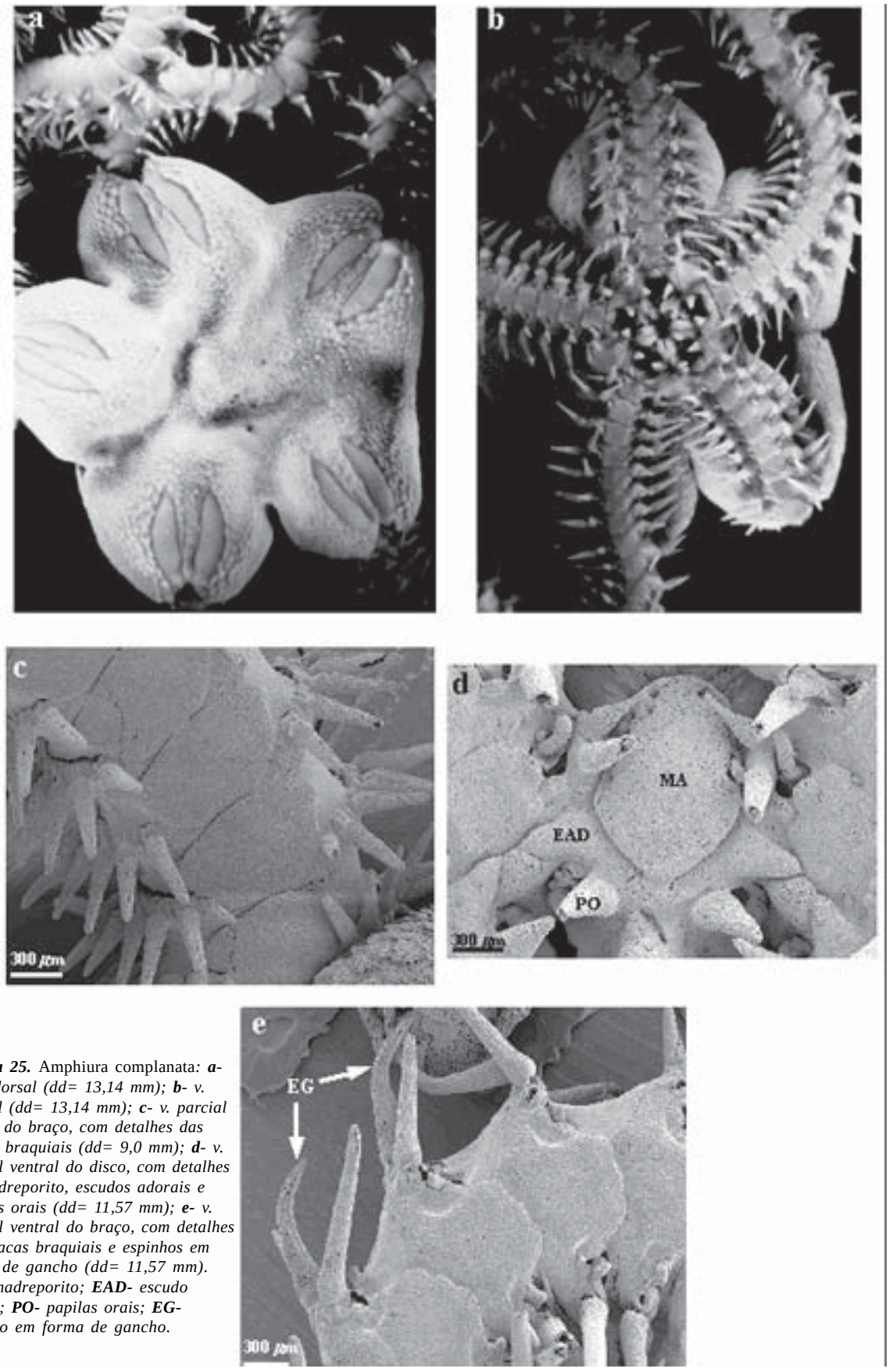


Figura 25. Amphiura complanata*: **a**- vista dorsal (dd= 13,14 mm); **b**- v. ventral (dd= 13,14 mm); **c**- v. parcial dorsal do braço, com detalhes das placas braquiais (dd= 9,0 mm); **d**- v. parcial ventral do disco, com detalhes do madreporito, escudos adorais e papilas orais (dd= 11,57 mm); **e**- v. parcial ventral do braço, com detalhes das placas braquiais e espinhos em forma de gancho (dd= 11,57 mm). **MA**- madreporito; **EAD**- escudo adoral; **PO**- papilas orais; **EG**- espinho em forma de gancho.*

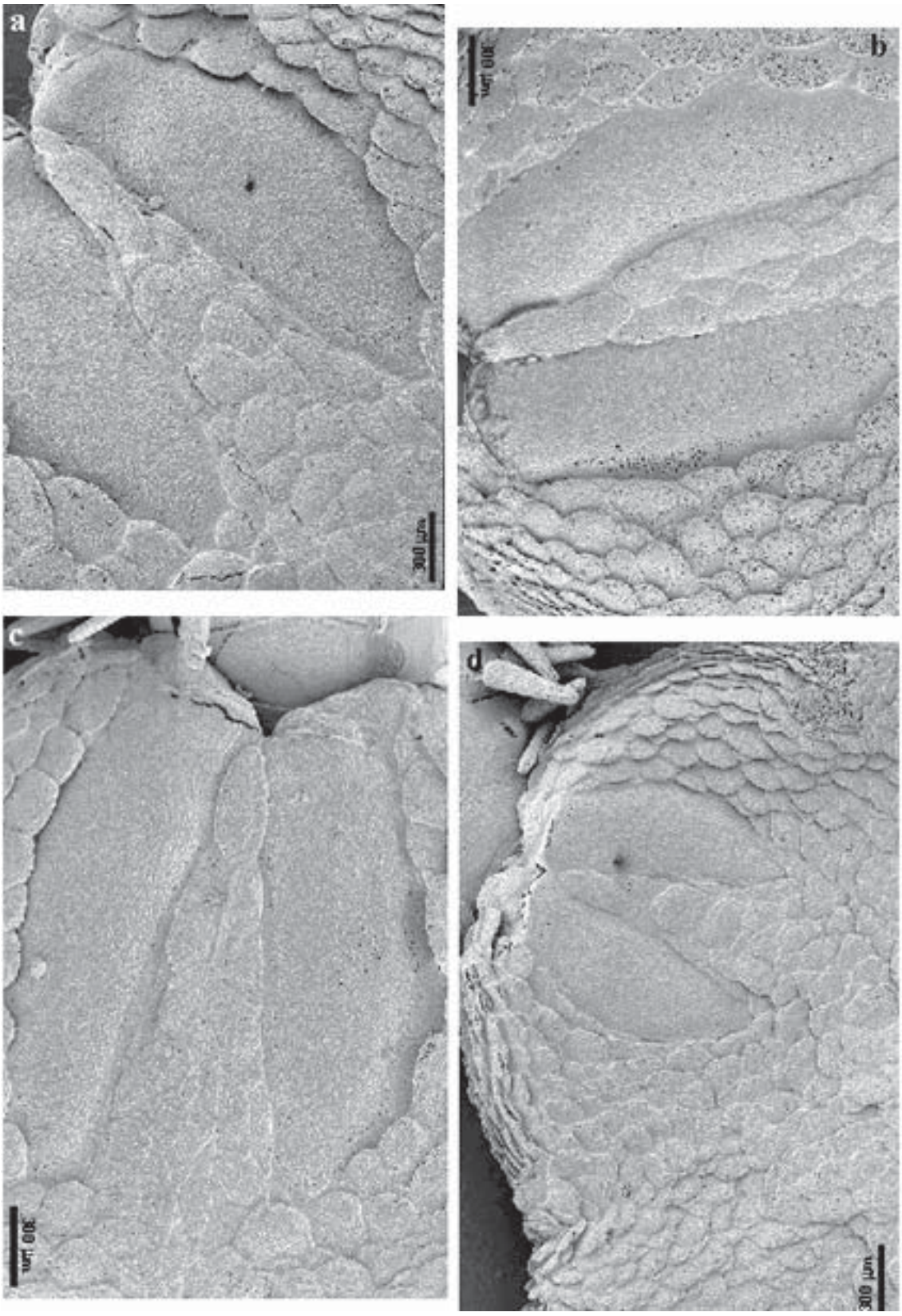


Figura 26. Amphiura complanata*: vista parcial dorsal do disco, com detalhes das escamas e escudos radiais, mostrando algumas alterações devido ao crescimento (**a**- dd= 11,57 mm; **b**- dd= 9,0 mm; **c**- dd= 6,78 mm; **d**- dd= 4,23 mm).*

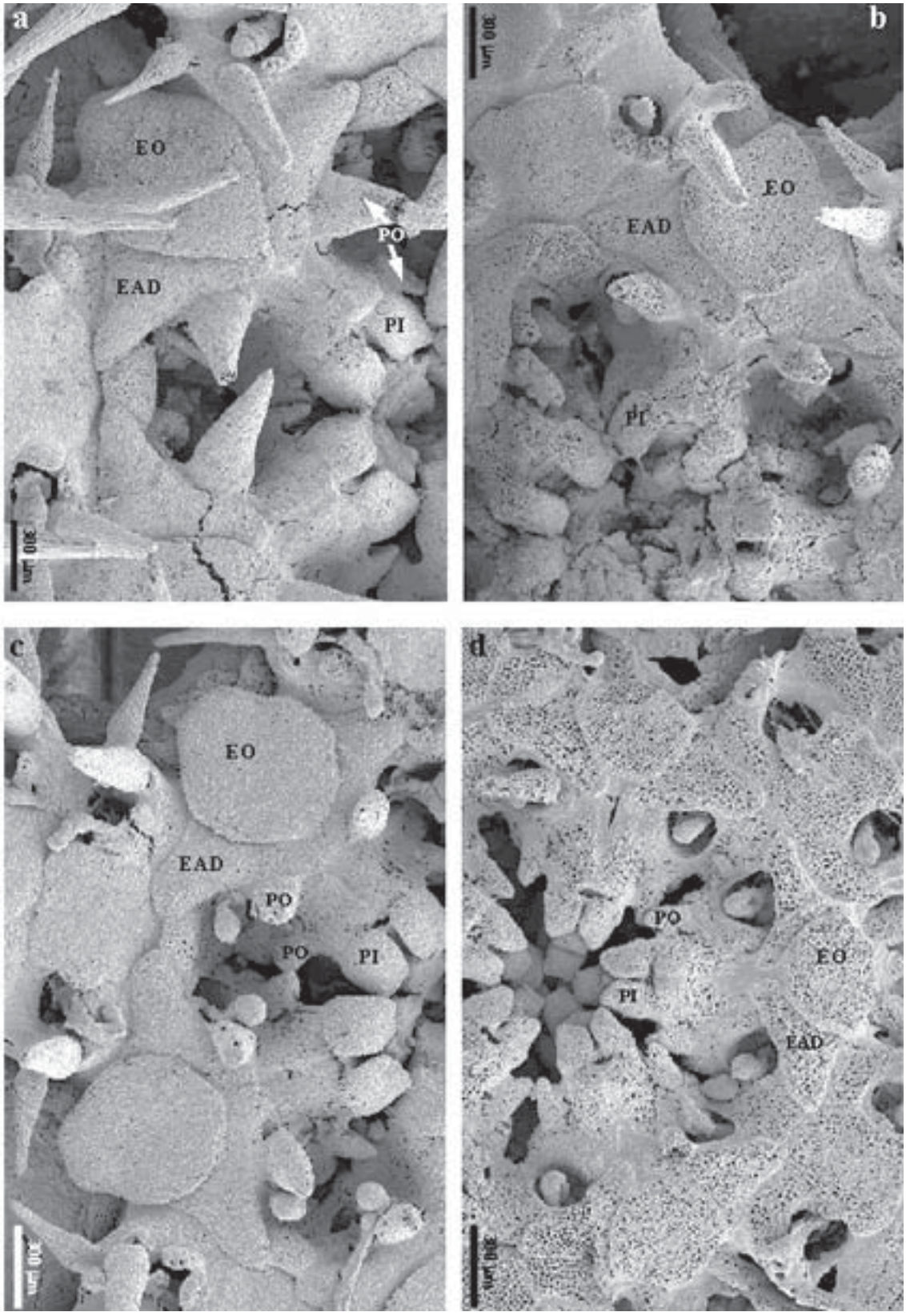


Figura 27. Amphiura complanata*: vista parcial ventral do disco, com detalhes dos escudos oral e adorais, mostrando algumas alterações devido ao crescimento (**a**- dd= 11,57 mm; **b**- dd= 9,0 mm; **c**- dd= 6,78 mm; **d**- dd= 4,23 mm). **EO**- escudo oral; **EAD**- escudo adoral; **PO**- papilas orais; **PI**- papila infradental.*

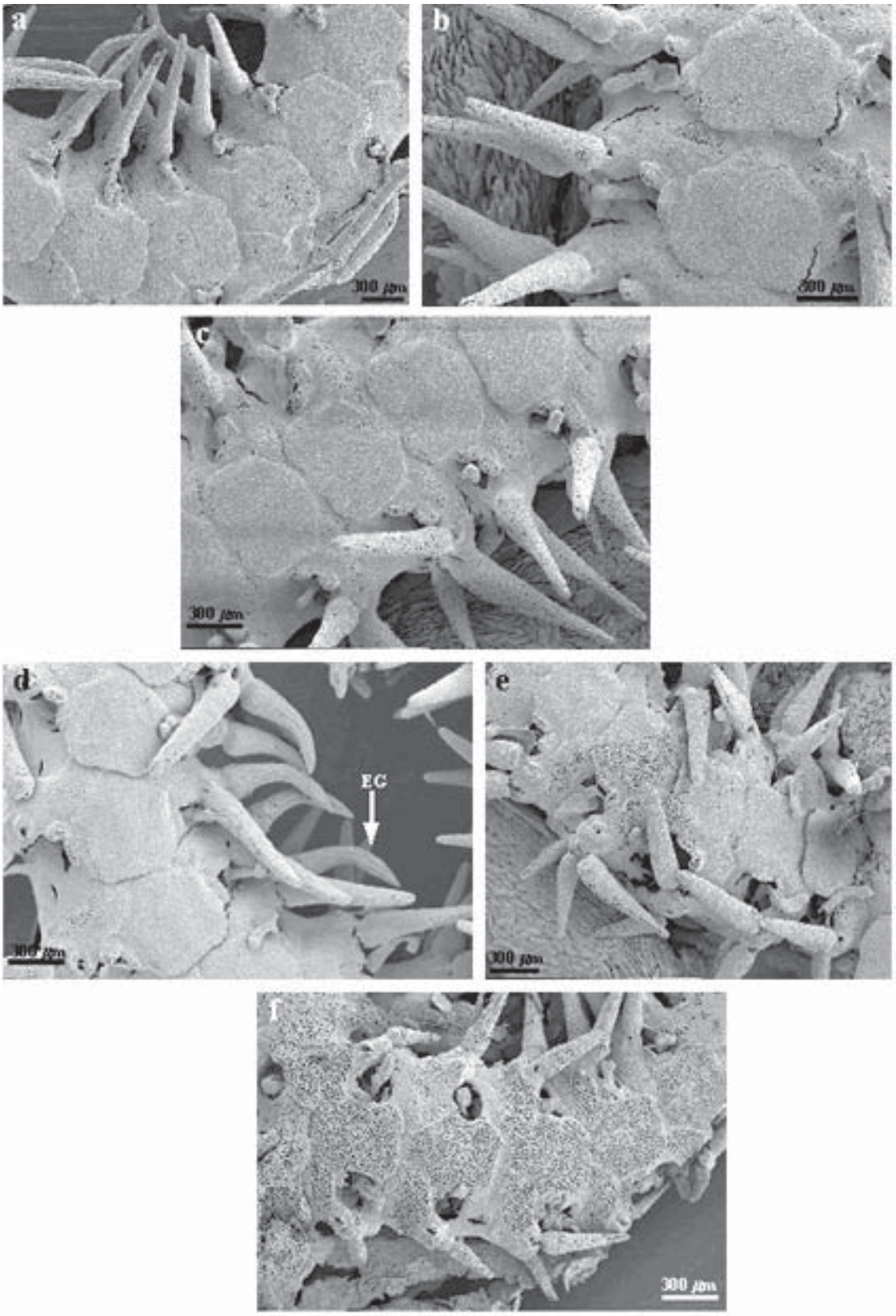


Figura 28. Amphiura complanata*: vista parcial ventral do braço, com detalhes dos espinhos, mostrando algumas alterações devido ao crescimento (**a,b**- dd= 11,57 mm; **c**- dd= 9,0 mm; **d,e**- dd= 6,78 mm; **f**- dd= 4,23 mm). **EG**- espinho em forma de gancho.*

Amphiura flexuosa Ljungman 1867
(Figs.29a-c; 30a-c; 31a-c; 32a-c)

Amphiura flexuosa Lyman 1875: 17, pl.III, fig. 35-37; pl. V, fig. 68; Monteiro 1987: 67, est. V- a, b, c, d; Manso 1991: 25.

Hemilepis flexuosa Fell 1962: 10.

Amphiura (Hemilepis) flexuosa: Tommasi 1970: 46, fig. 49-50.

Material Examinado. 80 exemplares: um Est. 6655 (MHN-BOPH/MB-06); 39 Est. 6656 (MHN-BOPH/MB-09); 22 Est. 6656 (MHN-BOPH/MB-10); um Est. 6657 (MHN-BOPH/MB-13); um Est. 6665 (MHN-BOPH/MB-37); um Est. 6672 (MHN-BOPH/MB-45); um Est. 6678 (MHN-BOPH/MB-57), dois Est. 6693 (MHN-BOPH/MB-91); dois Est. 6679 (MHN-BOPH/MB-107); um Est. 6789 (MHN-BOPH/MB-149); dois Est. 6794 (MHN-BOPH/MB-143); dois Est. 6814 (MHN-BOPH/MB-144); quatro Est. 6815 (MHN-BOPH/MB-151) e um Est. 6822 (MHN-BOPH/MB-150). Lat: 24°20.84´-29°48.50´S; Long: 44°09.91´- 49°06.80´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 2,81 a 7,06 mm. As características observadas nestes exemplares coincidem perfeitamente com as descrições contidas em Tommasi (1970), Monteiro (1987) e Manso (1991) (Fig.29).

Série de Crescimento. Foram examinados três exemplares com as seguintes medidas dd: MHN-BOPH/MB-144: 3,68; 4,30 mm; MHN-BOPH/MB-150: 5,60 mm.

Dorsalmente poucas diferenças puderam ser notadas com relação ao tamanho do disco, apenas que os escudos radiais nos exemplares menores tendem a ser mais separados anteriormente (Fig.30). Nos dois indivíduos menores (Fig.31b, c) as reentrâncias latero-posteriores dos escudos orais são menos acentuadas do que no exemplar maior (Fig.31a). Indivíduo menor com algumas escamas espalhadas na região ventral interradial (Fig.32c); nos dois maiores esta região é praticamente nua (Fig.32a, b).

Distribuição Batimétrica. 8-810 m. Lyman (1875) amostrou *Amphiura flexuosa* em profundidade de 183 m; Tommasi (1970) entre 12 e 38 m, e comenta que nas Antilhas foi sempre encontrada em profundidades maiores que 100 m, enquanto que no litoral de São Paulo, apenas em pequenas profundidades; Monteiro (1987, 1990, 1997) coletou-a entre 8 e 120 m; Tommasi et al. (1988a, b) de 17 a 100 m; Manso (1988a, 1989, 1991) de 18 a 101 m de profundidade; Absalão (1990) de 10 a 50 m; Heitor (1996) entre 18 e 132 m e Capítoli & Monteiro (2000) de 30 a 100 m. A espécie foi amostrada neste estudo entre 60 e 810 m.

Distribuição Geográfica. Atlântico: região norte, Flórida, Porto Rico, Barbados, Argentina (norte), Brasil (sudeste e sul).

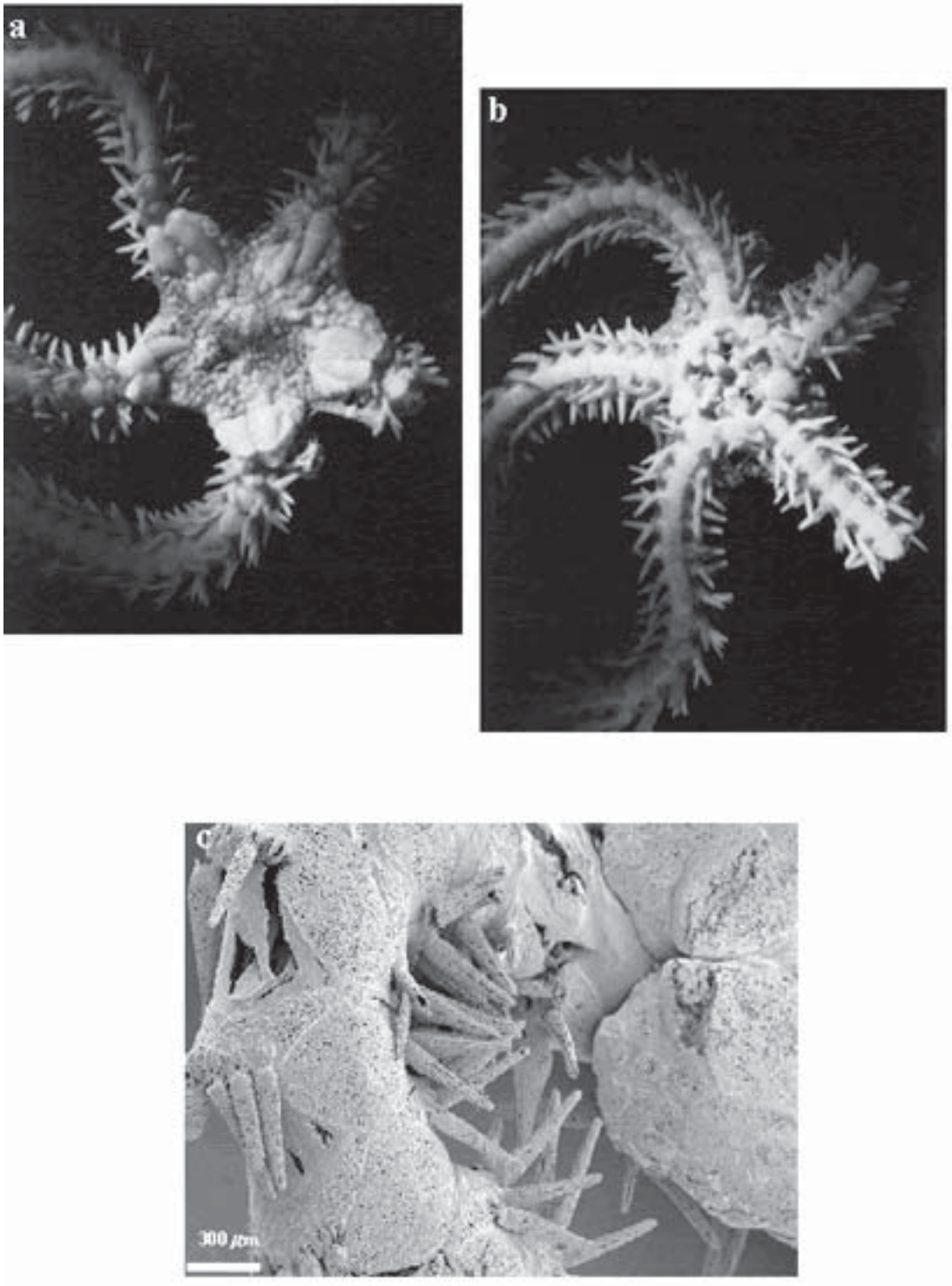


Figura 29. Amphiura flexuosa*: **a**- vista dorsal (dd= 7,06 mm); **b**- v. ventral (dd= 7,06 mm); **c**- v. parcial dorsal do braço, com detalhes dos espinhos e placas braquiais (dd= 5,6 mm).*

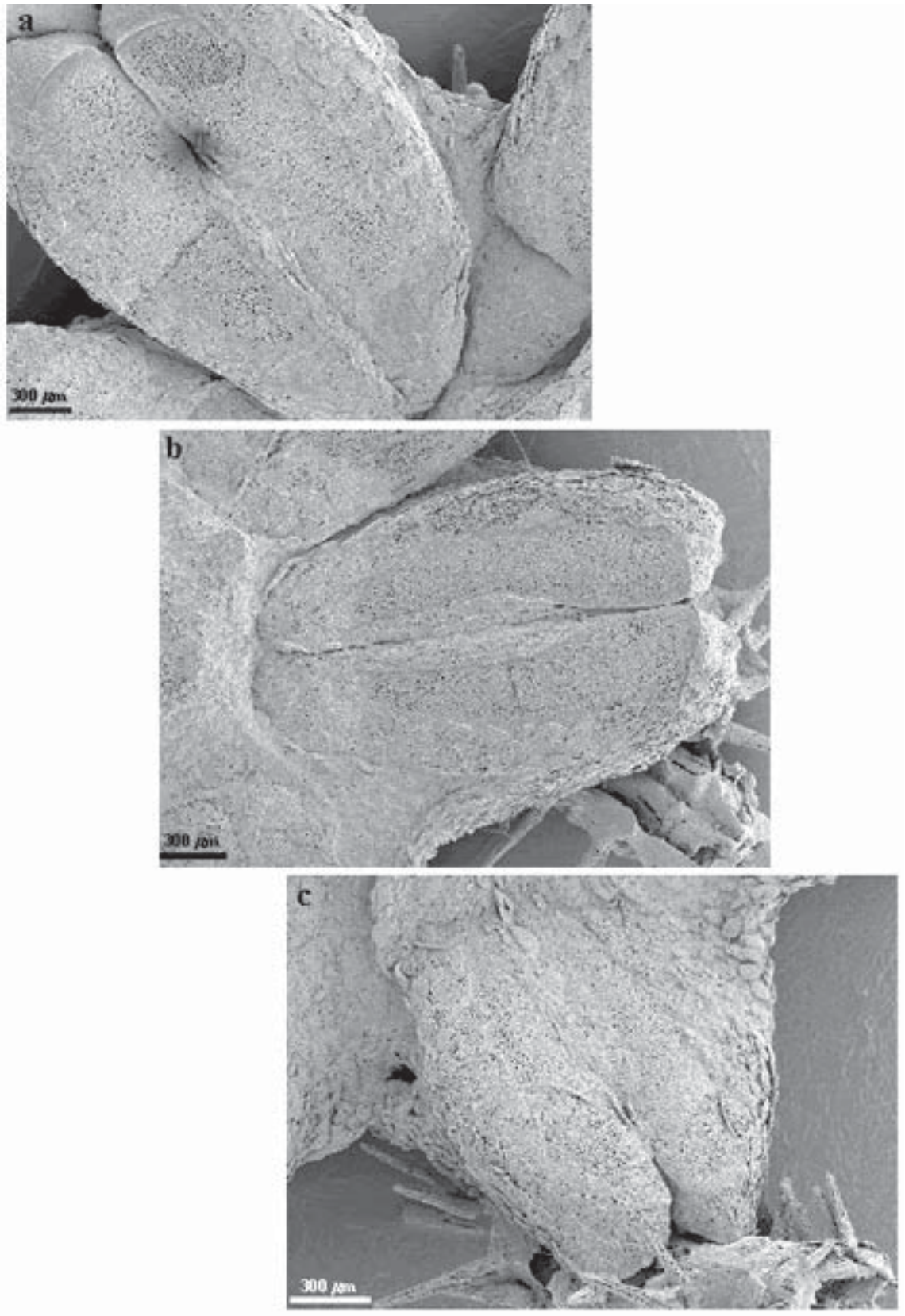


Figura 30. Amphiura flexuosa*: vista parcial dorsal do disco, com detalhes dos escudos radiais, mostrando algumas alterações devido ao crescimento (**a**- dd= 5,6 mm; **b**- dd= 4,3 mm; **c**- dd= 3,68 mm).*

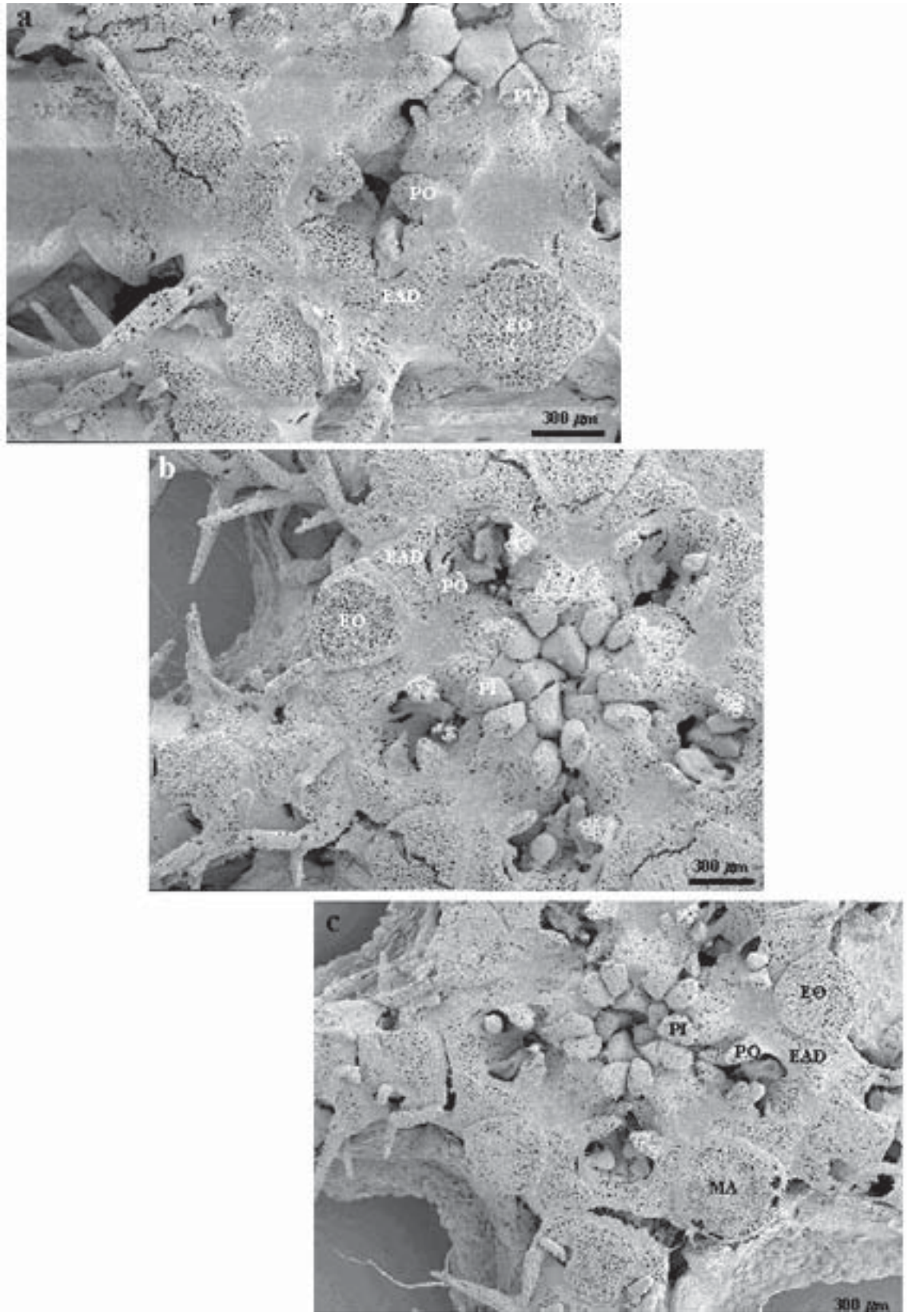


Figura 31. Amphiura flexuosa*: vista parcial ventral do disco, com detalhes dos escudos oral e adorais, mostrando algumas alterações devido ao crescimento (**a**- dd= 5,6 mm; **b**- dd= 4,3 mm; **c**- dd= 3,68 mm). **EO**- escudo oral; **EAD**- escudo adoral; **MA**- madreporito; **PO**- papilas orais; **PI**- papila infradental.*

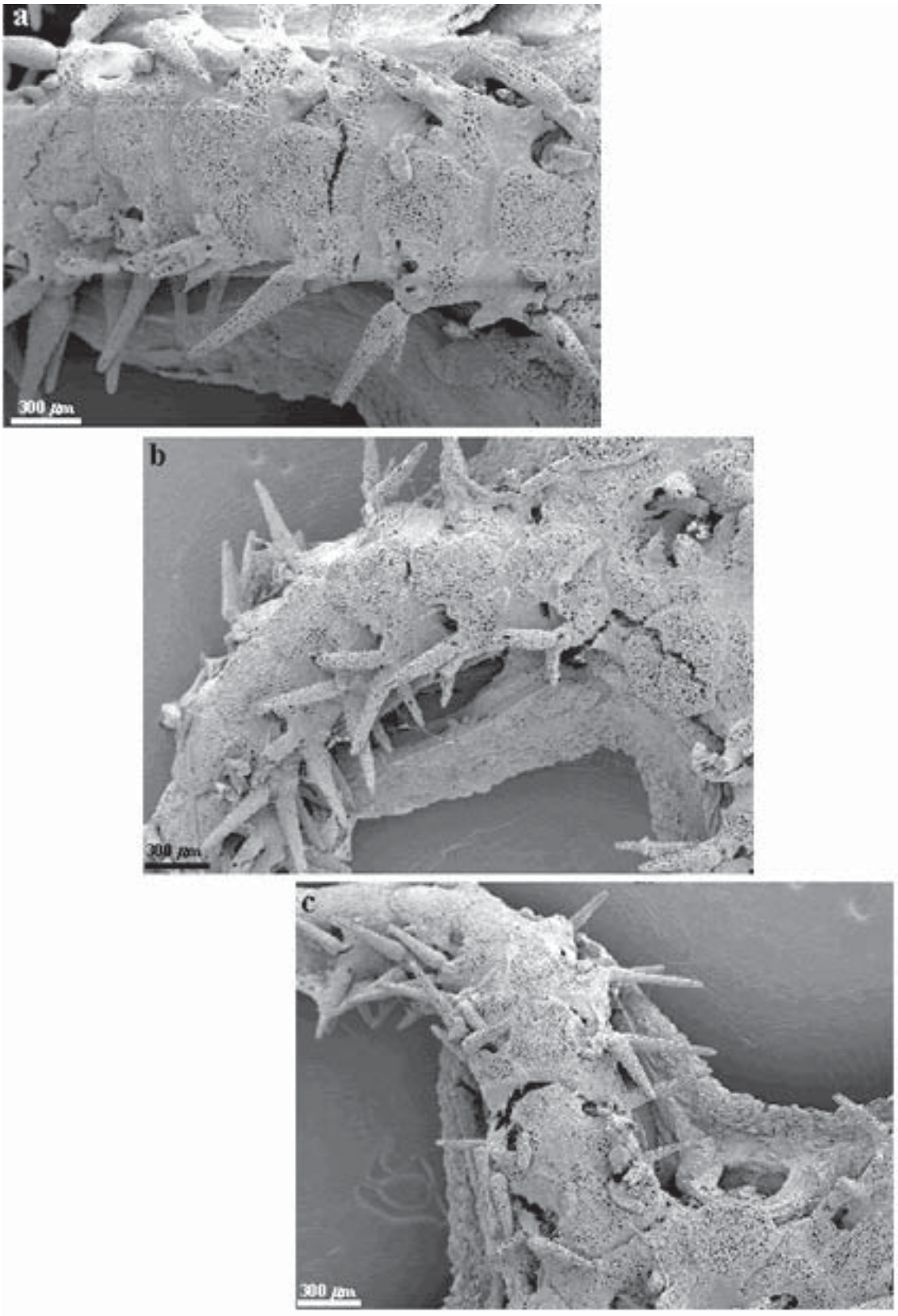


Figura 32. Amphiura flexuosa*: vista parcial ventral do disco, com detalhes da região interradial e escamas, mostrando algumas alterações devido ao crescimento (**a**- dd= 5,6 mm; **b**- dd= 4,3 mm; **c**- dd= 3,68 mm).*

Amphiura joubini Koehler 1912
(Fig.33a, b)

Amphiura joubini Mortensen 1936: 277-278, fig. 16, 17; Tommasi 1967a: 3-5, fig. 2; 1971: 584-590; Bernasconi & D´Agostino 1977: 80-82, pr. 7, fig. 3, 4; Monteiro 1987:70, est. VI- a, b, c, d; Manso 1991: 27.

Amphiodia joubini Bernasconi & D´Agostino 1971: 458.

Amphiura (Amphiura) joubini A. M. Clark 1970: 74; Tommasi 1970: 47; Albuquerque 1978: 55, figs 16-18, Est.III: a,b.

Material Examinado. Três exemplares: dois Est. 6657 (MHN-BOPH/MB-14) e um Est. 6666 (MHN-BOPH/MB-41). Lat: 24°17.12´- 25°17.30´S; Long: 44°12.17´- 46°55.60´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 4,15 a 5,64 mm. Disco coberto por escamas pequenas e imbricadas; primárias nem sempre evidentes, centrodorsal presente. Disco circular com reentrâncias radiais e interradiais. Escudos radiais cuneiformes, mais longos do que largos, divergentes, separados por uma série de escamas irregulares (Fig.33a). Superfície interradial ventral do disco coberta por escamas pequenas, menores que as dorsais e fortemente imbricadas. Escudos orais losangulares, com leves reentrâncias nas regiões latero-distais. Madreporito bem desenvolvido, ovalado, com o bordo distal alargado e com poros. Escudos adorais triangulares, separados proximalmente e alargados no bordo distal (Fig.33b). Duas papilas orais laterais, distal grande, espatulada e situada perpendicularmente à mandíbula (Fig.33b); mediana afilada e localizada internamente a esta. Um par de papilas infradentais robustas e semielípticas no ápice da mandíbula. Fendas bursais amplas marginadas por escamas pouco maiores que as do disco. Placa braquial dorsal mais larga que longa, arredondada distalmente e afilada na porção proximal; ventral quadrangular, tão larga quanto longa nos segmentos basais e mais longa do que larga nos demais; placas laterais estreitas. Duas escamas tentaculares pequenas, sendo a da placa ventral maior. Cinco espinhos braquiais; basais curvos.

Comentários. Os três exemplares coletados estavam bastantes danificados. Mortensen (1936) cita a presença de cinco espinhos na base dos braços, aumentando para seis ou sete. Tommasi (1967a, 1970) menciona que a espécie possui de cinco a oito espinhos braquiais; Bernasconi & D'Agostino (1977) de cinco a seis e Albuquerque (1978), sete. Monteiro (1987) menciona a ocorrência de sete espinhos nos segmento basais, decrescendo em número em direção à extremidade do braço, onde verificou-se três espinhos. Manso (1991) observou dois espinhos no 1º segmento do braço, três no 2º, 3º e 4º segmentos, quatro no 5º, cinco no 6º, seis do 7º ao 12º segmento e cinco do 13º em diante, sendo que no final do braço, o número de espinhos foi igual a quatro.

Distribuição Batimétrica. 8-3834 m. Mortensen (1936) coletou *Amphiura joubini* de 160 a 1080 m de profundidade; Tommasi (1967a, 1970 e 1985) de 17 a 60 m de profundidades; Monteiro (1987, 1990, 1997) entre 8 e 600 m; Tommasi et al. (1988a, b) incluíram esta espécie entre as que ocorrem em pequenas profundidades, de 17 a 100 m; Bernasconi & D'Agostino (1977) de 17 a 1080 m; Albuquerque (1978) de 30 a 3834 m; Manso (1988a, 1989 e 1991) entre 20 e 100 m; Heitor (1996) de 23 a 115 m e Capítoli & Monteiro (2000) de 30 a 100 m. Neste estudo a espécie ocorreu de 60 a 163 m.

Distribuição Geográfica. Pacífico: Nova Zelândia; Atlântico: Argentina, Uruguai, Brasil (sudeste e sul); região antártica e subantártica.

Amphiura mülleri MarktannerTurneretsche1887
(Fig.33c, d)

Amphiura mülleri Tommasi 1970: 48.

Material Examinado. dois exemplares: um Est. 6791 (MHN-BOPH/MB-137) e um Est. 6791 (MHN-BOPH/MB-138). Lat: 27°48.78´S; Long: 47°10.63´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 3,87 a 4,32 mm. Disco coberto por escamas pequenas e imbricadas. Primárias evidentes. Escudos radiais estreitos, mais longos que largos, separados por cerca de três escamas e tocando-se na porção posterior (Fig.33c). Região interradial ventral coberta por escamas menores que as dorsais. Escudos orais pouco mais longos que largos, arredondados nas regiões anterior e posterior, com leves reentrâncias latero-posteriores. Escudos adorais triangulares, separados anteriormente (Fig.33d). Duas papilas orais laterais, distal situada perpendicularmente à mandíbula e mediana em nível inferior a esta. Um par de infradentais robustas no ápice da mandíbula. Placas braquiais dorsais tão largas quanto longas. Braquiais ventrais quadrangulares, pouco mais longas que largas. Uma escama tentacular situada na placa ventral. Quatro espinhos braquiais.

Comentários. Tommasi (1970) cita que os escudos radiais de *Amphiura mülleri* são totalmente separados por uma fileira de pequenas escamas. No exemplar analisado neste estudo, os escudos tocam-se na porção posterior. Isto pode representar uma variação individual, já que todo restante coincide com a descrição deste autor.

Distribuição Batimétrica. 134-600 m. Segundo Tommasi (1970) *Amphiura mülleri* é uma espécie com ocorrência em grandes profundidades, ao redor dos 1000 m e Monteiro (1997) registrou-a de 134 a 600 m. Neste estudo a espécie foi coletada a 358 m.

Distribuição Geográfica. Atlântico Sul: Brasil (leste dos Rochedos de São Pedro e São Paulo, região sul).

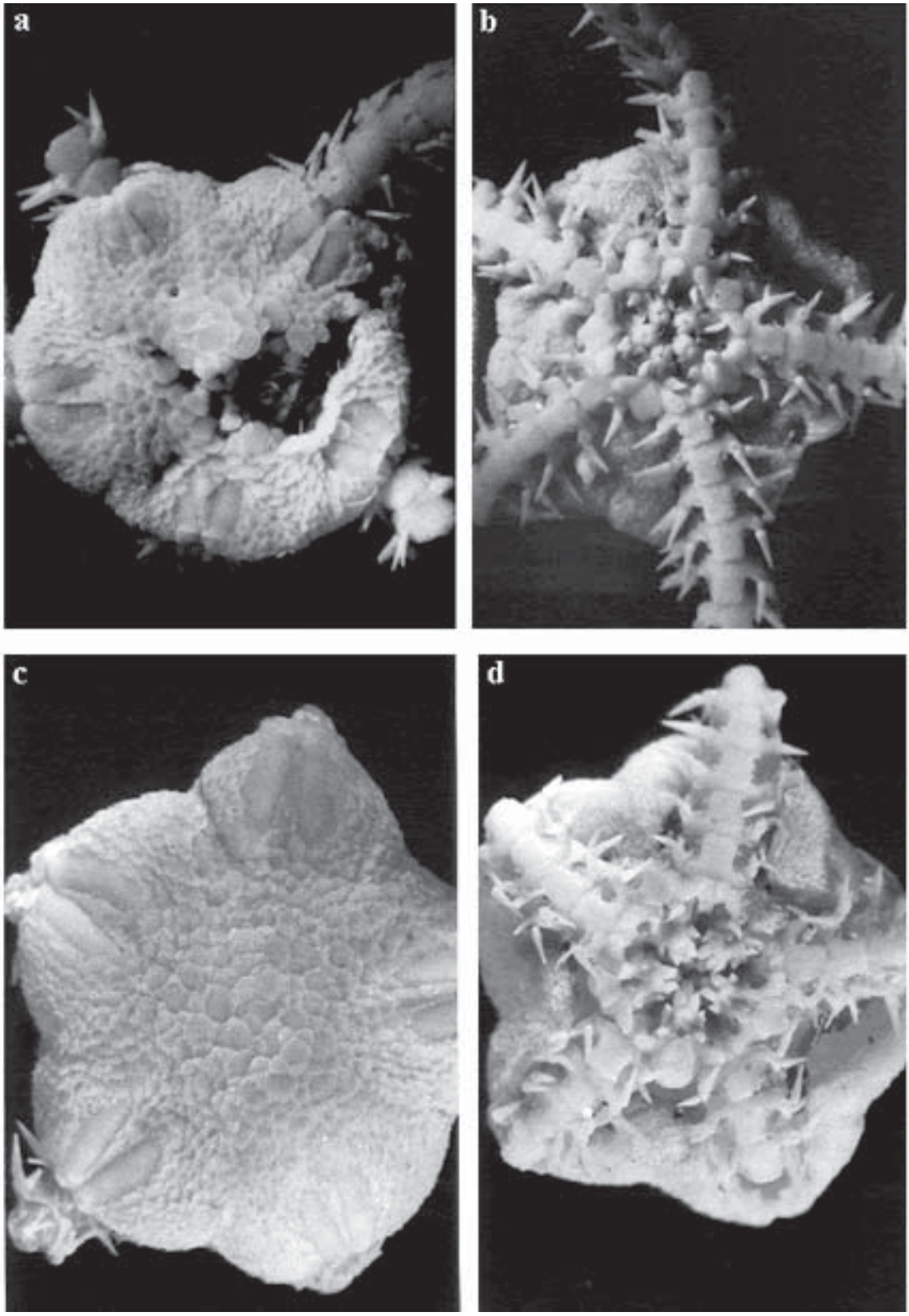


Figura 33. Amphiura joubini, ***a****- vista dorsal;* ***b****- v. ventral (dd= 5,64 mm);* Amphiura mülleri*:* ***c****- v. dorsal;* ***d****- v. ventral (dd= 4,33 mm).*

Nudamphiura carvalhoi Tommasi 1965
(Fig.34a, b)

Nudamphiura carvalhoi Tommasi 1965: 4-5, fig. 2-5; 1970: 51.

Material Examinado. Um exemplar da Est. 6678 (MHN-BOPH/MB-58). Lat: 24°46.35´S; Long: 45°11.13´W.

Descrição. Diâmetro do disco igual a 9,64 mm. Disco com reentrâncias interradiais, coberto por corpúsculos irregulares dispostos esparsamente e por espinhos pequenos e robustos. Escudos radiais mais longos do que largos rodeados por escamas grandes e irregulares, unidos distalmente e separados no bordo proximal por escamas arredondadas e elevadas (Fig.34a). Face ventral interradial com espinhos pequenos e rombudos, semelhantes aos da face dorsal. Escudos orais semi-ovalados com leves reentrâncias nas regiões latero-posteriores. Adorais triangulares, alargados distalmente e unidos na porção anterior (Fig.34b). Madreporito bem desenvolvido, com uma fileira de poros na porção distal. Duas papilas orais laterais, a distal maior, subretangular; mediana afilada e situada em nível inferior a papila distal. Um par de infradentais robustas e semi-elípticas, uma pequena papila adicional entre e sob o par de infradentais (Fig.34b). Fendas bursais alargadas. Placa braquial dorsal mais larga do que longa; ventral quadrangular; laterais estreitas. Uma escama tentacular pequena. Cinco espinhos braquiais bem desenvolvidos.

Comentários. No exemplar examinado os escudos radiais apresentam-se unidos distalmente, ao contrário do citado por Tommasi (1970), podendo-se atribuir este fato a variações individuais ou devido a diferentes fases de crescimento. Em um dos três braços presentes no exemplar estudado, no 1º segmento há duas escamas tentaculares, enquanto nos demais somente um. O referido autor comenta que em três braços, há duas escamas tentaculares no 1º segmento e nos demais somente uma escama.

Distribuição Batimétrica. 15-117 m. Tommasi (1970, 1985) amostrou exemplares de *Nudamphiura carvalhoi* de 50 a 73 m de profundidade; Manso (1988a, 1989) de 43 a 75 m; Heitor (1996) de 25 a 71 m; Monteiro (1990, 1997) de 15 a 117 m e Capítoli & Monteiro (2000) entre 30 e 100 m. No presente trabalho a espécie foi amostrada a 99 m.

Distribuição Geográfica. Atlântico Sul: Brasil (sudeste e sul).

OPHIOTRICHIDAE

Ophiothrix angulata (Say 1825)
(Fig.34c, d)

Ophiothrix angulata Parslow & Clark 1963:45; Tommasi 1967b:50; Tommasi 1971:157; Monteiro 1987: 90, est.IX - a,b,c,d; Hendler et al. 1995:180, fig. 95.

Ophiothrix (Ophiothrix) angulata Tommasi 1970:60, pl XXIV, figs. 53-54; Albuquerque 1986:170, fig. 27 a, b,c; est. IX: fig. 2 a, b, c.

Material examinado. Um exemplar da Est. 6681 (MHN-BOPH/MB-66). Lat: 25°11.00´S; Long: 44°56.65´W.

Descrição. Diâmetro do disco: 2,64 mm. Disco coberto por espinhos hialinos pequenos bífidos e trífidos. Escudos radiais afilados anteriormente, alargados e unidos na porção distal. Entre os escudos observa-se escamas com espinhos pequenos. Presença de espinhos também nos escudos radiais (Fig.34c). Região interradial ventral coberta por espinhos, exceto próximo às fendas bursais. Escudo oral mais largo que longo, com uma leve projeção no bordo distal, afilado anteriormente. Adorais alargados na porção posterior e unidos proximalmente. Mandíbula com abertura na região mediana e sem papilas orais na região lateral. Um feixe de papilas infradentais no ápice da mandíbula (Fig.34d). Fendas bursais amplas. Placa braquial dorsal pequena, losangular e sobreposta à seguinte; ventral mais longa que larga. Uma escama tentacular.

Comentários. O exemplar analisado apresenta-se bastante danificado. Tommasi (1970), Albuquerque (1986), Monteiro (1987) e Hendler et al. (1995) mencionam a presença de espinhos longos e translúcidos sobre a superfície dorsal do disco, além de pequenos bífidos e trífidos. No presente material observou-se somente os espinhos pequenos, mas Monteiro (1987) menciona que indivíduos com diâmetro do disco menor que 4,0 mm não apresentam espinhos longos. Para fins de comparação, foram analisados também dois exemplares de *Ophiothrix angulata* da Coleção de Referência da Universidade Estadual de Campinas (MHN-BOPH/MB-101) que auxiliaram na identificação do material estudado.

Distribuição Batimétrica. 1-540 m. Tommasi (1970, 1985) coletou exemplares de *Ophiothrix angulata* de 40 a 58 m de profundidade; Albuquerque (1986) de 1 a 120 m; Monteiro (1987, 1990, 1997) de 5 a 120 m; Hendler et al. (1995) de 1 a 540 m; Heitor (1996) de 22 a 71 m; Capítoli & Monteiro (2000) de 13 a 30 m e Alves & Cerqueira (2000) coletaram-na na região entremarés. Neste estudo a espécie foi coletada a 168 m.

Distribuição Geográfica. Atlântico: da Carolina do Norte ao sul do Brasil.

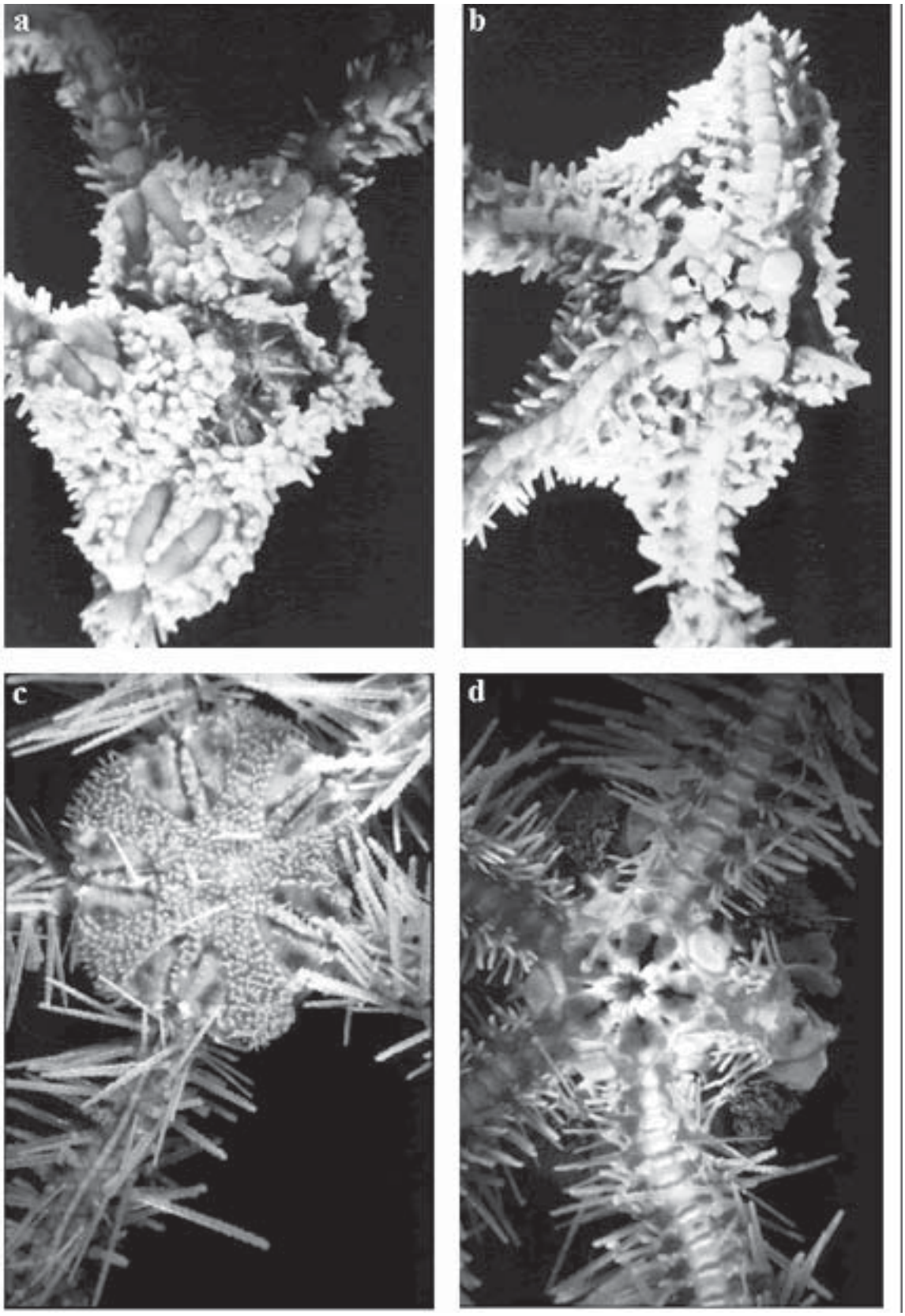


Figura 34. Nudamphiura carvalhoi, ***a****- vista dorsal;* ***b****- v. ventral (dd= 9,64 mm);* Ophiothrix angulata*:* ***c****- v. dorsal;* ***d****- v. ventral (dd= 2,64 mm).*

Ophiothrix rathbuni Ludwig 1882
(Figs.35a-f; 36a-g; 37a-d)

Ophiothrix rathbuni Monteiro 1987: 95, Est. VIII a, b, c, d.

Ophiothrix (Ophiothrix) rathbuni Tommasi 1970: 61, pl. XXVI, figs. 56,57; 1971: 7, figs. 21-23; Albuquerque 1986:178, figs. 28 a, b, c, Est. X, fig. 1 a, b, c.

Material examinado. 276 exemplares: 151 Est. 6661 (MHN-BOPH/MB-31); um Est. 6664 (MHN-BOPH/MB-32); um Est. 6681 (MHN-BOPH/MB-67); 95 Est. 6686 (MHN-BOPH/MB-80) e um Est. 6686 (MHN-BOPH/MB-81). Lat: 24°07.63´- 25°36.98´S; Long: 44°06.55´- 45°51.89´W.

Descrição. Diâmetro do disco: de 1,94 a 12,92 mm. Disco coberto por escamas e espinhos alongados e opacos, com dentículos marginais, além de espinhos curtos, bífidos e trífidos. Maior parte do disco ocupada pelos escudos radiais, triangulares, com a porção proximal afilada, separados entre si por escamas e pequenos espinhos. Não há espinhos sobre os escudos (Fig.35a, b). Região ventral interradial com escamas imbricadas e translúcidas com poucos espinhos curtos bífidos e trífidos (Fig.35d, e). Próximo aos escudos orais e fendas bursais não há espinhos (Fig.35e). Escudos orais mais largos que longos, com uma pequena projeção no bordo distal e afilados na porção proximal. Adorais ovalados, unidos proximalmente (Fig.35d). Mandíbula com uma fenda mediana próxima aos escudos adorais. Um feixe de papilas infradentais no ápice da mandíbula, não há papilas orais laterais (Fig.35f). Poro tentacular oral bastante visível; fendas bursais amplas. Placa braquial dorsal losangular; 1ª e 2ª placas braquiais ventrais com uma depressão na região mediana, geralmente mais longas que largas, demais placas mais largas que longas, com leves reentrâncias nas regiões proximal e distal (Fig.35d). Placas braquiais laterais bem desenvolvidas, porém não tocando-se nas faces dorsal e ventral. Uma escama tentacular pequena. Sete espinhos braquiais alongados e translúcidos, com dentículos marginais (Fig.35c). À partir do 8º ou 9º segmento, o 1º espinho ventral aparece em forma de gancho.

Comentários. Em alguns exemplares de *Ophiothrix rathbuni* os escudos radiais unem-se na porção distal e em outros não. Monteiro (1987) cita que os escudos radiais apresentam-se separados apenas na metade proximal, por duas ou três placas alongadas com pequenos espinhos no espécime menor, e totalmente separados, exceto na extremidade distal, no maior. Tommasi (1970), Albuquerque (1986) e Monteiro (1987) citam a presença do espinho ventral modificado em gancho, voltado para o disco. No presente trabalho, somente alguns exemplares apresentaram este espinho

Série de Crescimento. Foram examinados quatro exemplares com as seguintes medidas dd: MHN-BOPH/MB-80: 3,07; 6,03; 8,12 mm; MHN-BOPH/MB-67:-12,92 mm.

Exemplar menor com disco coberto principalmente por espinhos curtos, porém ocorrem cerca de seis espinhos alongados (Fig.36f, g); indivíduo de 6,03 mm, disco coberto com somente espinhos curtos; no de 8,12 mm, disco com poucos espinhos alongados, sendo coberto principalmente pelos curtos e exemplar de 12,92 mm com disco coberto por escamas e espinhos alongados, dentículos marginais, além de espinhos curtos bífidos e trífidos. Escudos radiais unidos posteriormente nos dois exemplares menores (Fig.36e-g) e totalmente separados nos dois maiores (Fig.36a-d). Nos dois indivíduos menores há menos espinhos na região ventral interradial (coberta principalmente por escamas), do que nos dois maiores. Escudos adorais alongados nos três menores exemplares (Fig.37b-d), no maior, estes escudos são alargados na porção posterior (Fig.37a). Espécime menor com cinco espinhos braquiais; maiores com sete. No indivíduo menor o espinho ventral modificado em gancho aparece à partir do 4° ou 5° segmento braquial; nos maiores à partir do 8° ou 9°.

Distribuição Batimétrica. 8-600 m. Tommasi (1970, 1971, 1985) coletou *Ophiothrix rathbuni* de 50 a 180 m de profundidade; Albuquerque (1986) de 103 a 104 m; Monteiro (1987, 1990, 1997) de 8 a 600 m; Tommasi et al. (1988a) entre 60 e 410 m; Heitor (1996) de 47 a 147 m e Capítoli & Monteiro (2000) a 154 m. Neste trabalho a espécie foi coletada de 140 a 500 m.

Distribuição Geográfica. Atlântico Sul: Brasil (de norte a sul).

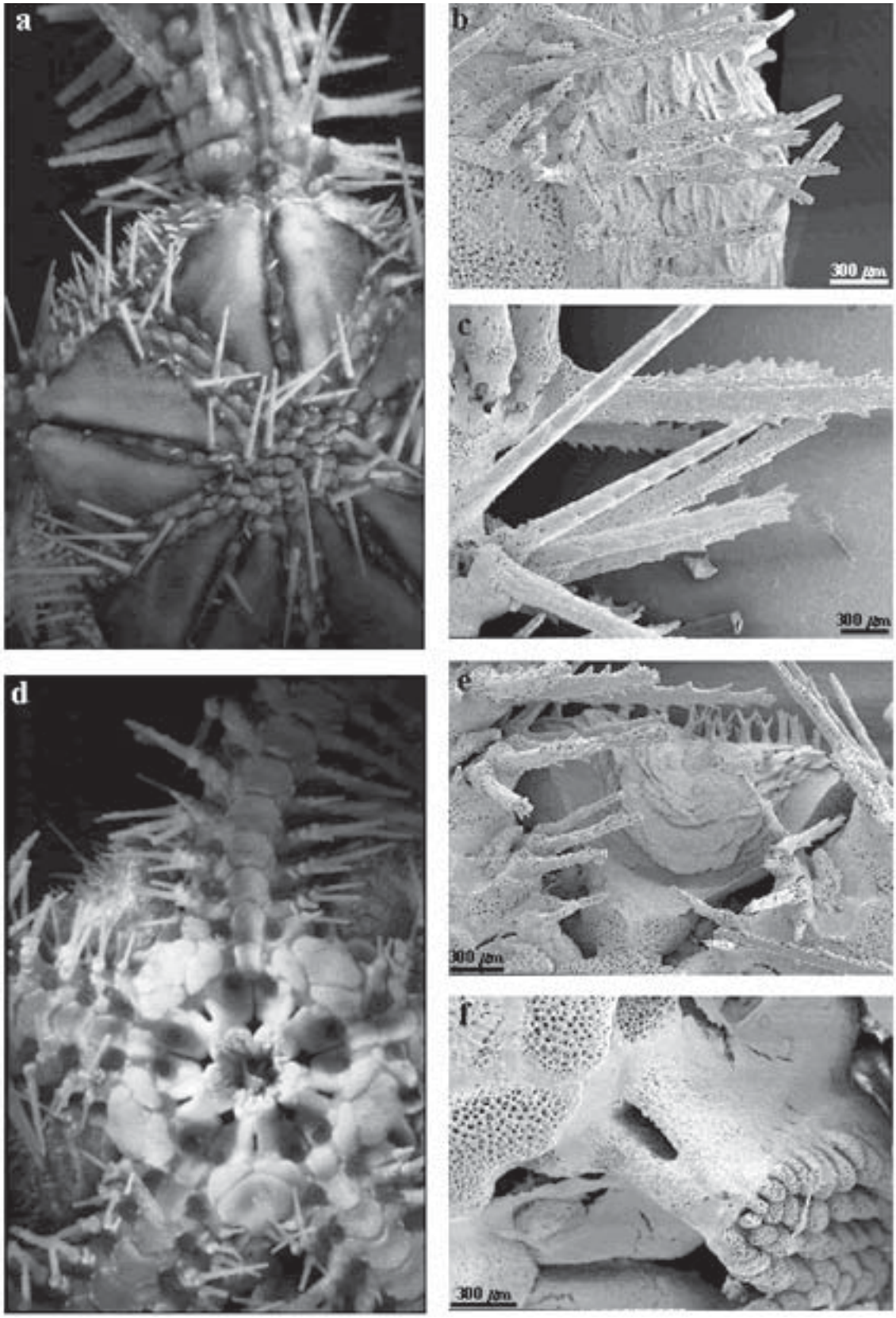


Figura 35. Ophiothrix rathbuni*: **a**- vista dorsal (dd= 12,92 mm); **b**- v. parcial dorsal do disco, com detalhes dos espinhos (dd= 12,92 mm); **c**- detalhes dos espinhos braquiais (dd= 12,92 mm); **d**- v. ventral (dd= 12,92 mm); **e**- v. parcial ventral do disco, com detalhes dos espinhos e escamas (dd= 6,03 mm); **f**- v. parcial ventral do disco, com detalhes da mandíbula e papilas infradentais (dd= 6,03 mm).*

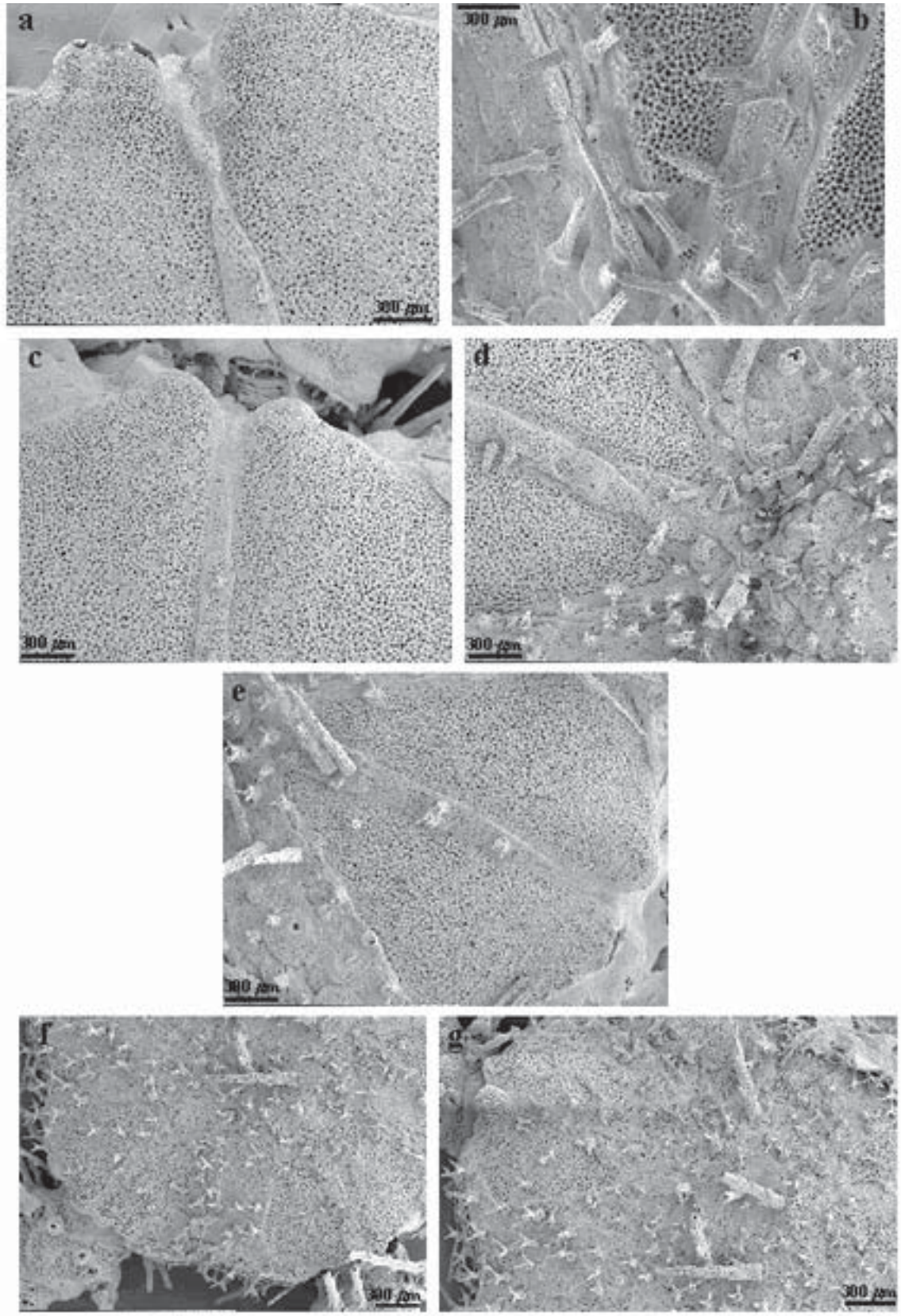


Figura 36. *Ophiothrix rathbuni*: vista parcial dorsal do disco, com detalhes dos escudos radiais e espinhos, mostrando algumas alterações devido ao crescimento (**a,b**- dd= 12,92 mm; **c,d**- dd= 8,12 mm; **e**- dd= 6,03 mm; **f,g**- dd= 3,07 mm).

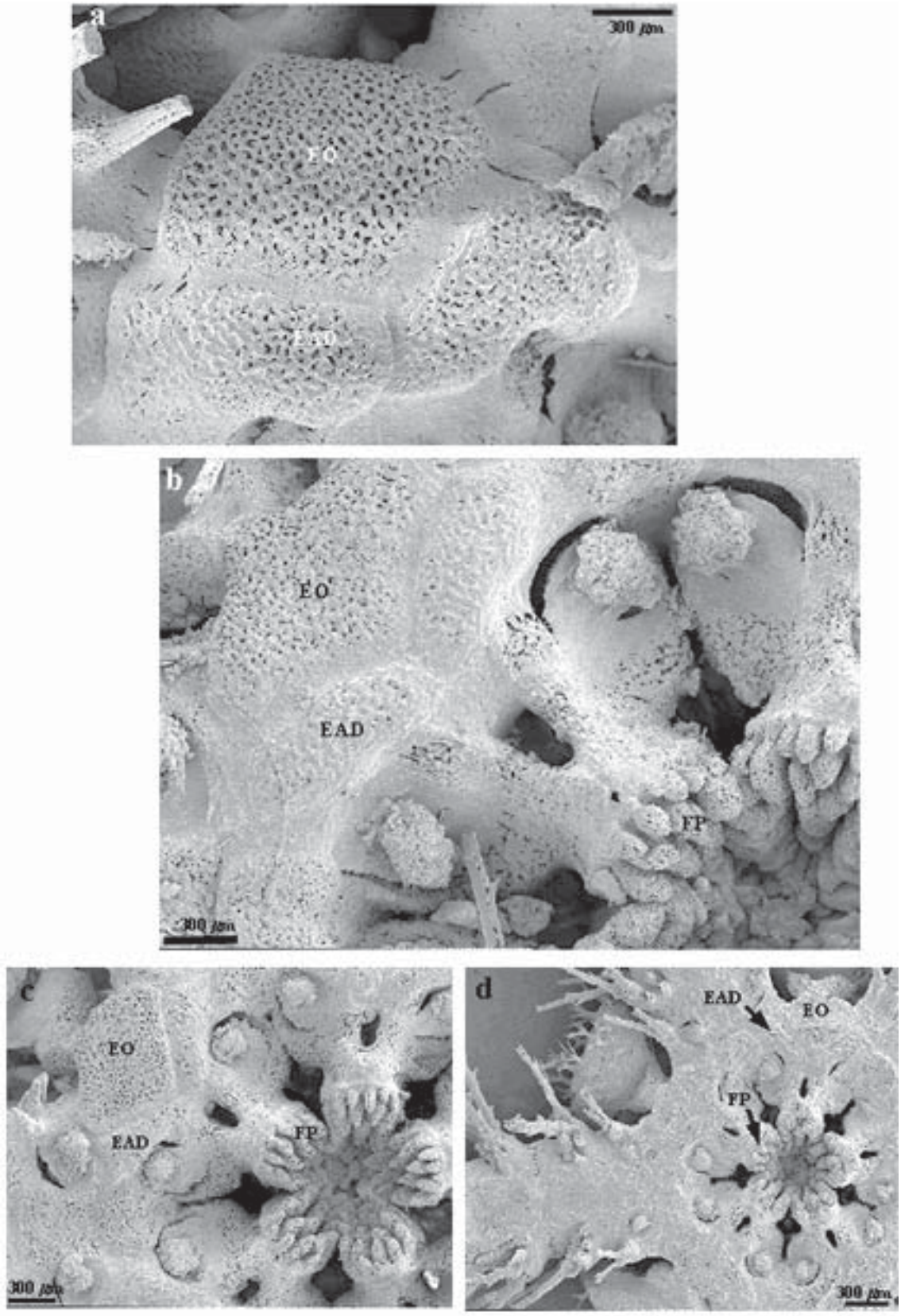


Figura 37. Ophiothrix rathbuni*: vista parcial ventral do disco, com detalhes dos escudos oral e adorais e feixe de papilas, mostrando algumas alterações devido ao crescimento (**a**- dd= 12,92 mm; **b**- dd= 8,12 mm; **c**- dd= 6,03 mm; **d**- dd= 3,07 mm). **EO**- escudo oral; **EAD**- escudo adoral; **FP**- feixe de papilas.*

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A família Amphiuridae foi a melhor representada na região estudada, contribuindo com 10 espécies, seguida da família Ophiuridae, com 5 espécies. Das 25 espécies aqui analisadas *Ophiostriatus striatus* e *Amphilimna mirabilis* constituem ocorrências novas para a costa brasileira.

Quanto a abundância específica destacaram-se *Ophiura ljungmani* com 2593 (52,2%) e *Ophiomisidium pulchellum* com 1427 (28,7%), representando 80,9% do material coletado. Monteiro (1997) também já havia registrado grande número de *Ophiura ljungmani* (15.980) e *Ophiomisidium pulchellum* (578) entre 15 e 600 m no litoral de São Paulo, sendo que a família Amphiuridae também foi a melhor representada.

O maior número de indivíduos e espécies de ofiuróides foi coletado com a draga retangular, embora algumas pertencentes a família Amphiuridae foram razoavelmente bem amostradas com o van Veen e o "box corer". Este fato pode ser parcialmente explicado pelo hábito de vida das espécies desta família, que na maioria das vezes, apresentam pouca mobilidade.

Outro fator que deve ser considerado aqui é o hábito gregário de muitas espécies de ofiuróides que, segundo Reese (1966) pode ser explicado como reações individuais às condições do ambiente, como disponibilidade de alimento e tipo de substrato. De acordo com Monteiro (1987) e Hendler (1996) são comumente encontradas grandes áreas cobertas por uma ou mais espécies, formando os chamados bancos de ofiuróides. Sumida (1994) sugere que tais agrupamentos possivelmente ocorram em zonas mais profundas, onde existe uma maior dominância de algumas espécies, como por exemplo *Ophiura ljungmani*.

Atualmente a utilização de tecnologia avançada como, microscopia eletrônica e estudos de biologia molecular dos organismos, vêm complementando a taxonomia morfológica, a qual utiliza a observação de caracteres corporais externos. Segundo Monteiro (1987) as estruturas morfológicas, nos jovens de várias espécies de ofiuróides, diferem bastante das dos adultos. Esta mesma autora, analisando 19 espécies desta classe, notou que o número e o formato das escamas dorsais do disco diferem entre indivíduos jovens e adultos de uma mesma espécie. Em indivíduos menores as escamas são maiores e em menor número. A autora notou também diferenças com relação ao tamanho dos espinhos em indivíduos jovens e adultos de *Ophiothrix angulata* e *O. rathbuni*.

Geralmente os indivíduos jovens apresentam a cobertura dorsal do disco constituída inteiramente pelas escamas primárias e, a medida que crescem, surgem pequenas escamas entre estas, que aumentam em número e tamanho, ficando as vezes, difícil de identificar as primárias no adulto. Porém, em algumas espécies as escamas primárias permanecem evidentes durante toda a vida, podendo até apresentar coloração diferente.

A forma dos escudos radiais muda pouco com o crescimento do indivíduo, sendo portanto, uma característica morfológica importante no reconhecimento da espécie. De acordo com Monteiro (1987), estas estruturas podem tornar-se mais alongadas, como é o caso de *Amphipholis subtilis*, onde um exemplar com 2,0 mm de diâmetro do disco tem os escudos quatro vezes mais longos do que largos, e em um espécime com 4,0 mm estes são 6,5 vezes mais longos do que largos. O que geralmente acontece é o aumento do número de escamas entre o par de escudos radiais.

As observações realizadas no presente trabalho, foram semelhantes as constatadas por Schoener (1967, 1969), Monteiro (1987) e Sumida et al. (1998), de que a estrutura oral pode sofrer mudanças com o desenvolvimento do animal, havendo alterações no tamanho dos escudos orais e adorais ou no número e localização das papilas orais. Podem ser verificadas ainda, alterações em um mesmo indivíduo, como por exemplo o número de papilas orais nas diferentes mandíbulas de *Ophiacantha cosmica*, indicando variação individual e não relativa ao tamanho. Em algumas espécies as estruturas bucais permanecem quase inalteradas nas diferentes fases de crescimento, como foi observado para *O. cosmica*.

Segundo Monteiro (1987), o formato das placas braquiais também pode variar conforme o tamanho do exemplar, mas geralmente as dos jovens são semelhantes às das extremidades dos braços do adulto. Alguns autores (Schoener 1967, 1969, Turner & Miller 1988, Monteiro et al. 1992, Sumida et al. 1998) vêm realizando trabalhos com desenvolvimento pós-larval e série de crescimento de ofiuróides, descrevendo características que possibilitam a identificação de algumas espécies, mesmo em estágios iniciais de vida. As diferenças com relação ao tamanho de *Ophiura ljungmani* foram descritas por Schoener (1967) e Sumida et al. (1998). Segundo Schoener (1967) o estudo dos estágios pós-larvais tem sido considerado de grande importância na resolução de problemas filogenéticos. Hendler (1988) mencionou que a ontogênese de estruturas homólogas em ofiuróides pós-larvais, pode ser útil para definir relações sistemáticas e filogenéticas entre grupos taxonômicos. O estudo e descrição das fases iniciais do desenvolvimento dos jovens é de grande importância, uma vez que estes organismos estão sujeitos a uma elevada taxa de mortalidade devido à predação.

A observação e descrição de cada uma das espécies estudadas, com base nas características morfológicas do maior exemplar e na série de crescimento, permitem afirmar que algumas estruturas permanecem inalteradas durante toda a vida do organismo, enquanto outras estão sujeitas a transformações.

A análise da distribuição dos ofiuróides permite verificar que o estoque regional (sul e sudeste do Brasil) está constituído principalmente por espécies comuns ao Atlântico Ocidental, das quais: 11 têm ampla distribuição na costa brasileira (*Ophiacantha cosmica*, *Ophiomyces frutectuosus*, *Ophiomisidium pulchellum*, *Ophiura ljungmani*, *Amphipholizona delicata*, *Ophiactis lymani*, *Ophiactis savignyi*, *Amphilimna olivacea*, *Amphipholis squamata*, *Ophiothrix angulata* e *Ophiothrix rathbuni*); e oito têm ocorrência registrada somente para o sul e sudeste (*Ophioleptoplax brasiliana*, *Ophiacantha brasiliensis*, *Ophiomastus sateliate*, *Ophiomusium anaelisae*, *Ophiactis brasiliensis*, *Amphioplus lucyae*, *Nudamphiura carvalhoi* e *Amphiura complanata*). No entanto, estes registros estão limitados a poucos estudos ao longo da costa.

Tommasi (1985), estudando os equinodermos da região da Ilha da Vitória (SP), citou a existência de três grupos faunísticos distintos, incluindo espécies tropicais, sub-tropicais e subantárticas. No grupo das tropicais estão incluídas *Ophiothrix angulata* e *Amphipholis squamata*, sendo que ambas ocorrem em toda costa brasileira. Dentre as sub-tropicais estão *Amphioplus lucyae*, *Amphiura complanata*, *Nudamphiura carvalhoi* e *Ophiothrix rathbuni*. Entretanto, Albuquerque (1986) obteve *Ophiothrix rathbuni* no norte do Brasil. Como subantártica, Tommasi (1985) cita apenas *Amphiura joubini*. Esta é uma espécie com distribuição circumpolar antártica e subantártica, mas com registros na costa atlântica até o Brasil. Segundo Tommasi (1970, 1971, 1985) é abundante no litoral de São Paulo e sua ocorrência pode ser justificada pela presença de águas frias (Água Central do Atlântico Sul) sobre a plataforma continental.

A maioria das espécies amostradas neste estudo já haviam sido registradas por Monteiro (1997) na região sudeste entre 8 e 600 m de profundidade.

Com relação à distribuição batimétrica dos Ophiuroidea, Fell (1966) menciona que, se houver alimento, oxigênio disponível e movimentação da água, estes animais podem tolerar uma variação de profundidade, como é o caso de *Amphipholis squamata* e *Amphiura joubini*.

Segundo Melo (1985) fatores como a temperatura e tipo de substrato podem ser mais importantes na limitação da distribuição das espécies, do que a profundidade. Palácio (1982) já enfatizava a importância da temperatura como fator limitante da distribuição de organismos marinhos e Fujita (1996), estudando a distribuição batimétrica dos ofiuróides, registra uma queda brusca da temperatura entre 100 e 400 m relacionando a isso as mudanças observadas na composição específica da fauna de Ophiuroidea do norte do Japão.

De acordo com Rizzo (2002), estabelecer padrões tanto batimétricos quanto biogeográficos constitui uma tarefa bastante complexa, devido a existência de lacunas taxonômicas, que impedem o conhecimento da macrofauna bentônica marinha da plataforma e talude continental, e a ausência de estudos sobre diversos aspectos ecológicos, como dispersão, modo de desenvolvimento, assentamento larval, recrutamento e tolerância à temperatura e pressão. Segundo a autora, de um conjunto de fatores abióticos influenciando a distribuição das espécies marinhas, como luminosidade, pressão, salinidade e propriedades do substrato, o principal seria a temperatura. Porém, quando se trata de organismos de maior profundidade, onde existe pouca variação de temperatura, alguns estudos realizados (Young & Tyler, 1993; Young, et al., 1996, entre outros) sugerem que um dos principais fatores que estariam influenciando a distribuição das espécies seria a pressão, atuando principalmente nos estágios iniciais de desenvolvimento.

Neste estudo, a maioria das espécies foram amostradas dentro dos limites de profundidade já registrados para cada uma delas; apenas sete tiveram este limite ampliado: *Ophioleptoplax brasiliana* de 148 m, para 520 m; *Ophiomusium anaelisae* de 180 m para 258 m; *Ophiactis brasiliensis*, de 41 para 163 m; *Amphioplus albidus* de 14 para 500 m; *Amphiura complanata* de 600 para 810 m e *A. flexuosa* de 183 para 810 m. *Ophiostriatus striatus*, espécie amostrada em grandes profundidades, entre 1370 e 3500 m, foi amostrada neste estudo entre 270 a 430 m.

Com base em estudos realizados na costa brasileira, tanto em regiões mais rasas quanto em mais profundas (Tommasi 1970, Monteiro 1987, 1990, 1997, Absalão 1990, Heitor 1996, Alves & Cerqueira 2000, Capitoli & Monteiro 2000) pode-se considerar que a fauna de ofiuróides amostrada no presente estudo está representada principalmente por espécies de ampla distribuição batimétrica como *Ophiomisidium pulchellum*, *Amphipholizona delicata*, *Ophiactis lymani*, *Amphilimna olivacea*, *Amphioplus lucyae*, *Amphipholis squamata*, *Amphiura complanata*, *A. flexuosa*, *A. joubini* e *Ophiothrix rathbuni*, que ocorrem de cerca de 10 até mais de 500 m de profundidade. Foram obtidas também espécies características de regiões mais rasas (plataforma interna) como *Ophiactis brasiliensis* e *Ophiactis savignyi*, embora esta última já tenha sido registrada a 518 m por Hendler et al. (1995) no Atlântico Norte. As espécies *Ophiomastus satelitae*, *Ophiura ljungmani*, *Ophiacantha cosmica*, *Ophiomyces frutectuosus* e *Amphiura mülleri* são preferencialmente amostradas em profundidades maiores que 100 m, não havendo registros abaixo deste limite para *Ophiomastus satelitae*, *Ophiura ljungmani* e *Amphiura mülleri*.

5. AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Fundação de Amparo à Pesquisa (FAPESP) pela concessão da bolsa de mestrado (Processo no. 99/05295-0) e auxílio recebido, à Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP) pela utilização da infra-estrutura durante o desenvolvimento do projeto, ao Ministério do Meio Ambiente dos Recursos Hídricos e da Amazônia Legal (MMA) pelo auxílio financeiro ao Programa de Avaliação do Potencial Sustentável dos Recursos Vivos da Zona Econômica Exclusiva (REVIZEE) e a todos que de alguma forma colaboraram para a realização deste trabalho.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABSALÃO, R. S. 1990. Ophiuroid assemblages off the Lagoa dos Patos outlet, southern Brazil. Ophelia 31 (2):133-143.

ALARCÓN, J.G.C. 1968. Contribucion al conocimiento de los ofiuroideos chilenos. Instituto Central de Biologia (14):1-76.

ALBUQUERQUE, M.N. 1978. *Amphiura* Forbes, 1843 e *Amphioplus* Verril, 1889 das regiões Antártica e Subantártica (Echinodermata – Ophiuroidea – Amphiuridae). Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

ALBUQUERQUE, M.N. 1986. Ophiuroidea Gray, 1840 (Echinodermata) da plataforma continental do norte e nordeste brasileiro. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

ALBUQUERQUE, M.N. & GUILLE, A. 1991. Ophiuroidea (Echinodermata) ao largo do Brasil: Banco dos Abrolhos, Cadeia Submarina Vitória-Trindade e Plataforma Continental Adjacente. Boletim do Museu Nacional 353:1-30.

ALBUQUERQUE, M.N.; CAMPOS-CREASEY, L.S. & GUILLE, A. 2001. Two new species of Amphiuridae (Echinodermata, Ophiuroidea) from the southeastern coast of Brazil. Zoosystema 23 (3): 591-604.

ALLEN, J.M. 1982. Functional structure of soft-bottom fish communities of the southern california shelf. San Diego, California. Dissertation, University of California.

ALVA, V. & VADON, C. 1989. Ophiuroids from the western coast of Africa (Nambia and Guinea-Bissau). Scientia Marina 53(4):827-845.

ALVES, O.F.S. & CERQUEIRA, W.R.P. 2000. Echinodermata das praias de Salvador (Bahia, Brasil). Revista Brasileira de Zoologia 17(2):543-553.

ALVES, E. C. & PONZI, V.R.A. 1984. Características morfológico-sedimentares da plataforma continental e talude superior da margem continental sudeste do Brasil. In Anais do XXXIII Congresso Brasileiro de Geologia. Rio de Janeiro, p.1629-1642.

AMBROSE, W.G. 1993. Effects of predation and disturbance by ophiuroids on soft-bottom community structure on Oslofjord: Results of a mesocosm study. Marine Ecology Progress Series 97:225-236.

BARNARD, J.L. & ZIESENHENNE, F.C. 1961. Ophiuroid communities of southern californian coastal bottoms. Pacific Naturalist 2(2):132-152.

BARTSCH, I. 1983. Ophiuroidea (Echinodermata) from the northeastern Atlantic deep sea. Meteor Forschungsergebnisse 36:13-20.

BERNASCONI, I. 1926. Una ofiura vivípara de Necochea. Anales del Museo Nacional de Historia Natural (3):145-153.

BERNASCONI, I. 1965. Ophiuroidea de Puerto Deseado (Santa Cruz, Argentina). Physis 25(69):143-152.

BERNASCONI, I. & D´AGOSTINO, M. M. 1971. Ofiuroideos argentinos. Claves para ordenes, subordenes, familias, subfamilias y generos. Physis 30(81):447-469.

BERNASCONI, I. & D´AGOSTINO, M. M. 1977. Ofiuroideos del mar Epicontinental Argentino. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales (Hidrobiología) 5(5):65-114.

BOFFI, E. 1972. Ecological aspects of ophiuroids from the phytal of S. W. Atlantic Ocean warm waters. Marine Biology 15(4):316-328.

BORGES, M. 2001. Biodiversidade de Ophiuroidea (Echinodermata) da plataforma e talude continental da costa sul-sudeste brasileira. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

CAPÍTOLI, R.R. & MONTEIRO, A.M.G. 2000. Distribuição e abundância de ofiuróides na plataforma interna do extremo sul do Brasil. Atlântica 22:41-56.

CHERBONNIER, G. & SIBUET, M. 1972. Résultats scientifiques de la campagne Noratlante: Astérides et Ophiurides. Bulletin du Muséum National D´Histoire Naturelle 3(102):1333-1394.

CHERBONNIER, G. & GUILLE, A. 1978. Faune de Madagascar. Echinodermes:Ophiuroides. Editions C.N.R.S., Paris. 272 p.

CLARK, A.M. 1970. Notes on the Family Amphiuridae (Ophiuroidea). Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology 19(1):1-81.

DEVANEY, D.M., 1974. Shallow water Asterozoans of Southeastern Polynesia II. Ophiuroidea. Micronesica 10(1):105-204.

FELL, H.B. 1960. Synoptic keys to the genera of Ophiuroidea. Zoology Publications from Victoria University of Wellington (26):1-44.

FELL, H.B. 1962. Evidence for the validity of Matusumot´s

classification of the Ophiuroidea. Publications of the Seto Marine Biological Laboratory 10(2):1-8.

FELL, H. B. 1966. The ecology of ophiuroids. In Physiology of Echinodermata (Boolootian, ed.). John Wiley, New York, p.129-145.

FIGUEIREDO, A. G. & MADUREIRA, L. S. P. (coord.) 1999. Programa de Avaliação do Potencial Sustentável de Recursos Vivos na Zona Econômica Exclusiva – REVIZEE. Relatório Final dos Dados Geológicos. Subcomitê Regional Sul. Área de Oceanografia Geológica, 58 p.

FIGUEIREDO, A. G. & TESSLER, M. G. 1999. Programa de Avaliação do Potencial Sustentável de Recursos Vivos na Zona Econômica Exclusiva – REVIZEE. Relatório. Subcomitê Regional Sul. Área de Oceanografia Geológica.

FUJITA, T. 1996. Bathymetric Distribution of Ophiuroids (Echinodermata) off Senday Bay, Northern Japan, with Notes on the Diet of the Roughscale Sole *Clidoderma aperrimum* (Pisces, Pleuronectidae). Memoirs of the National Science Museum (Tokyo) (29):209-222.

FURTADO, V. V. & MAHIQUES, M. M. 1990. Distribuição de sedimentos em regiões costeiras e plataforma continental norte do Estado de São Paulo. In Anais II Simpósio de Ecossistema da Costa Sul e Sudeste Brasileira: Estrutura, Função e Manejo, v.1. Águas de Lindóia, p.20-29.

GAGE, J.D.; PEARSON, M.; CLARK, A.M.; PATERSON, G.L.J. & TYLER, P.A. 1983. Echinoderms of the Rockall Trough and adjacent areas. I. Crinoidea, Asteroidea and Ophiuroidea. Miscellanea. Bulletim of the British Museum (Natural History) Zoology 45(5):263-308.

GUILLE, A. 1968. Sur la présence d´*Ophiactis savignyi* Müller et Troschel dans la région de Banyuls-sur-mer. Vie et Milieu 19(2 A):497-500.

HADEL, V.F., MONTEIRO, A.M.G., DITADI, A.S.F., TIAGO, C.G. & TOMMASI, L.R. 1999. Echinodermata, In Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: Síntese do Conhecimento ao Final do Século XX, 3: Invertebrados Marinhos (Migotto, A.C. & Tiago, C.G., eds.). FAPESP, São Paulo, p. 260-271.

HARMELIN, J.G.; BOUCHON, C. & HONG, J.S. 1981. Impact de la pollution sur la distribution des échinodermes des substracts durs en Provence (Méditerranée Nord-Occidentale). Téthys 10(1):13- 36.

HEITOR, S.R. 1996. Composição e distribuição de Echinodermata na Plataforma Continental da Região da Bacia de Campos (RJ), Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

HENDLER, G. 1988. Ophiuroid skeleton ontogeny reveals homologies among skeletal plates of adults: a study of *Amphiura filiformis, Amphiura stimpsonii* and *Ophiophrgmus filograneus* (Echinodermata). Biological Bulletin 174:20-29.

HENDLER, G. 1996. Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. Class Ophiuroidea. Miscellaneous Taxa (14):113-179.

HENDLER, G., MILLER, J.E., PAWSON, D.L. & KIER, P.M. 1995. Sea stars, sea urchins and allies: echinoderms of Florida and the Caribbean. Smithsonian Institution Press, Washington.

HYMAN, L.H. 1955. The Invertebrates: Echinodermata – The coelomate Bilateria. McGraw, New York. 763 p.

IRIMURA, S. 1981. Ophiurans from Tanabe Bay and Its Vicinity, with the Description of a New Species of *Ophiocentrus*. Publications of the Seto Marine Biological Laboratory XXVI(1/3):15-49.

KAWAKAMI, E. 1975. Alimentação de Pleuronectiformes (Análise comparativa e bionomia). Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

LIMA-VERDE, J.S. 1969. Primeira contribuição ao inventário dos equinodermas do nordeste brasileiro. Arquivos de Ciências do Mar 9(1):9-13.

LYMAN, T. 1875. Ophiuridae and Astrophytidae. VIII. Bulletim of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University (8):1-34.

LYMAN, T. 1878. Ophiuridae and Astrophytidae of the Exploring voyage of H.M.S. "Challenger" under Prof. Sir Wyville Thompson . Bulletim of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University 6(7):66-168.

MADSEN, F. J. 1970. West African Ophiuroids. Atlantide Report (11):151-243.

MADSEN, F. J. 1983. A review of the Ophioleucinae stat. rev. (Echinodermata, Ophiuroidea) with the erection of a new genus, *Ophiostriatus*. Steenstrupia Zoological Museum 9(2):29-69.

MAHIQUES, M.M. 1998. Características da matéria orgânica sedimentar da plataforma continental interna e média entre a Baía da Guanabara (RJ) e São Francisco do Sul (SC). Tese de Livre-Docência, Universidade de São Paulo, São Paulo.

MANSO, C.L.C. 1988a. Ofiuróides da Plataforma Continental Brasileira. Parte I: Rio de Janeiro. (Echinodermata: Ophiuroidea). Revista Brasileira de Biologia 48(4):845-850.

MANSO, C.L.C. 1988b. Uma Nova Espécie de *Ophiactis* (Echinodermata: Stelleroidea) da Costa Sudeste do Brasil. Revista Brasileira de Biologia 48(2):375-379.

MANSO, C.L.C. 1989. Os Echinodermata da Plataforma Continental Interna entre Cabo Frio e Saquarema, Rio de Janeiro, Brasil. Revista Brasileira de Biologia 49(2):355-359.

MANSO, C.L.C. 1991. Ophiuroidea (Echinodermata) da região sul-sudeste do Brasil, coletados durante as operações Sueste do N/Oc. Älmirante Saldanha". Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

MANSO, C.L.C. & ABSALÃO, R.S. 1988. Ophiuroidea: situação pré-operacional nos sacos de Piraquara, região sobre influência da descarga da Central Nuclear Almirante Álvaro Alberto (CNAAA). Revista Brasileira de Biologia 48(1): 75-82.

MANSO, C.L.C. & FARIAS, M.C.V. 1999. Ocorrência de ofiuróides no conteúdo gastrointestinal de "baiacu" *Sphoeroides testudineus* (Linnaeus, 1758) (Teleostei: Tetraodontidae) no estuário do Rio Sergipe (Sergipe). Revista Nordestina de Zoologia 2(1):35-37.

MELO, G.A.S. 1985. Taxonomia e padrões distribucionais e ecológicos dos Brachyura (Crustace: Decapoda) do litoral sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

MONTEIRO, A.M.G. 1987. Ophiuroidea (Echinodermata) da região de Ubatuba (SP) - Aspectos morfológicos e ecológicos. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

MONTEIRO, A.M.G. 1990. Ophiuroidea (Echinodermata) in the coastal system of the State of São Paulo (Brazil). In Anais II Simpósio de Ecossistema da Costa Sul e Sudeste Brasileira: Estrutura, Função e Manejo, v.1. Águas de Lindóia, p.186- 201.

MONTEIRO, A.M.G. 1997. Ocorrência de Ophiuroidea (Echinodermata) na plataforma do Estado de São Paulo. In Boletim de Resumos Expandidos VII COLACMAR, Santos, v. 2, p.182- 183.

MONTEIRO, A.M.G.; REIS, M. O. & PARDO, E. V. 1992. Morfologia comparativa e distribuição batimétrica de duas espécies de Ophiuroidea, na região costeira de Ubatuba. Boletim do Instituto Oceanográfico, S.Paulo 40(1/2):39-53.

MORTENSEN, T. 1936. Echinoidea and Ophiuroidea. Discovery Reports 12:199-348.

PALÁCIO, F.J. 1982. Revisión Zoogeográfica Marina del Sur del Brasil. Boletim do Instituto Oceanográfico, S.Paulo 31(1):69-92.

PARSLOW, R.E. & CLARK, A. M. 1963. Ophiuroidea of the Lesser Antilles. Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Island 15(67):24-50.

PATERSON, G.L.J. 1985. The deep-sea Ophiuroidea of the North Atlantic Ocean. Bulletim of the British Museum (Natural History) Zoology 49:1-162,.

PETTI, M.A.V. 1997. Macrofauna Bentônica de Fundos Inconsolidados das Enseadas de Picinguaba e Ubatumirim e Plataforma Interna Adjacente, Ubatuba, São Paulo. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

REESE, E.S. 1966. The complex behavior of echinoderms. In Physiology of Echinodermata (Boolotian, ed.). Interscience, New York, p.129-145.

RIZZO, A.E. 2002. Anelídeos poliquetas da plataforma externa e talude continental ao largo da costa do Estado de São Paulo. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

SCHOENER, A. 1967. Two New Species of *Amphitarsus* (Ophiuroidea) from the Western North Atlantic. Breviora Museum of Comparative Zoology (269):1-9.

SCHOENER, A. 1969. Atlantic ophiuroids: some post-larval forms. Deep-Sea Research 16:127-140.

SMITH, A.B.; PATERSON, G.L. & LAFAY, B. 1995. Ophiuroid phylogeny and higher taxonomy: morphological, molecular and palaeontological perspectives. Zoological Journal of the Linnean Society 114:213-243.

SPENCER, W. K. & WRIGHT, C. W. 1966. Asterozoans. In Treatise on invertebrate paleontology. Part. U. Echinodermata 3 (Moore, R. C., ed.). Geological Society of America, University of Kansas Press, Kansas, v.1, p.4-107.

SUMIDA, P.Y.G. 1994. Associações bênticas da quebra da plataforma e talude superior ao largo de Ubatuba- SP, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

SUMIDA, P.Y.G.; TYLER, P. A.; GAGE, J. D. & NORREVANG, A. 1998. Postlarval development in shallow and deep-sea ophiuroids (Echinodermata: Ophiuroidea) of the NE Atlantic Ocean. Zoological Journal Linnean Society 124:267-300.

THOMAS, L. P. 1962. The Shallow Water Amphiurid Brittle Stars (Echinodermata, Ophiuroidea) of Florida. Bulletim of Marine Science of the Gulf Caribbean 12(4):623-694.

THOMAS, L.P. & SCHOENER, A. 1972. Growth changes in *Amphilimna olivacea* (Lyman) and the systematic status of *Amphitarsus spinifer* Schoener. Breviora Museum of Comparative Zoology (387):1-8.

THORSON, G. 1957. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). Geological Society of America Memoir (67):461-534.

TOMMASI, L.R. 1965. Alguns Amphiuridae (Ophiuroidea) do litoral de São Paulo e de Santa Catarina. Contribuições Avulsas do Instituto Oceanográfico Universidade de São Paulo, série Oceanografia Biológica (8):1-9.

TOMMASI, L.R. 1967a. Sobre dois Amphiuridae da fauna marinha do sul do Brasil. Contribuições Avulsas do Instituto Oceanográfico Universidade de São Paulo, série Oceanografia Biológica (12):1-5.

TOMMASI, L.R. 1967b. Observações preliminares sobre a

fauna bêntica de sedimentos moles da Baía de Santos e regiões vizinhas. Boletim do Instituto Ooceanográfico, São Paulo 16(1):43-65.

TOMMASI, L.R. 1968. Os Ofiuroides existentes nas coleções do Museu de Buenos Aires coletados de La Plata até 42° S. Papéis avulsos Zoologia, São Paulo 21(11):115-124.

TOMMASI, L.R. 1970. Os ofiuróides recentes do Brasil e de regiões vizinhas. Contribuições Avulsas do Instituto Oceanográfico Universidade de São Paulo, série Oceanografia Biológica (20):1-146.

TOMMASI, L.R. 1971. Equinodermes do Brasil. I. Sobre algumas novas espécies e outras pouco conhecidas, para o Brasil. Boletim do Instituto Oceanográfico, São Paulo 20:1-21.

TOMMASI, L.R. 1974. Equinodermes do Brasil. III.Observações sobre algumas espécies coletadas durante as viagens do N/Oc. "Almirante Saldanha". Boletim do Instituto Oceanográfico, São Paulo 23:1-15.

TOMMASI, L.R. 1985. Equinodermes da região da Ilha da Vitória (SP). Relatórios Internos do Instituto Oceanográfico Universidade de São Paulo 13:1-4.

TOMMASI, L.R. 1999. http://www.bdt.org.br/zoologia/echinodermata/ 12/04/2000. 36pp.

TOMMASI, L.R. & ABREU, J. 1974. Equinodermes do Brasil. IV. Sobre seis espécies novas de Ophiuroidea da região ao largo da Ilha Grande (RJ). Boletim do Instituto Oceanográfico, São Paulo 23:17-32.

TOMMASI, L.R. & ARON, M.A. 1988. Equinodermes da plataforma continental do sudeste do Estado da Bahia. Relatórios Internos do Instituto Oceanográfico Universidade de São Paulo (19):1-6.

TOMMASI, L.R., CASTRO, S.M. & SOUSA. E.C.P.M. 1988a. Echinodermata coletados durante as campanhas oceanográficas do N/Oc. "Almirante Saldanha" no Atlântico Sul Ocidental. Relatórios Internos do Instituto Oceanográfico Universidade de São Paulo (21):1-11.

TOMMASI, L.R., CERNEA, M.C.W. & CONDEIXA, M.C.G. 1988b. Equinodermes coletados pelo N/Oc. "Almirante Saldanha" entre 26° 59´S e 38° 39´S. Relatórios Internos do Instituto Oceanográfico Universidade de São Paulo (22):1-11.

TURNER, R. L. & MILLER, J. E. 1988. Post-metamorphic recruitment and morphology of two sympatric brittlestars. In Proceedings of the Sixth Intern. Echinoderm Conf. Victoria. A. A. Balkema/Rotterdam, p.493-502.

TYLER, P. A.; GRANT, A.; PAIN, S. L. & GAGE, J. D. 1983. Is annual reproduction in deep-sea echinoderms a response to variability in their environment? Nature 300(5894):747-750.

VANNUCCI, M. 1963. Levantamento Oceanográfico-Metereológico da Enseada do Mar Virado-Ubatuba-SP. Contribuições Avulsas do Instituto Oceanográfico Universidade de São Paulo, série Oceanografia Física (5):55-69.

YOUNG, C.M. & TYLER, P.A. 1993. Embryos of the deep-sea echinoid *Echinus affinis* require high pressure for development. Limnology and Oceanography 38(1): 178-181.

YOUNG, C.M.; TYLER, P.A. & GAGE, J.D. 1996. Vertical distribution correlates with pressure tolerances of early embryos in the deep-sea asteroid *Plutonaster bifrons*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 76:749-757.

ZANETI-PRADO, E. M. 1978. Estudo da distribuição, estrutura, biologia e bionomia de *Mullus argentinae* (Teleostei- Mullidae) na plataforma continental brasileira entre Cabo Frio (23) e Torres (29 21' S). Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Title: Taxonomy of Ophiuroidea (Echinodermata) from the continental shelf and slope of the southern and south-eastern Brazilian Coast

Authors: Borges, M. ; Monteiro, A.M.G. e Amaral, A.C.Z.

Biota Neotropica, Vol. 2 (number 2): 2002
http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN02302022002

Date Received 16/07/2002
Revised 18/10/2002
Accepted 05/11/2002

ISSN 1676-0611

REPRODUÇÃO DO FALCÃO-DE-COLEIRA *FALCO FEMORALIS* TEMMINCK 1822 (FALCONIFORMES: FALCONIDAE) NO MUNICÍPIO DE JUIZ DE FORA, SUDESTE DO BRASIL.

Marco Antonio M. Granzinolli [1,2], Celso H. V. Rios[1], Leonardo D. Meireles[1,3] Alberto Resende Monteiro [1,4]

Biota Neotropica v2 (n2) – http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN01902022002

Recebido em 03/07/2002

Revisado em 09/09/2002

Publicado em 23/09/2002

[1] SEAM – Sociedade de Estudos Ambientais Muriqui. Rua João Garcia Curi, 104. CEP. 36046-150. Juiz de Fora, Minas Gerais. Brasil.

[2] Laboratório de Ecologia Trófica, Departamento de Ecologia – Universidade de São Paulo. Caixa Postal 11461, CEP. 05422970. São Paulo-SP. email mgranzi@usp.br

[3] Departamento de Botânica – Universidade Estadual de Campinas. Caixa postal 6109, CEP 13083-970. email:ldmeireles@zipmail.com

[4] Universidade do Vale do Paraíba. Instituto de Pesquisas & Desenvolvimento (IP&D). Av. Shishima Hifumi, 2911. CEP. 12244-000- São José dos Campos-SP. email:monteiar@univap.br

Abstract

From June 1998 to December 1999, five breeding events of the aplomado falcon (Falco femoralis) were studied in Juiz de Fora, Minas Gerais State, southeastern Brazil. While two nests were observed during two breeding seasons (1998/ 1999), a third one was studied during only one (1999). The nests were placed in isolated trees located at 5.1 to 7.2 m above the ground near pasture areas. The breeding period started at the end of the dry season and beginning of the wet one. (laying in August and September). From 15 eggs laid, predators attacked three of them and three were abandoned by the parents, possibly due to human disturbance. Mean number of eggs laid per nest was three and the birth rate of nestlings was 1.6 + 1,5. Eight nestlings were born from the total of eggs laid. The average number of fledglings per nest was 1.4 + 1,5 (six in the first year and one in the second). Except for a pair of falcons that left the nest site in 1999, the others remained at the original breeding sites during the period of study. An abandoned nest was utilised and the biggest nest was 77 cm in diameter, 32 cm high and 25 cm deep. The breeding biology of aplomado falcons in this area is similar to the different regions where this species has been studied. Variation in latitude and climate does not seem to affect the species breeding pattern.

Palavras-chave – *breeding, aplomado falcon, Falco femoralis, Falconidae, southeastern Brazil.*

Resumo

De junho de 1998 a dezembro de 1999, cinco eventos reprodutivos do falcão-de-coleira Falco femoralis foram registrados e monitorados no município de Juiz de Fora, Estado de Minas Gerais, sudeste brasileiro. Dois ninhos encontrados em 1998 foram monitorados por duas estações reprodutivas (1998/99), enquanto um terceiro, encontrado em 1999, foi monitorado apenas em uma estação reprodutiva. Todos os ninhos estavam situados em árvores isoladas, localizadas em áreas de pastagens, e a altura em relação ao solo, variou entre 5,1 a 7,2 m. A estação reprodutiva ocorreu, nos dois anos, no final da estação seca e no início da estação chuvosa (posturas efetuadas em agosto e setembro).Dos 15 ovos colocados, três foram predados e outros três foram abandonados pelo casal, possivelmente por perturbação antrópica. A média de postura foi de três ovos por ninho e a taxa de eclosão dos filhotes foi de 1,6 (1,5. Oito filhotes eclodiram do total dos ovos colocados. A média de filhotes por ninho que alcançaram o primeiro vôo foi de 1,4 (1,5, representada por sete filhotes (seis no primeiro ano e um no segundo ano do estudo). Com exceção de um casal que abandonou o sítio reprodutivo em 1999, todos os indivíduos permaneceram durante todo o monitoramento, em seus territórios. Foi constatada a utilização de um ninho abandonado e o maior ninho possuía 77 cm de diâmetro, 32 cm de altura e 25 cm de profundidade da cuba interna. A biologia reprodutiva do falcão-de-coleira nesse estudo foi similar ao registrado em outras regiões, sendo que variações de latitude e condições climáticas parecem não afetar o padrão reprodutivo da espécie.

Palavras-chave – *reprodução, falcão de coleira, Falco femoralis, Falconidae, sudeste do Brasil.*

1. Introdução

O falcão-de-coleira (Falco femoralis) é um rapineiro campestre, com ampla distribuição geográfica, ocorrendo do sudeste dos Estados Unidos à Terra do Fogo e em todo território brasileiro, exceto em regiões densamente florestadas (Sick 1997). Após 1930, o falcão de coleira sofreu um grande declínio no México e Estados Unidos, possivelmente por contaminação de pesticidas (Héctor 1987). Nos Estados Unidos, por exemplo, não foi registrada reprodução desta espécie de 1952 até 1997 (Montoya et al. 1997). Apesar de sua ampla distribuição, dados referentes aos padrões reprodutivos são pouco conhecidos (del Hoyo 1994, Lencione-Neto 1996, de la Penã), especialmente na região Neotropical. No Brasil, aspectos da reprodução do falcão-de-coleira foram relatados por Baumgarten (1998), em estudo sobre a ecologia de Falconiformes em região de Cerrado no Brasil Central; Lencione-Neto (1996) em descrição da ocupação de ninhos de Elanus leucurus por F. femoralis e Andrade (1996) tomando medidas de um ninho situado em um poste de eletrificação rural. Os outros poucos trabalhos realizados no Brasil referentes à espécie são: Schubart et al. (1965), Belton (1984), Willis (1992), Pacheco e Bauer (1995), abordando predação ou itens alimentares, e o de Silveira et al. (1997), registrando o comportamento de caça associada.

Os falcões geralmente são monogâmicos, possuem territórios reprodutivos (Monteiro 1992) e nidificam em pares solitários (del Hoyo 1994). A fêmea cria e alimenta o filhote, além de defender o ninho enquanto o macho caça. Algumas espécies são residentes, permanecendo no território reprodutivo durante todo o ano; outras são migratórias ou vagantes, retornando para estabelecer os territórios na estação reprodutiva (Newton 1979, del Hoyo 1994).

Nos trópicos, a maioria dos membros da família Falconidae nidifica anualmente e a estação reprodutiva é governada pelo ciclo de seca e chuva, que apresenta grande variação de uma área para outra. Já na região temperada, a temperatura é o fator determinante, uma vez que sua elevação caracteriza o período reprodutivo. (Newton 1979, del Hoyo 1994). Tipicamente, o falcão-de-coleira não constrói ninho, utiliza-se de ninhos de outras espécies de aves ou aproveita uma plataforma existente (de la Penã 1987, Lencione-Neto 1996, Sick, 1997).

Estratégias reprodutivas adotadas de modo particular pelas diversas espécies, podem ter efeitos na dinâmica populacional, no crescimento potencial de suas populações e na capacidade de se recuperar de dificuldades bióticas e abióticas (Newton 1977, Baumgarten, 1998). Desta forma, torna-se então necessário conhecer essas estratégias reprodutivas para o entendimento destas dinâmicas ecológicas e para a conservação da espécie. Diante do exposto, esse trabalho tem como objetivo descrever a biologia reprodutiva do falcão-de-coleira no município de Juiz de Fora e verificar se há uma semelhança dos padrões reprodutivos descritos para outras regiões com o nosso estudo.

2. Material e Métodos

2.1 Área de estudo

A área de estudo abrange cerca de 30 km2 e se encontra em propriedades rurais particulares no município de Juiz de Fora (21° 41' S, 43° 27" W), sudeste de Minas Gerais, na região denominada Zona da Mata Mineira, com altitudes variando de 700 a 900 m. O clima de Juiz de Fora apresenta duas estações bem definidas: uma chuvosa, de outubro a abril, com temperaturas mais elevadas e maiores precipitações pluviométricas, e outra seca, de maio a setembro, mais fria e com menor presença de chuva (Juiz de Fora 1996). De acordo com a classificação de Koeppen, a região possui um clima Cwa (mesotérmico com verões quentes) com estação chuvosa no verão.

A cobertura vegetal original do município está classificada como Floresta Estacional Semidecidual (Veloso e Góes 1982). Mas atualmente, pastagens, cultivos e capoeiras constituem as vegetações dominantes na região (Juiz de Fora 1996).

2.2 Métodos

De junho de 1998 a dezembro de 1999, cinco eventos reprodutivos do falcão-de-coleira foram registrados e monitorados. As procuras dos casais/ninhos foram realizadas a pé (Pettingil 1956, Monteiro 1992) e também por censo de veículos (Ellis et al. 1990, Donázar et al. 1993). Em 1998, foram encontrados dois ninhos de F. femoralis. Estes foram monitorados por duas estações reprodutivas (1998/99). Em 1999, outro ninho foi encontrado e monitorado apenas em uma estação reprodutiva. Desta forma, cinco eventos reprodutivos foram monitorados. Cada ninho, em 1998, foi monitorado, a cada seis dias. Em 1999, os ninhos foram monitorados a cada quatro dias.

O monitoramento era efetuado por meio de estruturas camufladas do tipo hide, observações do interior do veículo, árvores e de encostas de morros próximas ao sítio reprodutivo, com o auxílio de binóculos 8x45 e luneta Bushnnel 18x25x36. Em algumas ocasiões, foram realizadas subidas aos ninhos para tomada de medidas biométricas e ponderais. As subidas foram feitas com auxílio de material de escalada (rapel) ou com escada de alumínio de 6m de altura. Essas interferências eram feitas no período mais quente do dia com duração máxima de 20 minutos, a fim de evitar a diminuição da temperatura do ovo ou ninhego e também causar o menor estresse possível.

ninho	altura (m)	postura	ovos	eclosão	sucesso
F1 -1998	7,2	agosto	3	3	3
F2 -1998	6,1	agosto	3	3	3
F1- 1999	7,2	agosto	3	2	1
F2 -1999	5,7	setembro	3	-	-
F3 -1999	5,2	setembro	3	-	-
média+ SD	6,2 (0,9)	-	3,0 (0)	1,6 (1,5)	1,4 (1,5)

Tabela 1 – Características dos locais de reprodução: sítio (número e ano); localização (coordenadas); altura do ninho em relação ao solo (m); mês da postura; número de ovos por ninho; ovos eclodidos; filhotes que alcançaram o vôo (sucesso). Os valores entre parênteses representam os desvios padrões.

3. Resultados

Todos os ninhos encontrados estavam situados em árvores isoladas localizadas em áreas de pastagens. A altura dos ninhos, em relação ao solo, variou de 5,1 até 7,2 m (TABELA 1). Os ninhos monitorados em 1998 já se encontravam construídos antes do início da estação reprodutiva. Desta forma, não foi possível determinar se os falcões construíram ou reutilizaram os ninhos. A postura dos ninhos monitorados em 1998 acorreu no mês de agosto, com três ovos cada, resultando no sucesso reprodutivo de seis filhotes (TABELA 1).

Em 1999, foram acompanhados os dois ninhos do ano anterior (ninho F1 e F2) e um terceiro (ninho F3) encontrado em um ipê, (Bignoniaceae, Tabebuia sp). Foram colocados nove ovos, três em cada ninho, sendo que uma postura ocorreu no final de agosto e as outras em setembro (TABELA 1). Apenas um filhote do ninho F1 alcançou o sucesso e foi anilhado (anilha R-03769); este abandonou o ninho com 42-46 dias de vida. Dois filhotes eclodiram nesse ninho, sendo que o menor e aparentemente mais debilitado morreu por volta do 22° dia. O ninho F2 foi abandonado após a fêmea ter efetuado a postura, o casal não foi mais visto na área. A predação total dos ovos foi verificada no ninho F3 por volta do 14° dia após a postura, quando foram encontrados fragmentos de cascas de ovos sob o ninho. O casal continuou na área. No entanto, nenhuma tentativa de nova reprodução foi observada. Não foi possível descobrir a causa da predação.

Em maio e no começo de junho de 1999, observamos indivíduos do ninho F1 e F2 carregando galhos e ramos para o rearranjo dos ninhos, no entanto, nenhum casal foi observado construindo ninho. Em 1998, o casal F1 nidificou em uma Cesalpinoideae que continha três ninhos, Neste ano, o casal utilizou o ninho mais alto situado à direita; os outros dois estavam abandonados. Em 1999, o ninho utilizado no ano anterior foi parcialmente destruído por um vento forte e o casal, então, utilizou o segundo ninho mais alto, situado na parte central da árvore. Dessa maneira, foi possível constatar a reutilização de um ninho abandonado. O ninho F2, situado em uma Euphorbiaceae, foi utilizado tanto em 1998 quanto em 1999.

Todos os ninhos eram compostos de galhos secos com uma cuba em seu interior. O ninho F3 também era composto por arame farpado, pequenas placas de ferro e pedras. O maior ninho foi F2, com 77 cm de diâmetro, 32 cm de altura e 25 cm de profundidade (cuba interna).

Todos os casais vocalizavam constantemente quando chegávamos perto do local de nidificação, sendo que o casal F1 apresentava comportamento agressivo. Além do alarme constante, a fêmea fazia sobrevôos rasantes em nossa direção, chegando a atingir um dos pesquisadores.

Com exceção do desaparecimento do casal F2, após a postura e o abandono do ninho, todos os outros indivíduos foram vistos em seus respectivos territórios de junho de 1998 a dezembro de 1999, período no qual foi realizado o monitoramento.

4. Discussão

A biologia reprodutiva do falcão-de-coleira nesse estudo parece similar ao registrado em outras regiões. Héctor (1981) encontrou uma média de 9,5 m na altura de ninhos no México e Montoya et al. (1997), analisando sete ninhos nos Estados Unidos, registrou 3,2 m como altura máxima. Já no Brasil, Lencione-Neto (1996) encontrou ninhos situados entre 4,0 e 20 m de altura e Baumgarten (1998) verificou uma média de 24 (11 m na altura dos ninhos. Essa variação pode estar associada ao tipo de vegetação de cada região. Outro fator que deve ser considerado é a disponibilidade de ninhos construídos por outras aves, pois de acordo com Newton (1979), de la Penã (1987), del Hoyo (1994), Baumgarten (1998) e também registrado por nós no sítio F1 em 1999, essa espécie reutiliza ninhos de outras aves. No trabalho realizado por Lencioni-Neto (1996) esse fator parece ser determinante na altura do ninho, uma vez que todos os ninhos utilizados foram construídos por outra espécie de ave de rapina, Elanus leucurus.

O número de posturas por sítio reprodutivo em nosso estudo é bastante semelhante ao encontrado por Montoya et al. (1997) nos Estados Unidos, que registrou três ovos em 71% dos ninhos. Além disso, a média de posturas dos sítios, reportada pelo referido autor foi de 2,6 ovos, que é idêntica a média encontrada por Héctor (1987) no México, muito semelhante à média de 2,7 ovos verificada por Baumgarten (1998) no Brasil Central; próxima de três conforme observada por nós e descrita para a Venezuela por del Hoyo (1994). Para a maioria das aves de rapina, a latitude, as condições climáticas do meio e principalmente a disponibilidade de alimento e a maturidade do casal influenciam diretamente na postura (Porter e Weimeyer 1972, Soler 1989, Barba et al. 1990, Monteiro 1992). Essa pequena variação no número de ovos por postura encontrada nas outras regiões pode estar relacionada com a baixa disponibilidade de alimento e ao grau de maturidade do casal, conforme discutido para outras espécies de Falconiformes por Renault (1978), Newton (1979), Cramp e Simmons (1980), Forsmam e Solenen (1984), Newton e Moss (1986), Irribarren e Rodriguez (1988), Soler (1989) e Monteiro (1992).

Segundo Cody (1966) e Lack (1968), o tamanho da ninhada nos trópicos seria menor que nas regiões temperadas. O primeiro autor considera que os trópicos são ambientes mais estáveis, com populações próximas da capacidade de suporte e com competições mais intensas. Desta forma, o tamanho da ninhada seria determinado pela alocação de recursos para competição e em defesa contra predadores. Logo, a energia empregada em um desses fatores acarretaria numa diminuição do investimento reprodutivo. Lack (1968) ressalta que o número de ovos tende a ser maior em latitudes mais elevadas, tendo como argumento um tempo maior para alimentação dos filhotes pelos pais, devido ao aumento de duração do dia. Esse modelo de diminuição da ninhada nos trópicos não foi verificado em nosso trabalho quando comparado aos trabalhos do México (Héctor 1987) e Estados Unidos (Montoya et al. 1997) e também não se aplica ao estudo realizado por Baumgarten (1998) no interior do Brasil.

A porcentagem de filhotes que eclodiram, em relação ao número de postura, foi de 54% em nosso estudo, bem próxima dos 61% registado nos Estados Unidos (Montoya et al. 1997). A média do número de filhotes que tiveram sucesso (1,4) foi maior que (0,6) a registrada por Montoya et al. (1997), porém, menor que (1,7-3,2) a descrita por Newton (1979) como adequada para falcões de tamanho médio. No entanto, se analisarmos apenas o ano de 1999, a média três observada por nós fica dentro dos padrões descritos como adequados para a sustentação da população.

Apesar de Montoya et al. (1997) sugerir que o falcão-de-coleira tolere um certo distúrbio antes de abandonar o ninho, acreditamos que o abandono do ninho F2 em 1999 foi possivelmente provocado pela perturbação antrópica. Após a postura de três ovos, a área ao redor do ninho foi utilizada para cultivo. Tratava-se de uma das poucas áreas planas da fazenda e teve a presença constante de máquinas agrícolas e trabalhadores por vários dias. Uma interferência humana por mais de 30 minutos pode contribuir para um baixo sucesso reprodutivo, pois aves de rapinas são sensíveis durante a estação reprodutiva (Wiley 1975, Swenson 1979, Fraser et al. 1985). A morte do ninhego do ninho F1 no ano de 1999 aponta para uma possível competição entre irmãos. Várias espécies de aves de rapina começam a incubar antes de realizar a postura completa, tendo como conseqüência uma diferença no tempo de eclosão dos filhotes. Essa assincronia pode provocar a dominância de um irmão sobre os outros. Freqüentemente esta diferença causa a morte dos ninhegos menores, seja por não conseguirem disputar o alimento com o filhote maior ou por serem vítimas de fraticídio (Meyburg 1974, Gargett 1977, Newton 1979; Baumgarten 1998). Segundo Lack (1954), essa seria uma estratégia de maximizar o alimento, sendo que em um ano favorável todos da ninhada se desenvolveriam e em anos com baixa oferta de alimento apenas o primeiro sobreviveria, dispensando assim, o cuidado com os outros.

A estação reprodutiva do falcão-de-coleira ocorreu no final da estação seca e começo da estação chuvosa (ovos a partir de agosto e setembro), identicamente ao que aconteceu em áreas de cerrado do Brasil central (Baumgarten 1998), o que concorda também, com Newton (1979) e del Hoyo (1994), que reportam a reprodução de Falconiformes nos trópicos no final da estação seca, com as espécies maiores reproduzindo-se mais cedo.

5. Agradecimentos

Este trabalho faz parte do "Projeto Falconiformes", processo 0.2000.003615/94-95 (convênio 10/98), financiado pelo FNMA (Fundo Nacional do Meio Ambiente) e desenvolvido pela SEAM (Sociedade de Estudos Ambientais Muriqui). Agradecemos ao Thales e a Joziana pelo apoio durante o desenvolvimento do trabalho; ao Sr. José Delio, Sr. Francisco, Sr Antônio Caetano por permitirem o acesso em suas propriedades; aos estagiários que auxiliaram no trabalho de campo do "Projeto Falconiformes", principalmente ao Alan Ribeiro e ao Leandro Vespoli. José C. Motta-Junior e Pedro F. Develey revisaram o manuscrito. Agradecemos também ao CEMAVE/IBAMA pela licença do anilhamento e pela concessão das anilhas

6. Bibliografia

1. ANDRADE, M.A. 1996. Observações sobre ninhos e ovos de algumas aves em Minas Gerais. Atualidades Ornitológicas 74:13-14.
2. BARBA, M.N, SEGUNDO-ONTIN, C.S., HERNANDEZ, J.C. e RODRIGUEZ, J.L. 1990. Segunda puesta de lechuza comum (Tyto alba) associada al aumento de consumo del topillo campestino (Microtus arvalus). Doñana, Acta Vertebrata 17 (1):106-108.
3. BAUMGARTEN, L.C. 1998. Ecologia dos Falconiformes de áreas abertas do Parque Nacional das Emas (Mineiros-GO). Dissertação de Mestrado. Unicamp. 73pp.
4. BELTON, W. (1984). Birds of Rio Grande do Sul part 1; Rheidae through Furnariidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 178(4): 1-631.
5. CODY, M.L. 1966. A general theory of clutch size. Evolution 20:174-184.
6. CRAMP, S. e SIMMONS, K. 1980. Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa. Vol. II. Oxford University Press. 695pp.
7. de la Penã, M.R. 1987. Nidos y huevos de aves argentinas. Santá Fé, Argentina. Imprensa Lux, S.R.L. 254p.
8. del HOYO, J., ELLIOTT, A. e SARGATAL, J. 1994. Handbook of the birds of the world. Vol 2. New World vultures to Guineafowl. Lynx Edicions, Barcelona. 639pp
9. DONÁZAR, A.J., CEBALHOS, O. e HIRALDO, F. 1993. Roadside raptor surveys in the Argentinean Patagonia. J. Raptor Research 27(2):106-110.
10. ELLIS, D.H., GLINSK, R.L. e SMITH, D.G. 1990. Raptors road surveys in South America. J. Raptor Res. 24:98-106.
11. FORSMAN, D. e SOLENEN, T. 1984. Censusing breeding raptors in south Finland: methods and results. Anm. Zool. Fennici 21:317-320.
12. FRASER, J.D., FRENZEL, L.D. e MATHISEN, J.E. 1985. The impact of human activities on breeding bald eagles in north-central Minnesota. J. Wildl. Manage. 49:585-592.
13. GARGETT, V. 1977. Sibling aggression in the Black Eagle in the Matopos, Rhodesia. Ostrich 49:205-237.
14. HÉCTOR, D.P. 1981. The habitat, diet and foraging behavior of the Aplomado falcon, Falco femoralis (Temminck). M.S. thesis, Oklahoma State Univ. Stillwater, Oklahoma. 189pp.
15. _____. 1987. The decline of the Aplomado falcon (Falco femoralis) in the United States. American Birds 41:381-389.
16. IRRIBARREN, J.J. e RODRÍGUEZ, A.A. 1988. Sobre la biología del Aguila Calzada Hieraetus pennatus (Gmelin 1788) en Navarra. Pub. Biol. Univ. Navarra. Serv. Zool:17.
17. JUIZ DE FORA 1996. Prefeitura de Juiz de Fora. Instituto de Pesquisa e Planejamento de Juiz de Fora. Plano Diretor de Juiz de Fora -1996.
18. LACK, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford Univ. Press. London.
19. _____. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Chapman and Hall. London.
20. LENCIONE-NETO, F. 1996. Reprodução sincrônica entre Elanus leucurus (Vieillot, 1818) e Falco femoralis Temminck, 1822 (AVES, ACCIPITRIDAE/FALCONIDAE. Comum. Mus. Ciênc. Tecnol. PUCRS. Ser. Zool. 9: 37-44.
21. MEYBURG, B.U. 1974. Sibling aggression and mortality among nestling eagles. Ibis 116:224-228.
22. MONTEIRO, A.R. 1992. Eco-biologia de aves rapaces de bosque de la Navarra Media . Thesis Doctoral - Universidad de Navarra, Facultad de Ciencias. 406p.
23. MONTOYA, A.B., ZWANK, P.J. e CARDENAS, M. 1997. Breeding biology of Aplomado Falcons in desert grasslands of Chihuahua, Mexico. J. Field Ornithhol., 68(1):135-143.
24. NEWTON, I. 1977. Breeding strategies in birds of prey. Living Bird 16:51-82.
25. _____. 1979. Population ecology of raptors. Buteo Books. Vermillion, South Dakota. 399pp.
26. _____. e MOSS. 1986. Post-fledging survival of Sparrowhawks Accipiter nisus in relation to mass, brood size and brood composition at fledging. Ibis 128:73-80.
27. PACHECO, J.F e BAUER, C. 1995. Predação de Morpho athena (Lepidoptera:Nymphalidae) por Falco femoralis (Falconiformes:Falconidae) no Rio de Janeiro, Brasil. Ararajuba 3:74-75.
28. PETTINGIL, S.O. 1956. A laboratory and field manual of ornithology. Burgess Publising. Mineapolis. USA. 379pp.
29. PORTER, R.D. e WIEMEYER, S.N. 1972. Reproductive patterns in captive American Kestrel (Sparrow Hawks). Condor 74:46-53.
30. RENAULT, C.P. 1978. Las aves de Aragon. Libreria General. Zaragoza. 230pp.
31. SCHUBART, O., AGUIRRE, A.C. e SICK, H. 1985. Contribuição para o conhecimento da alimentação das aves brasileiras. Arq. Zool., São Paulo 12:95-249.
32. SICK, H. 1997. Ornitologia brasileira.- Ed. Nova Fronteira. Rio de Janeiro - 912p.

33. SILVEIRA, L., JÁCOMO, A.T.A., RODRIGUES, F.H.G. e CRAWSHAW-JÚNIOR, P. Hunting association between the Aplomado Falcon (Falco femoralis) and the maned wolf (Chrysocyon brachyurus) in Emas National Park, central Brazil. Condor 99:201-202.

34. SOLER, M. 1989. Fracaso reprodutor en grajilla (Corvus monedula) : perdidas de huevos y mortalidad de pollos. Ardeola 36(1):69-89.

35. SWENSON, J.E. 1979. Factors affecting status and reproduction of ospreys in Yellowstone National Park. J. Wildl. Manage. 43:595-601.

36. VELOSO, H.P. e GOES, L. 1982. Fitogeologia brasileira; classificação fisionômeco-ecológica. Ecologia da vegetação neotropical. Boletim técnico do projeto RADAMBRASIL, série vegetação, Salvador 1:1-80.

37. WILEY, J.W. 1975. The nesting and reproductive success of Red-tailed Hawks and Red-shouldered Hawk in Orange Country, California. Condor 77:133-139.

38. WILLIS, E.O. 1992. Casal de Falco femoralis ataca uma andorinha. Atualidades Ornitológicas 47(3):4.

Título: Reprodução do falcão-de-coleira *Falco femoralis* Temminck 1822 (Falconiformes: Falconidae) no município de Juiz de Fora, sudeste do Brasil.

Autores: Marco Antonio M. Granzinolli , Celso H. V. Rios, Leonardo D. Meireles, Alberto Resende Monteiro

Biota Neotropica, Vol. 2, numero2 : BN01902022002
http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?short-communication+BN01902022002

Recebido em 03/07/2002
Revisado em 09/09/2002
Publicado em 23/09/2002

ISSN 1676-0603

Editorial

Ciência e Comunicação da Ciência

Bernard Shaw, com sua conhecida e fina ironia, própria de quem sabe fazer boas distinções pelo gosto sutil de bem construí-las para melhor desmanchá-las, disse que a diferença entre o generalista e o especialista está em que o primeiro tende a saber cada vez menos sobre mais, até saber nada sobre tudo, enquanto que o segundo inclina-se a saber cada vez mais sobre menos, até saber tudo sobre nada.

O dilema do divulgador da ciência, um generalista, por definição é, desse modo, com sinal invertido, o mesmo do cientista, um especialista por imposição: ambos padecem, no limite, do mesmo mal, qual seja o de sofrer para comunicar-se, na justa medida, com a sociedade que dá razão de ser à ciência, para a qual a ciência é feita, e na qual brotam, ou não, as condições econômicas, políticas e culturais para que a ciência se faça.

E para que ela se faça é preciso, antes de tudo, que ela seja compreendida.

Daí a importância do papel do jornalismo e da divulgação científica não apenas para suprir o eventual déficit de informação do público em relação à ciência, mas sobretudo como contribuição para formar e desenvolver um espírito crítico capaz de compreender e, compreendendo, avaliar em si e por si mesmos os fatos e os acontecimentos científicos, sua pertinência epistemológica, seus riscos e sua relevância ética e social.

No Brasil, embora a história da divulgação científica e do ensino para a ciência tenha começado mais tardiamente, já se pode reconhecer um movimento cada vez mais forte e mais visível no sentido de organizar atividades em fóruns institucionais, até há pouco inexistentes.

É o que vem ocorrendo com a criação de cursos de pós-graduação em jornalismo científico, com a implantação e o funcionamento de museus interativos de ciência, com a realização de feiras e eventos científicos, com a publicação, em diferentes linhas editoriais, de revistas de difusão, de divulgação e de popularização da ciência, como é o caso, entre outras, daPesquisa Fapesp, da Ciência e Cultura, da ComCiência, da *Scientific America-Brasil* e, em particular no domínio específico da riquíssima biodiversidade de nosso meio ambiente, desta belíssima *Biota Neotropica*, rica e bela como o*Programa Biota* da Fapesp, que lhe deu origem e condições de pleno desenvolvimento.

Desse modo, ao comportamento tradicional da comunicação primária da ciência, que se dá entre pares, como difusão do conhecimento e ao esforço da comunicação didática, característico do ensino da ciência, assiste-se, também no Brasil, a um movimento crescente da assim chamada comunicação secundária, entre o cientista e a sociedade, como um todo, tanto mediada pela divulgação do jornalismo quanto realizada pelo próprio cientista na forma de textos com forte embasamento conceitual e metodológico, mas escritos em linguagem sensível, metafórica e muitas vezes de alta densidade poética, quer pelo conteúdo, quer pela forma, quando não por um e por outro, ao mesmo tempo.

Nesse movimento se reconhece, sem dúvida, a Biota Neotropica.

Carlos Vogt
Coordenador do LABJOR/UNICAMP
Diretor de Redação do ComCiência
Presidente do Conselho Superior da FAPESP

ALIMENTAÇÃO DOS PEIXES EM UM RIACHO DO PARQUE ESTADUAL MORRO DO DIABO, BACIA DO ALTO RIO PARANÁ, SUDESTE DO BRASIL

Lilian Casatti

Biota Neotropica v2 (n2) – http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN02502022002

Date Received 09/02/2002

Revised 11/14/2002

Accepted 11/23/2002

Laboratório de Ictiologia, Departamento de Zoologia e Botânica, IBILCE, Universidade Estadual Paulista (www.ibilce.unesp.br), Rua Cristóvão Colombo, 2265, 15054-000, São José do Rio Preto, SP, Brasil (e-mail: licasatti@hotmail.com)

Abstract – The trophic structure of a fish assemblage in a first order stream in the upper Paraná River basin was investigated using standard methods of diet analysis and underwater observations utilizing snorkeling. Three stretches of the Córrego São Carlos were studied. Eighteen fish species belonging to five orders and ten families were captured. The stomach analysis of 299 fishes revealed that 70% of the food items are autochthonous, 24% allochthonous, and 6% material of unidentifiable origin. Eighteen pairs of species (33%) showed significant feeding overlap, though this overlap does not necessarily indicate competition given the temporal and spatial segregation during foraging. Three feeding guilds were found. The invertivores included *Astyanax altiparanae*, *Moenkhausia sanctaefilomenae*, and *Oligosarcus pintoi*, whose diet demonstrated a predominance of allochthonous items, and *Rhamdia quelen*, *Trichomycterus* sp., *Corydoras aeneus*, and *Crenicichla britskii*, that had a predominance of autochthonous items in their diets. In this group, *A. altiparanae* and *M. sanctaefilomenae* are drift feeders, *R. quelen* is a benthic opportunistic predator, *Trichomycterus* sp. and *C. aeneus* are grubbers, and *O. pintoi* and *C. britskii* are ambush predators. The omnivore with a tendency to herbivory is represented by *Phalloceros caudimaculatus*, which feeds mainly on algae. The periphitivores included *Hisonotus* sp., *Hypostomus nigromaculatus*, and *H. ancistroides* that are grazers with a diet composed mostly of diatoms, clorophyts, and organic matter. The results indicated that the fish assemblage in the Córrego São Carlos is structured at spatial, temporal, and trophic levels, and shows partitioning of the food resources. The addition of the fish species in each trophic guild along the stream is possibly due to the longitudinal increase of microhabitats that makes available more feeding sites.

Key words: *stream fishes, feeding, spatial segregation, trophic segregation, resource partitioning*

Resumo – Neste estudo foi investigada a estrutura trófica de uma comunidade de peixes de um riacho de primeira ordem na bacia do Alto Rio Paraná, empregando métodos habituais de análise da dieta combinados com observações naturalísticas. Três trechos do Córrego São Carlos foram estudados. Foram coletadas 18 espécies de peixes, pertencentes a cinco ordens e dez famílias. A análise de 299 estômagos mostrou que 70% dos itens alimentares são autóctones, 24% alóctones e 6% material de origem não identificada. Dezoito pares de espécies (33%) apresentaram sobreposição alimentar significativa, porém esta sobreposição não necessariamente indica competição em razão da segregação espacial e temporal observada na captura do alimento. Três guildas alimentares foram determinadas. Os invertívoros incluíram *Astyanax altiparanae*, *Moenkhausia sanctaefilomenae* e *Oligosarcus pintoi*, que apresentaram predominância de itens alóctones, e *Rhamdia quelen*, *Trichomycterus* sp., *Corydoras aeneus* e *Crenicichla britskii*, com predominância de itens autóctones. Neste grupo *A. altiparanae* e *M. sanctaefilomenae* são catadores de itens na coluna d´água, *R. quelen* é um predador oportunista bentônico, *Trichomycterus* sp. e *C. aeneus* são especuladores de substrato, *O. pintoi* e *C. britskii* são predadores de emboscada. Os onívoros com tendência à herbivoria foram representados por *Phalloceros caudimaculatus*, que se alimentou principalmente de algas. Os perifitívoros incluíram *Hisonotus* sp., *Hypostomus nigromaculatus* e *Hypostomus ancistroides*, pastadores com dieta composta principalmente por diatomáceas, clorofíceas e matéria orgânica. Os resultados aqui encontrados indicam que a comunidade de peixes no Córrego São Carlos se mostra estruturada em nível espacial, temporal e trófico, apresentando uso partilhado dos recursos alimentares disponíveis. O acréscimo de espécies em cada categoria trófica ao longo do riacho possivelmente é um reflexo da crescente heterogeneidade longitudinal de micro-hábitats na área, disponibilizando sítios de alimentação adicionais.

Palavras-chave*: peixes de riacho, alimentação, segregação espacial, segregação trófica, partilha de recursos*

1. Introdução

Historicamente, o conhecimento da alimentação de peixes de riachos, incluindo o uso de recursos e a influência dos componentes espaciais e temporais, tem subsidiado estudos sobre estruturação dessas comunidades e contribuído para a investigação de interações biológicas, tais como predação e competição (Esteves & Aranha, 1999). Nos últimos 20 anos, esse conhecimento tem sido aplicado mais diretamente na avaliação da integridade biótica de riachos, sendo utilizado como fonte de atributos para cálculos de índices de integridade biótica (Karr, 1981; Smogor & Angermeier, 1999). Para a aplicação correta destes índices é necessário conhecer a condição natural examinada nos chamados "riachos-referência", ou seja, aqueles que apresentam o mínimo de influência antrópica possível (Hughes, 1995).

É bem sabido que os recursos aquáticos do Estado de São Paulo encontram-se seriamente impactados e, por esta razão, possíveis riachos-referência são quase que exclusivamente encontrados em áreas de conservação (*vide* Inventário Florestal do Estado de São Paulo, 2000), das quais o Parque Estadual Morro do Diabo se destaca por incluir a maior área de proteção ambiental (aproximadamente 34 mil hectares) da drenagem do Alto Rio Paraná no Estado de São Paulo (Clauset, 1999). Até recentemente a ictiofauna desse Parque nunca havia sido estudada. A presente autora e colaboradores estudaram quatro riachos do Parque Estadual Morro do Diabo, onde registraram 22 espécies de peixes (Casatti *et al*., 2001). Um destes riachos, o Córrego São Carlos, foi investigado com maior detalhe em razão de ser o mais adequado para a realização de observações subaquáticas através de mergulho livre, uma abordagem especialmente interessante na obtenção de informações naturalísticas utilizadas na interpretação da alimentação da comunidade de peixes estudada (Sabino, 1999). O objetivo do presente estudo foi investigar a estrutura trófica dos peixes do Córrego São Carlos, um riacho-referência de primeira ordem na bacia do Alto Rio Paraná, empregando métodos habituais de análise da dieta combinados com observações naturalísticas.

2. Local de estudo

O Córrego São Carlos é um riacho de primeira ordem (1:50.000), com extensão aproximada de 5 km, afluente direto do Rio Paranapanema e corre em uma área de vegetação nativa caracterizada como Floresta Estacional Semi-decídua, pertencente ao Parque Estadual Morro do Diabo (Fig. 1), município de Teodoro Sampaio, Estado de São Paulo. O clima é tropical subquente úmido (Nimer, 1989) com uma estação seca, de abril a setembro (menor precipitação de 14,7 mm em maio 2000), e outra chuvosa, de outubro a março (maior precipitação de 361 mm em dezembro 2000). Três trechos eqüidistantes (100 m de extensão cada) e representativos das porções superior, média e inferior foram escolhidos para a realização das observações subaquáticas e coleta dos peixes (Tabela 1).

Ao longo do riacho as margens são suavemente sinuosas, com trechos apresentando planícies cobertas por gramíneas (principalmente Commelinaceae e Poaceae) e pteridófitas (Pteridaceae, Polypodiaceae e Sellaginellaceae). Durante o período de estudo, a transparência horizontal da água variou de 2 a 2,75 m, a temperatura da água de 19,2 a 21,1ºC, o pH de 6,81 a 7,98, a condutividade de 14,7 a 16,2 μS/cm e o oxigênio dissolvido de 8,8 a 10,9 mg/l.

3. Material e métodos

O trabalho de campo foi conduzido de junho de 2000 a março de 2001 em quatro viagens, regularmente distribuídas a cada três meses. Uma viagem preliminar foi realizada em março de 2000. Um total de 17 horas (13 horas diurnas e 4 noturnas) de mergulho livre foi realizado nos trechos médio e inferior, utilizando os métodos animal focal e "ad libitum" (Lehner, 1998), durante as quais foram registradas as seguintes variáveis: número de indivíduos de cada espécie, sua posição na coluna d'água, tipo de fundo, tática de forrageamento (cf. Curio, 1976; Keenleyside, 1979; Sazima, 1986 e Grant & Noakes, 1987), período e local de forrageamento. No trecho superior não foram realizadas observações subaquáticas em razão da pequena profundidade (máximo de 30 cm). O término do pôr-do-Sol foi considerado o limite entre dia e noite. Indivíduos avistados fora de abrigos (nadando, procurando alimento ou alimentando-se) foram considerados ativos, enquanto que aqueles abrigados ou estacionários durante a maior parte do período de observação foram considerados inativos (Gibran & Castro, 1999).

Na captura dos peixes foi empregado um esforço padronizado de coleta em cada viagem, que consistiu em utilizar duas peneiras (70 cm de diâmetro, 2,5 mm entre-nós) e uma rede de arrasto manual (2,5 mm entre-nós) por aproximadamente 40 minutos cada. Os peixes foram preservados em formalina a 10% e, após a fixação, transferidos para etanol 70%. As espécies consideradas residentes foram aquelas presentes em pelo menos 50% das coletas (Dajoz, 1983, modificado). A análise dos conteúdos estomacais seguiu Knöppel (1970). Para cada item alimentar foram calculadas a freqüência de ocorrência (Bowen, 1992) e a composição percentual (Hynes, 1950). O termo perifitívoro segue a definição de Uieda *et al*. (1997). O índice de sobreposição alimentar adotado foi o de Morisita modificado por Horn (1966), calculado com os valores de composição percentual dos itens alimentares agrupados em categorias amplas. Os valores considerados significativos foram aqueles ≥ 0,58 (Linton *et al*., 1981).

A similaridade entre a dieta das espécies estudadas foi calculada a partir dos valores de composição percentual

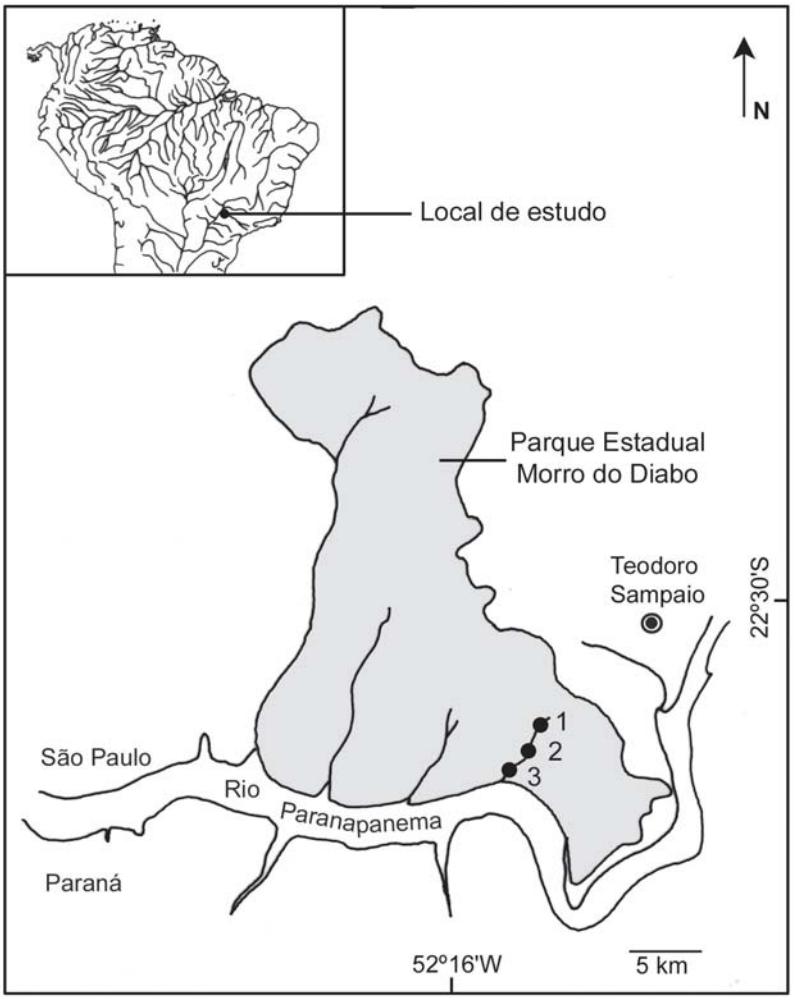


Figura 1. Localização do Córrego São Carlos, Parque Estadual Morro do Diabo, Estado de São Paulo, indicando os trechos superior (1), médio (2) e inferior (3).

Parâmetros	**Superior**	**Médio**	**Inferior**
Coordenadas	22º35'28.0"S 52º14'38.1"W	22º35'54.4"S 52º14'45.2"W	22º36'23.8"S 52º15'08.6"W
Altitude (m)	294	286	284
Velocidade média da corrente (m/s)	1,5	0,3	0,6
Composição predominante do fundo	rochas, seixos e cascalhos	areia, com seixos em pequenas corredeiras	areia, com troncos, galhadas e folhiço
Variação de largura (m)	0,8-2,6	0,9-3,6	1,3-3,9
Profundidade máxima (m)	0,3	0,5	0,9

Tabela 1. *Caracterização dos trechos estudados no Córrego São Carlos, Parque Estadual Morro do Diabo, sudeste do Brasil.*

através do método de aglomeração por ligação simples usando o coeficiente de Bray-Curtis (cf.Valentin, 1995), sendo o resultado exibido na forma de dendrograma. Este cálculo foi processado com auxílio do programa de computador BioDiversity-PRO (McAlecee *et al*., 1997).

4. Resultados

4.1. Ictiofauna

Foram coletadas 18 espécies de peixes no Córrego São Carlos, pertencentes a cinco ordens e dez famílias, num total de 940 indivíduos e 1.671 g de biomassa. Do total de espécies coletadas, 11 foram consideradas residentes (Tabela 2), das quais as mais abundantes foram *Phalloceros caudimaculatus*, *Hypostomus nigromaculatus*, *Hisonotus* sp., *Trichomycterus* sp. e *H. ancistroides*. No trecho superior as espécies mais abundantes foram *Trichomycterus* sp. e *H. nigromaculatus*; no médio foram *P. caudimaculatus* e *H. nigromaculatus*; no inferior foram *Hisonotus* sp. e *P. caudimaculatus* (*vide* Tabela 2).

4.2. Comportamento alimentar e dieta

Dezesseis espécies de peixes foram observadas durante mergulho, para as quais foram registradas sete táticas alimentares (Tabela 3). A análise de 299 estômagos das 11 espécies residentes (Tabelas 4 e 5) mostrou que 70 % dos itens alimentares são autóctones, 24 % alóctones e 6% material de origem não identificada (Figura 2). Algas (diatomáceas e clorofíceas), fragmentos de vegetais superiores, larvas de insetos aquáticos (Diptera e Trichoptera) e bivalves representaram 86% dos itens de origem autóctone, enquanto que Hymenoptera (Formicidae) representou 61% dos itens de origem alóctone. Não foram encontradas diferenças sazonais na ocorrência dos itens alimentares.

De acordo com a similaridade entre a composição percentual das dietas das espécies analisadas três guildas alimentares foram estabelecidas (Figura 3). Não foi possível realizar uma análise comparativa da dieta dos peixes entre os trechos amostrados, pois algumas espécies foram numericamente pouco representadas. Ao longo do riacho as três guildas alimentares foram representadas, variando apenas em sua composição (Tabela 6). Dezoito pares de espécies (33% dos casos de sobreposição) apresentaram sobreposição alimentar significativa (Tabela 7).

4.2.1. Invertívoros

Neste grupo foram incluídas sete espécies de peixes que ingeriram principalmente insetos. No dendrograma de similaridade entre as dietas (Figura 3) nota-se também maior semelhança entre as espécies de acordo com a origem do alimento. Os caracídeos se alimentam principalmente de itens alóctones (Formicidae) enquanto que os siluriformes e o ciclídeo se alimentam principalmente de itens autóctones (larvas aquáticas de Diptera e Trichoptera).

Os lambaris, todos de hábito alimentar diurno, apresentaram elevada sobreposição alimentar. *Oligosarcus pintoi* é um predador de emboscada ("ambush predator", cf. Sazima, 1986) enquanto que *M. sanctaefilomenae* e *A. altiparanae* praticam com mais freqüência (95% dos registros) a cata de itens arrastados pela corrente ("drift-feeding", cf. Grant & Noakes, 1987). *Oligosarcus pintoi* permanece nadando lentamente em poços mais profundos junto de remansos marginais e, quando percebe alguma partícula alimentar, desloca-se rapidamente em um único impulso para abocá-la. *Astyanax altiparanae* forma grupos de até 30 indivíduos que nadam à meia-água coletando partículas arrastadas pela corrente; em algumas ocasiões foram avistados investindo contra raízes submersas de gramíneas marginais. Durante a noite, os indivíduos de *A. altiparanae* permanecem estacionários nos poços mais profundos do riacho; porém, em duas ocasiões no período noturno, adultos dormentes foram observados capturando insetos que submergiam na água, vindos da vegetação ripária. *Moenkhausia sanctaefilomenae*, formando grupos de três a quatro indivíduos, foi avistada ocupando posições marginais dos cardumes de *A. altiparanae*.

Rhamdia quelen, *Trichomycterus* sp. e *C. aeneus*, também com alta sobreposição alimentar entre si, capturam alimento junto ao fundo do riacho. A primeira espécie forrageia a partir do anoitecer, entre rochas, sem revolver o substrato ("crepuscular-nocturnal bottom predator", cf. Sazima, 1986), enquanto que *Trichomycterus* sp. e *C. aeneus* alimentam-se durante o dia. Neste processo revolvem superficialmente o substrato à procura de presas que são abocadas rapidamente através de sucção ("hunting speculation" cf. Curio, 1976 e "grubbers excavating while moving", cf. Sazima, 1986). *Crenicichla britskii* apresentou sobreposição alimentar com a maioria das espécies invertívoras, com os maiores valores observados para *R. quelen*, *Trichomycterus* sp. e *C. aeneus*. Durante o dia ocupa principalmente abrigos junto de raízes submersas da vegetação marginal, apresenta-se semi-estacionária, com coloração disruptiva e captura suas presas através da tática de emboscada.

4.2.2. Onívoro com tendência à herbivoria

Os itens ingeridos por *Phalloceros caudimaculatus* foram principalmente de origem autóctone. Algas e fragmentos de vegetais superiores corresponderam a 71% da dieta, contra 29% representados por microcrustáceos (Copepoda e Cladocera) e insetos aquáticos, o que justifica a classificação de *P. caudimaculatus* nesta guilda alimentar. A elevada participação de algas e vegetais superiores na

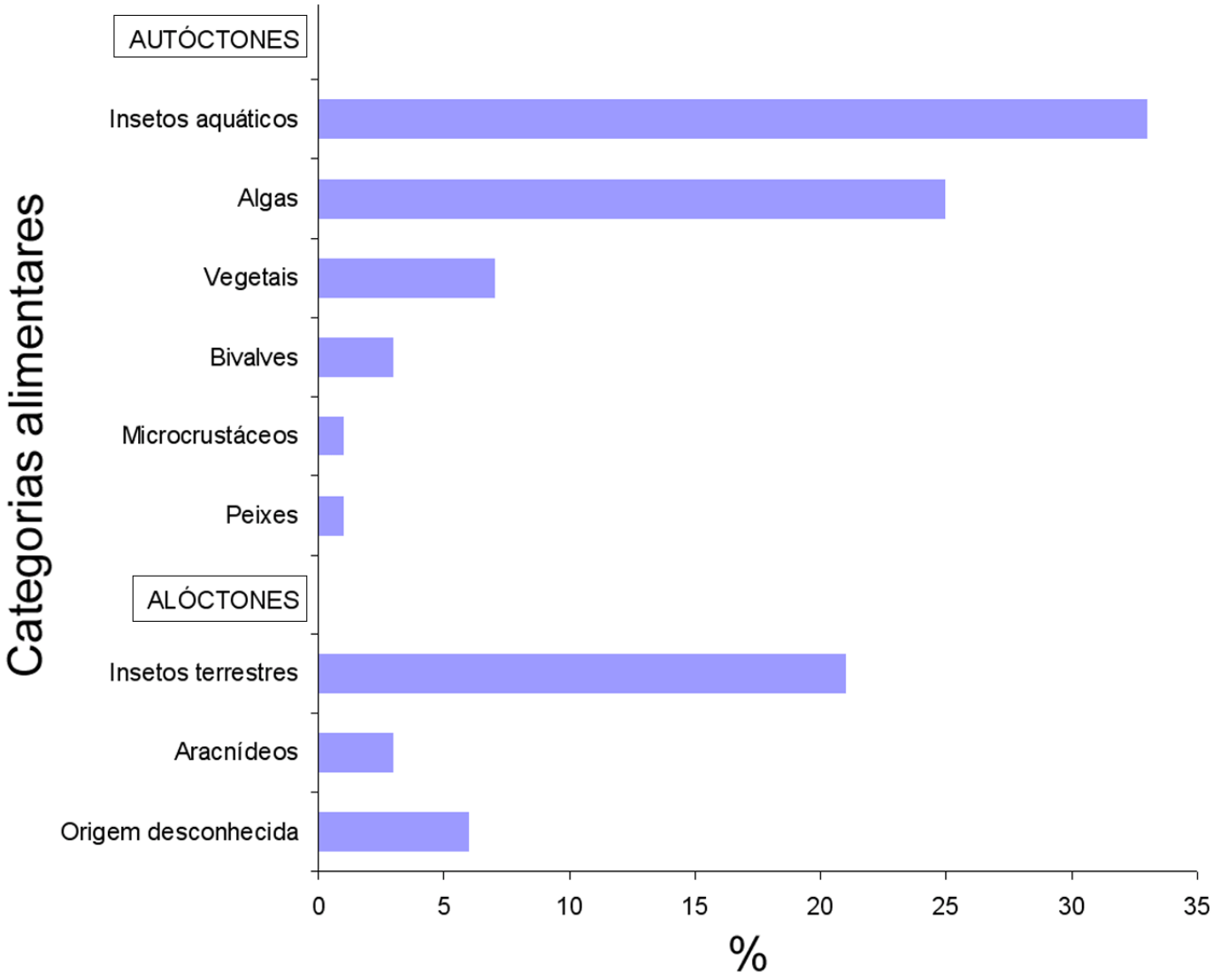


Figura 2. Diagrama de barras da composição percentual das dietas combinada de 11 espécies de peixes no Córrego São Carlos com os itens alimentares agrupados em categorias ecológicas amplas.

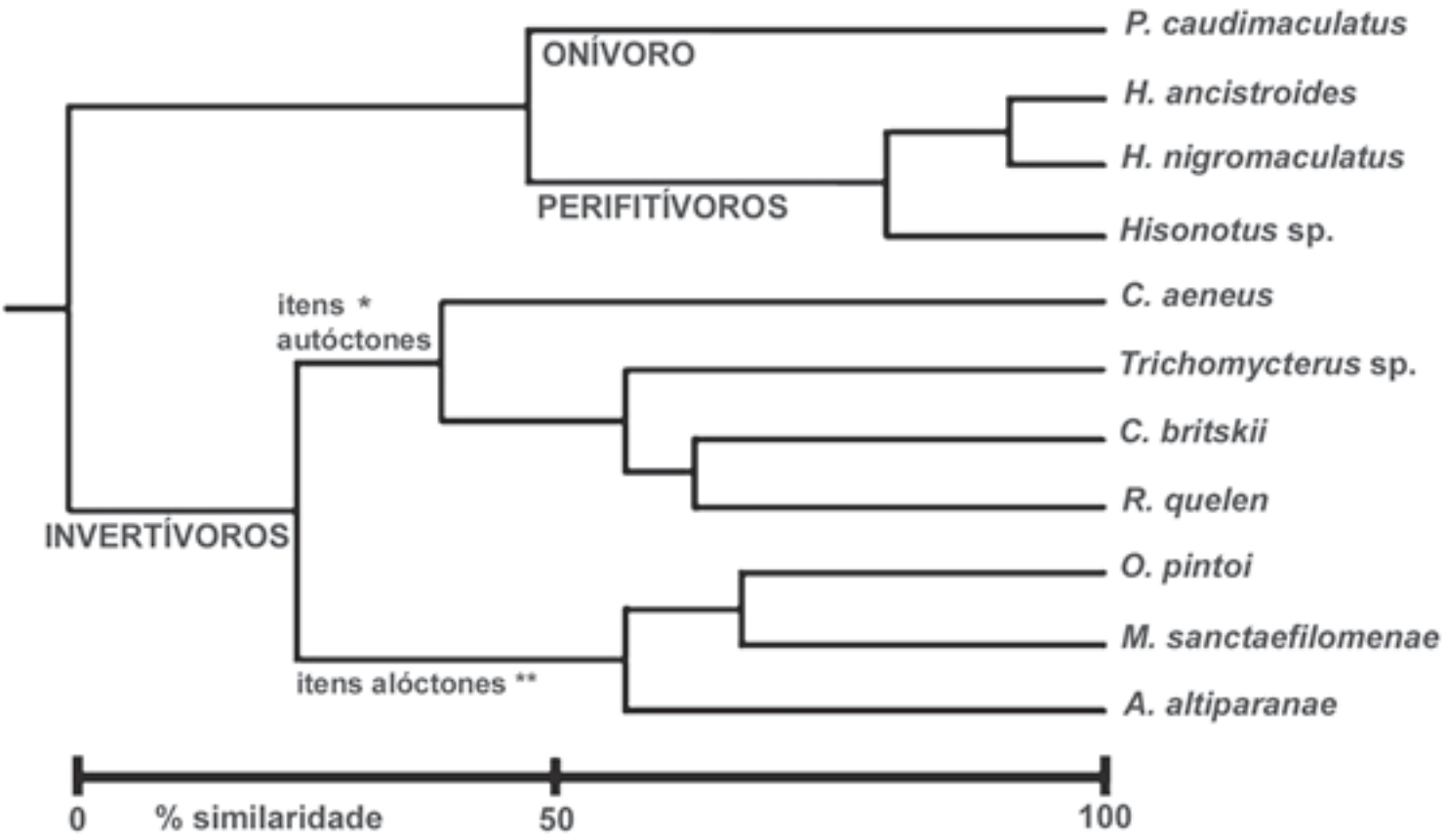


*Figura 3. Dendrograma de similaridade sobre os valores de composição percentual da dieta de 11 espécies de peixes no Córrego São Carlos. * Predominância de larvas aquáticas de insetos, ** predominância de insetos terrestres.*

Espécies por trecho	Constância de ocorrência	Estação seca	Estação chuvosa	Total
Superior				
Rhamdia quelen	50	-	4	4
Trichomycterus sp.	100	36	71	107
Hisonotus sp.	25	2	-	2
Hypostomus ancistroides	50	1	1	2
Hypostomus nigromaculatus	100	76	87	163
Phalloceros caudimaculatus	100	12	21	33
	Subtotal	**127**	**184**	**311**
Médio				
Oligosarcus pintoi	25	-	2	2
Rhamdia quelen	75	7	2	9
Trichomycterus sp.	100	5	15	20
Hisonotus sp.	100	13	10	23
Hypostomus ancistroides	100	7	14	21
Hypostomus nigromaculatus	100	11	21	32
Corydoras aeneus	50	1	1	2
Phalloceros caudimaculatus	100	39	96	135
Synbranchus marmoratus	25	-	1	1
	Subtotal	**83**	**162**	**245**
Inferior				
Hoplias malabaricus	25	-	1	1
Astyanax altiparanae	75	4	3	7
Astyanax sp.	25	1	-	1
Moenkhausia sanctaefilomenae	100	7	7	14
Oligosarcus pintoi	100	12	5	17
Characidium sp.	25	-	1	1
Imparfinis mirini	25	2	-	2
Phenacorhamdia hohenei	25	-	1	1
Rhamdia quelen	50	3	1	4
Pimelodella aff. *gracilis*	25	1	-	1
Hisonotus sp.	100	79	62	141
Hypostomus ancistroides	100	29	36	65
Hypostomus nigromaculatus	100	4	6	10
Corydoras aeneus	100	7	10	17
Phalloceros caudimaculatus	100	11	81	92
Crenicichla britskii	75	2	8	10
	Subtotal	**162**	**222**	**384**
	Total	**372**	**568**	**940**

Tabela 2. *Espécies de peixes, constância de ocorrência (%) e número de exemplares coletados nos trechos estudados do Córrego São Carlos, Parque Estadual Morro do Diabo, sudeste do Brasil, nas estações seca e chuvosa.*

Táticas alimentares	Espécies	Períodos	Micro-hábitats
Predadores de emboscada	*Hoplias malabaricus**	crepúsculo vespertino	água, entre raízes submersas da vegetação marginal
	Oligosarcus pintoi	dia	meia água, em pequenos poços junto às margens
	Crenicichla britskii	dia	meia água, entre raízes submersas da vegetação marginal
Catadores de itens arrastados pela corrente	*Astyanax altiparanae*	dia	meia água, no meio do canal
	Astyanax sp. *	dia	meia água, junto às margens
	Moenkhausia sanctaefilomenae	dia	meia água, junto às margens e também entre agrupamentos de *A. altiparanae*
Cata de itens na superfície	*Phalloceros caudimaculatus*	dia	na superfície, em poços rasos junto às margens
Predador de espreita	*Characidium* sp. *	dia	no fundo, entre rochas
Especuladores de substrato	*Trichomycterus* sp.	dia	no fundo, entre rochas
	Corydoras aeneus	dia	no fundo arenoso em pequenos poços junto às margens
	Imparfinis mirini *	noite	no fundo, entre rochas
	Phenacorhamdia hohenei *	noite	no fundo, entre rochas e entre raízes submersas da vegetação marginal
Predador bentônico oportunista	*Rhamdia quelen*	crepúsculo vespertino e noite	no fundo, em poços mais profundos
Pastadores	*Hisonotus* sp.	dia	pousados sobre a vegetação marginal submersa
	Hypostomus ancistroides	noite	pousados sobre rochas junto ao fundo ou sobre galhadas submersas
	Hypostomus nigromaculatus	crepúsculo vespertino e noite	pousados sobre rochas junto ao fundo

Tabela 3. *Táticas alimentares, períodos do dia e micro-hábitats preferenciais de forrageamento de 16 espécies observadas durante mergulhos no Córrego São Carlos, Parque Estadual Morro do Diabo, sudeste do Brasil. Asteriscos (*) indicam espécies ocasionais.*

Itens	*Astyanax altiparanae*	*Moenkhausia sanctaefilomenae*	*Oligosarcus pintoi*	*Rhamdia quelen*	*Trichomycterus* sp.	*Corydoras aeneus*	*Crenicichla britski*
N	7	14	17	8	59	17	8
CP (mm)	22,6-76,5	51,3-66,8	23,9-75,2	32,7-110,0	18,0-60,3	30,1-44,0	25,0-103,6
Nvaz	-	2	1	1	3	1	-
Nnem	-	-	-	1	-	-	8
Nareia	-	-	-	-	3	13	-
Itens alóctones	**fo/cp**	**fo/cp**	**fo/cp**	**fo/cp**	**fo/cp**	**fo/cp**	**fo/pc**
Araneae	14,2/8,3	14,3/11,1	11,7/9,1	12,5/7,7	1,7/0,7	-	-
Hemiptera	-	-	11,7/9,1	-	-	-	-
Hymenoptera	42,8/25,1	78,6/61,1	41,2/31,9	12,5/7,7	1,7/0,7	5,9/4,3	40,0/19,0
Coleoptera	-	-	5,9/4,5	-	-	-	-
Diptera	14,2/8,3	-	-	-	1,7/0,7	-	-
Trichoptera	14,2/8,3	-	11,7/9,1	-	1,7/0,7	-	-
Orthoptera	-	-	5,9/4,5	-	-	-	-
Fragmentos de insetos terrestres	28,5/16,7	-	5,9/4,5	-	3,4/1,4	11,8/8,7	-
Itens autóctones							
Bivalvia	-	-	-	-	-	47,0/34,8	-
Ninfas de Odonata	-	-	-	-	-	-	20,0/9,5
Larvas de Lepidoptera	-	-	-	-	5,1/2,1	-	-
Larvas de Coleoptera	-	7,1/5,6	5,9/4,5	-	18,6/7,7	-	-
Larvas de Diptera	-	7,1/5,6	5,9/4,5	50,0/30,8	79,7/33,1	64,7/47,9	70,0/33,3
Larvas de Trichoptera	28,5/16,7	21,4/16,6	23,5/18,3	50,0/30,8	66,1/27,5	5,9/4,3	30,0/14,3
Ninfas de Ephemeroptera	-	-	-	-	38,9/16,2	-	-
Ninfas de Plecoptera	-	-	-	-	1,7/0,7	-	-
Fragmentos de insetos aquáticos	-	-	-	-	3,4/1,4	-	30,0/14,3
Peixes/escamas	-	-	-	-	8,5-3,5	-	-
Origem indeterminada							
Matéria vegetal	14,2/8,3	-	-	12,5/7,7	-	-	10,0/4,8
Matéria animal	14,2/8,3	-	-	25,0/15,3	1,7/0,7	-	10,0/4,8

Tabela 4. ***Número de exemplares examinados (N), intervalo de comprimento padrão (CP), número de estômagos vazios (Nvaz), número de estômagos com Nematoda parasitas (Nnem), número de estômagos com grãos de areia (Nareia), freqüência de ocorrência (fo) e composição percentual (cp) dos itens encontrados na dieta das espécies de peixes invertívoras.***

Itens	*Phalloceros caudimaculatus*	*Hisonotus* sp.	*Hypostomus ancistroides*	*Hypostomus nigromaculatus*
N	40	40	39	40
CP (mm)	14,4-28,9	17,9-36,7	28,3-85,2	18,9-65,5
Nvaz	-	-	-	-
Nnem	-	-	-	-
Nareia	12	20	25	21
Itens autóctones	**fo/cp**	**fo/cp**	**fo/cp**	**fo/cp**
Euglenophyceae	22,5/6,1	-	-	2,5/1,0
Cyanophyceae (filamentosa)	57,5/15,4	2,5/1,0	-	5,0/2,0
Bacillariophyceae	82,5/22,1	100,0/43,0	100,0/47,5	97,5/39,4
Chlorophyta	32,5/8,7	45,0/20,0	74,3/35,4	87,5/35,3
Copepoda	22,5/6,1	-	-	-
Cladocera	12,5/3,3	-	-	-
Diptera	37,5/10,1	-	-	-
Trichoptera	2,5/0,7	-	-	-
Fragmentos de insetos aquáticos	35,0/9,4	-	-	-
Escamas	10,0/2,7	-	-	-
Origem indeterminada				
Fragmentos de vegetais superiores	57,5/15,4	45,0/20,0	-	-
Matéria orgânica	-	37,5/16,0	35,9/17,1	55,0/22,3

Tabela 5. ***Número de exemplares examinados (N), intervalo de comprimento padrão (CP), número de estômagos vazios (Nvaz), número de estômagos com Nematoda parasitas (Nnem), número de estômagos com grãos de areia (Nareia), freqüência de ocorrência (fo) e composição percentual (cp) dos itens encontrados na dieta das espécies de peixes onívoras e perifitívoras.***

Guildas	Superior	Médio	Inferior
Onívoros	*Phalloceros caudimaculatus* (33)	*Phalloceros caudimaculatus* (135)	*Phalloceros caudimaculatus* (92)
Perifitívoros	*Hypostomus nigromaculatus* (163)	*Hypostomus nigromaculatus* (32)	*Hisonotus* sp. (141)
	Hisonotus sp. (2)	*Hisonotus* sp. (23)	*Hypostomus ancistroides* (65)
	Hypostomus ancistroides (2)	*Hypostomus ancistroides* (21)	*Hypostomus nigromaculatus* (10)
Invertívoros	*Trichomycterus* sp. (107)	*Trichomycterus* sp. (20)	*Oligosarcus pintoi* (17)
		Rhamdia quelen (9)	*Moenkhausia sanctaefilomenae* (14)
		Oligosarcus pintoi (2)	*Corydoras aeneus* (17)
		Corydoras aeneus (2)	*Crenicichla britskii* (10)
			Astyanax altiparanae (7)
			Rhamdia quelen (4)

Tabela 6. *Composição das guildas alimentares referente à comunidade de peixes do Córrego São Carlos ao longo do gradiente longitudinal. Entre parênteses está informado o número de indivíduos coletados.*

	Aalti	Msanc	Opint	Rquel	Trich	Caene	Cbrits	Hison	Hanci	Hnigro
Msanc	0,95*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Opint	0,95*	0,99*	-	-	-	-	-	-	-	-
Rquel	0,46	0,52	0,48	-	-	-	-	-	-	-
Trich	0,30	0,45	0,42	0,90*	-	-	-	-	-	-
Caene	0,40	0,52	0,50	0,77*	0,78*	-	-	-	-	-
Cbrits	0,52	0,63*	0,61*	0,96*	0,95*	0,82*	-	-	-	-
Hison	0,06	0	0	0,08	0	0	0,03	-	-	-
Hanci	0	0	0	0	0	0	0	0,95*	-	-
Hnigro	0	0	0	0	0	0	0	0,96*	0,99*	-
Pcaudi	0,10	0,14	0,13	0,31	0,31	0,28	0,32	0,88*	0,86*	0,88*

Tabela 7. *Valores de sobreposição alimentar entre as espécies de peixes do Córrego São Carlos, Parque Estadual Morro do Diabo, sudeste do Brasil. Valores ≥ 0,58 são considerados significativos (indicados por *). Aalti (*Astyanax altiparanae*), Msanc (*Moenkhausia sanctaefilomenae*), Opint (*Oligosarcus pintoi*), Rquel (*Rhamdia quelen*), Trich (*Trichomycterus *sp.*), Caene (*Corydoras aeneus*), Cbrits (*Crenicichla britskii*), Hison (*Hisonotus *sp.*), Hanci (*Hypostomus ancistroides*), Hnigro (*Hypostomus nigromaculatus*).*

dieta de *P. caudimaculatus* também está refletida na sobreposição alimentar apresentada entre esta espécie e as perifitívoras. A captura do alimento se dá durante o dia, em remansos rasos, junto às margens, onde grupos de 5-15 indivíduos nadam ativamente contra a correnteza, próximos à superfície, catando pequenos itens arrastados pela corrente e na superfície ("drift-feeding" cf. Grant & Noakes, 1987 e "surface picking", cf. Sazima, 1986).

4.2.3. Perifitívoros

As três espécies de cascudos mostraram elevada sobreposição alimentar e ingeriram quase que exclusivamente perifíton. Todas utilizam a tática de pastejo ("grazing", cf. Keenleyside, 1979) na qual os peixes ficam apoiados sobre rochas, troncos e vegetais submersos, de onde raspam a matriz perifítica. Nos estômagos analisados, algas apresentaram maior freqüência de ocorrência, dentre as quais se destacam as diatomáceas bentônicas (principalmente *Tabellaria*, *Navicula*, *Pinnularia* e *Bacillaria*) e clorofíceas (principalmente *Spirogyra*, *Oedogonium* e *Mesotaenium*).

No Córrego São Carlos, *Hisonotus* sp. forrageia durante o dia. Essa espécie utiliza as nadadeiras pares para manter sua estabilidade quando está aderida a folhas, galhos ou raízes submersas. Enquanto raspa com a boca, faz breves interrupções para se deslocar por curtas distâncias, geralmente de uma folha à outra. *Hypostomus nigromaculatus* forrageia ativamente a partir da metade do dia até o início da noite, em áreas mais correntosas entre saibros e cascalhos, deixando a parte posterior do corpo ondular pela correnteza. *Hypostomus ancistroides* começa a atividade de forrageio com o início da noite, principalmente junto às margens, sobre galhos e troncos submersos, onde os indivíduos ficam aderidos pela boca enquanto raspam, apresentando as nadadeiras peitorais distendidas o que, provavelmente, auxilia na sua estabilidade. Enquanto raspam, os indivíduos de *H. ancistroides* e *H. nigromaculatus* camuflam sobre o substrato, por homocromia.

5. Discussão

A importância do aporte de material alóctone para a alimentação dos peixes de riachos é bem documentada na literatura (*vide* Saul, 1975; Angermeier & Karr, 1984; Lowe-McConnell, 1999; Sabino & Castro, 1990; Henry *et al*., 1994; Sabino & Zuanon, 1998; Castro, 1999). Apesar de alguns trabalhos (Costa, 1978; Moyle & Senanayake, 1984; Uieda *et al*., 1997 e presente estudo) registrarem a maior participação de itens autóctones nos estômagos (algas e invertebrados aquáticos), de fato estes itens são dependentes de nutrientes advindos da matéria orgânica

carreada da vegetação ripária, considerada a base da cadeia trófica em ecossistemas de riachos (Gregory *et al*., 1991), o que acentua a importância da conservação de áreas ripárias para as comunidades aquáticas (Angermeier & Karr, 1984).

Representantes das três guildas alimentares foram encontrados em todos os trechos estudados do Córrego São Carlos (*vide* Tabela 6). Dentre os perifitívoros, *H. nigromaculatus* apresenta constância decrescente ao longo do riacho e, dentre os invertívoros, o mesmo foi constatado para *Trichomycterus* sp. Essas duas espécies, de hábitos reofílicos, possuem micro-hábitats bastante específicos e ocorrem quase que exclusivamente em corredeiras que, por sua vez, são progressivamente mais raras em sentido jusante. As demais espécies de perifitívoros e invertívoros apresentam constância crescente ao longo do riacho provavelmente em função da adição longitudinal de micro-hábitats e, portanto, da adição de sítios disponíveis para alimentação, favorecendo espécies que exploram ativamente a coluna d'água (p. ex. *A. altiparanae* e *M. sanctaefilomenae*) e outras que exploram substratos arenosos (*C. aeneus*) e poços marginais (*C. britskii*). Esses resultados apontam para uma correlação positiva entre heterogeneidade de hábitat, diversidade de peixes e complexidade de suas relações (cf. Schlosser, 1982).

No Córrego São Carlos, 33% dos pares de espécies utilizam recursos alimentares semelhantes, porém essa sobreposição não necessariamente invoca a existência de competição por alimento, podendo ser reflexo tanto da disponibilidade destes recursos (Hurlbert, 1978), que são diferencialmente partilhados (Ross, 1986), quanto do grau de inclusividade taxonômica de cada categoria alimentar utilizada na análise. No Brasil, estudos que envolvem a biologia alimentar de peixes de riachos (p. ex. Sabino & Castro, 1990; Aranha *et al*., 1993; Buck & Sazima, 1995; Uieda *et al*., 1997; Aranha *et al*., 1998; Casatti & Castro, 1998) exemplificam casos em que ocorre partilha de recursos, apesar da existência de alguma sobreposição alimentar. Em adição, a inferência sobre a existência de sobreposição alimentar através de métodos indiretos deve considerar que a resolução taxonômica alcançada na identificação dos itens alimentares pode ser insuficiente para esclarecer como se caracterizam as presas ingeridas em termos de distribuição espacial e temporal. Este cuidado certamente influencia a interpretação de como ocorre a partilha de recursos e a estruturação das comunidades (*vide* Longenecker, 2001).

Apesar da semelhança na dieta das espécies invertívoras, a combinação de diferentes micro-hábitats, períodos de atividade e táticas utilizadas na captura do alimento certamente minimiza o efeito da sobreposição alimentar e representa uma situação comumente encontrada em riachos tropicais (*vide* Moyle & Senanayake, 1984; Sabino & Castro, 1990; Sabino & Zuanon, 1998; Aranha *et al*., 1998; Casatti & Castro, 1998).

A única espécie onívora, *P. caudimaculatus*, foi comum aos três trechos. Essa ampla distribuição ao longo do riacho estudado pode estar associada à sua flexibilidade alimentar, visto que essa espécie foi a que apresentou maior variabilidade de itens alimentares em termos de categorias ecológicas. Apesar de ter sido registrada apenas a cata de itens arrastados pela correnteza, a presença de fragmentos de vegetais superiores em 57,5% dos estômagos analisados indica que esta espécie também pode praticar a poda, conforme Sabino & Castro (1990) observaram em um riacho litorâneo do Brasil. Além disso, a elevada freqüência de diatomáceas bentônicas nos estômagos analisados pode também indicar a captura do alimento junto ao fundo.

Dentre os cascudos o período de forrageamento e os micro-hábitats explorados se combinam de forma distinta para cada uma das três espécies. Provavelmente o formato mais hidrodinâmico de *H. nigromaculatus* favorece o forrageamento em áreas mais correntosas, o que se reflete no fato desta espécie ser uma das mais bem sucedidas no trecho superior. Semelhante segregação espacial foi verificada por outros autores entre *Microlepidogaster* sp., *Hypostomus garmani* e *Harttia* sp. no Alto rio São Francisco (Casatti & Castro, 1998); entre *Ancistrus* sp., *Harttia kronei*, *Kronichthys subteres* e *Schizolecis guntheri* em um riacho de Mata Atlântica (Buck & Sazima, 1995) e entre *Hypostomus* sp., *Microlepidogaster* sp. e *H. ancistroides* em um riacho da bacia do Alto rio Paraná (Uieda *et al*., 1997). No caso específico da comunidade de pastadores perifitívoros, a evolução deste padrão de exploração espacial diferencial parece também diluir o impacto da predação sobre a comunidade de algas, apesar deste ser um recurso relativamente abundante em riachos (Uieda *et al*., 1997).

Assim, a comunidade de peixes no Córrego São Carlos mostra-se estruturada em nível espacial, temporal e trófico, apresentando uso partilhado dos recursos alimentares disponíveis. Se existe competição interespecífica por alimento, essa interação não foi detectada. Além disso, o acréscimo de espécies em cada categoria trófica ao longo do riacho possivelmente é um reflexo da crescente heterogeneidade longitudinal de micro-hábitats na área, disponibilizando sítios de alimentação adicionais (cf. Schlosser, 1982; Angermeier & Karr, 1984). Trabalhos dessa natureza em sítios-referência específicos permitem compreender como se estruturam as comunidades de peixes e fornecer importantes informações subsidiárias para estudos de impactos pontuais e restauração (Barbour *et al*., 1996).

6. Agradecimentos

Agradeço Hertz F. Santos, Katiane M. Ferreira, Luiz S. F. Martins, Renata Stopiglia e Humberto F. Mendes pelo auxílio no campo; Katiane M. Ferreira pelo auxílio com a identificação de algas; Alex L. A. Melo pelo auxílio com a

identificação de vegetais; Ricardo M. C. Castro, Francisco Langeani, Flávio A. Bockmann e Marcelo R. Britto pelo auxílio com a identificação de espécies de peixes; Instituto Florestal-SP, IBAMA, Parque Estadual Morro do Diabo e Departamento de Biologia FFCLRP-USP pelo apoio durante a realização deste trabalho; Virgínia S. Uieda pela leitura crítica do manuscrito; Richard P. Vari pela revisão do Abstract. Este trabalho foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) dentro do Programa BIOTA/FAPESP - O Instituto Virtual da Biodiversidade (www.biota.org.br) - através do Projeto Temático "Diversidade de peixes de riachos e cabeceiras da bacia do Alto rio Paraná no Estado de São Paulo, Brasil" (processos nº 98/05072-8, 00/01919-8) e pelo Projeto PRONEX "Conhecimento, Conservação e Utilização Racional da Diversidade da Fauna de Peixes do Brasil" (FINEP/CNPq nº 661058/1997-2). A autora recebe auxílio financeiro da FAPESP (processos nº 01/13340-7, 02/05996-2).

7. Referências bibliográficas

ANGERMEIER, P.L. & KARR, J.R. 1984. Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. Env. Biol. Fish. 9:117-135.

ARANHA, J.M.R., CARAMASCHI, E.P. & CARAMASCHI, U. 1993. Ocupação espacial, alimentação e época reprodutiva de duas espécies de *Corydoras* Lacépède (Siluroidei, Callichthyidae) coexistentes no Rio Alambari (Botucatu, São Paulo). Revta bras. Zool. 10:453-466.

ARANHA, J.M.R., TAKEUTI, D.F. & YOSHIMURA, T.M. 1998. Habitat use and food partitioning of the fishes in a coastal stream of Atlantic Forest, Brazil. Rev. Biol. Trop. 46:951-959.

BARBOUR, M.T., GERRITSEN, J., SNYDER, B.D. & STRIBLING, J.B. 1999. Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: periphyton, benthic macroinvertebrates and fish. Second edition. EPA 841-B-99-002. U. S. Environmental Protection Agency; Office of Water, Washington, D.C.

BOWEN, S.H. 1992. Quantitative description of the diet. In Fisheries techniques (L.A. Nielsen & D.L. Johnson, eds.). American Fisheries Society, Bethesda, p. 325-336.

BUCK, S. & SAZIMA, I. 1995. An assemblage of mailed catfishes (Loricariidae) in southeastern Brazil: distribution, activity, and feeding. Ichthyol. Explor. Freshwaters 6:325-332.

CASATTI, L. & CASTRO, R.M.C. 1998. A fish community of the São Francisco River headwaters riffles, southeastern Brazil. Ichthyol. Explor. Freshwaters 9:229-242.

CASATTI, L., LANGEANI, F. & CASTRO, R.M.C. 2001. Peixes de riacho do Parque Estadual Morro do Diabo, bacia do Alto rio Paraná, SP. Biota Neotropica 1:1-15.

CASTRO, R.M.C. 1999. Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos: padrões gerais e possíveis processos causais. In Ecologia de Peixes de Riachos: Estado Atual e Perspectivas (E.P. Caramaschi, R. Mazzoni, C.R.S.F. Bizerril, P.R. Peres-Neto, eds.). Oecologia Brasiliensis, v. VI, PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, p. 139-155

CLAUSET, L.R. 1999. Paisagem paulista: áreas protegidas. Empresa das Artes, São Paulo.

COSTA, W.J.E.M. 1987. Feeding habits of a fish community in a tropical coastal stream, rio Mato Grosso, Brazil. Stud. Neotrop. Fauna & Environm. 22:145-153.

CURIO, E. 1976. The ethology of predation. Springer, Berlin.

DAJOZ, R. 1983. Ecologia geral. Ed. Vozes, São Paulo.

ESTEVES, K.E. & ARANHA, J.M.R. 1999. Ecologia trófica de peixes de riachos. In Ecologia de Peixes de Riachos: Estado Atual e Perspectivas (E.P. Caramaschi, R. Mazzoni, C.R.S.F. Bizerril, P.R. Peres-Neto, eds.). Oecologia Brasiliensis, v. VI, PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, p. 157-182

GIBRAN, F.Z. & CASTRO, R.M.C. 1999. Activity, feeding behaviour and diet of *Ogcocephalus vespertilio* in southern west Atlantic. J. Fish Biol. 55:588-595.

GRANT, J.W.A. & NOAKES, D.L.G. 1987. A simple model of optimal territory size for drift-feeding fishes. Can. J. Zool. 65:270-276.

GREGORY, S.V., SWANSON, F.J., McKEE, W.A. & CUMMINS, K.W. 1991. An ecosystem perspective of riparian zones. Bioscience 41:540-551.

HENRY, R., UIEDA, V.S., AFONSO, A.A.O. & KIKUCHI, R.M. 1994. Input of allochthonous matter and structure of fauna in a Brazilian headstream. Verh. Internat. Verein. Limnol. 25:1866-1870.

HORN, H.S. 1966. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. Am. Nat. 100:419-424.

HUGHES, R. M. 1995. Defining acceptable biological status by comparing with reference conditions. In Biological assessment and criteria: tools for water resource planning and decision making (W.S. Davis & T.P. Simon, eds.). CRC Press Inc., Florida, p. 31-47.

HURLBERT, S.H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. Ecology 59:67-77.

HYNES, H.B.N. 1950. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. J. Anim. Ecol. 19:36-57.

INVENTÁRIO FLORESTAL DO ESTADO DE SÃO PAULO. 2000. Instituto Florestal, Governo do Estado de São Paulo e Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo.

KARR, J.R. 1981. Assessment of biotic integrity using fish communities. Fisheries 6:21-27.

KEENLEYSIDE, M.H.A. 1979. Diversity and adaptation in fish behaviour. Springer, Berlin.

KNÖPELL, H.A. 1970. Food of Central Amazonian fishes: contribution to the nutrient ecology of Amazonian rain forest streams. Amazoniana 2:257-352.

LEHNER, P.N. 1998. Handbook of ethological methods. Garland STPM Press, London, 672 pp.

LINTON, L.R., DAVIES, R.W. & WRONA, F.J. 1981. Resource utilization indices: an assessment. J. An. Ecol. 50:283-292.

LONGENECKER, K. 2001. The role of food in the community structure of reef fishes. Abstracts 81st. Annual Meeting of the American Society of Ichthyologists & Herpetologists, State College, EUA, p. 89.

LOWE-McCONNELL, R.H. 1999. Estudos ecológicos em comunidades de peixes tropicais (A.M. de A. Vazzoler, A.A. Agostinho & P.T.M. Cunnhingham, trad.), EDUSP, São Paulo.

McALECEE, N., LAMBSHEAD, P.J.D., PATERSON, G.L.J. & GAGE, J.G. 1997. BioDiversity Professional. Beta-Version. The Natural History Museum and The Scottish Association for Marine Sciences.

MOYLE, P.B. & SENANAYAKE, F.R. 1984. Resource partitioning among the fishes of rainforest streams in Sri Lanka. J. Zool. Lond. 202:195-223.

NIMER, E. 1989. Climatologia do Brasil. Secretaria de Planejamento e Coordenação da Presidência da República e IBGE, Rio de Janeiro.

ROSS, S.T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. Copeia 1986:352-388.

SABINO, J. 1999. Comportamento de peixes em riachos: métodos de estudo para uma abordagem naturalística. In Ecologia de Peixes de Riachos: Estado Atual e Perspectivas (E.P. Caramaschi, R. Mazzoni, C.R.S.F. Bizerril, P.R. Peres-Neto, eds.). Oecologia Brasiliensis, v. VI, PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, p. 183-208.

SABINO, J. & CASTRO, R.M.C. 1990. Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da floresta Atlântica (Sudeste do Brasil). Rev. Brasil. Biol. 50:23-36.

SABINO, J. & ZUANON, J. 1998. A stream fish assemblage in Central Amazonia: distribution, activity patterns and feeding behavior. Ichthyol. Explor. Freswaters 8:201-210.

SAUL, W.G. 1975. An ecological study of fishes at a site in upper Amazonian Ecuador. Proc. Nat. Acad. Sci. Phila. 127:93-134.

SAZIMA, I. 1986. Similarities in feeding behaviour between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. J. Fish. Biol. 29:53-65.

SCHLOSSER, I.J. 1982. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. Ecol. Monogr. 52:395-414.

SMOGOR, R.A. & ANGERMEIER, P.L. 1999. Relations between fish metrics and measures of anthropogenic disturbance in three IBI regions in Virginia. In Assessing the sustainability and biological integrity of water resources using fish communities (T.P. Simon, ed.). CRC Press, Boca Raton, Florida, p. 585-610.

UIEDA, V.S., BUZZATO, P. & KIKUCHI, R.M. 1997. Partilha de recursos alimentares em peixes em um riacho de serra no sudeste do Brasil. An. Acad. Bras. Ci. 69:243-252.

VALENTIN, J.L. 1995. Agrupamento e ordenação. In Tópicos em tratamentos de dados biológicos (P.R. Peres-Neto, J.L. Valentin & F.A.S. Fernandez, eds.). Oecologia Brasiliensis, v. II, PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, p. 25-55.

Título: Alimentação dos peixes em um riacho do Parque Estadual Morro do Diabo, bacia do Alto Rio Paraná, sudeste do Brasil.

Autora: Lilian Casatti

Biota Neotropica, Vol. 2, number 2: 2003

http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN02502022002

ISSN 1676-0603

Recebido em 02/09/2002
Revisado em 14/11/2002
Publicado em 23/11/2002

A TERCEIRA MARGEM DO RIO
A EXPERIÊNCIA DE TRADUZIR TEXTOS CIENTÍFICOS SOBRE BIODIVERSIDADE COMO MATERIAL DE EDUCAÇÃO AMBIENTAL DE VOCAÇÃO BIODIVERSA

*Carlos Rodrigues Brandão[1]*Haydée Torres de Oliveira***

Biota Neotropica v2 (n2) – http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN02002022002

Recebido em 17/08/2002

Publicado em 30/09/2002

*Professor titular-visitante do Laboratório de Educação e Política Ambiental, do Departamento de Ciências Florestais da ESALQ e professor aposentado da UNICAMP.

** Professora do Departamento de Hidrobiologia da Universidade Federal de São Carlos (haydee@power.ufscar.br)

[1] Escrito a várias mãos, este texto é ainda um esboço, um roteiro de futuros diálogos e aprofundamentos em um tema ainda relativamente novo para todos nós. Queremos registrar aqui a presença e a colaboração de professores e estudantes de graduação e de pós-graduação da ESALQ/USP, da UFSCar e do Centro Universitário Moura Lacerda, de Ribeirão Preto: (Marcos Sorrentino, Maria de Lourdes Spazziani, Eliana A. Dancini, Maria Castellano, Maria Alice Ferreira, Rita Helena Troppmair de Almeida Moura, Flávia Maria Rossi, Antônio Vitor Rosa, Fábio Deboni da Silva, Isis Akemi Morimoto, Sandra Lestinge, Maria Cláudia Nogueira, Vital Pascarelli Jr., Ana Paula Coati, Cláudia Coelho, Guaraci Diniz Jr., Jorge da Silva, Valéria Freixêdas, Ondalva Serrano, Raquel Pasinato)

Resumo – A *quem dirijo o que pesquiso e quem lê o que eu escrevo?* Imaginemos por um momento as águas calmas e verde-azuladas de um remanso no rio que, inspirado no conto de João Guimarães Rosa, nos acompanhará aqui como uma boa imagem. Podemos imaginar agora uma pedra, não muito grande e arredondada, atirada de longe por alguém no meio de suas águas calmas. Que esta seja uma metáfora proveitosa a um convite a pensar as dimensões de algumas possíveis respostas à dupla pergunta: "a quem dirijo o que pesquiso e quem lê o que eu escrevo?". Entre a solidão da pedra em seu vôo antes de cair nas águas, e as ondas concêntricas que ela criará ao mergulhar até o fundo do rio, podemos desenhar uma seqüência de círculos de interlocutores de documentos de original vocação científica. Este exercício, pouco proveitoso em outras situações, será oportuno aqui, pois ele ajuda a estabelecer uma compreensão um tanto mais ordenada a respeito da questão das dimensões da acolhida de leitura e de intenções de proveito de trabalhos resultantes da investigações do ***Programa BIOTA/FAPESP,*** realizadas ou ainda em processo. Serve também a qualificar critérios para as múltiplas alternativas de uma possível interação entre elas e a *educação ambiental*. Inseridos como educadores em um cenário de operações realizadas com absoluta predominância dentro ou através da universidade, nós nos imaginamos como uma espécie de ponte, de cobertura de intervalos entre a produção científica especializada - tal como a que configura os projetos específicos do ***BIOTA*** e os seus diferentes interlocutores/usuários envolvidos, dentro e fora da academia, com algum tipo de trabalho associado aos fundamentos do ***Programa***, e considerados como diferentes tipos de *educadores ambientais*. De um ponto de vista bastante ampliado, nós os reconhecemos como educadores identificados em uma destas categorias: *profissionais* (professores universitários e/ou de outros níveis de ensino da rede pública ou particular); *alternativos* (os diversos tipos de integrantes de ONGs ambientalistas ou participantes outras agências, públicas ou civis, devotadas a atividades locais sistemáticas de cunho ambiental); *em formação* (como os futuros integrantes de nossos cursos). Queremos considerar este conjunto de trabalho científico, pedagógico e ambientalista, realizado em vários planos e direções, como um *sistema integrado de educação ambiental.* Em seu interior e ao longo de sua trajetória, as atividades de pesquisa científica deságuam em uma vocação organicamente pedagógica, da mesma maneira como as iniciativas propriamente pedagógicas deverão se constituir como momentos privilegiados de construção de conhecimentos, logo, de alguma estilo reconhecido de investigação científica nos intervalos de conexão entre as ciências naturais - como as que configuram a quase totalidade dos projetos do Programa - e as da pessoa humana, da sociedade e da cultura, como as que pretendemos fazer interagirem *em, através de* e *como* diferentes momentos da *educação ambiental* aqui proposta. Saber como fazer isto, e como tornar nossa proposta um modelo multiplicável de interação entre a pesquisa, a docência, a intervenção comunitária e a elaboração proveitosa de material didático a partir da produção científica direta, haverá de ser o nosso primeiro aprendizado.

Palavras-chave – *biodiversidade; educação ambiental; divulgação científica; pontes de conhecimento.*

1. A quem dirijo o que pesquiso e quem lê o que eu escrevo?

Imaginemos por um momento as águas calmas e verde-azuladas de um remanso no rio que, inspirado no conto de João Guimarães Rosa, nos acompanhará aqui como uma boa imagem[1]. Podemos imaginar agora uma pedra, não muito grande e arredondada, atirada de longe por alguém no meio de suas águas calmas. Que esta seja uma metáfora proveitosa a um convite a pensar as dimensões de algumas possíveis respostas à dupla pergunta: "a quem dirijo o que pesquiso e quem lê o que eu escrevo?". Entre a solidão da pedra em seu vôo antes de cair nas águas, e as ondas concêntricas que ela criará ao mergulhar até o fundo do rio, podemos desenhar uma seqüência de círculos de interlocutores de documentos de original vocação científica.

Este exercício, pouco proveitoso em outras situações, será oportuno aqui, pois ele ajuda a estabelecer uma compreensão um tanto mais ordenada a respeito da questão das dimensões da acolhida de leitura e de intenções de proveito de trabalhos resultantes da investigações do ***Programa BIOTA/FAPESP,*** realizadas ou ainda em processo. Serve também a qualificar critérios para as múltiplas alternativas de uma possível interação entre elas e a *educação ambiental*.

Podemos pensar que mesmo antes de tocar as águas do rio, a pedra estabelece um primeiro eixo de interlocução. Um quase-círculo invisível, mas real. Situemos aí o momento em que o leitor de um relatório parcial ou final de investigação científica é a pessoa de seu próprio autor. Nada mais trivial e cotidiano. Nada menos esquecido nas sociologias da produção acadêmica. Bem sabemos que boa parte do ofício de pesquisar e escrever é a experiência de um diálogo - não raro árduo e difícil - entre a pessoa do autor que redige e a pessoa leitora de si-mesma, como "me" crítico do "eu", que lê o que cria, e relê, critica e, não raro, reformula.

No exato momento em que a pedra toca as águas, antes mesmo de iniciar o seu mergulho, deve haver um breve instante de contato entre ela e o rio. Imaginemos um ponto, um círculo mínimo, ainda sequer visível por alguém que esteja na margem próxima. Esta poderá ser a instantânea imagem de um primeiro diálogo de fato interpessoal. A lembrança que nos vem é a dos encontros de trabalho entre um orientador de tese e um orientando. Depois do diálogo de interação pessoal do tipo eu-me, este círculo mínimo estabelece uma primeira troca de idéias ao redor do saber gerado pelo texto pronto ou ainda em elaboração. Pouco visível e pouco levado em conta em uma "fenomenologia do diálogo à volta do texto científico", esquecemos com freqüência que sobretudo durante o processo do trabalho de interação entre os dados e as idéias, passamos longas horas de muitos dias às voltas com esta mínima esfera de diálogo acadêmico. Um diálogo alargado à dimensão de uma equipe vivencial ou virtual de interlocutores de um documento em seu processo de criação. A listagem de agradecimentos a algumas pessoas tomadas como críticos de primeira escolha reflete uma prática hoje tornada comum entre nós.

Ao começar a mergulhar nas águas do rio a pedra estende em sua superfície alguns círculos concêntricos. O mais imediato, o primeiro além do ponto-círculo inicial, revela a imagem de uma esfera mais íntima de leitores para além da primeira relação dual ou, no limite, restrita ao âmbito de uma pequena equipe de "colegas do cotidiano". Âmbito, ainda, de uma intercomunicação de escolha assumida entre o investigador-autor e um ou alguns revisores críticos e cúmplices, no melhor sentido da palavra. Ora, daqui em diante o alargamento do número e da variedade de leitores críticos conspira contra os direitos de liberdade motivada de escolha de interlocutores, de parte do autor original. Uma vez multiplicado para a sua primeira divulgação, seja ainda como um documento interno de leitura reservada, seja na tela de uma teia de leitores eletrônicos, seja como um artigo editado, o círculo dos diálogos estabelece e impõe que o autor se submeta a uma perda de seu precário poder de escolha pessoal de seus próprios críticos. Dada à comunicação restrita entre autores-leitores próximos e distantes, este é, ainda, um âmbito de uma leitura atenta entre pares. Entre profissionais especializados do ramo e, em geral, praticantes de um mesmo tipo de realização científica. Nele estão situados, na maior parte dos casos, os também investigadores diretos do tema. Este é o âmbito em que um teor fortemente crítico e atualizadamente comparativo (e corporativo, muitas vezes) é a norma da leitura.

Um terceiro círculo, ainda muito próximo ao segundo, estende os dois primeiros ao âmbito dos leitores ainda especialistas, mas raramente interlocutores diretos. Lançando mão de uma imagem cara à Antropologia Social, podemos dizer que nele estão situados os que possuem, com o círculo dos leitores-familiares, um mesmo parentesco científico sem serem, no entanto, integrantes do mesmo grupo doméstico. São da família, mas não moram na mesma casa real ou virtual. Serão provavelmente as pessoas presentes na mesma sessão de um congresso científico especializado; os leitores profissionalmente obrigados à leitura competente dos artigos de revistas de seu campo peculiar de trabalho intelectual; os citantes e os citados no texto ou em notas de trabalhos do gênero; os afiliados à

[1] O conto tem o nome: *a terceira margem do rio*, e está no livro ***primeiras estórias,*** publicado originalmente pela José Olympio, do Rio de Janeiro. A partir da 13ª edição, em 1985, o livro passou a ser publicado pela Nova Fronteira, também do Rio de Janeiro. Entre outros estudos, em "Do lado de cá" Walnice Nogueira Galvão escreveu um notável ensaio sobre o conto de Guimarães Rosa. Pode ser encontrado em ***Mitologia Rosiana,*** Editora Ática, de São Paulo,o em 1978.

mesma corrente de teoria e empiria, os vizinhos a ela, os seus críticos moderados ou mesmo hostis. Enfim, aqueles que, em situações bem menos cotidianas do que os habitantes dos dois primeiros círculos, face ou face ou através de escritos de restrita circulação (outros artigos, resenhas, notas bibliográficas, cartas à redação da revista) não apenas lêem o que se escreveu, mas se reconhecem como tendo algo pertinente a dizer a respeito. A isto damos em geral o nome de debate científico, e este é o limite da leitura acadêmica nivelada ao estilo "de igual para igual", em seu plano mais direto e imediato.

As águas se abrem a um quarto círculo. E ele convoca interlocutores de campos de ciências e de outras práticas sociais ainda próximos, ou já relativamente distanciados. Isto se torna mais e mais comum nos domínios em que o saber da ciência vem se obrigando a ser mais interativo e mais atento a horizontes transdisciplinares. A Ecologia é o seu melhor exemplo. É de se esperar que textos não tão plena e limitadamente especializados em algum tema associado à *biodiversidade*, estendam o seu horizonte de leitura a outros profissionais do mesmo campo do saber, mas não da mesma área específica de pesquisa do autor. Profissionais ainda do mundo universitário, ou já situados em suas múltiplas fronteiras, abordam o texto científico escrito não mais para estabelecer um diálogo direto entre especialistas no assunto tratado. A sua motivação é o ampliar alguma dimensão de seu próprio conhecimento por meio de leituras de alargamento de um estilo de saber correlato.

Um tema de teoria, empiria e prática social tão abrangente, multifocal e complexo como a *biodiversidade*, a cada dia deixa de ser uma rua de mão única ou mesmo uma avenida de mão dupla, para tender a se tornar uma dessas praças do conhecimento até onde se chega vindo de muitas ruas e de onde se pode partir em direção a rumos diversos, mesmo quando de algum modo convergentes. Em sua origem e na sua vocação, o tema da *biodiversidade* tende a ser um eixo de categorias do pensamento e de fundamentos da ação socioambiental *logos, etno e sóciodiversa*. Isto é, complexo e multifocal, de pontos de vista de teor: *epistemológico* (diferentes abordagens contrastantes e dialógicas), *cultural* (diversas tradições culturais - indígenas, populares, extra-científicas e extra-ocidentais incluídas), e *social* (vários atores sociais motivados a diversas - e, não raro, antagônicas - ações sociais)[2]

Sabemos que bem mais do que acontece em outros campos especializados ou semi-especializados do saber científico, como a física do estado sólido ou o cálculo infinitesimal, uma boa parte das descobertas empíricas e do avanço da teoria no campo da biologia-ecologia relacionada à *biodiversidade,* obriga-se a se voltar a seqüências de círculos de leitores-atores sociais (da professora da rede pública ao secretário do meio ambiente de um município paulista) que tendem a se alargar e adensar de uma maneira crescente e irreversível. Alargar, porque o âmbito do diferenciado interesse pelo tema abarca tipos de pessoas e de grupos humanos interessados, cada vez mais amplos e mais diferenciados. Um exemplo visível é o aumento de profissionais da área jurídica dedicados a ou mesmo especializados em "questões ambientais". Sabemos que o Direito Ambiental é uma das áreas jurídicas de maior crescimento no Brasil de agora. Adensar, porque nos vários campos de atuação associada a questões do meio ambiente e, de maneira especial, a questões relativas à *biodiversidade*, é também bastante visível e crescente a necessidade de um conhecimento mais aprofundado, menos amador e inevitavelmente mais interativo com outros múltiplos campos "trans" do saber, científico ou não, e das diferentes práticas sociais deles derivadas.

Deste círculo em diante os interlocutores não-especialistas da produção científica aqui considerada realizam diferentes estilos de leituras. E, de uma maneira bastante mais variada do que nos círculos antecedentes, destinam o produto da leitura a diversas finalidades. Com um pequeno exercício de imaginação podemos reconhecer leituras vizinhas de um texto científico, como quando um ecólogo especializado em Mata Atlântica lê um artigo de botânica das árvores frutíferas da mesma floresta, na mesma região onde realiza a sua pesquisa empírica. Leituras próximas, como quando um ambientalista militante lê um livro sobre a ecologia da Mata Atlântica para tornar mais substantivos os seus argumentos sobre o manejo ambiental no município de São Luís do Paraitinga. Leituras de proximidade ampliada, como quando uma professora de

[2] Este é o momento em que queremos indicar a leitura atenta de dois livros do sociólogo Boaventura de Souza Santos: ***Um discurso sobre a ciência*** (lição de sapiência proferida na Universidade de Coimbra), Editora Afrontamento, Porto, 1987; ***A crítica da razão indolente – contra o desperdício da experiência,*** Editora Cortez, São Paulo, 2000.

[3] Que este exemplo não pareça descabido. Alguns dos pioneiros da botânica moderna eram também exímios aquarelistas ou pintores e a ciência deve muito ao seu pendor de artista. Mesmo na atualidade podemos citar dois exemplos. Rubens Matuck, um dos mais criativos aquarelistas da natureza no Brasil, é também um inveterado estudiosos de sementes. Possui em seu estúdio provavelmente um dos mais completos arquivos particulares de sementes no País e conhece o assunto a fundo. Em fins-de-semana costuma sair de casa munido de mudas de árvores que há anos cultiva em seu quintal e as vai plantando em quantos lugares vagos e adequados ele encontra na Vila Madalena e adjacências. Há alguns anos nos confidenciava que enquanto se discute entre simpósios e congressos o destino de nossas árvores, ele já plantou pouco mais de mil na cidade de São Paulo. Evandra Rocha, uma exímia aquarelistas de plantas do Cerrado, é também uma persistente estudiosa de botânica da região Centro-Oeste e uma séria e profunda conhecedoras de plantas medicinais da região.

Biologia no Ensino Médio lê o livro ou o artigo para transformar algo da leitura em tema de uma de suas aulas. Leituras convergentes, mesmo quando aparentemente distantes, como quando um artista plástico lê com uma outra atenção um artigo de botânica e um livro de ecologia da Mata Atlântica, para aprender a dar nomes e conhecer mais a fundo as espécies vegetais que costuma pintar[3].

Este será o círculo-limite da leitura correlata de um texto científico a respeito da *biodiversidade*. Até aqui estamos dentro de dois âmbitos culturais: o da *criação científica*, que percorre os dois primeiros círculos aqui considerados, e o da *difusão científica*, que alarga o terceiro círculo. Dela em diante, em pontos de diferenciado distanciamento do campo especializado da origem do documento científico, outros leitores abordam o texto direto e estabelecem com ele algum tipo de diálogo, com vistas a diferentes tipos de uso. Este é também um plano de leitura onde o diálogo com a fonte de origem do texto é pequena, mínima ou inexistente. Quantos de nós conhecemos o que ocorre com o que criamos como um saber quando ele sai do âmbito daqueles que convivem conosco alguma forma de diálogo profissional competente?

Assim, quando algum uso oportuno da leitura de um texto científico sobre a *biodiversidade* emigra para outros campos de saber e de prática social, já estaremos mergulhados em um quarto círculo nas nossas águas de metáforas. Ele é aquele em que o escrito científico perde algo de sua linguagem original sem perder, esperemos, o sentido de seu teor, ao tomar uma destas duas direções. A primeira é a da *divulgação cientifica*. A revista *Pesquisa-FAPESP*, a sessão semanal de ciência da *Folha de São Paulo* e revistas de leitura dirigida, mas já não mais especializada, e de média-grande tiragem, como *Superinteressante* e *Galileu*, são os exemplos mais conhecidos entre nós. A multiplicação de sessões de jornais e de outros tipos de publicações dirigidas ao grande público, de revistas especializadas em divulgação científica, e de documentários que ocupam as vinte-e-quatro horas de alguns canais de televisão, constitui a evidência de uma transferência notável de interesses de leitura em direção à ciência e à tecnologia. Não são poucos, de resto, os cientistas sociais que reconhecem, entre a cumplicidade e o temor, que ciência-e-tecnologia aos poucos se transformam na ideologia da pós-modernidade.

A outra direção é a que mais nos toca de perto aqui. Pois ela deságua na *educação ambiental*. Estamos a um passo além da pura e simples *divulgação científica*. Não se trata de difundir conhecimentos sobre a *biodiversidade* a um público geral e interessado, mas não necessariamente envolvido com a dimensão sociocultural da questão. Não se trata, também, de informar e dar a conhecer pelo puro interesse humano no alargamento do saber, como um trabalho de uma primeira dimensão de tradução de linguagem de um plano do saber a outro, dentro de um mesmo domínio do conhecimento. Trata-se, agora, de transferir de maneira motivada e dirigida uma linguagem de ciência especializada ou, em termos mais desejados, de uma interação entre campos científicos conectivos (biologia-ecologia-etnobiologia-sociologia do meio ambiente) para uma linguagem didática. A tarefa do criador de diferentes textos de *educação ambiental*, é o de ensaiar transferir uma vocação do saber - "puro" ou "aplicado" - para uma outra-mesma linguagem, dando a ela uma destinação diversa da original. Pois se a vocação da primeira linguagem é o "produzir conhecimentos através de uma alternativa apropriada de investigação de um campo do real", a da segunda linguagem é o "criar meios de aprendizagem adequada do conhecimento em si mesmo (como valor de ciência), em suas interações (como valor de ética) e em suas práticas de socialização da natureza" (em sua dimensão de ação tecnológica, de que o "manejo sustentável" é uma alternativa entre outras).

Via de regra o investigador da *biodiversidade* escreve pensando nos leitores-interlocutores do seu primeiro e segundo círculos de abrangência do diálogo. É de grupos de pessoas do primeiro círculo que saem as questões teóricas e a maior parte dos desafios empíricos de suas aulas e pesquisas. É dos mesmos ambientes de trabalho e produção especializada do saber que são geradas as fontes de financiamento de seus trabalhos. É entre estes mesmos ambientes restritos e crescentemente especializados que o cotidiano do investigador se move.

Dentro ainda destes dois primeiros círculos, sabemos que nos últimos vinte anos o ritmo de trabalho e de debate foi acelerado. Sabemos também que e a abrangência do campo dos diálogos diretos foi e segue sendo bastante alargado. Há mais congressos, simpósios e encontros científicos de pequena, média e larga escala em um mês, hoje em dia, no País e fora dele, do que em um ano, duas décadas atrás. Há muito mais veículos especializados (e indexados) de divulgação de textos científicos de autoria-leitura-entre-iguais, e há muito maiores cobranças (cabidas e descabidas) de produção acadêmica hoje em dia do que no passado recente. Calcula-se que em algumas áreas de trabalho acadêmico um professor-doutor consome algo entre 30 e 40% de seu tempo cotidiano, elaborando projetos, escrevendo relatórios administrativos, respondendo cartas oficiais e prestando contas, financeira ou não.

Ainda que o tema deste parágrafo possa parecer indevido aqui e muito ligeiramente abordado, queremos lembrar que pelo menos três outros fatores ganham relevância entre teorias e práticas de pessoas e de equipes de pessoas devotadas a um tema como o da *biodiversidade*.

Um deles tem a ver com o crescente influxo a uma inevitável *integração* de/entre saberes no campo da produção científica. O investigador-especialista fechado nos dois primeiros círculos de seu campo específico de saber,

em algum tempo tenderá a ser uma rara espécie de curiosidade viva do humano. Queremos acreditar que o horizonte de uma vocação *transdiciplinar* das/entre as ciências do futuro haverá de ser uma viagem sem volta.

O outro tem a ver com a *interação* entre os diferentes cenários culturais de pensamento, valor e práticas sociais. Bem mais do que o fato acima lembrado, ele é desconfiado na universidade. Mas tanto aqui no Brasil quanto, e principalmente em fóruns internacionais, ele tende a se fazer passar da exceção a uma quase-norma. A cada dia mais as questões de fato relevantes, dentro do e na fronteira do âmbito do conhecimento científico e dos cenários acadêmicos, convocam a mesma mesa (tão redonda e sem privilégios quanto possível): o filósofo, o lógico, o cientista da natureza, os estudiosos da pessoa humana, da sociedade e da cultura, o ativista social, o militante ambientalista, o político, o líder sindical, o empresário, o músico, o místico e o poeta. Experiências deste tipo multiplicam por toda a parte a idéia de que domínios da sensibilidade e campos diferenciais do sentido e do saber não são hierarquicamente desiguais, mas convergentemente diferentes.

Um terceiro fator tem a ver com a *indeterminação.* Com um ponto de partida ôntico e epistemológico que migra, aos poucos, das teorias da física quântica para os outros vários campos científicos do saber. Cada vez mais em mais áreas de pesquisa científica e de produção teórica a respeito do universo, da vida e da pessoa humana, descobrimos que somos bem mais comunidades de investigadores em busca de diferentes leituras de significados múltiplos de compreensão e de explicação a respeito do que, individual e coletivamente, percebemos que existe e acreditamos que exista, do que procuradores de achados únicos e criadores exclusivos de leis definitivas a respeito do que supomos que de fato exista.

No eixo entre estes três fatores de desafio ao pensamento e à pesquisa, ainda mais em um campo crítico, complexo, polissêmico e político, como o da *biodiversidade,* é quando nos vem a mente a questão do enlace entre o investigador-criador do saber científico e o destino social de seu trabalho.

2. Uma ponte entre duas margens do rio

O que estamos propondo, como uma experiência *educação ambiental* inserido no ***Programa BIOTA/ FAPESP*** não é algo situado dentro de algum dos círculos de nossas águas do remanso de um rio de metáforas. Tem mais a ver com os intervalos entre um círculo e outro, e com as pontes de travessia de ida-e-volta entre eles. De maneira especial, ele se destina a pensar e praticar algo de proveito entre o que se produz e dialoga nos dois primeiros círculos e o que se lê a pratica nos dois últimos.

Deste ponto em diante queremos refletir a questão da elaboração de material de *educação ambiental* a partir da "leitura tradutora" de textos científicos como material didático, tomando como base nossa própria proposta de inserção no ***BIOTA.*** Ao formulamos uma proposta de *educação ambiental,* reconhecemos alguns desafios à nossa frente. Um deles pode ser formulado através desta pergunta: como estabelecer e consolidar um trabalho científico e pedagógico de "tradução" de textos de teoria e de pesquisa científico para usos didáticos situados dentro ou fora do contexto da educação escolar e formal?

O que é que estamos propondo? Quais são as dimensões de trabalho de nossa proposta de *educação ambiental*, como uma alternativa de contribuição ao ***Programa BIOTA/FAPESP****?*

Pretendemos criar um modelo de trabalho científico e pedagógico pensado como um esforço de integração entre: a investigação científica da biodiversidade, a transformação de conhecimento científico em diferentes estilos e tipos de instrumentos didáticos, a formação de diferentes atores sociais como educadores ambientais de vocação biodiversa, a criação de instrumentos de difusão/divulgação ampliada da contribuição do BIOTA, através de redes de educadores ambientais e de bancos de dados e pontos de vista (canteiros de idéias).

O cerne de nossa proposta é a educação ambiental, tomada em seu sentido o mais amplo e fecundo possível. Todas as ações previstas nascem dela e a ela convergem. Um dos móveis de todo o trabalho é a diferenciada formação de educadores ambientais. Pessoas do mundo universitário e exteriores a ele, pessoas situadas dentro do sistema da educação escolar, formados para virem a ser, em suas inserções sociais, pessoas participantes, ativas, críticas, criativas e co-responsáveis, como atores culturais capacitadas para virem a ser agentes de pluriculturas de vocação biodiversa.

Para tanto, estabelecemos um trabalho devotado a estimular, apoiar e coordenar processos de produção de conhecimentos científicos interativos com outros estilos de saber a respeito da valorização, do uso, da proteção e da regeneração da biodiversidade e do meio ambiente. Nossa matéria prima são conhecimentos científicos e derivados que, no entrecruzamento entre as várias dimensões e vocações do campo das ciências do mundo universitário, imaginamos estarem todo o tempo articulados com propostas concretas de alternativas de melhoria da qualidade de vida dos seres humanos, em suas pessoas, culturas e sociedades, como integrantes e como ativos criadores culturais de sentido e significado, usuários e transformadores do meio ambiente.

Como uma proposta de aprendizado de formas de retradução do saber científico em conhecimento partilhado e formador de agentes ambientais de vocação biodiversa,

pretendemos ir um pouco além de algumas mudanças pessoais e interativas em pequena escala. Pensamos participar de ações destinadas a mudar culturas e organizações sociais, públicas e civis, através da transformação de pessoas: suas consciências; seus sistemas tradicionais de percepção e de atribuição de sentido ao humano, à vida e ao mundo; suas sensibilidades e suas disposições operativas de sociabilidade (de criar vida social através da ação interativa), inclusive e principalmente, em nosso caso, através de processos culturais de socialização da natureza.

Uma equipe ampla e polivalente deverá realizar a seqüência interativa de nossos objetivos específicos ao longo do percurso de vigência de nossa proposta de inclusão no BIOTA, e mesmo após ela, tal como desejamos. Em suas várias atividades no intervalo de um mínimo de quatro anos, pensamos que esta proposta será realizada através:

a) da produção contínua de pesquisa pura e aplicada, como modalidades de investigação teórica, documental, empírica de campo, e de autodiagnóstico

b) de uma atividade sistemática sobre os pontos de interação e de integrações oportunas entre os diferentes estilos de pesquisa social de vocação pedagógica, onde valem de maneira equivalente a criação de conhecimento original de valor científico em nossos campos de competência e de aplicação, a transferência direta e indireta destes saberes a outras áreas de relações entre pessoas e entre pessoas e a natureza, e o propósito de revisão crítica de teorias e de métodos de trabalho, associada à criação de novos sistemas de idéias e de novas metodologias de intervenção pedagógico-ambiental;

c) da elaboração, da difusão e do acompanhamento avaliativo de diversos tipos e estilos de materiais e instrumentos de tradução de produções acadêmicas de uma múltipla ciência de investigação da biodiversidade, em termos de uma pedagogia ambientalista de vocação biodiversa, no correr de nossa diferenciada atividade de investigação científica e de formação de educadores ambientais, e em interação com os seus diversos planos de atividades, assim como com os das outras equipes motivadas ao nosso trabalho e integrantes do Programa Biota,

d) da criação de um programa de formação diferenciada de educadores ambientais de vocação biodiversa, no campo de execução das experiências que realizam os objetivos antecedentes.

e) da gestação e da consolidação de bancos de dados, de informações pertinentes e de cenários de diálogos a respeito de questões centradas no entrelaçamento entre a biodiversidade, a sustentabilidade e a educação ambiental, ao lado da criação de uma rede vivencial e virtual de pessoas e de outras equipes de trabalho nas áreas de nossas pesquisas, no Estado de São Paulo e para além de suas fronteiras.

Em síntese, pensamos a possibilidade de virmos a gerar e tornar fecunda de sorte a que possamos oferecer uma primeira proposta no País, em que uma multifocal equipe de professores-pesquisadores, ao mesmo tempo em que estuda e dialoga saberes pertinentes à biodiversidade, como um ponto focal da experiência ambientalista, trabalha por criar e realizar pesquisas diversas, por participar da elaboração e da divulgação de materiais relacionados, e por participar da docência programas interconectados de formação educadores ambientais. E realiza este trabalho como uma mesma múltipla e interativa ação pedagógica que recobre os pontos de conexão entre as áreas de atuação aqui listadas.

Assim sendo, a proposta de educação ambiental, como uma das interfaces do BIOTA, desdobra uma seqüência de atividades que interligam e o tempo todo devem fazer interagirem: as diferentes modalidades e níveis de cursos de formação e de fóruns e seminários abertos dedicados estudos de aprofundamento em alto nível; as pesquisas teóricas, investigações documentais e pesquisas empíricas de campo; a "tradução de linguagem de textos" (do científico para o didático em diferentes níveis de leitura), a elaboração de materiais didáticos de divulgação de conhecimentos sobre a natureza e de alternativas de interação social com o meio ambiente.

Consideramos que dentro de um amplo programa de estudos sobre a *biodiversidade no Estado de São Paulo,* um dos propósitos iniciais e duradouros de um *projeto de educação ambiental* recobre um trabalho sistemático de transposição oportuna de documentos derivados de pesquisas científicas sobre a *biodiversidade* em material pedagógico sobre a compreensão da *biodiversidade* e o manejo do meio ambiente em seu favor.

Inseridos como educadores em um cenário de operações realizadas com absoluta predominância dentro ou através da universidade, nós nos imaginamos como uma espécie de ponte, de cobertura de intervalos entre a produção científica especializada - tal como a que configura os projetos específicos do ***BIOTA*** - e os seus diferentes interlocutores/usuários envolvidos, dentro e fora da academia, com algum tipo de trabalho associado aos fundamentos do ***Programa***, e considerados como diferentes tipos de *educadores ambientais*. De um ponto de vista bastante ampliado, nós os reconhecemos como educadores identificados em uma destas categorias: *profissionais* (professores universitários e/ou de outros níveis de ensino da rede pública ou particular); *alternativos* (os diversos tipos de integrantes de ONGs ambientalistas ou participantes outras agências, públicas ou civis, devotadas a atividades locais sistemáticas de cunho ambiental); *em formação* (como os futuros integrantes de nossos cursos).

Queremos considerar este conjunto de trabalho

científico, pedagógico e ambientalista, realizado em vários planos e direções, como um *sistema integrado de educação ambiental*. Em seu interior e ao longo de sua trajetória, as atividades de pesquisa científica deságuam em uma vocação organicamente pedagógica, da mesma maneira como as iniciativas propriamente pedagógicas deverão se constituir como momentos privilegiados de construção de conhecimentos, logo, de alguma estilo reconhecido de investigação científica nos intervalos de conexão entre as ciências naturais - como as que configuram a quase totalidade dos projetos do Programa - e as da pessoa humana, da sociedade e da cultura, como as que pretendemos fazer interagirem *em, através de* e *como* diferentes momentos da *educação ambiental* aqui proposta. Saber como fazer isto, e como tornar nossa proposta um modelo multiplicável de interação entre a pesquisa, a docência, a intervenção comunitária e a elaboração proveitosa de material didático a partir da produção científica direta, haverá de ser o nosso primeiro aprendizado.

Bibliografia

Galvão, Walnice Nogueira. ***Mitologia Rosiana.*** São Paulo : Editora Ática, 1978

Rosa, João Guimarães. ***Primeiras Estórias.*** Rio de Janeiro : Nova Fronteira, 1985

Santos, Boaventura Souza. ***A crítica da razão indolente – contra o desperdício da experiência.*** São Paulo : Cortez Editora, 2000

Santos, Boaventura Souza. ***Um discurso sobre a ciência.*** Porto : Editora Afrontamento, 1987

Título: A terceira margem do rio - a experiência de traduzir textos científicos sobre biodiversidade como material de educação ambiental de vocação biodiversa.

Autores: Carlos Rodrigues Brandão & Haydée Torres de Oliveira.

Biota Neotropica, Vol. 2 (numero 2): 2002
http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?point-of-view+BN02002022002

Recebido em 17/08/2002
Publicado em 30/09/2002

ISSN 1676-0603

COMPARATIVE MORPHOLOGICAL STUDY AND PHYLOGENY OF REPRESENTATIVES OF THE SUPERFAMILY CALYPTRAEOIDEA (INCLUDING HIPPONICOIDEA) (MOLLUSCA, CAENOGASTROPODA).

Luiz Ricardo L. Simone[1]

Biota Neotropica v2 (n2) – http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN01602022002

Date Received 07/01/2002

Accepted 08/17/2002

[1]Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo - Cx. Postal 42594 - 04299-970 São Paulo, SP, Brazil - lrsimone@usp.br

Abstract –With the objective of testing the monophyly of the Calyptraeoidea and of searching for its ground plan, a detailed morphological analysis was conducted for the following species: a) Family Calyptraeidae, 1) *Bostrycapulus aculeatus* (Gmelin) (formerly *Crepidula*); 2) *Crepidula* aff. *plana* Say; 3) *C. protea* Orbigny (these from Brazil); 4) *C.* aff. *protea* (from Argentina) (published elsewhere); 5) *C. convexa* Say (from Venezuela); 6) *C. fornicata* (L.) (from Europe); 7) *Calyptraea centralis* (Conrad) (from Brazil); 8) *Crucibulum auricula* (Gmelin) (from Venezuela); 9) *Cr. quiriquinae* (Lesson) (from Chile); 10) *Trochita trochiformis* (Born) (from Chile); 11) *Sigapatella calyptraeformis* (Lam.) (from New Zealand, formerly Calyptraea); b) Family Hipponicidae, 12) *Hipponix costellatus* Carpenter (formerly *H. grayanus*); 13) *H. subrufus* (Lam.); 14) *H. incurvus* (Gmelin) (formerly *Capulus incurvatus*) (these 3 from NE Brazil); 15) *H. grayanus* Menke (from Mexico and Ecuador); 16) *H. leptus* n. sp. (N.E. Brazil); 17) *Sabia conica* (Schumacher); 18) *Malluvium devotus* (Hedley) (both Australia); 19) *Cheilea equestris* (L.) (N.E. Brazil); c) Family Capulidae, 20) *Capulus sycophanta* Garrard (Australia); d) Family Trichotropidae, 21) *Trichotropis cancellata* Hinds (W. USA); 22) *T. borealis* Broderip & Sowerby (N. Atlantic); 23) *T. sp*. (Alaska); e) Family Vanikoridae, 24) *Vanikoro sp*. (Australia). A phylogenetic analysis of 112 characters (177 states) from morphology of all systems and organs results in the following single most parsimonious tree: ((*Trichotropis cancellata – T. borealis*) (*Capulus sycophanta* (*Vanikoro sp* ((*Cheilea equestris* (*Sabia conica* (*Malluvium devotus* ((*Hipponix grayanus – H. leptus*) (*H. incurvus* (*H. costellatus – H. subrufus*)))))) (*Sigapatella calyptraeformis* (*Trochita trochiformis* (*Calyptraea centralis* ((*Crucibulum auricula – Cr. quiriquinae*) (*Bostrycapulus aculeatus* (*Crepidula argentina* (*C. convexa* (*C. fornicata* (*C.* aff. *plana – C. protea*))))))))))))). Length: 267, CI: 67, RI: 88. Outgroups from other caenogastropod superfamilies were used as well as some archaeogastropod groups. The main result is the monophyly of Calyptraeoidea supported by 27 synapomorphies with basal Caenogastropoda used as the outgroup (Cerithioidea, Hydrobioidea), and 21 synapomorphies when Stromboidea and Cypraeoidea were used as outgroups. Calyptraeoidea includes, successively along the tree, the following monophyletic families: Trichotropidae, Capulidae, Vanikoridae, Hipponicidae and Calyptraeidae. The hipponicid affinity of *Cheilea* is confirmed. Some taxonomic problems found in the sampled representatives (as mentioned above), were partially resolved.

Key words *- Caenogastropoda, Calyptraeoidea phylogeny, morphology, cladistic analysis, Hipponicoidea, Capuloidea.*

Resumo –Com o objetivo de testar a monofilia dos Calyptraeoidea e obter seu "plano básico", um estudo morfológico detalhado é desenvolvido nas seguintes espécies: a) Família Calyptraeidae, 1) *Bostrycapulus aculeatus* (Gmelin) (previamente *Crepidula*); 2) *Crepidula* aff. *plana* Say; 3) *C. protea* Orbigny (todos do Brasil); 4) *C.* aff. *protea* (da Argentina) (publicada em outro artigo); 5) *C. convexa* Say (da Venezuela); 6) *C. fornicata* (L.) (da Europa); 7) *Calyptraea centralis* (Conrad) (do Brasil); 8) *Crucibulum auricula* (Gmelin) (da Venezuela); 9) *Cr. quiriquinae* (Lesson) (do Chile); 10) *Trochita trochiformis* (Born) (do Chile); 11) *Sigapatella calyptraeformis* (Lam.) (da Nova Zelândia, previamente Calyptraea); b) Família Hipponicidae, 12) *Hipponix costellatus* Carpenter (previamente *H. grayanus*); 13) *H. subrufus* (Lam.); 14) *H. incurvus* (Gmelin) (previamente *Capulus incurvatus*) (estes 3 do NE Brasil); 15) *H. grayanus* Menke (do México e Equador); 16) *H. leptus* n. sp. (N.E. Brasil); 17) *Sabia conica* (Schumacher); 18) *Malluvium devotus* (Hedley) (ambos da Austrália); 19) *Cheilea equestris* (L.) (N.E. Brasil); c) Família Capulidae, 20) *Capulus sycophanta* Garrard (Austrália); d) Família Trichotropidae, 21) *Trichotropis cancellata* Hinds (W. USA); 22) *T. borealis* Broderip & Sowerby (N. Atlântico); 23) *T. sp*. (Alaska); e) Família Vanikoridae, 24) *Vanikoro sp*. (Austrália). Uma análise filogenética fundamentada em 112 caracteres (177 estados) é realizada, baseada na morfologia de todos os órgãos e sistemas. A única árvore obtida é a seguinte: ((*Trichotropis cancellata – T. borealis*) (*Capulus sycophanta* (*Vanikoro sp* ((*Cheilea equestris* (*Sabia conica* (*Malluvium devotus* ((*Hipponix grayanus – H. leptus*) (*H. incurvus* (*H. costellatus – H. subrufus*)))))) (*Sigapatella calyptraeformis* (*Trochita trochiformis* (*Calyptraea centralis* ((*Crucibulum auricula – Cr. quiriquinae*) (*Bostrycapulus aculeatus* (*Crepidula argentina* (*C. convexa* (*C. fornicata* (*C.* aff. *plana – C. protea*))))))))))))). Passos: 267, IC: 67, IR: 88. como grupos externos são usados representantes de outras superfamílias de Caenogastropoda, assim como de outros grupos de arqueogastrópodes. Como resultados principais destacam-se a monofilia de Calyptraeoidea, suportada por 27 sinapomorfias se os grupos externos forem os Caenogastropoda basais (Cerithioidea, Hydrobioidea) e 21 sinapomorfias com Stromboidea e Cypraeoidea como grupos externos. Calyptraeoidea inclui sucessivamente ao longo da árvore as seguintes famílias monofiléticas: Trichotropidae, Capulidae, Vanikoridae, Hipponicidae e Calyptraeidae. A afinidade com Hipponicidae de *Cheilea* é confirmada, dentre alguns problemas taxonômicos encontrados nos representantes amostrados (como mencionados acima), foram parcialmente resolvidos.

Palavras-chave*: Caenogastropoda Calyptraeoidea filogenia morfologia análise cladística Hipponicoidea Capuloidea.*

CONTENTS

CONTENTS 2
INTRODUCTION 3
MATERIAL AND METHODS 3
SYSTEMATICS 18
Bostrycapulus aculeatus (Gmelin, 1791) 18
Crepidula aff plana Say, 1822 27
Crepidula protea Orbigny, 1841 32
Crepidula aff. protea (argentina) 36
Crepidula convexa Say, 1822 36
Crepidula fornicata (Linné, 1758) 38
Calyptraea centralis (Conrad, 1841) 40
Crucibulum auricula (Gmelin, 1791) 45
Crucibulum quiriquinae (Lesson, 1830) 51
Trochita trochiformis (Born, 1778) 55
Sigapatella calyptraeformis (Lamarck, 1822) 61
Hipponix costellatus Carpenter, 1856 (revalidated) 65
Hipponix subrufus (Lamarck, 1822) 71
Hipponix incurvus (Gmelin, 1791) 74
Hipponix grayanus Menke, 1853 77
Hipponix leptus new species 81
Sabia conica (Schumacher, 1817) 85
Malluvium devotus (Hedley, 1904) 88
Cheilea equestris (Linné, 1758) 90
Capulus sycophanta Garrard, 1961 96
Trichotropis cancellata Hinds, 1843 100
Trichotropis borealis Broderip & Sowerby, 1829 106
Trichotropis sp. 108
Vanikoro sp. 108
DISCUSSION OF CHARACTERS 113
Shell 113
Head-foot 114
Pallial organs 117
Circulatory system 119
Excretory system 120
Visceral mass 120
Digestive system 120
Genital system 123
Development 123
Male 123
Female 124
Central nervous system 125
Larval type 125
CLADISTIC ANALYSIS 125
DISCUSSION OF THE CLADOGRAM AND THE TAXONOMY 130
CONCLUSIONS 132
ACKNOWLEDGMENTS 132
REFERENCES 132

INTRODUCTION

The Calyptraeoidea (= Crepiduloidea) and the Hipponicoidea are very modified caenogastropods. They tend to modify their shells to a dorso-ventrally flattened, limpet or limpet-like morphology. They also tend to an almost sessile habit and to protandric hermaphroditism. The filter-feeding habit of the Calyptraeidae, in particular, has been the subject of some detailed studies of the movement of water and particles in the pallial cavity currents (Orton, 1912; Werner, 1953). Anatomical studies, however, are relatively scant in the literature (Kleinsteuber, 1913; Heath, 1916; Moritz, 1938, 1939; Ishiki, 1939; Coe, 1942; Werner & Grell, 1950; Werner, 1951, 1955), as are studies of the relationships within both superfamilies. The Capulidae, moreover, have enjoyed little taxonomical stability, and they have been considered to be in the Calyptraeoidea (Younge, 1962; Vaught, 1989), the Hipponicoidea (Abbott, 1974), as well as in the Capuloidea (Bandel & Riedel, 1994).

As part of a larger project on phylogenetic relationship of the order Caenogastropoda, at the superfamily level, three features of each superfamily has been examined: 1) their monophyly; 2) the separation from the other taxa; and 3) the ground plan. These three features can only be examined using phylogenetic analysis. Species representing the Superfamily Calyptraeoidea and Hipponicoidea were selected for detailed morphological study to form the base of a comparative cladistic analysis.

A previous phylogeny of the Calyptraeoidea had been presented by Bandel & Riedel (1994). Although the authors applied no orthodox methodology, 2 interesting trees were obtained by the intuitive method. In the first tree (fig. 5), the authors united in a single branch the Calyptraeidae and the Hipponicidae as Calyptraeoidea, supported by 2 synapomorphies: 1) teleoconch limpet-shaped and 2) breeding stalked egg capsules. In the second tree (fig. 6), of the Neomesogastropoda Bandel, 1991, the Calyptraeoidea appeared in a branch with the Capuloidea (grouping, according to authors, Capulidae plus Trichotropidae, on the basis of a shared echinospira larva). The branch Calyptraeoidea-Capuloidea is supported by the synapomorphy: facultative filter-feeding.

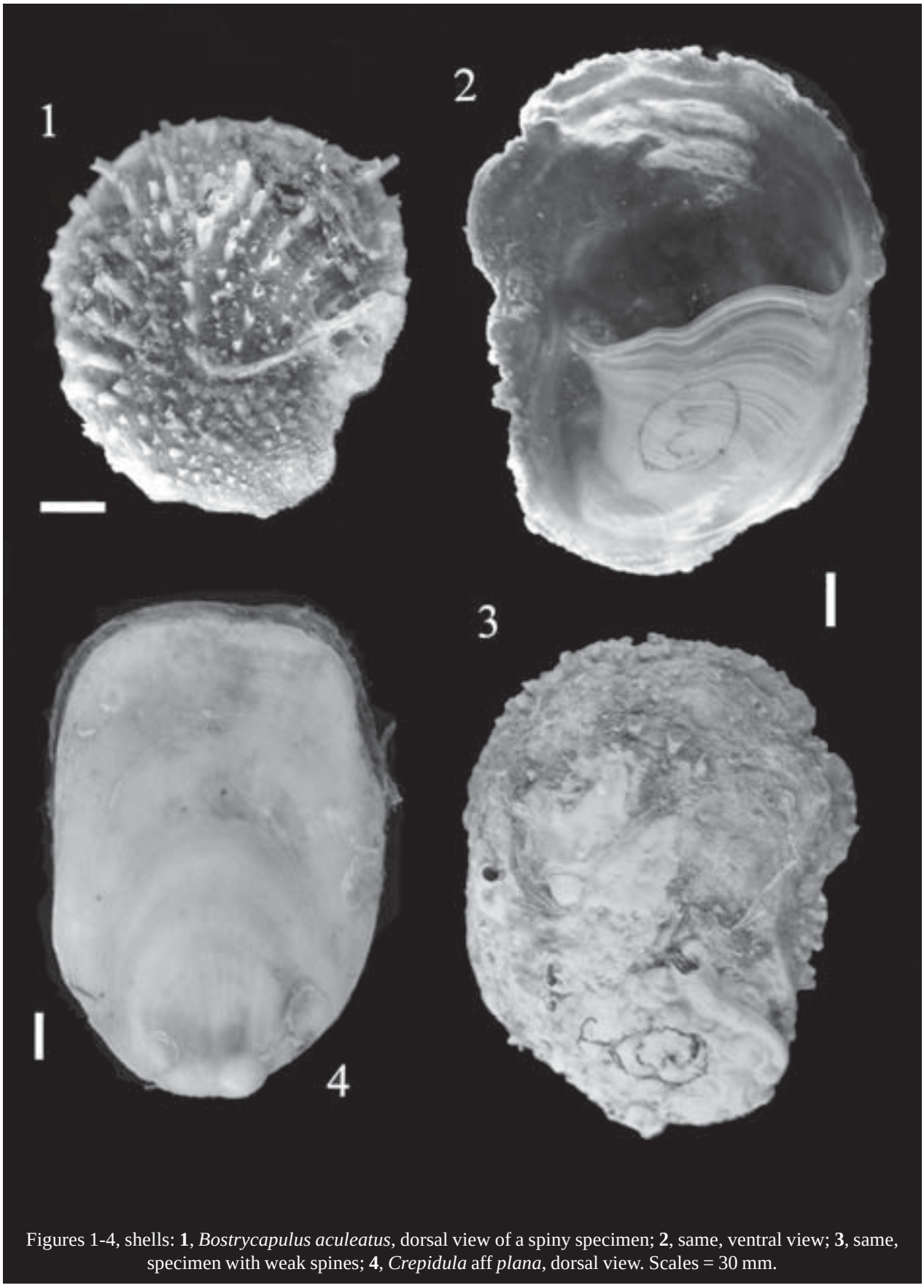
Hoagland (1977: 408-411, fig. 28) also gave a phylogenetic scenario for the group (except vanikorids and hipponicids). She stated that the family arose from a protandrous mesogastropod ancestor, with a gill modified for. The first branch led to the trichotropids in cold waters. The remainder is united by a shell flattened for sedentary life and lack of operculum. The basal taxon in this group is represented by *Trochita*, with a limpet-like foot and large shell aperture. From this taxon arose the capulid stock with high patelliform shell plus modification for proboscis feeding, and the remaining calyptraeids, sharing the increased whorl expansion rate. The so-called calyptraeid stock, with a patelliform shell that retains some remains of spiral coiling, is represented by *Calyptraea*, which has the septum modified into a curved plate. From this taxon, a branch marked by further modified shell and mantle growth gave risen to 2 branches: 1) *Crucibulum*, possessing curved septal plate fused into a cup and secondary external radial symmetry and 2) early *Crepidula* stock which were characterized by having an unwound columella with muscle still attached to it, asymmetric growth, and a flattened septum.

A new phylogenetic analysis is performed here, using an orthodox methodology to analyse holistic morphology of organs and structures never analyzed before.

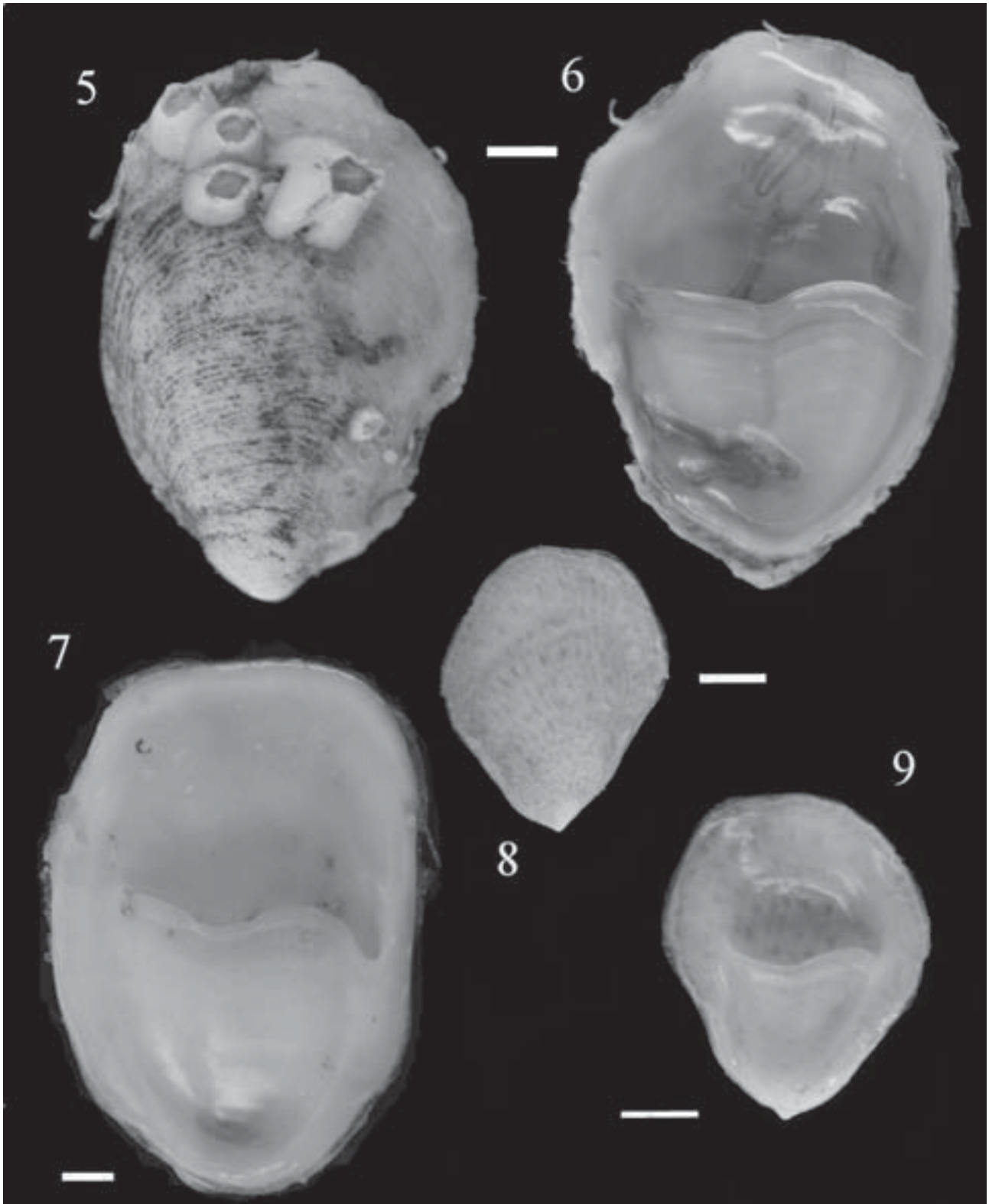
MATERIAL AND METHODS

Specimens examined for this study either belong to institutional collections or were collected especially for this study. The specimens were dissected using standard techniques, under a stereo-microscope, with the specimens immerse in water. Some organs such as the oviduct and foregut were processed using standard histological technique for serial sections of 5 µm with Mallory stain. Hard structures, such as shells, radulae and jaws were examined using SEM in the "Laboratório de Microscopia Eletrônica do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo" and in the MZSP. Some specimens were collected and examined alive in the laboratories of CEBIMar (Centro de Biologia Marinha, Universidade de São Paulo). The descriptive part of this paper provides a complete description of the first species. The remaining species are described in comparison to the first species and most of the similar features are omitted. This measure is adopted to decrease the length of this contribution, and for highlighting the informative characters. The same approach is adopted in the figures. A detailed list of specimens examined follows each species description.

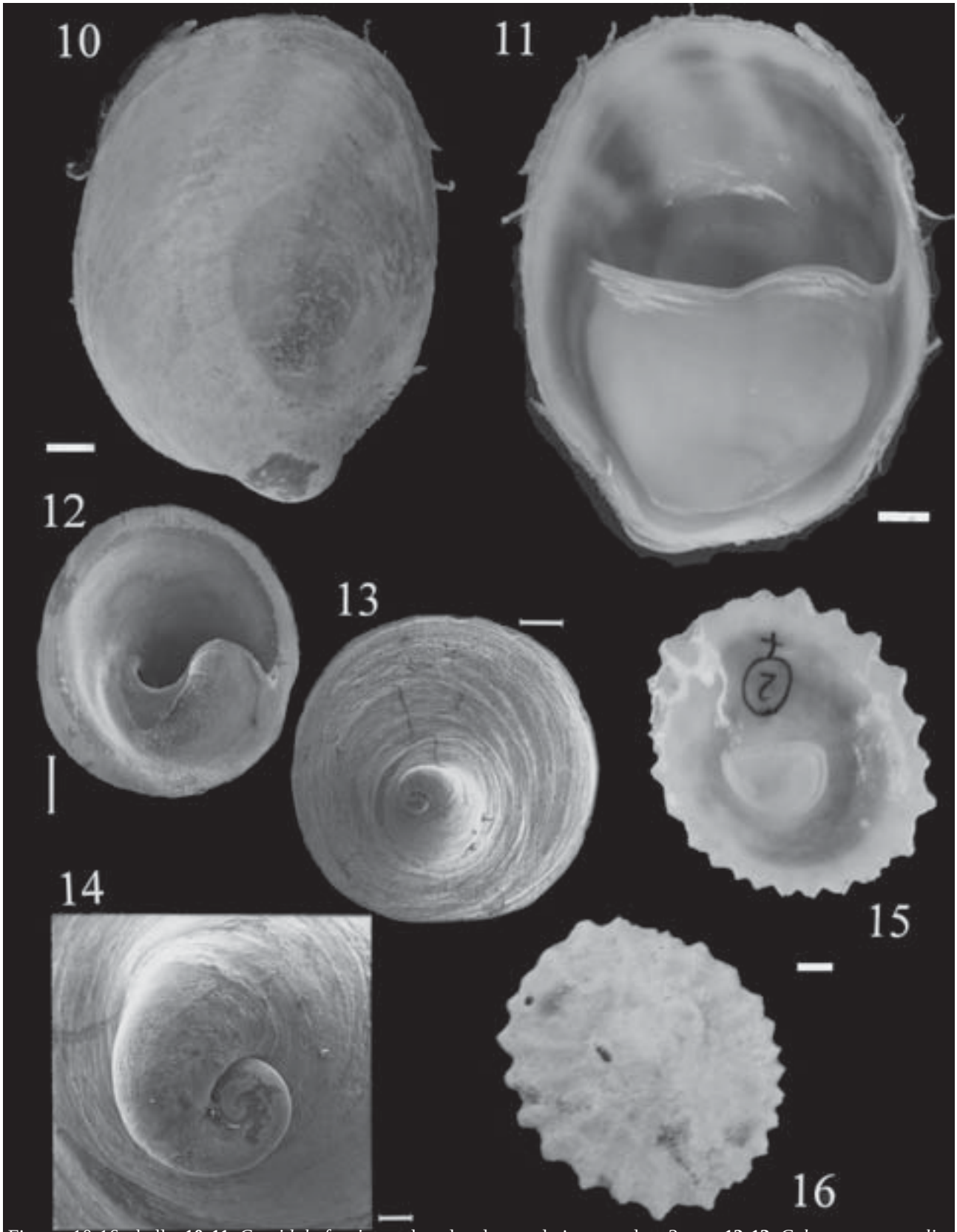
The section of comparative morphology is organized as a phylogenetic analysis. The account of each character begins with an abbreviated descriptive sentence followed by plesiomorphic and derived conditions(s) and the CI and RI (consistency and retention indices, respectively) values for the character under the most parsimonious hypothesis. Following the apomorphic state(s), a list of terminal taxa with the apomorphic condition is presented. Hundreds of characters were examined but those that resulted autapomorphic, highly variable, or overlapping, were not



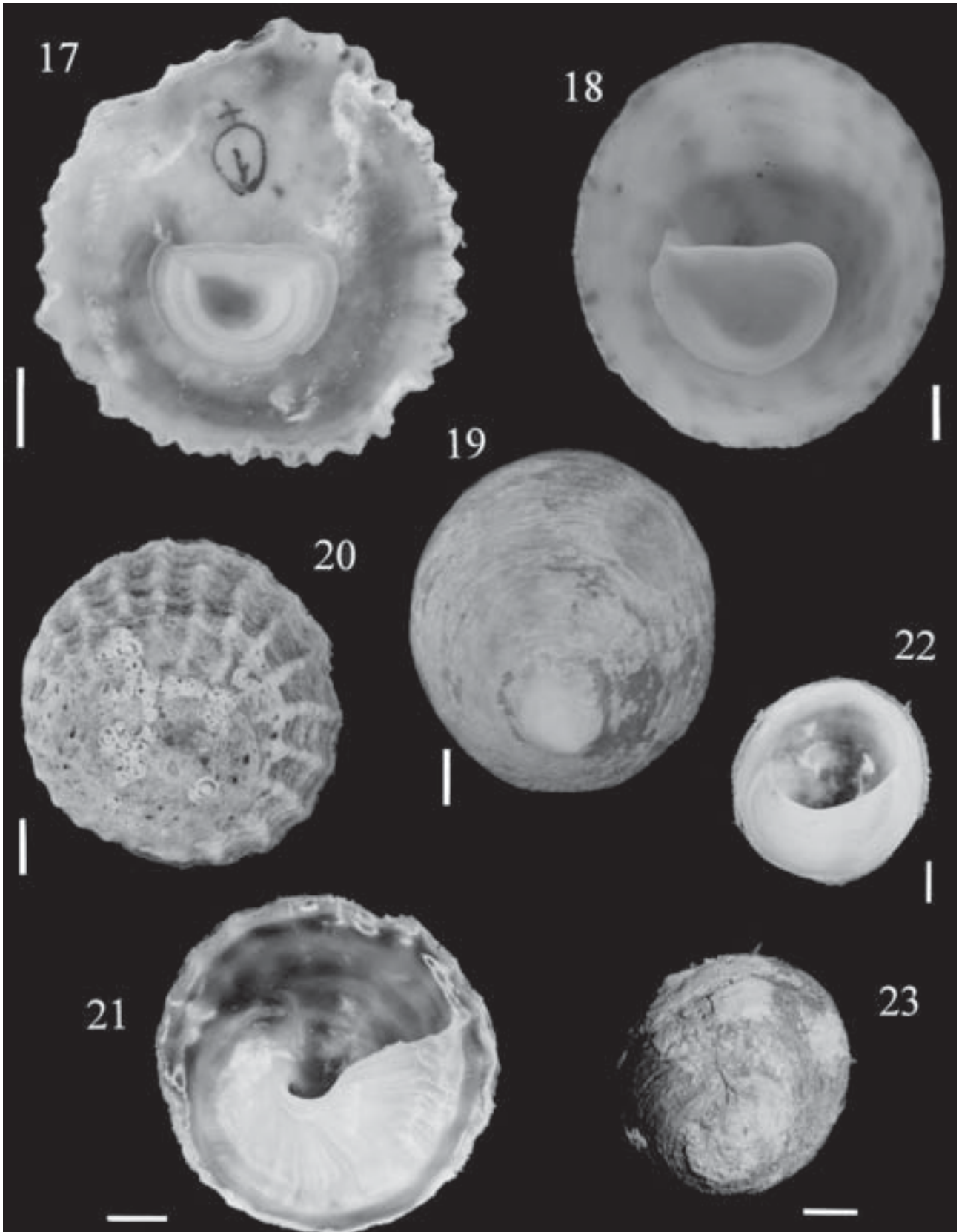
Figures 1-4, shells: **1**, *Bostrycapulus aculeatus*, dorsal view of a spiny specimen; **2**, same, ventral view; **3**, same, specimen with weak spines; **4**, *Crepidula* aff *plana*, dorsal view. Scales = 30 mm.



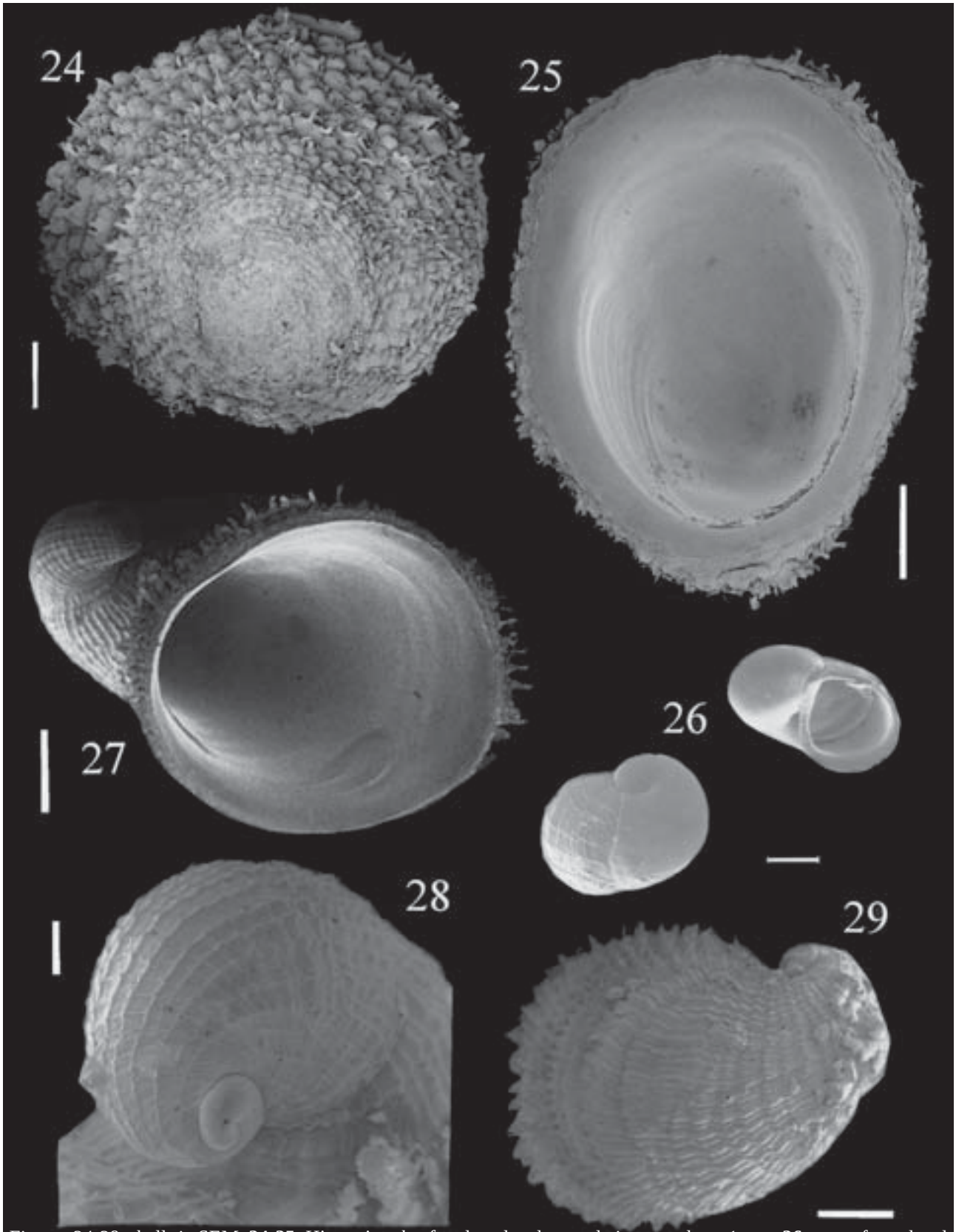
Figures 5-9, shells: **5-6**, *Crepidula protea*, dorsal and ventral views; **7**, *Crepidula* aff *plana*, ventral view; **8-9**, *Crepidula convexa*, dorsal and ventral views. Scales = 3 mm.



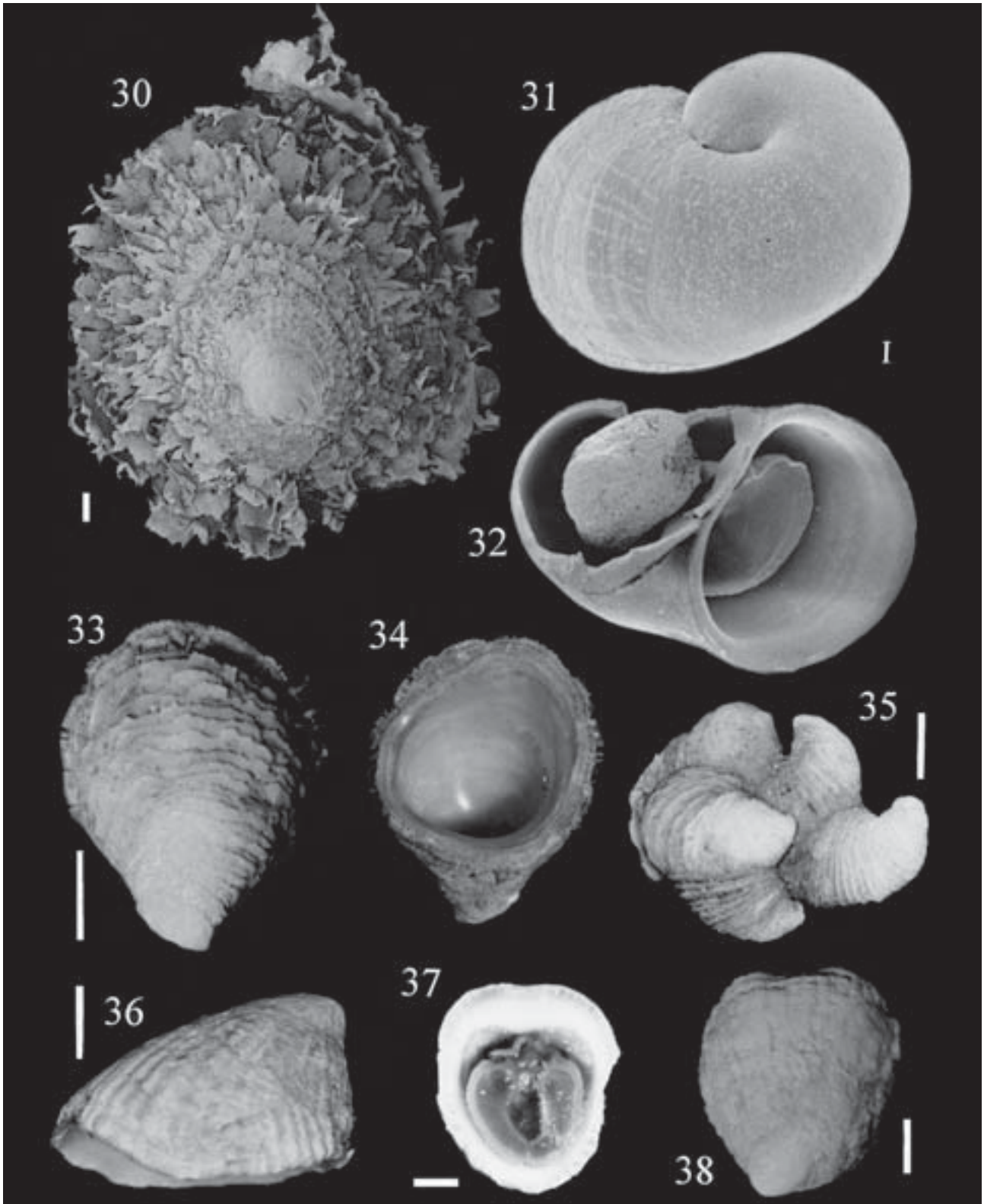
Figures 10-16, shells: **10-11**, *Crepidula fornicata*, dorsal and ventral views, scale = 3 mm; **12-13**, *Calyptraea centralis*, SEM, ventral and dorsal views, scales 1 and 0.5 mm respectively; **14**, same, detail of apex, scale = 0.1 mm; **15-16**, *Crucibulum auricula*, ventral and dorsal views, scale = 3 mm.



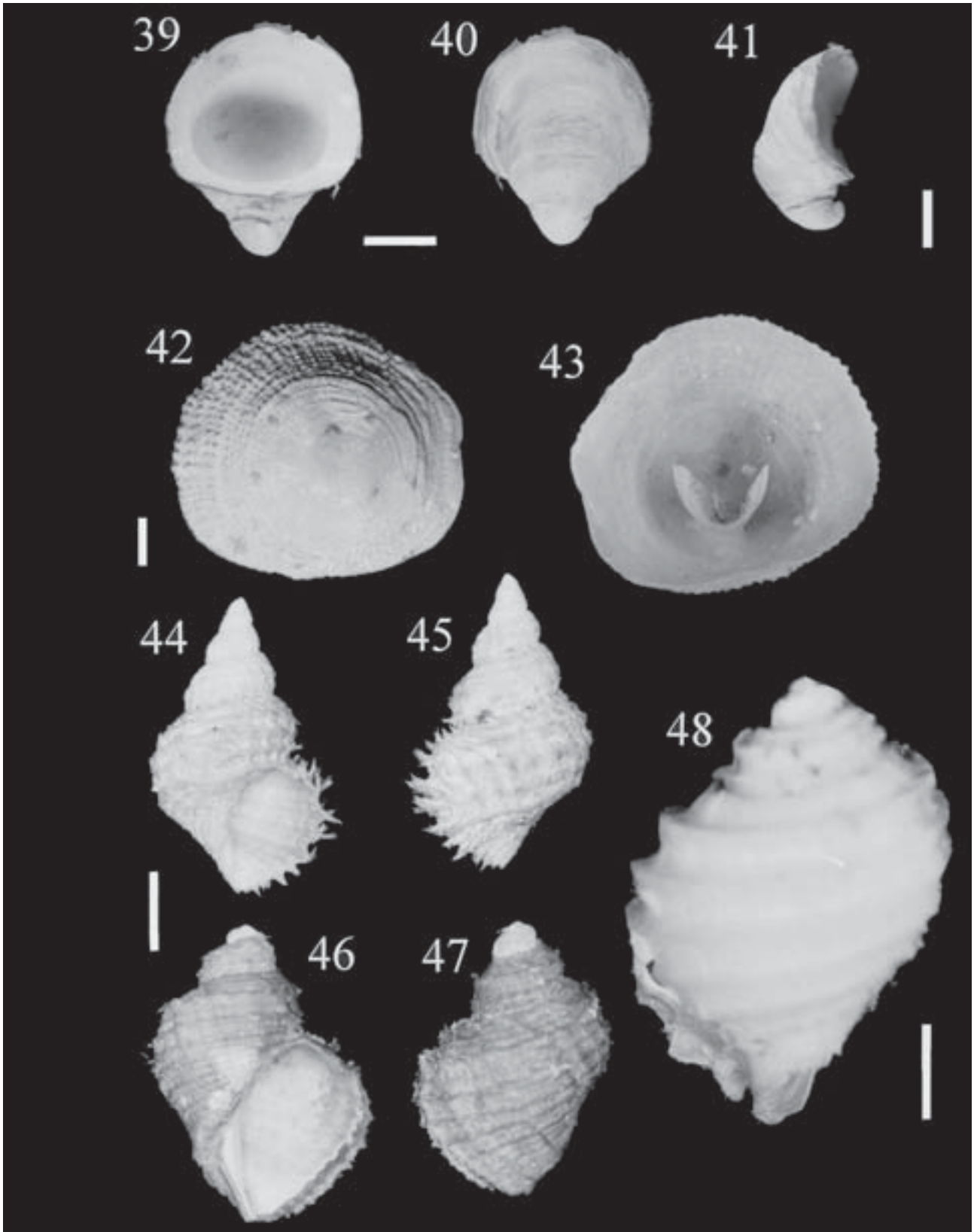
Figures 17-23, shells: **17**, *Crucibulum auricula*, ventral view; **18-19**, *Crucibulum quiriquinae*, ventral and dorsal views; **20-21**, *Trochita trochiformis*, dorsal and ventral views; **22-23**, *Sigapatella calyptraeformis*, ventral and dorsal views. Scales = 5 mm.



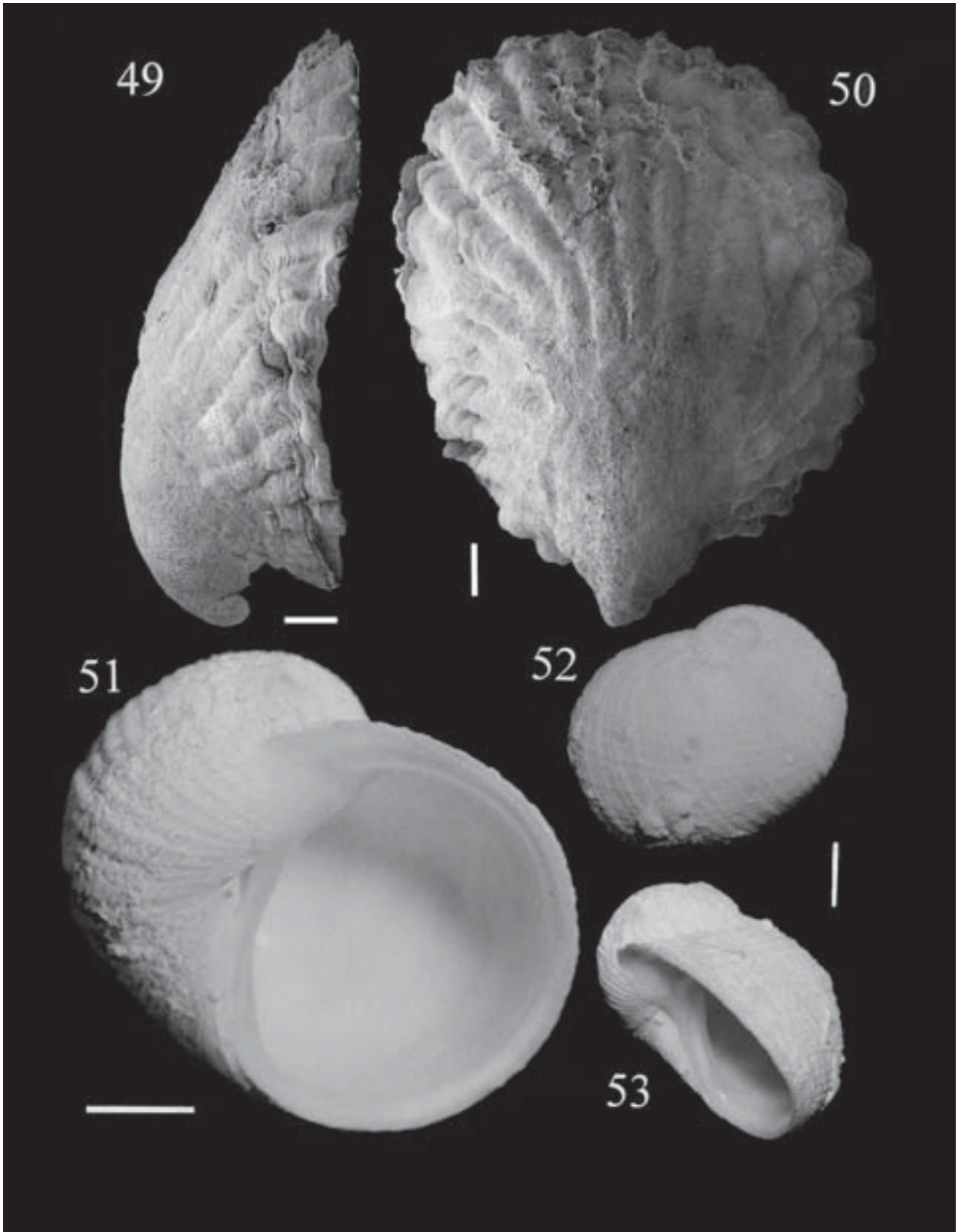
Figures 24-29, shells in SEM: **24-25**, *Hipponix subrufus*, dorsal and ventral views, scales = 1 mm; **26**, same, frontal and dorsal view of 2 young specimens extracted from capsules, scale = 0.2 mm; **27**, *Hipponix incurvus*, ventral view, scale = 1 mm; **28**, same, detail of apex, scale = 0.5 mm; **29**, same, dorsal view, scale = 0.5 mm.



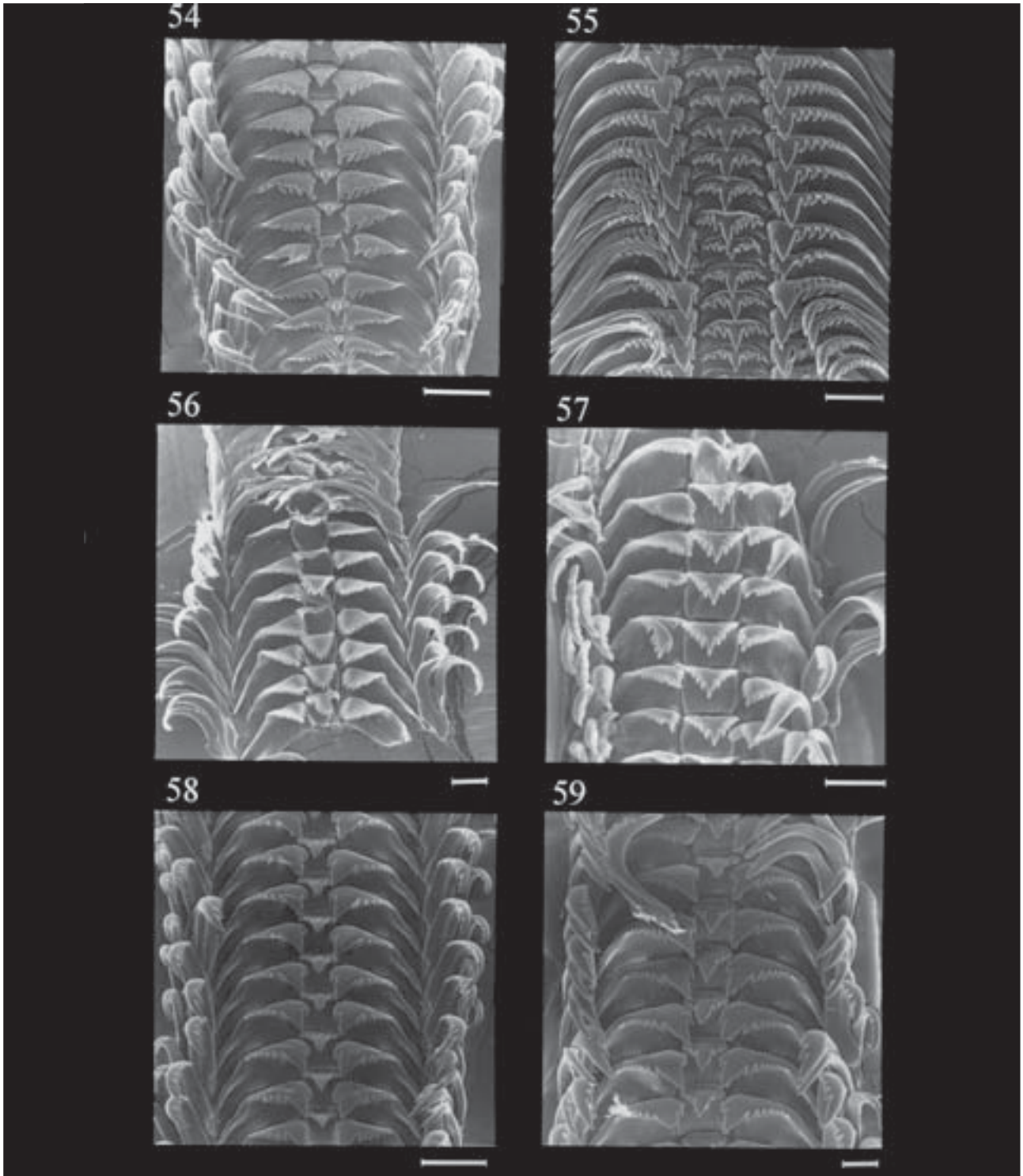
Figures 30-38, shells: **30**, *Hipponix grayanus*, SEM, dorsal view; **31-32**, same, SEM, dorsal and frontal views of young specimens extracted from capsules, spire of specimen of fig 32 partially broken, with part of dry soft parts and operculum shown; **33-34**, *Hipponix leptus*, holotype, dorsal and ventral views; **35**, same species, a in situ colony of 6 specimens; **36-38**, *Sabia conica*, lateral-left, ventral and dorsal views, fig 37 with specimen still in shell. Scales = 5 mm, except 31-32 = 30µm.



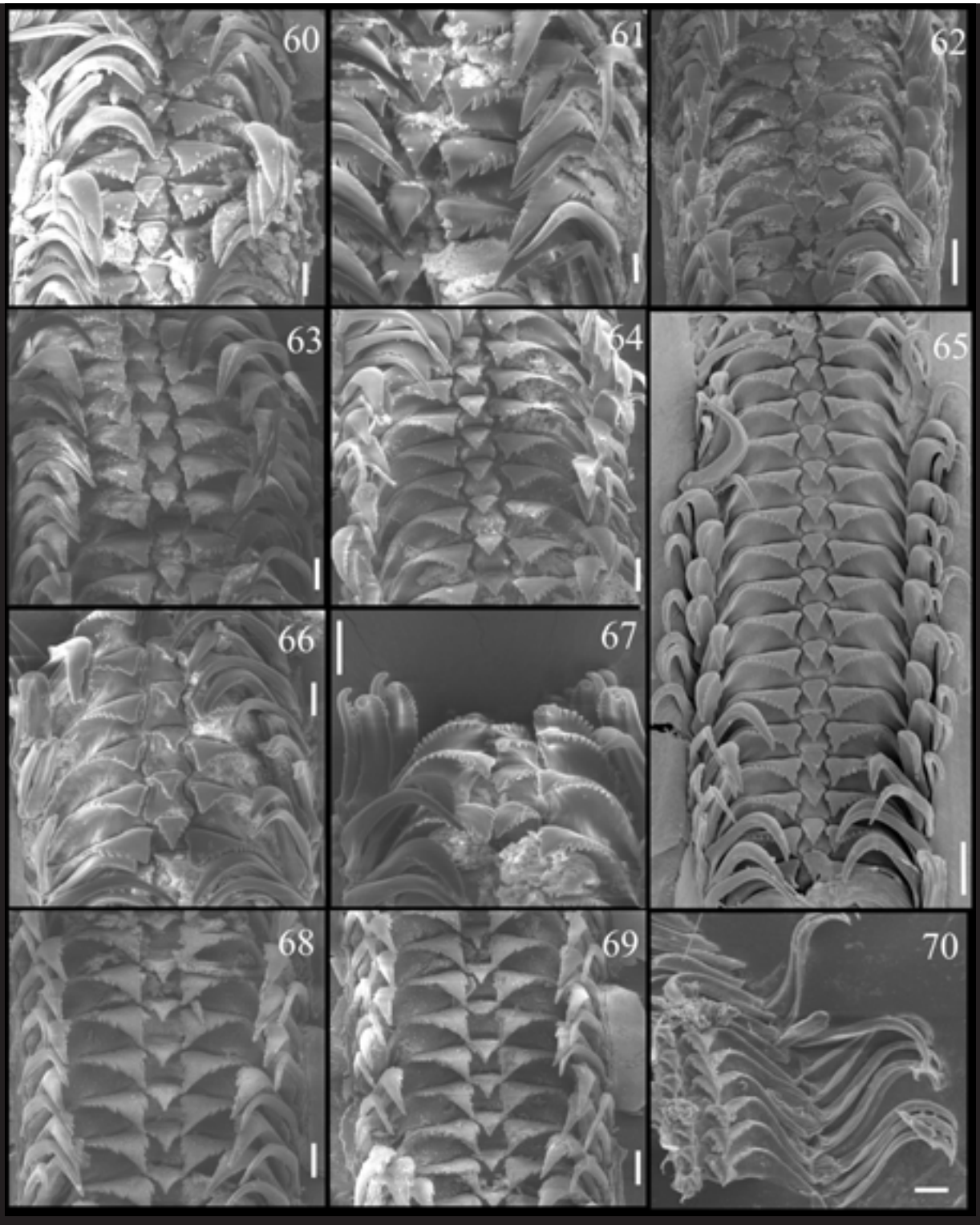
Figures 39-48, shells: **39-41**, *Malluvium devotus*, ventral, dorsal and lateral-right views; **42-43**, *Cheilea equestris*, dorsal and ventral views; **44-45**, *Trichotropis cancellata*, frontal and dorsal views; **46-47**, *Trichotropis borealis*, frontal and dorsal views; **48**, *Trichotropis* sp., dorsal view. Scales = 5 mm, except 48 = 2 mm.



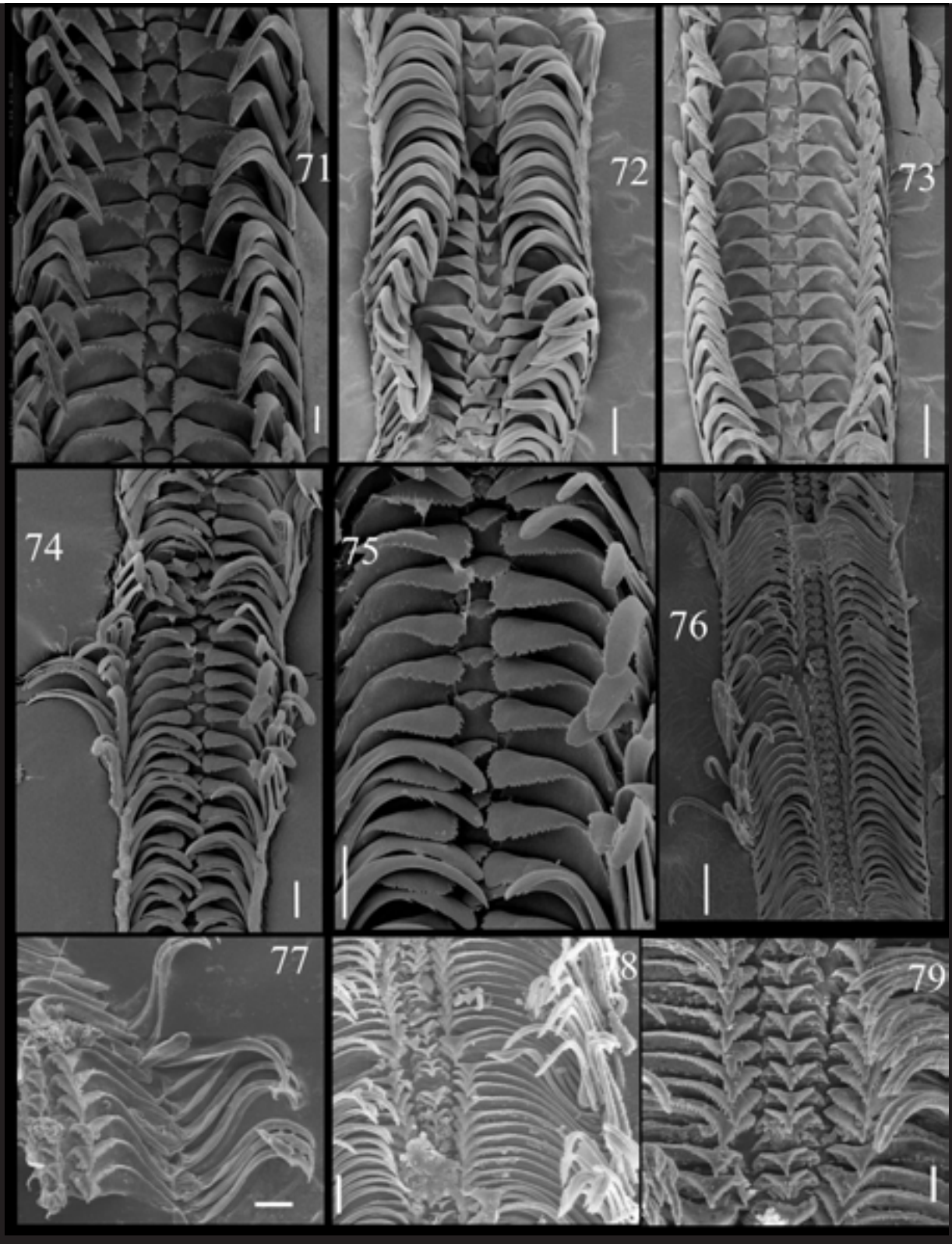
Figures 49-53, shells: **49-50**, *Hipponix costellatus*, holotype, SEM, lateral-right and dorsal views, scale = 0.5 mm; **51-53**, *Vanikoro* sp., frontal, dorsal and profile views, scales = 5 mm.



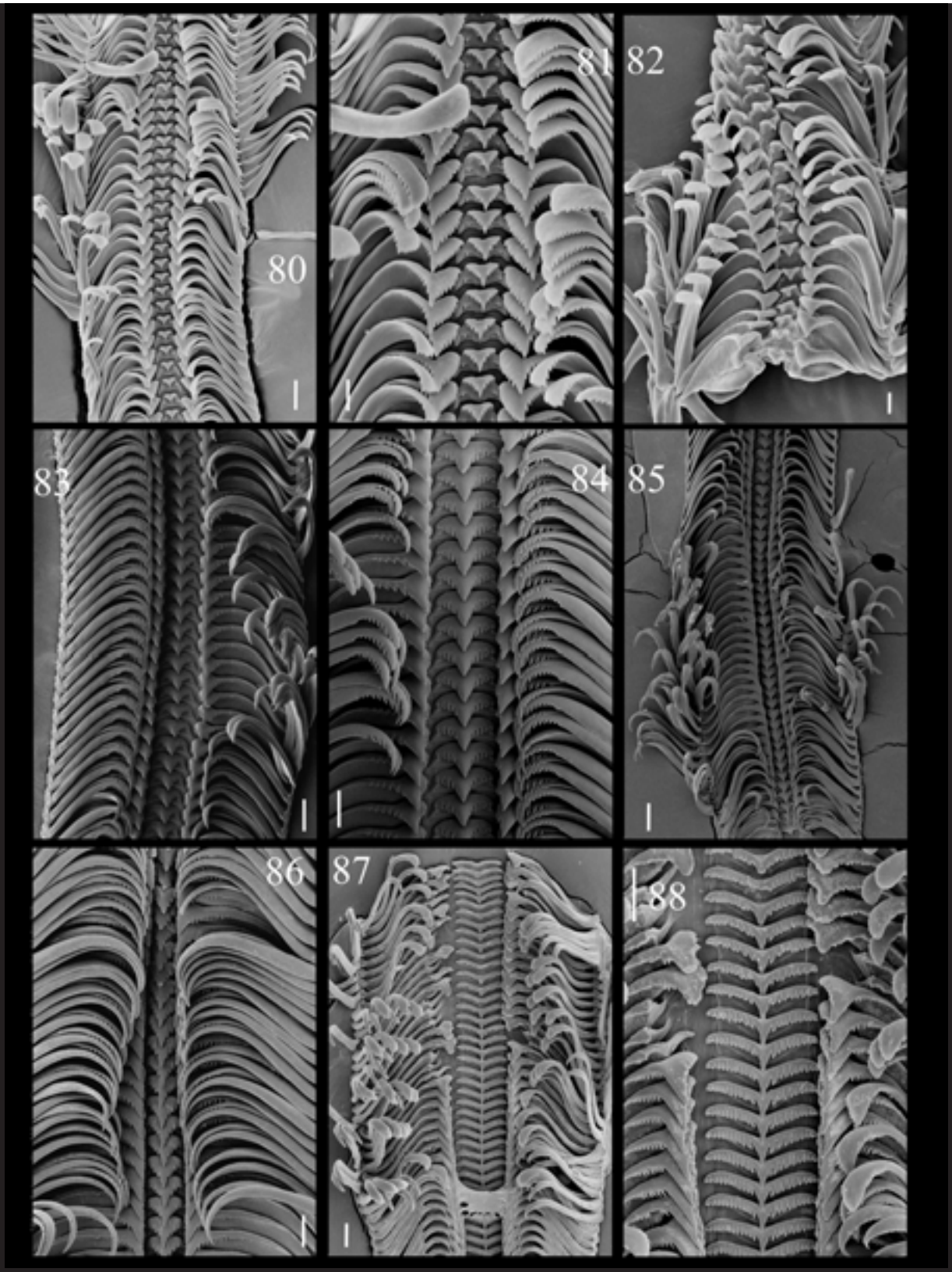
Figures 54-59, Radulae in SEM: **54**, *Bostrycapulus aculeatus*, scale = 100µm; **55**, *Hipponix costellatus*, scale = 50µm; **56-57**, *Calyptraea centralis*, scale = 20µm; **58-59**, *Crucibulum auricula*, scale = 100 and 50µm respectively.



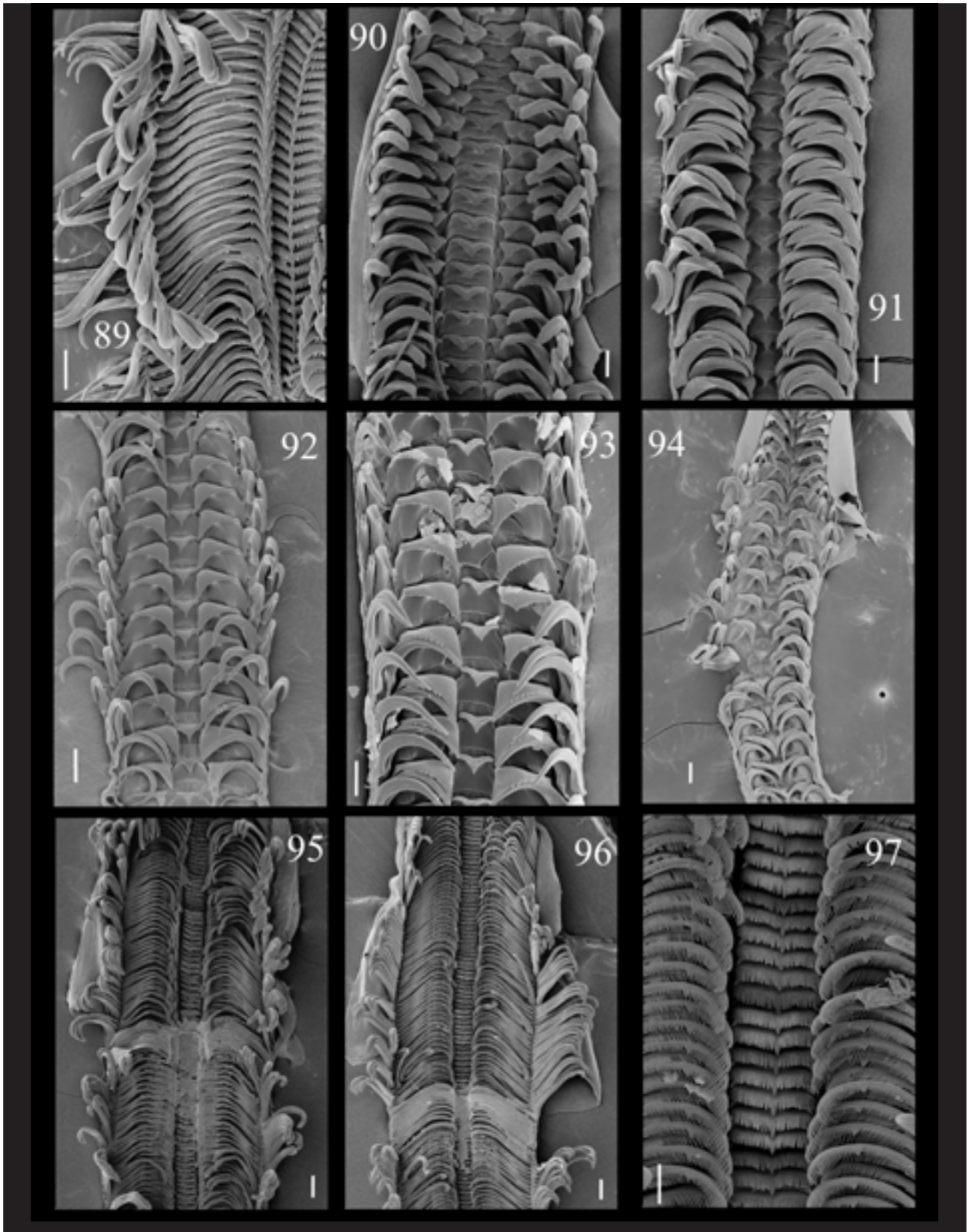
Figures 60-70, Radulae in SEM: **60-62**, *Crepidula* aff *plana*, scales = 50, 20 and 50µm respectively; **63-64**, *Crepidula protea*, scales = 50µm; **65**, *Crepidula argentina*, scale = 60µm; **66-67**, *Crepidula convexa*, scales = 20µm; **68-68**, *Crucibulum quiriquinae*, scales = 100µm; 70, *Hipponix subrufus*, scale = 20µm.



Figures 71-79, Radulae in SEM: **71**, *Crepidula fornicata*, scale = 40µm; **72-73**, *Trochita trochiformis*, scales = 200µm; **74-75**, *Sigapatella calyptraeformis*, scales = 50µm; **76**, *Hipponix grayanus*, scale = 50µm; **77**, *Hipponix subrufus*, scale = 20µm; **78-79**, *Hipponix incurvus*, scales = 20 and 10µm respectively.



Figures 80-88, Radulae in SEM: **80-82**, *Hipponix leptus*, scales = 20µm; **83-84**, *Sabia conica*, scales = 100 and 50µm respectively; **85-86**, *Malluvium devotus*, scales = 100 and 50µm respectively; **87-88**, *Cheilea equestris*, scales = 50µm.



Figures 89-97, Radulae in SEM: **89**, *Cheilea equestris*, scale = 50µm; **90-91**, *Capulus sycophanta*, scales = 50µm; **92**, *Trichotropis cancellata*, scale = 100µm; **93**, *Trichotropis borealis*, scale = 50µm; **94**, *Trichotropis* sp., scale = 50µm; **95-97**, *Vanikoro* sp., scales = 100, 100 and 50µm respectively.

included in the cladistic analysis. The remaining characters were organized in states, coded, polarized by outgroup comparison, and a cladistic analysis was performed.

The other Caenogastropoda already studied in this project were selected as outgroups. They are mainly the following: Cerithioidea (Simone, 2001); Littorinoidea - Hydrobioidea (Simone & Moracchioli, 1994; Simone 1995c, 1998); Stromboidea (Simone, in press); Cypraeoidea (Simone, submitted); Tonnoidea (Simone, 1995a); Muricoidea (Simone, 1995b on *Thala crassa*; Simone, 1996a on *Buccinanops* spp); Conoidea (Simone, 1999, on Terebridae). As more distant outgroups, some archaeogastropods were also analyzed (e.g., Simone, 1996b; 1997). In the discussion, some specific outgroup taxa are mentioned, based on my own observations or on data from the literature. In the matrix of characters (Fig. 436) only 2 taxa are shown, the ground plan of the Stromboidea and Cypraeoidea (Simone, in press and submitted, respectively). The ground plan of these superfamilies were chosen as being more representative, however, the final result is the same if the ground plan was substituted by anyone of the 49 (terminal) species present in those papers. Two analyses were performed, 1) with the ground plan of the Cerithioidea (Simone, 2001) and a pool of hydrobioidean and archaeogastropod characters as outgroups, which represents an "all zero" row in the data matrix (omitted); and 2) including the ground plan of the Stromboidea and Cypraeoidea operationally as part of the ingroup. The topology of the ingroup cladogram is the same in both analyzes. The distribution of synapomorphies and differences of the indices of both analyses are shown in the Fig. 438. Each character, state, and polarization is justified in the discussion section and, if necessary, a concise explanation is presented.

The discussion of each character is also based on the phylogenetic tree that was obtained (Figs. 437, 438). Although the matrix of characters (Fig. 436) and the subsequent tree (Figs. 437, 438) are shown only in the section following.

The synapomorphies of the ingroup, (superfamily autapomorphies) are preserved in the present paper, because they are the main concern as referred in the introduction. The ingroup autapomorphies are the basis to better establish a still imprecisely defined taxon. They confirm the internal position of some possible "outgroups" such as hipponicoideans and capuloideans. They can be used in the on-going phylogenetic study of the entire order Caenogastropoda as the ground plan of the superfamily (see, additionally, Yeates, 1992 and Pinna, 1996).

Some multistate characters are analyzed here with an additive (ordered) approach. In each case, the additive concept is justified in the discussion and is always based on the ontogeny or on the fact that each state is a clear modification of the preceding one. Additionally, each additive multistate character was also analyzed as non-additive, and any change in the result and/or indices are also reported.

The cladistic analysis was performed with the aid of the computer program "Tree Gardner 2.2" (Ramos, 1997), which works as an interface of Hennig86 (Farris, 1988). The algorithm "ie" was used (which search for all trees). The computer program PAUP was also used, mainly to obtain bootstrap support values for each node. Both programs presented the same result.

Abbreviations: **aa**, anterior aorta; **ab**, auricle region beyond ventricle connection; **ac**, anterior extremity of gill on mantle border; **ad**, adrectal sinus; **af,** afferent gill vessel; **ag**, albumen gland; **an**, anus; **au**, auricle; **bb**, bulged part of br; **bc**, bursa copulatrix; **bg**, buccal ganglion; **bm**, buccal mass; **bs**, blood sinus; **bv**, mantle blood vessel inserting in kidney; **cb**, glandular concavity where capsules attach; **cg**, capsule gland; **cm**, columellar muscle; **cp**, capsules; **cr**, crossing muscles; **cv**, ctenidial vein; **da**, aperture of duct to digestive gland; **dc**, dorsal chamber of buccal mass; **dd**, duct to digestive gland; **df**, dorsal fold of buccal mass; **dg**, digestive gland; **dm**, dorsal shell muscle; **dp**, posterior duct to digestive gland; **ea**, esophageal aperture; **en**, endostyle; **ep**, esophageal pouch; **es**, esophagus; **ey**, eye; **fd**, foot dorsal surface; **fg**, food groove; **fl**, female papilla; **fm**, foot retractor muscle; **fp**, female pore; **fs**, foot (mesopodium) sole; **ft**, foot; **ga**, parietal ganglion; **gc**, cerebral ganglion; **gd**, gonopericardial duct; **ge**, supra-esophageal ganglion; **gf**, gastric fold; **gi**, gill; **gp**, pedal ganglion; **gr**, gill thicker apical region of filament rod; **gs**, gastric shield; **hg**, hypobranchial gland; **hm**, head muscle; **ig**, ingesting gland; **in**, intestine; **ir**, insertion of m4 in "br"; **is**, insertion of m5 in radular sac; **iu**, "U"-shaped loop of intestine on pallial roof; **jw**, jaw; **kc**, kidney chamber; **kd**, dorsal lobe of kidney; **ki**, kidney; **km**, membrane between kidney and pallial cavity; **kv**, ventral lobe of kidney attached to intestine; **ll**, left lateral expansion (flap) of neck; **lm**, lateral shell muscle; m1 to m14, odontophore muscles; **ma**, accessory pair of muscles of jaws; **mb**, mantle border; **mc**, circular muscle (sphincter) of mouth; **mj**, muscles of jaws and mouth; **ml**, mantle region restricting pallial cavity; mo, mouth; **mr**, mantle reinforcement; **ne**, nephrostome; ng, nephridial gland; **nr**, nerve ring; **ns**, neck ventral surface; **oc**, odontophore cartilage; **od**, odontophore; **om**, odontophore superficial ventral membrane; op, operculum; **os**, osphradium; **ov**, pallial oviduct; **oy**, ovary; **pc**, pericar-

dium; **pd**, penis sperm groove; **pe**, penis; **pf**, fold of pedal (mesopodium) sole; **pg**, pedal gland anterior furrow; **pi**, periostracum; **pp**, penis papilla; **pr**, propodium; **pt**, pallial sperm groove; **pv**, pallial cavity; **ra**, radula; **rl**, right lateral expansion (flap) of neck; **rm**, retractor muscle of snout; **rn**, radular nucleus; **rs**, radular sac; **rt**, rectum; **sa**, salivary gland aperture; **sc**, subradular cartilage; **sd**, salivary gland duct; **se**, shell septum or ventral plate; **sf**, satellite fold of osphradium; **sg**, salivary gland; **sh**, ventral surface of shell; **si**, siphon; **sm**, shell muscle; **sn**, snout-proboscis; **sp**, aperture of vas deferens into pallial cavity, **sr**, seminal receptacle; **ss**, style sac; **st**, stomach; **su**, septum between esophagus and odontophore; **sv**, seminal vesicle; **sy**, statocyst; **te**, cephalic tentacle; **tg**, integument; **tm**, net of transversal muscles of haemocoel; **tn**, tentacle nerve; **to**, tissue covering muddle region of radula before its in use part; **ts**, testis, **up**, union between both m5; **vc**, visceral connection with haemocoel; **vd**, vas deferens; **ve**, ventricle; **vg**, vaginal duct; **vm**, visceral mass; **vo**, visceral oviduct; **vs**, seminal receptacles.

Institutional abbreviations: AMNH, American Museum of Natural History, New York; AMS, Australian Museum, Sydney; ANSP, Academy of Natural Sciences of Philadelphia; BMNH, The Natural History Museum, London; IOUSP, Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo; LACM, Natural History Museum of Los Angeles County, California, USA; MORG, Museu Oceanográfico da Fundação Universidade de Rio Grande; MZSP, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Brazil; RMM, Redpath Museum, McGill University, Montreal, Canada; SMNH, Swedish Museum of Natural History; USNM, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C.

Beyond the specimens of the species studied herein, some specimens of other species were also studied, however the material was not good enough for a detailed description. Though, these observations are sometimes included in the descriptions. The material of additional species is the following. *Capulus ungaricus* (Linné, 1767): USA, New Jersey, 39°14'42"N 72°47'18"W, USNM 829771, 1 specimen. *Hipponix pilosus* and *H. panamensis*: MEXICO; Jalisco, Bahia Bandeiras, Las Tres Marietas, 20°42'N 105°35'W, LACM 65-14.27 (part), 5 shells of each. H. cf. pilosus: no locality, RMM 5881, 3 shells. Some data extracted from Malacolog website was also used (Rosenberg, 1996), mainly on depth and distribution of the Western Atlantic species. Most of the data on Australian species (including synonymy and environmental data) may be credited to Peter Middelfart and Winston Ponder at AMS.

SYSTEMATICS

Family Calyptraeidae

Genus *Bostrycapulus* Olsson & Harbison, 1953

(Type species *Patella aculeata* Gmelin)

Bostrycapulus aculeatus (Gmelin, 1791)

(Figs. 1-3, 54, 98-118)

Synonymy in Hoagland (1977: 364). Complement:

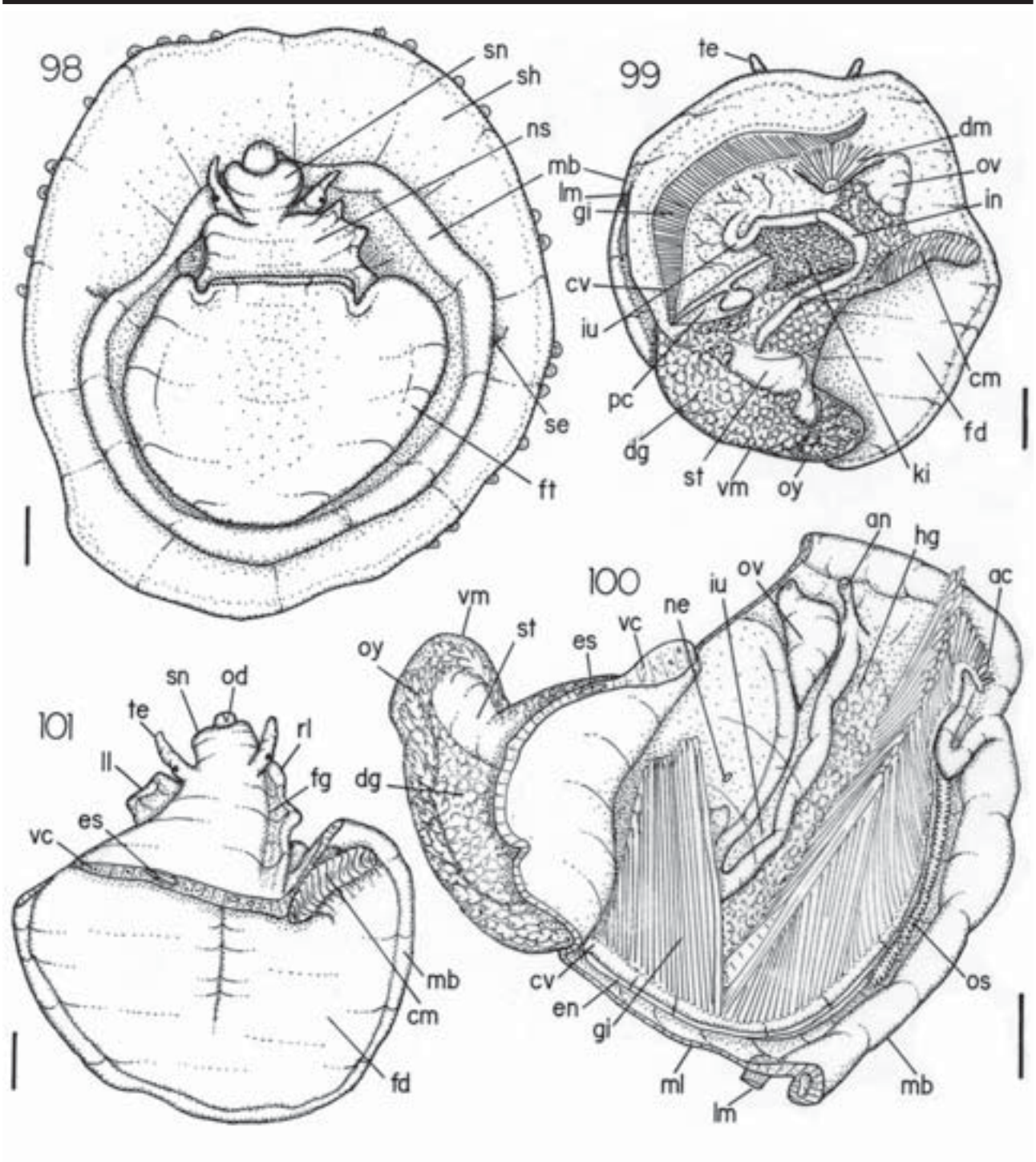
Crepidula aculeata: Morris, 1952: 100 (pl. 128); Abbott, 1954: 171 (pl. 21q); Warmke & Abbott, 1961: 86-87 (pl. 15, fig. i); Fretter & Graham, 1962: 376; Rios, 1970: 55; Keen, 1971: 458 (fig. 808); Rios, 1975: 64 (pl. 17, fig. 258); Hoagland, 1983b: 2, 6, 7; Hoagland, 1984: 607-621 (molecular); Rios, 1985: 59 (pl.21, fig. 266); Calvo, 1987: 97 (fig. 54); Jong & Coomans, 1988: 62; Poppe & Goto, 1991: 115; Rios, 1994: 71 (pl. 24, fig. 271); Merlano & Hegedus, 1994: 161 (pl. 50, fig. 587); Abbott & Morris, 1995: 180 (pl. 49).

Crepidula (Bostrycapulus) aculeata: Olsson & Harbison, 1953: 280; Oliveira et al., 1981: 112.

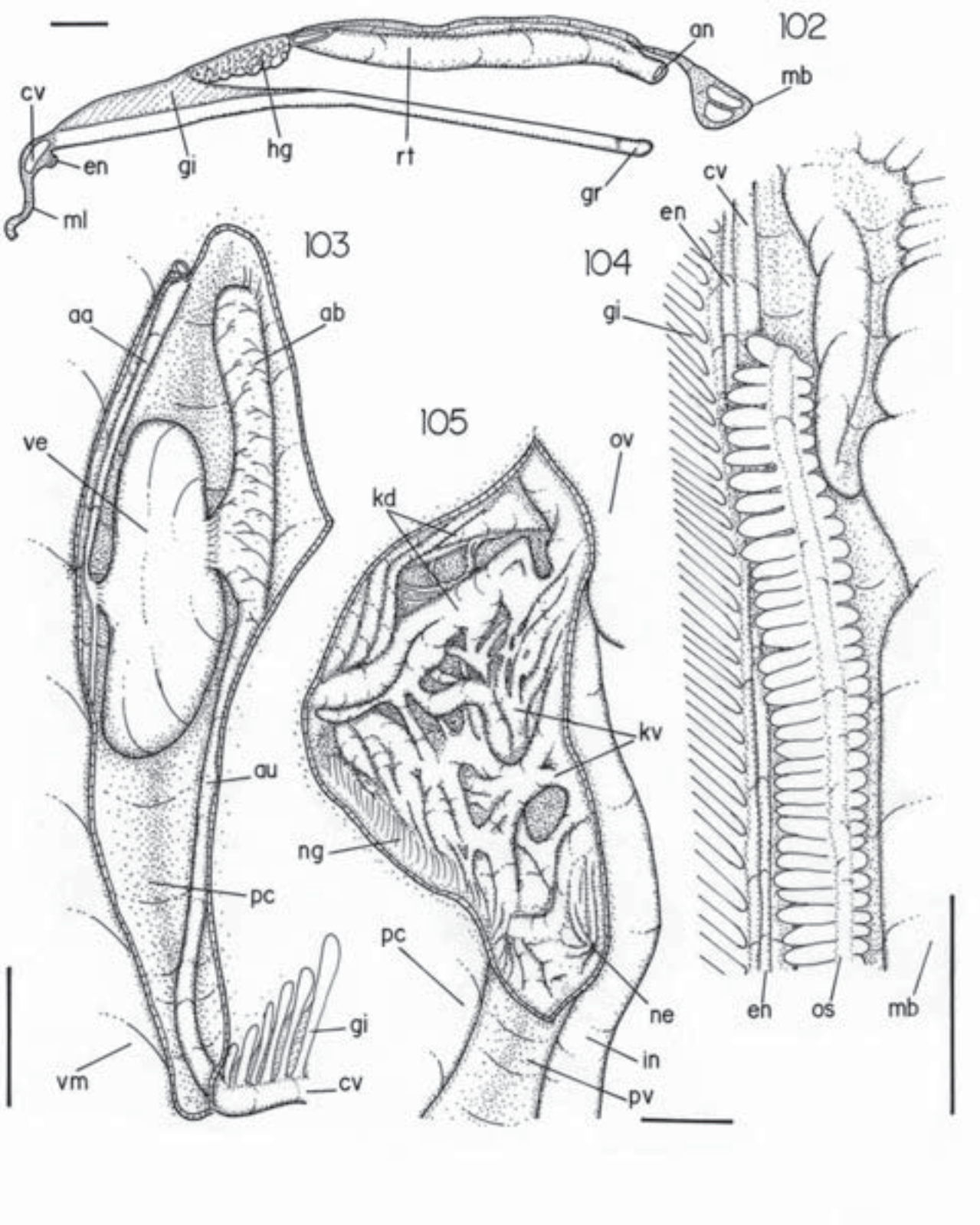
Description.

Shell (Figs. 1-3). Characteristic shell with dorsal surface covered by projected, scale-like spines; however spines presence, distribution and density very variable. Septum as seen in fig. 2. Other details in Hoagland (1977: 365).

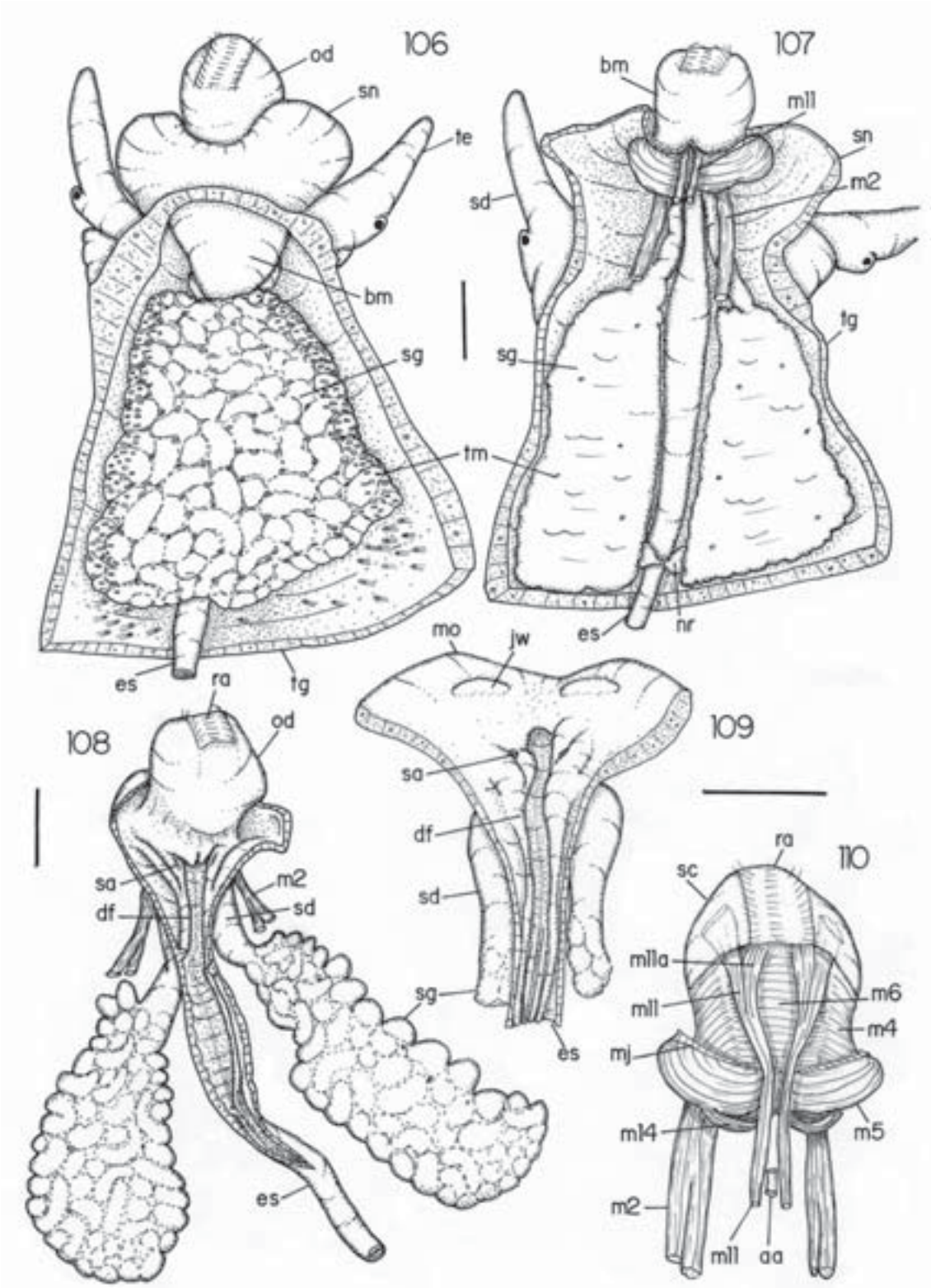
Head-foot (Figs. 98, 101, 106, 107). Head outstanding, preceded by long (about same length as foot), dorso-ventrally flattened, neck-like region (Figs. 98, 101). Snout-proboscis slightly short and cylindrical, with capacity of retraction and partial invagination of about half of this length within haemocoelic cavity (Figs. 106-108). Tentacles long, stubby, with basal half clearly broader than distal half. Eyes dark, located on small ommatophores half-way along tentacle's lateral margin, just where they narrow. Neck-like region with pair of lateral, flattened lappets (nuchal lobes); left expansion narrower than right expansion; right expansion brings low food groove along its dorsal limit with head; sperm groove of males (described below) run externally along food groove (Fig. 101). Ventral surface of neck-like region forming additional, anterior sole, which also contacts substrate (Fig. 98). Foot very ample (occupies about ¾ of shell ventral surface), dorso-ventrally greatly flattened; shell septum as dorsal foot limit. Mantle fuses with dorsal surface of foot and protrudes beyond its borders. Furrow of pedal glands transversal, in anterior margin of foot; this anterior margin of foot covers ventrally posterior region of neck ventral surface (Fig. 98). Columellar muscle reduced, contours anterior border of shell septum, more concentrated at right (Fig. 101); in this right region keeps small scar in shell (Fig. 2). Inner haemocoel cavity narrow, running approximately in



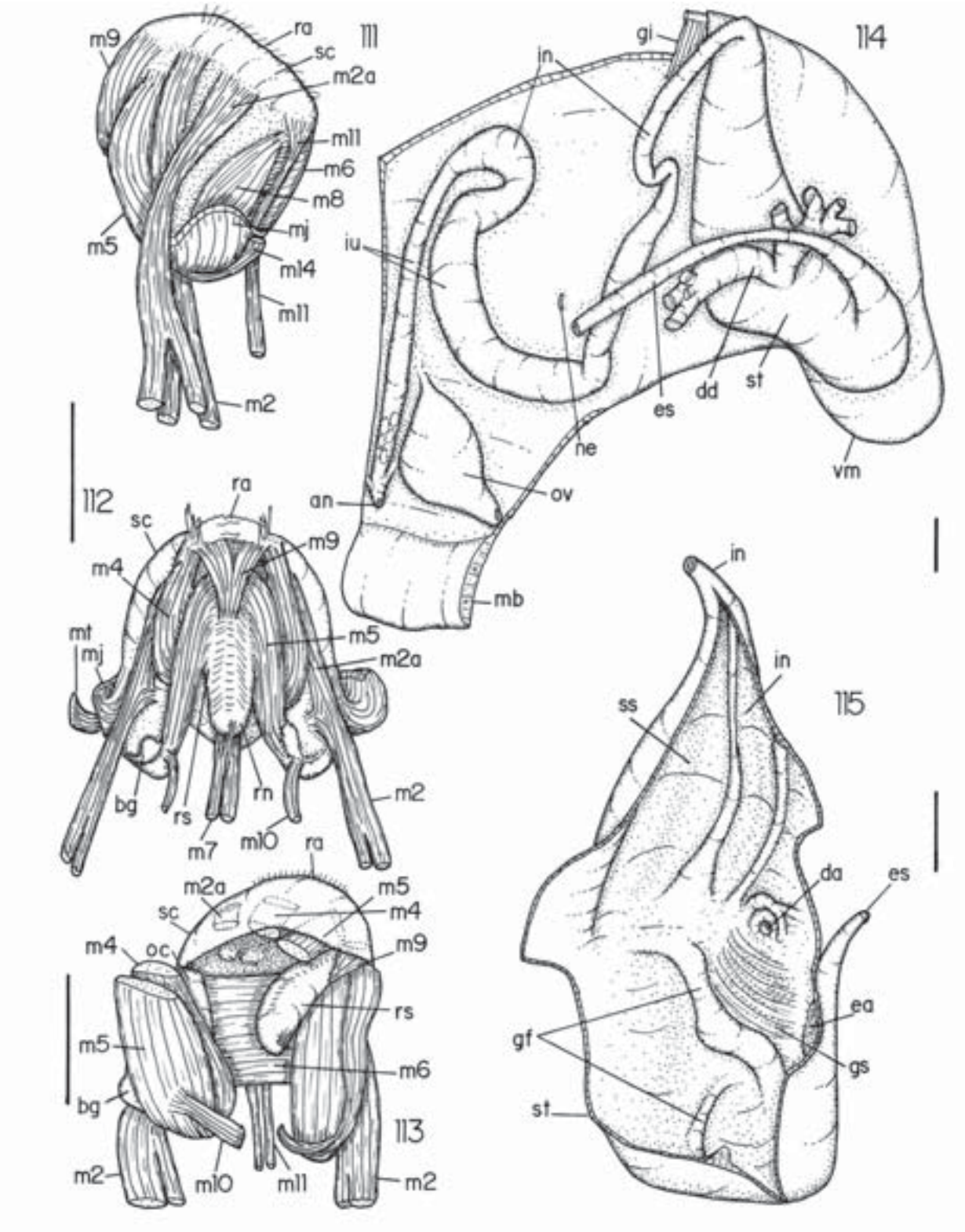
Figures 98-101, *Bostrycapulus aculeatus* anatomy: **98**, whole female, ventral view; **99**, female extracted from shell, dorsal view; **100**, pallial cavity and visceral mass, ventral view, anterior-ventral region of visceral mass deflected for exposure of whole pallial cavity; **101**, head-foot, female, dorsal view, visceral mass and pallial organs extracted. Scales = 2 mm.



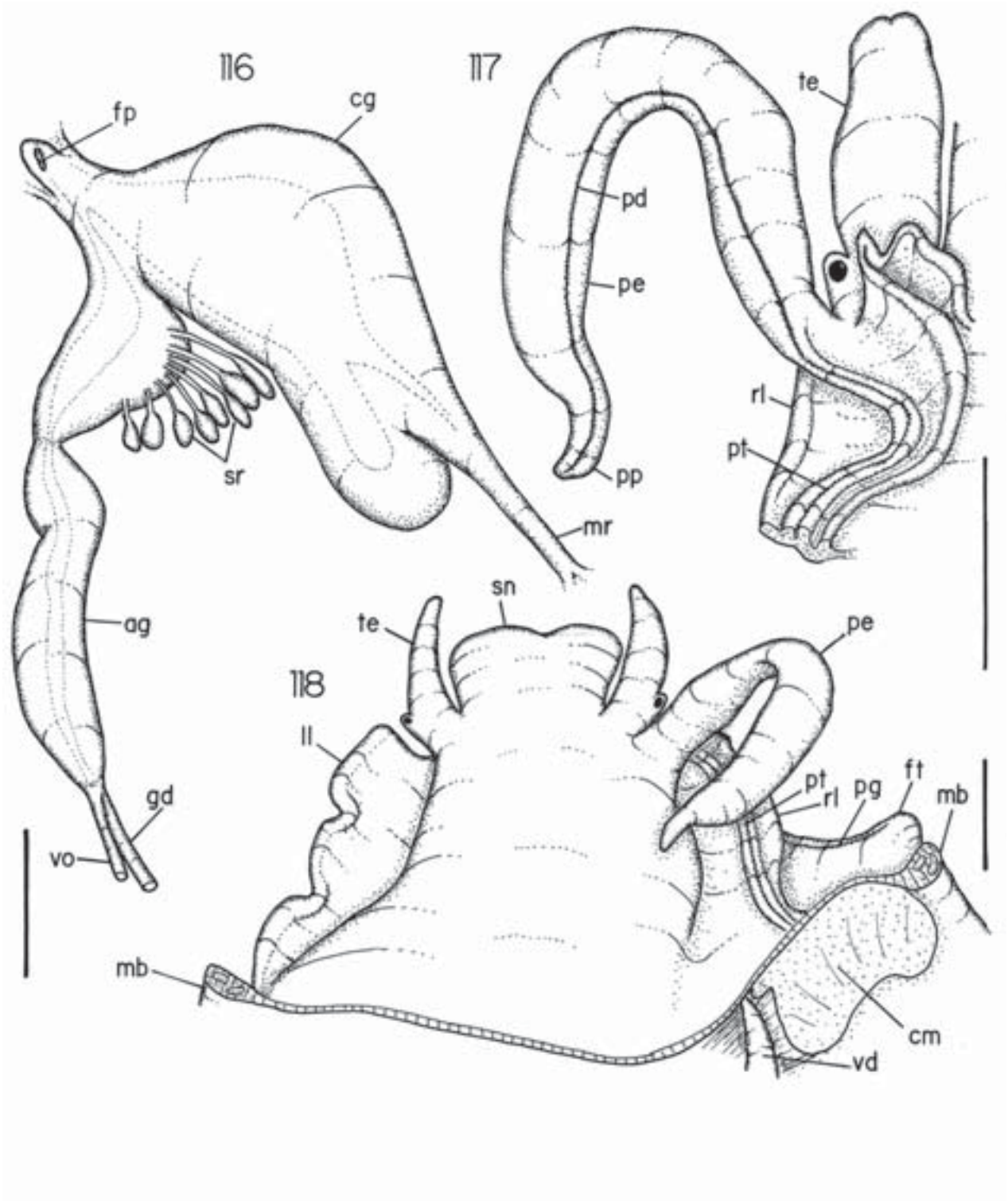
Figures 102-105, *Bostrycapulus aculeatus* anatomy: **102**, pallial cavity roof, transversal section in its middle portion, just parallel to rectum; **103**, pericardium, ventral view, ventral pericardium wall removed to show inner structures; **104**, pallial cavity, detail just in right region of osphradium; **105**, kidney and adjacent structures, ventral renal wall part removed and part deflected to right with inner surface exposed. Scales = 1 mm.



Figures 106-110, *Bostrycapulus aculeatus* anatomy: **106**, head and haemocoel, ventral view, foot and neck ventral surface removed; **107**, same, snout opened ventrally with its walls deflected, ventral portion of salivary glands and net of transversal muscles extracted for exposure of esophagus; **108**, foregut, ventral view, buccal mass and anterior esophagus opened longitudinally; **109**, dorsal wall of buccal mass, ventral view, odontophore and septum between it and esophagus removed; **110**; odontophore, dorsal view. Scales = 1 mm.



Figures 111-115, *Bostrycapulus aculeatus* anatomy: **111**, odontophore, lateral-left view; **112**, same, ventral view, most of muscles deflected laterally; **113**, same, right muscles (left in fig.) deflected to exposure of dorsal structures, radular sac and cartilage in lateral view; **114**, digestive tubes, ventral view, seen if all other structure were transparent, part of adjacent pallial cavity roof also shown; **115**, stomach, ventral view, inner surface exposed by a middle longitudinal incision. Scales = 1 mm.



Figures 116-118, *Bostrycapulus aculeatus* anatomy: **116**, pallial oviduct, ventral view; **117**, penis and adjacent structures of head-foot, ventral view; **118**, head-foot, anterior region of male, dorsal view, visceral mass and pallial organs removed. Scales = 1 mm.

center of neck region. Inner space almost all filled by salivary glands (described below) and great quantity of transversal, very slender muscular fibers; these fibers connect ventral surface of dorsal haemocoel wall with dorsal surface of its ventral wall, inclusive through salivary glands (Figs. 106, 107). No vestiges of operculum even in very young specimens.

Mantle organs (Figs. 99, 100, 102, 104). Mantle border very thick, slight hollow due to calibrous collar sinus (Fig. 102). Mantle border surrounds entire shell ventral margin, free in anterior half and attached to foot borders in posterior half. Mantle border without appendages, but entirely edged by series of minute repugnatorial glands; these glands are elliptical in form with a small duct turned externally; side by side with each other, sub-terminally in mantle edge (see fig. 164 of *C. fornicata*). Mantle border with special arrangement of folds in middle region of pallial cavity aperture, broad furrow beginning in gill anterior extremity, runs towards left and finishes about in right third part of osphradium level (Fig. 104). Dorsal shell muscle well developed (Fig. 99: dm), origin small, in about middle-right region of shell, just anterior to septum; fibers run anteriorly, fan-like, insertion in adjacent anterior region of dorsal surface of pallial cavity. Lateral shell muscle (Figs. 99, 100: lm) small, fan-like, located close to mantle border right side, just in region where pallial cavity penetrates shell septum chamber. Pallial cavity aperture occupies about 2/3 of anterior half of shell border turned to right (if shell compared with a clock, in dorsal view and with head occupying 12 hour, pallial aperture begins at 10 and finishes at 3 o'clock) (Fig. 98). Pallial cavity deep, broad, triangular, arched and dorso-ventrally flattened. Anterior extremity of pallial cavity slightly larger than its aperture because of closure at left and right extremities produced by fusion of mantle and foot. Gradually, pallial cavity narrows towards posterior, penetrating at left of visceral mass (described below); cavity length about 2/3 of total length of animal (Figs. 99, 100). Osphradium long, bipectinate, located between anterior half of gill and mantle border, occupying about middle region of pallial aperture somewhat perpendicular to longitudinal axis of animal body (Figs. 100, 104). Osphradium length little more than 1/3 of pallial aperture length, slightly flattened dorso-ventrally, attached to mantle separated from gill structures. Osphradium leaflets rounded, somewhat thick, right (posterior) leaflets longer than left (anterior) leaflets; right leaflets cover partially adjacent region of ctenidial vein (Fig. 104). Osphradium ganglion broad. Gill very large, its base somewhat narrow, edging anterior and left margin of pallial cavity almost its entire length; anterior gill extremity in right-anterior region of pallial cavity aperture, near to its right limit, on thick mantle border; gill posterior extremity in posterior end of pallial cavity (Fig. 100). Gill filaments triangular at their base, with very long, almost straight, stiff rod turned to right (Fig. 102); rods extend about twice length of their triangular, membranous base; these rods begin in ctenidial vein region, in left margin of cavity roof and touch food groove of head-foot in right margin of cavity floor; rod apex rounded and preceded by thicker region. Gill filaments connected to each other with cilia, mainly of their thicker apical region, maintained in somewhat firm position. Gill filaments longer in central gill region, shortening gradually in both extremities; gill anterior extremity, with short filaments, suddenly turns forwards, located on mantle border (Fig. 100). Ctenidial vein calibrous, with uniform width along its length. Endostyle well-developed (Figs. 100, 102: en), yellowish, somewhat narrow glandular ridge located in middle level of ventral surface of ctenidial vein all along its length. Hypobranchial gland whitish, slightly developed, with oblique superficial furrows; occupies surface between gill and visceral mass. About 1/3 of visceral mass encroaches in pallial cavity roof (Figs. 99, 100), occupying about 1/3 of this area in posterior-right region; pericardium and kidney posteriorly; a long intestinal loop, anus and pallial oviduct anteriorly (described below).

Visceral mass (Figs. 99, 100) A dorso-ventrally flattened cone introduced in shell chamber produced by septum (Fig. 2); this thin calcareous septum separates visceral mass from dorsal surface of foot. Left and anterior region of visceral mass region occupied by pallial cavity. Remaining regions of visceral mass with stomach as central structure, immediately surrounded by digestive gland (except in some ventral and dorsal areas). Gonad surrounds digestive gland externally. All structures described with more details below. Visceral mass still encroaches right-posterior region of pallial cavity roof as described above, and possesses another ventral flap in pallial cavity floor. Anterior extremity of visceral mass ventral flap just in shell septum anterior border, covering columellar muscle (Fig. 100).

Circulatory and excretory systems (Figs. 99, 103, 105). Pericardium very long, somewhat perpendicular to longitudinal axis of animal (Fig. 99); begins very narrow, just in posterior extremity of gill, in posterior-left end of pallial cavity; runs edging anterior margin of visceral mass part encroached in pallial roof, gradually enlarges; finishes in about middle level of this region of visceral mass, near to median line. Pericardium limits: 1) anterior and ventral the pallial cavity; 2) posterior the visceral mass (gonad generally); 3) dorsal the mantle and 4) right the kidney. Auricle thin walled and very long, runs all along pericardium length attached to its anterior and dorsal inner surfaces (Fig. 103); connects with ventricle approximately between its middle and right third parts; auricle has, then, broad portion beyond ventricle connection as blind sac (Fig. 103: ab). Ventricle elliptical, very muscular; its connection with auricle located about in middle region of its anterior surface; origin of aortas in opposite side. Anterior aorta broader and running towards opposite side than posterior aorta. Anterior aorta runs towards right, edging posterior inner pericardium surface; afterwards penetrates head haemocoel. Kidney well developed, occupying about half area of visceral mass within pallial

cavity (Figs. 99-100). Kidney limits: 1) dorsal mantle; 2) ventral and lateral-left pallial cavity; 3) posterior-right visceral mass (gonad generally); 4) posterior-left pericardium; 5) anterior intestinal loop; 6) lateral-right intestine and oviduct (when present). Kidney mostly hollow, with pair of very irregular lobes (Fig. 105). Ventral lobe with about four transverse folds attached to right half of posterior renal wall. Dorsal lobe larger, occupying most of dorsal and lateral surfaces; bears several irregular, anastomozed folds; these folds in general towards adjacent intestinal loop, where there are several transversal folds; part also covers ventral surface around nephrostome. Nephridial gland in renal limit with pericardium, presents series of transversal, narrow folds connected with dorsal renal lobe (Fig. 105: ng). Nephrostome a very small slit in left region of ventral wall (Fig. 100).

Digestive system (Figs. 106-114). Snout-proboscis short and broad, with partial capacity of retraction inside haemocoel in small rhynchocoel (Figs. 106-108). Pair of narrow ventral proboscis retractor muscle immerse in proboscis wall. Mouth longitudinal, in center of anterior proboscis surface. Buccal mass very large, occupying most of proboscis inner space. Buccal mass with total protraction and invagination capacity. Jaw plates in dorsal wall of buccal mass, thin, broad laterally, short longitudinally (Fig. 109). Pair of dorsal folds broad and tall, begin posterior to jaws; dorsal chamber between both folds slight deep. Odontophore somewhat large, most of buccal mass volume. Odontophore muscles (Figs. 110-113): **m1**) jugal muscles, several very narrow muscles connecting buccal mass with adjacent wall of snout, more concentrated anteriorly around mouth; **m1a**) pair of dorsal protractor muscles, narrow, thin and superficial, origin in anterior-dorsal region of mouth, close to median line, insertion in posterior-dorsal-lateral region of odontophore; **m2**) pair of retractor muscle of buccal mass (retractor of pharynx), broad, origin in lateral-ventral region of haemocoel just posterior to snout, run towards anterior, insertion in lateral-posterior-dorsal region of odontophore cartilages; **m2a**) pair of dorsal tensor muscles of radula, continuation of m2 after insertion in cartilages, run towards anterior, insertion in subradular cartilage in middle region of its dorsal inner surface; **mt**) dorsal transversal muscle or ventral approximator muscle of cartilages, connects dorsally both posterior-dorsal-lateral surfaces of cartilages, lies between superficial membrane which covers odontophore and tissue on middle region of radula (to); **m4**) pair of median dorsal tensor muscle of radula, very large and thick, origin in ventral-middle-posterior region of odontophore cartilages, run towards medial, contours medial-ventral surface of cartilages, run on their dorsal surface, insertion in subradular cartilage dorsal-posterior-medial extremities; **m5**) pair of median radular tensor muscle, thick, origin in median-posterior-dorsal region of odontophore cartilages, just by side of m2 insertion and m2a origin, cover perpendicularly m4 middle region, run towards medial, insertion along radular sac on both sides (each m5 branch covers a side of radular sac, medially and dorsally); **m6**) horizontal muscle, very thin, unites anterior half of odontophore cartilages, inserting on their dorsal margin; **m7**) pair of ventral tensor muscle of radula, thin and narrow, origin in haemocoel ventral inner surface in level just posterior to buccal mass, close to median line, run towards anterior penetrating in membrane which covers ventral surface of odontophore, gradually increase like thin fan, insertion in median level of subradular cartilage ventral surface (not in its border); **m7a**) secondary medial branch of m5 inserted just in radula ventral border; **m8**) pair of strong muscles origin in posterior-dorsal-lateral region of odontophore cartilages just by side of insertion of m2, run attached to dorsal margin of odontophore cartilages, insert in their anterior-dorsal region close to horizontal muscle (m6); **m9**) pair of dorsal-medial tensor muscle of radula, broad and thin, origin along dorsal-median surface of radular sac (in its region internal to odontophore), cross to dorsal surface, insert in dorsal-ventral border of subradular cartilage; **mj**) jaws and peribuccal muscles, somewhat thick, surround lateral and dorsal wall of buccal mass, origin around mouth, insertion in middle level of lateral and dorsal wall of odontophore; **m11**) small impair muscle, origin in middle-ventral region of mouth, runs towards posterior in median line, insertion ventral in radula (within radular sac) like fan in region anterior to radular nucleus; **m14**) pair broad and thin, origin in posterior-dorsal region of odontophore, close to m2 and m5 origins, runs towards ventral and anterior, insertion in snout inner ventral surface in about middle level of odontophore; **to**) tissue covering middle region of radula within odontophore, in its dorsal surface. Radula short, little more than odontophore length.

Radula (Fig. 54): **rachidian** tooth tall, narrow, central cusp large and sharp pointed , secondary cusps vary from two to three pairs decreasing towards lateral, no basal cusps but pair of lateral reinforcements on its borders; **lateral tooth** broad, curved internally, with about eight triangular inner cusps, second cusp larger, apical, turned towards median, cusps decrease towards lateral, disappear about in middle region of tooth, remainder a slight thick border; **marginal teeth** long, curved, tall, pointed tip, about six cusps in their inner-apical margin; inner marginal tooth with about double width than outer marginal tooth. Pair of buccal ganglion large, close to each other near median line (Fig. 112), located between buccal mass and adjacent esophagus. Salivary glands very large, branched, occupy most of inner space of haemocoel, clustering around esophagus (Figs. 106-108). Several narrow transversal muscles unite internally dorsal and ventral surfaces of haemocoel, passing through salivary glands (tm). Salivary glands posterior limit close to visceral mass; neither pass through nerve ring. Ducts of salivary glands broad, run in dorsal surface of buccal mass, penetrate in adjacent buccal mass wall in very short distance, apertures small in anterior region of dorsal folds of buccal mass (Figs. 108, 109).

Esophagus (Figs. 107-109) narrow and long; anterior esophagus inner surface with pair of broad folds. Middle esophagus with pair of narrow folds (continuation from those of anterior esophagus) and slight broad glandular chamber. Posterior esophagus inner surface with only 4-5 longitudinal, narrow, similar sized folds. Stomach (Figs. 114, 115) slight conical, large, occupying about half of visceral mass size; esophagus inserts in left side of its posterior region, close to shell apex. Duct to digestive gland about in middle region of stomach ventral surface; highly branched. Stomach gradually narrowing towards anterior and left, arriving close to left-posterior extremity of pallial cavity. Stomach inner surface (Fig. 115) with pair of broad (laterally) and short (longitudinally) folds, both posterior to esophagus insertion and disposed slightly orthogonal to each other. Among a fold, esophagus insertion and digestive gland aperture a series of very narrow, transversal folds marking somewhat elliptical gastric shield. Anterior half of stomach with pair of slight tall, longitudinal folds; anterior region between both folds smaller than anterior region; former region as intestinal branch of stomach; broader (posterior) region as style sac, but without preserved crystalline style. Digestive gland pale brown in color, surrounds stomach except some areas in dorsal and ventral surfaces.

Intestine narrow and sinuous (Figs. 99, 100, 114); runs in anterior border of visceral mass from left to right, initially in its ventral region. Near median line it crosses to dorsal region and runs up to right-anterior extremity of visceral mass (Fig. 114). In this region it runs towards left and becomes broader, surrounds right and anterior border of kidney, suddenly runs towards right and runs parallel to preceding loop. Anus small, siphoned, located in right region of pallial cavity close to mantle border. Intestine distal loops replete of several somewhat small, elliptical fecal pellets.

Genital system. **Development**. Protandric hermaphrodite, most of small specimens, up to 9 mm, males. However some small specimens apparently develop to female without male phase. Other details in Hoagland (1983, 1986).

Male (Figs. 117, 118). Only small specimens are male (up to 6 or 7 mm). Testis orange in color, located in anterior region of visceral mass. Seminal vesicle convoluted, brown in color, located in anterior-right extremity of visceral mass, gradually narrows and becomes very slender tube that opens in right-posterior-ventral region of pallial cavity. A shallow groove runs from this aperture to penis base, in pallial floor near right margin of head. Sperm groove more clear and deep anteriorly. Penis long (about twice tentacle length), curved; suddenly narrows before tip producing papilla about half width of penis. Penis duct opened (groove), runs in middle region of penis ventral surface until papilla tip.

Female (Fig. 116). Ovary pale brown, surrounds digestive gland, more concentrated in anterior region of visceral mass. Visceral oviduct very narrow, runs from left to right in anterior border of visceral mass. Gonopericardial duct well-developed, slightly broader than visceral oviduct; origin in right-ventral extremity of pericardium, runs ventral to visceral glands encroached in pallial cavity, inserts in posterior extremity of pallial oviduct jointed with insertion of visceral oviduct. Pallial oviduct relatively small, located in right-anterior end of pallial cavity (Figs. 99-100). Albumen gland long, slight broad, whitish, walls thick glandular; located in anterior-right extremity of visceral mass. Capsule gland with two branches. First branch (cd1) as continuation of albumen gland, marked by constriction and sudden increase of its walls; in posterior surface of this branch of capsule gland, a series of about eight impair vesicular seminal receptacles, which increase towards anterior. Each vesicle with elliptical tip and long, slender, cylindrical duct. Second branch of capsule gland (cd2) very larger, a blind-sac with thick glandular, irregular walls; inner lumen broad, dorso-ventrally flattened. Both branches of capsule gland converge to genital pore located in right extremity of pallial cavity, close to mantle border and right of anus. Genital pore in form of small, short papilla. Other details in Hoagland (1986, fig. 3).

Nervous system. Similar as described for following species.

Habitat. Almost sessile, under rocks, corals and other hard substrates, from intertidal to 46 m depth.

Distribution. From North Carolina to Argentina. Is referred also as worldwide, certainly by anthropogenic dispersion.

Measurements of shells (in mm). MZSP 28672 ♀1, 23.3 by 6.2; ♀2, 21.9 by 5.4; MZSP 30812,♀, 28.0 by 6.7; MZSP 30814,♂, 9.1 by 4.2.

Material examined. SPAIN; **Alicante**, Alicante Harbor, Mediterranean Sea, 38 specimens, ANSP A10151 (04/iv/1981, Ex. K.E. Hoagland, H. Zibrowius). UNITED STATES OF AMERICA; **Hawaii**, Oahu, Honolulu Harbor, MZSP 29201, 10 specimens (ix/1997, R. DeFelice & S. Coles col., F. Moretzsohn leg.). BRAZIL; **Bahia**; Salvador; Ribeira beach, MZSP 28494, 5 specimens (Simone col., 24-25/ii/1997), Banco da Panela, 16-20 m depth, MZSP 28455, 10 specimens (Simone col., 26/ii/1997); **Rio de Janeiro**; Angra dos Reis, MZSP 30812, 12 specimens (sta. 132, 12/v/1966); **São Paulo**; Ubatuba, 23°25'S 44°52'W, 21 m depth, MZSP 30814, 11 specimens (sta. 27, o.t., 21/iv/1986), 23°45'S 45°00'W, 46 m depth, MZSP 30813, 14 specimens (sta. 11, 20/iv/1986); São Sebastião, Barequeçaba beach, MZSP 28608, 3 specimens (Simone col., 16/v/1997), MZSP 28672, 3 specimens (Simone col., 26/x/1996). AUSTRALIA; **New South Wales**, Sydney Harbor, 33º51'S 151º13'E, ANSP A11991, 13 specimens (28/i/1971, W.F. Ponder col.). R. V. W. Besnard sta. 414, 50 m depth, MORG 18033a, 1 female without spines (1/xi/1968).

Discussion. Specimens of *B. aculeatus* are extremely sedentary, as many other calyptraeids, they do not move to

eat (they are filter feeders), for copulation (protandric hermaphrodites), nor to lay eggs (they brood). However, the species is distributed worldwide in the tropics (Hoagland, 1977: 365), and subtropics. To examine these apparently incongruent data, specimens from several parts of the species distribution were selected for comparative anatomical study. Despite some small differences, the separation of the samples in specific level was not possible, at least based on morphology. Having as base the Brazilian specimens, the specimens from Australia (ANSP A11991) generally have males possessing broader, longer and flattened penis; those from Hawaii (MZSP 29201) generally have "V"-shaped, concave shell septum border and shorter stomach; and those from Spain (ANSP A10151) generally have deeper shell without spines and some specimens possess narrow posterior duct to digestive gland from stomach. However no character was constant in all specimens of the lot, and these are thus regarded as examples of intraspecific variation. It is interesting to note that all specimens found in other places but Western Atlantic were found close to harbors, which suggests anthropogenic introduction. Several anomalies were found in some specimens from these localities. There were several functional females with long penises, the anterior duct to digestive gland in stomach present and a specimen (MZSP 29201) with a monopectinate osphradium.

B. aculeatus has natural affinity with the *Crepidula* species, and could be maintained in this genus, however, based on the quantity of morphological differences found and the availability of a generic taxon, the revalidation of *Bostrycapulus* is preferred. The authors of the genus (described as a subgenus of *Crepidula*), Olsson & Harbison (1953: 279-280), explored well the conchological attributes of *Bostrycapulus* among the remainder subgenera of *Crepidula*. The present study adds to the list of characters 1) the bipectinate osphradium, 2) the lack of posterior duct to digestive gland in stomach and 3) the different fashion of the pallial oviduct.

Genus *Crepidula* Lamarck, 1799

(Type: *Patella fornicata* Linné, 1758)

Crepidula aff. *plana*,1822

(Figs. 4, 7, 60-62, 119-140)

Synonymy part in Hoagland (1977: 389). Complement:

Crepidula plana: Hoagland, 1984: 607-621 (molecular) (part); Rios, 1985: 59 (pl. 21, fig. 267); 1994: 71 (pl. 24, fig. 272) [non Say, 1822].

Crepidula (Ianacus) plana: Rios, 1970: 56; 1975: 65 (pl. 17, fig. 260); Oliveira et al., 1981: 112 [non Say, 1822].

Description.

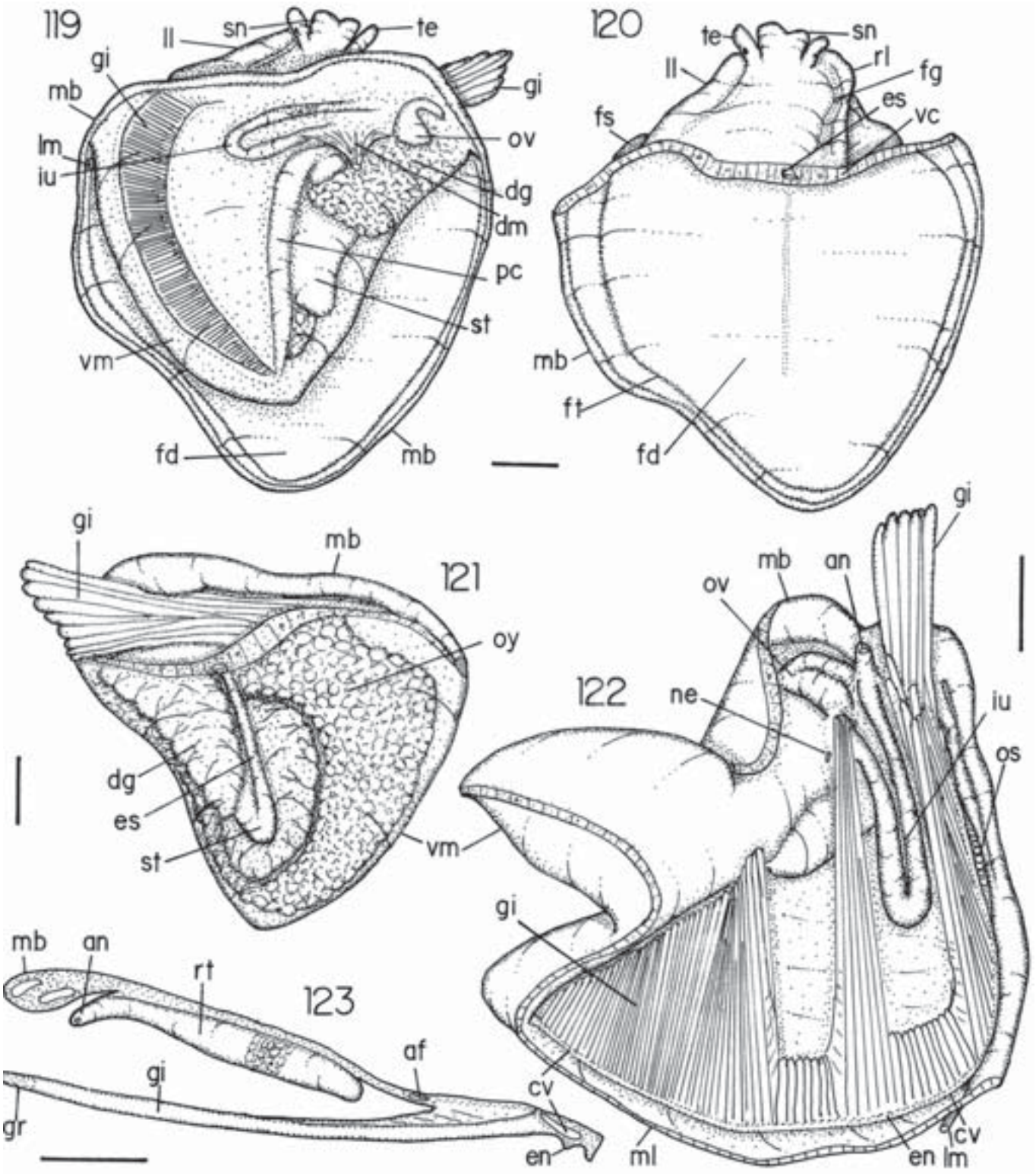
Shell (Figs. 4, 7). Color white, sculptured growth lines, plane to convex. Septum sometimes protrudes beyond ventral surface of shell. Other details similar to data of Hoagland (1977: 389, fig. 20).

Head-foot (Figs. 119, 120, 128). General characters very similar to those of preceding species, distinctive and notable features following. Foot region ventral to septum ampler (about twice head and neck areas) and thinner; clear longitudinal inner sinus runs in median line (Fig. 120). Head proportionally smaller, with less than ¼ of animal width. Tentacles without ommatophores; tip weakly bifid in retracted condition. Eyes dark, also located in about middle level of tentacles. Neck ventral surface, lappets and food groove also present. Columellar muscle smaller, very thin and narrow. Net of dorso-ventral muscles of haemocoel present, but united in two masses parallel to esophagus (fig. 128: tm), separated from salivary glands.

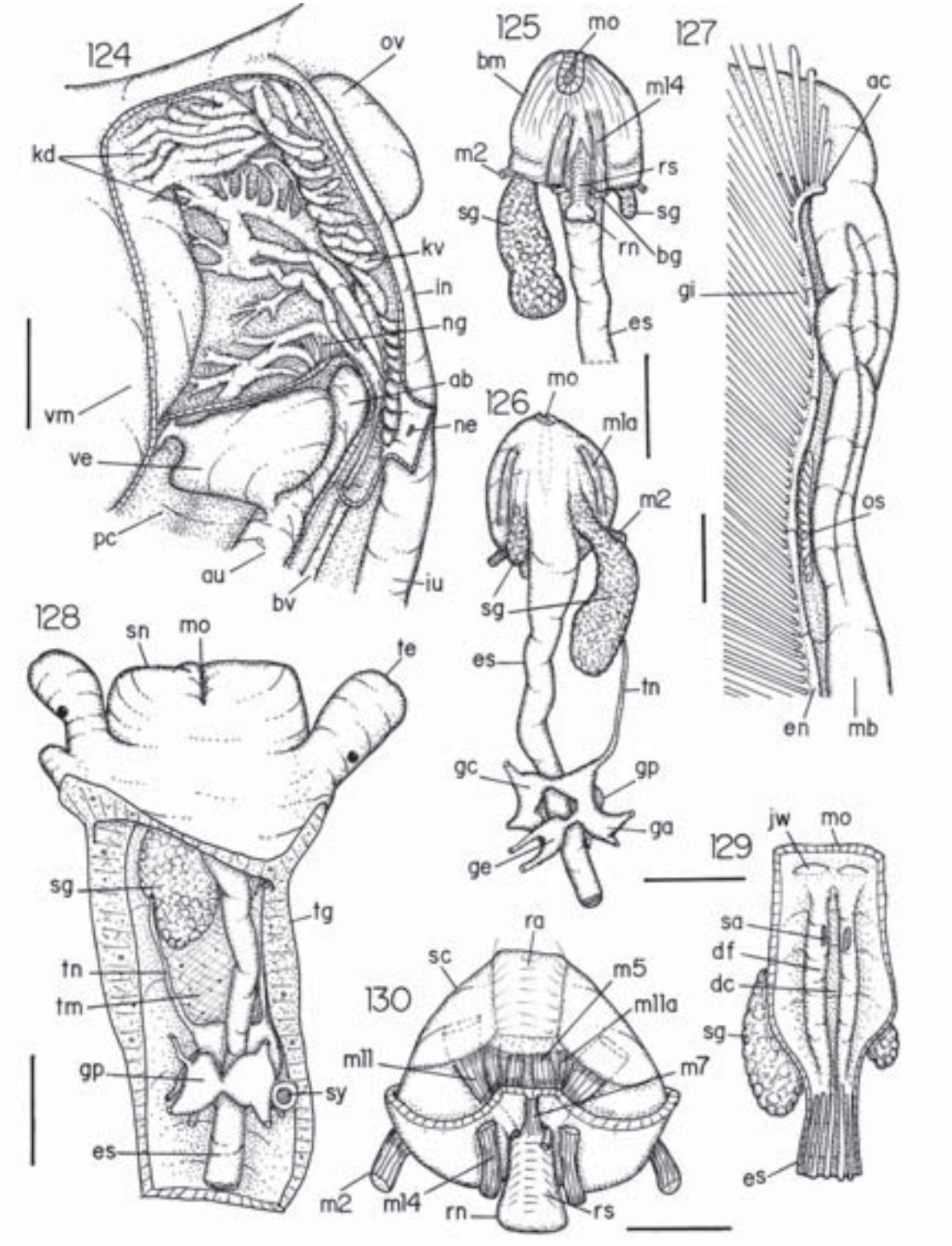
Mantle organs (Figs. 119, 122, 123, 127). Characters in general similar to those of preceding species, distinctive and notable characters following. Free mantle border broader, mainly those parts attached to foot sole. Repugnatorial glands also present. Dorsal shell muscle developed. Lateral shell muscle very narrow. Pallial cavity deeper, with about ¾ of animal length, its posterior limit close to posterior limit of visceral mass (Figs. 119, 122). Pallial aperture, if animal compared with a clock, begins at 10 and finishes at 2 o'clock. Special arrangement of folds of mantle edge in middle region of pallial cavity aperture shown in fig. 127. Osphradium very small (length about 1/8 of pallial cavity aperture width), situated about in middle level of pallial aperture parallel to mantle border (Figs. 122, 127). Osphradium monopectinate, with about 15 slight thick leaflets of rounded tip. Gill very large, similar to that of *B. aculeatus*, including long rod of filaments, thicker tip and slight narrow base. Gill anterior end on mantle border, weakly arched forwards, located between middle and right third parts of pallial aperture. Ctenidial vein and endostyle (Fig. 123) as in preceding species. Hypobranchial gland very thin, inconspicuous. About 1/3 of visceral mass encroaches in pallial cavity as in anterior species; some structure described below.

Visceral mass (Figs. 119, 121). Very similar characters to that of preceding species.

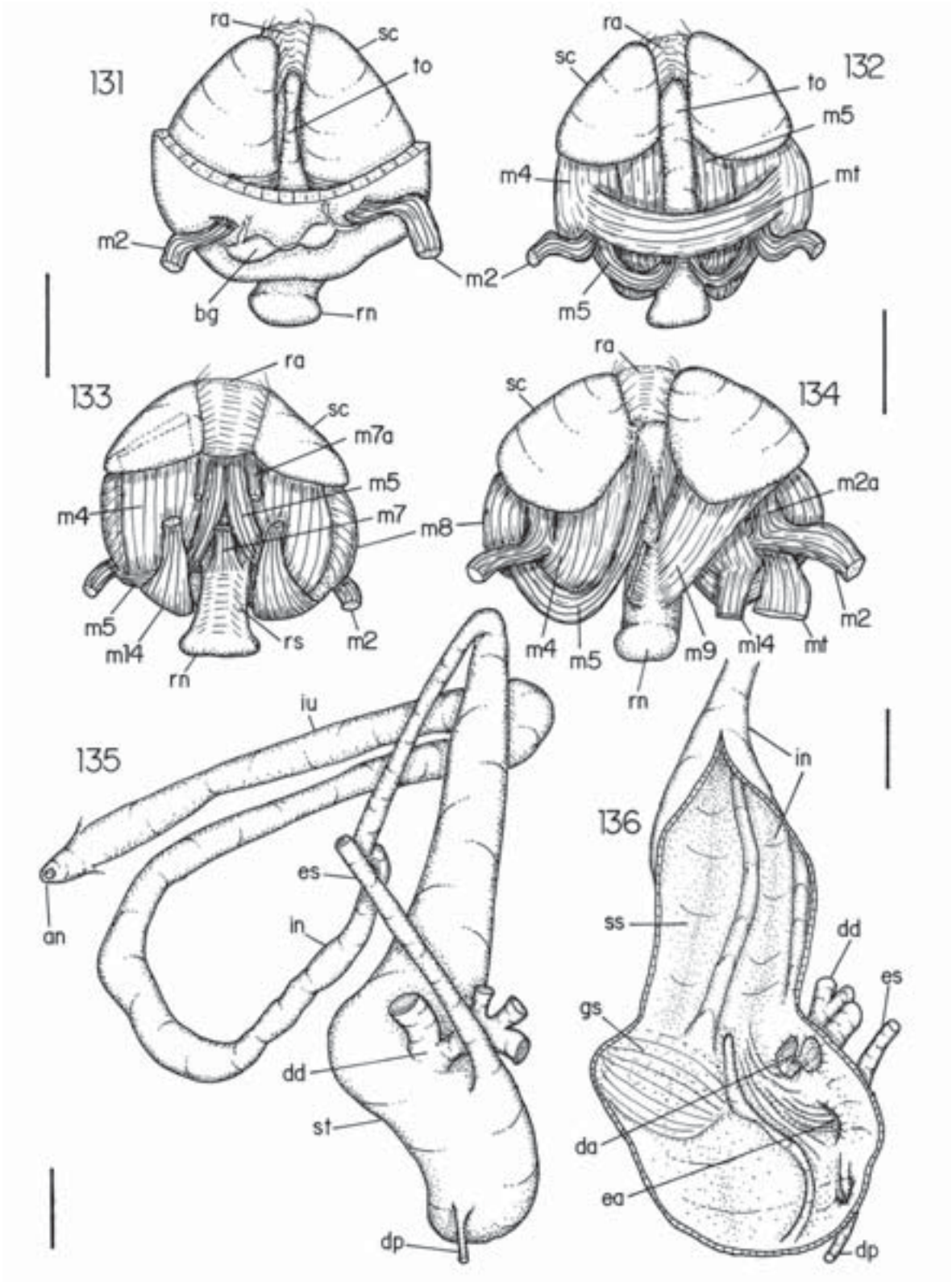
Circulatory and excretory systems (Fig. 124). Heart very similar to that of *B. aculeatus*, with very long auricle running anterior-left margin of visceral mass (encroaches on pallial cavity) and with its portion as blind-sac beyond ventricle. Kidney situation and limits similar to those of *B. aculeatus*. Inner renal tissue arrangement in two lobes, connected to each other. Ventral lobe covers posterior surface of rectum, bears many transverse, slight, tall, glandular folds. Dorsal lobe more concentrated at right, covers almost whole dorsal inner surface, bears some irregular, slight transverse, glandular folds. Nephridial gland small, bears several trans-



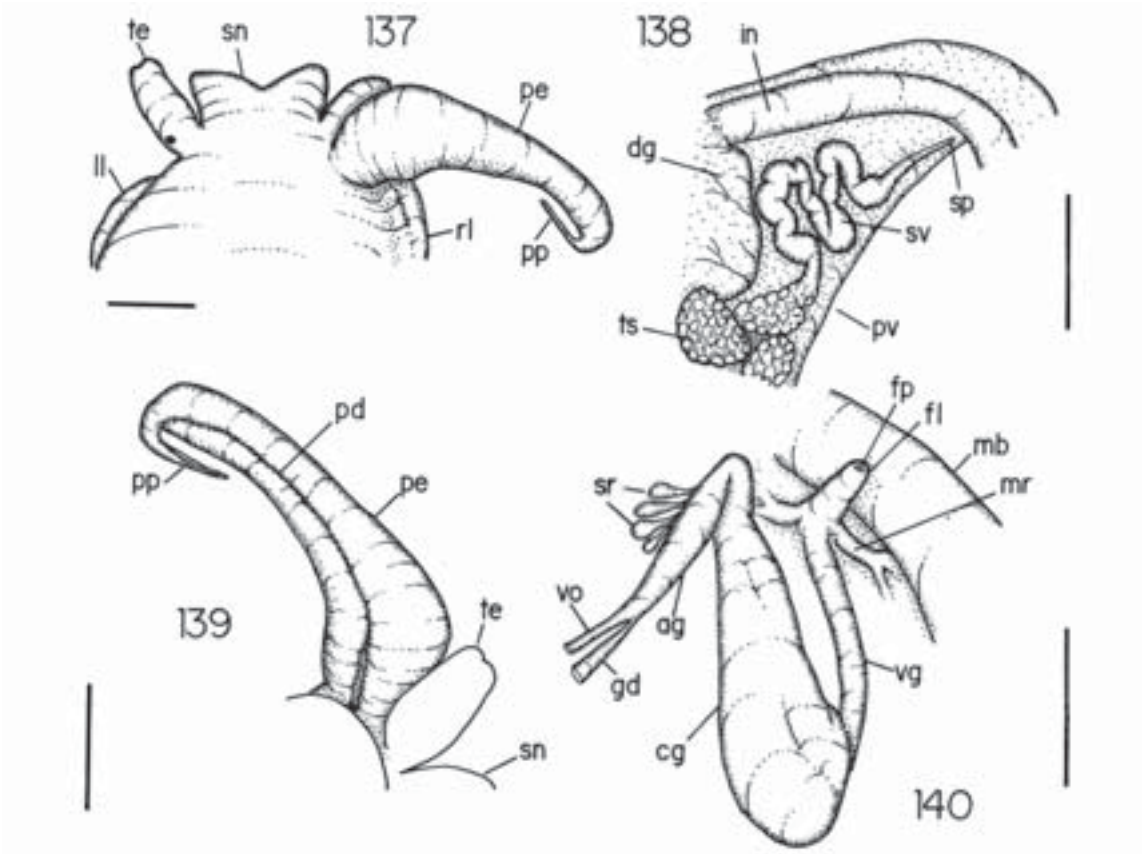
Figures 119-123, *Crepidula* aff *plana* anatomy: **119**, female extracted from shell, dorsal view; **120**, head-foot, female, dorsal view, visceral mass and pallial organs removed; **121**, visceral mass and pallial cavity extracted from head-foot, ventral view; **122**, same, ventral view, anterior-ventral region of visceral mass deflected to show pallial roof structures, some portions of gill filaments extracted to show strictures dorsal to them; **123**, pallial cavity roof, transversal section in its middle level, just parallel to rectum. Scales = 2 mm.



Figures 124-130, *Crepidula* aff *plana* anatomy: **124**, kidney and adjacent structures, including pericardium, ventral view, ventral wall of kidney and pericardium almost entirely extracted (except a small, deflected portion adjacent to nephrostome); **125**, buccal mass and adjacent esophagus, ventral view; **126**, same, dorsal view, nerve ring also shown; **127**, pallial cavity roof, ventral view, detail of anterior gill extremity and osphradium regions; **128**, head and haemocoel, ventral view, foot and neck ventral surface extracted; **129**, dorsal wall of buccal mass, ventral view, odontophore and septum between it and esophagus extracted; **130**, odontophore extracted, ventral view;. Scales = 1 mm, except 130 = 0.5 mm.



Figures 131-136, *Crepidula* aff *plana* anatomy: **131**, odontophore, dorsal view, **132**, same, part of superficial tissue extracted; **133**, same, ventral view; **134** same, dorsal view, some of muscles sectioned and deflected to show inner structures; **135**, digestive tubes seen if adjacent structures were transparent, ventral view; **136**, stomach, ventral view, its inner surface exposed by a middle longitudinal section. Scales 131-134 = 0.5 mm, 135-136 = 1 mm.



Figures 137-140, *Crepidula* aff *plana* anatomy: **137**, head of male, dorsal view, scale = 0.5 mm; **138**, right-anterior extremity of visceral mass of male, ventral view, scale = 0.25 mm; **139**, penis, ventral view, scale = 0.5 mm; **140**; pallial oviduct and adjacent mantle border, ventral view, scale = 1 mm.

verse, narrow folds, located in dorsal margin of membrane between kidney and heart chambers, more conspicuous anteriorly. Nephrostome a small slit in left-anterior region of membrane between kidney and pallial cavities, without inner folds close to it. A conspicuous vessel runs from middle region of mantle roof, lies between pericardium and pallial intestinal loop, inserts in left extremity of kidney.

Digestive system (Figs. 125, 126, 128-136). Buccal mass characters similar to those of *B. aculeatus*, with following distinctive or notable features. Dorsal chamber, limited by pair of dorsal folds of buccal mass, shallower (Fig. 129). Odontophore extrinsic and intrinsic muscles as described for preceding species (Figs. 130-134). Radula (Figs. 60-62) similar to that described for *B. aculeatus*, distinct features: rachidian tooth with broader central cusp, secondary cusps very small, from two to three pairs; lateral tooth with about 10 cusps, second cusp larger, apical and triangular; inner marginal tooth with about three times outer marginal width, about eight cusps in its inner, sub-apical margin and two cusps in outer margin (far from apex); outer marginal with two or three sharp cusps in its inner margin, slight far from tooth apex. Salivary glands much smaller, in form of pair of glandular sacs extending little more than same length of buccal mass (Figs. 125, 126, 129); right salivary gland larger than left one. Both salivary glands anterior and somewhat far from nerve ring. Salivary gland apertures in middle-anterior region of dorsal folds of buccal mass (Fig. 129). Esophagus narrow, its inner surface with four to six longitudinal, narrow folds along its whole length; visible glandular chambers absent (Figs. 128, 129).

Stomach (Figs. 135, 136) characters similar to those of preceding species but narrow. A posterior, narrow duct to digestive gland present, origin in posterior, inner gastric surface with differentiable sorting area of longitudinal, low folds lying from esophageal and anterior duct to digestive gland apertures, towards anterior, faint in area of intestine origin. Pair of slight tall, longitudinal folds present; shorter, begins just posterior to esophageal aperture, runs towards posterior, penetrating in posterior duct to digestive gland; other fold longer, runs between sorting areas and gastric shield towards posterior, surrounds posterior gastric wall. Gastric shield circular, with several, narrow, transversal folds, located just posterior to style sac origin. Anterior half of stomach, as in preceding species, tapers gradually towards

anterior and left; its anterior surface also incompletely and asymmetrically divided by pair of tall folds into intestinal (narrower) and style sac (broader) portions. No style found. Digestive gland and intestine characters similar to those of *B. aculeatus*, except for presence of posterior duct to former and slender fashion of latter. Intestine (Fig. 135) replete with small, elliptical fecal pellets that begin to differentiate in intestinal loop preceding kidney. Intestinal loop exposed in pallial cavity, U-shaped, very long (Figs. 119, 122, 135). Anus siphoned, location as in *B. aculeatus*.

Genital system. **Development**. Protandric hermaphroditism. Up to 5 mm several specimens are immature males (i.e., with penis but glands incipient). From 4 to 7 mm mature males are found. Specimens larger than 6-7 mm are always mature females, but mature females 4-5 mm in length are also found. About 50% of minute specimens (up to 5 mm) have no penis, this maybe is indicative that about half of the specimens develop female organs without passing through male stage. Gould (1917) also found small specimens of *C. plana* without penis, called as "sexually inactive" specimens; that paper brings important data on *C. plana* development.

Male (Figs. 137-139). Shell of males generally brown spotted and more convex than same-sized females, but several exceptions exist. Male pallial cavity shorter, somewhat perpendicular to longitudinal axis. Testis white, only present in anterior region of visceral mass (remainder of visceral mass only occupied by stomach and digestive gland). Seminal vesicle located in right-anterior extremity of visceral mass, with about two irregular coils; its anterior region narrows and opens to pallial cavity floor as small papilla. Between this aperture and penis base a very shallow sperm groove; it runs on right surface of pallial floor (difficult to see in some males). Penis large, somewhat long, inserted just posterior to right cephalic tentacle. Penis basal region broad, narrows gradually distally. Apical papilla curved, very narrow and tapered. Penis groove runs about along central region of penis ventral surface until papilla tip.

Female (Fig. 140). Ovary, visceral oviduct and gonopericardial duct characters similar to those of *B. aculeatus*. Albumen gland slight narrow, elliptical, located in right-anterior extremity of visceral mass, exposed in ventral surface of pallial cavity. A series of generally four seminal receptacles inserts in posterior surface of albumen gland. Anterior extremity of albumen gland suddenly twists towards left and dorsally, inserting in capsule gland. Capsule gland exposed in right region of pallial cavity at right of anus, increases towards left, with thick, yellowish walls; its duct narrow, dorso-ventrally flattened. Left extremity of capsule gland rounded, with bind-end. Vaginal tube long and narrow, origin in anterior-left region of capsule gland, runs within mantle wall towards right, close mantle border suddenly ventrally and opens in tall papilla. This genital papilla presents two or three folded reinforcements of adjacent areas of mantle. Female genital pore very small, in papilla tip.

Central nervous system (Fig. 128). All ganglia large and close to each other around region of esophagus close to visceral mass. Sub- and supra-esophageal ganglia also close to nerve ring. Statocyst with single, large statolyth.

Habitat. Almost invariably within empty gastropod (bivalve sometimes) shells (or with hermit crab), from intertidal to 73 m depth.

Distribution. Southeast coast of Brazil (this distribution is still in analysis).

Measurements of shells (in mm). MZSP 30790, ♀1, 27.5 by 4.6; ♀3, 20.0 by 3.5; MZSP 30792, ♂4.4 by 1.4.

Material examined. BRAZIL; **Bahia**; Salvador, Banco da Panela, 16-20 m depth, MZSP 28456, 5 specimens (Simone col., 26/ii/1997). **São Paulo**; Ubatuba (Integrated Project – IOUSP, R.V. Veliger II col.); 23°25'S 44°52'W, 21 m depth, MZSP 30803, 13 specimens (Sta. 27, 21/iv/1986); 23°29'S 44°52'W, 38 m depth, MZSP 30791, 1♂, MZSP 30798, 2 specimens (Sta. 8, 28/x/1985); 23°30'S 44°54'W, 42m depth, MZSP 30790, 5 specimens (Sta. 26, 21/iv/1986); 23°33'S 44°50.5'W, 43 m depth, MZSP 30799, 2♂(Sta. 7, 28/x/1985); 23°34'S 44°48'W, 44 m depth, MZSP 30801, 4 specimens (Sta. 17, 22/i/1986); 23°34'S 45°06'W, 21 m depth, MZSP 30802, 24 specimens (Sta. 12, 20/i/1986), 20 m depth, MZSP 30800, 1 specimen (Sta. 39, 21/x/1986); 23°34'S 45°07'W, 20 m depth, MZSP 30797, 2 specimens (Sta. 21, 18/iv/1986); 23°38'S 44°49'W, 47 m depth, MZSP 30795, 1♂(Sta. 16, 22/i/1986); 23°38'S 45°14'W, 16 m depth, MZSP 30805, 1 specimen (Sta. 42, 22/x/1986); 23°39'S 45°04'W, 36m depth, MZSP 30792, 2(Sta. 11, 20/i/1986); 23°44'S 45°00'W, 42 m depth, MZSP 30796, 2♀(Sta. 37, 21/x/1986); 23°44'S 45°15'W, 32 m depth, MZSP 30804, 10♀(sta. 5, 27/x/1985); 23°47'S 45°10'W, 35 m depth, MZSP 30793, 2 ♂1♀ (Sta. 14, 21/i/1986); off Ubatuba, MZSP 30794, 10 specimens. No loc., MZSP 30806, 100 specimens (Sta. FINEP 4576, v/1984).

Crepidula protea Orbigny, 1841

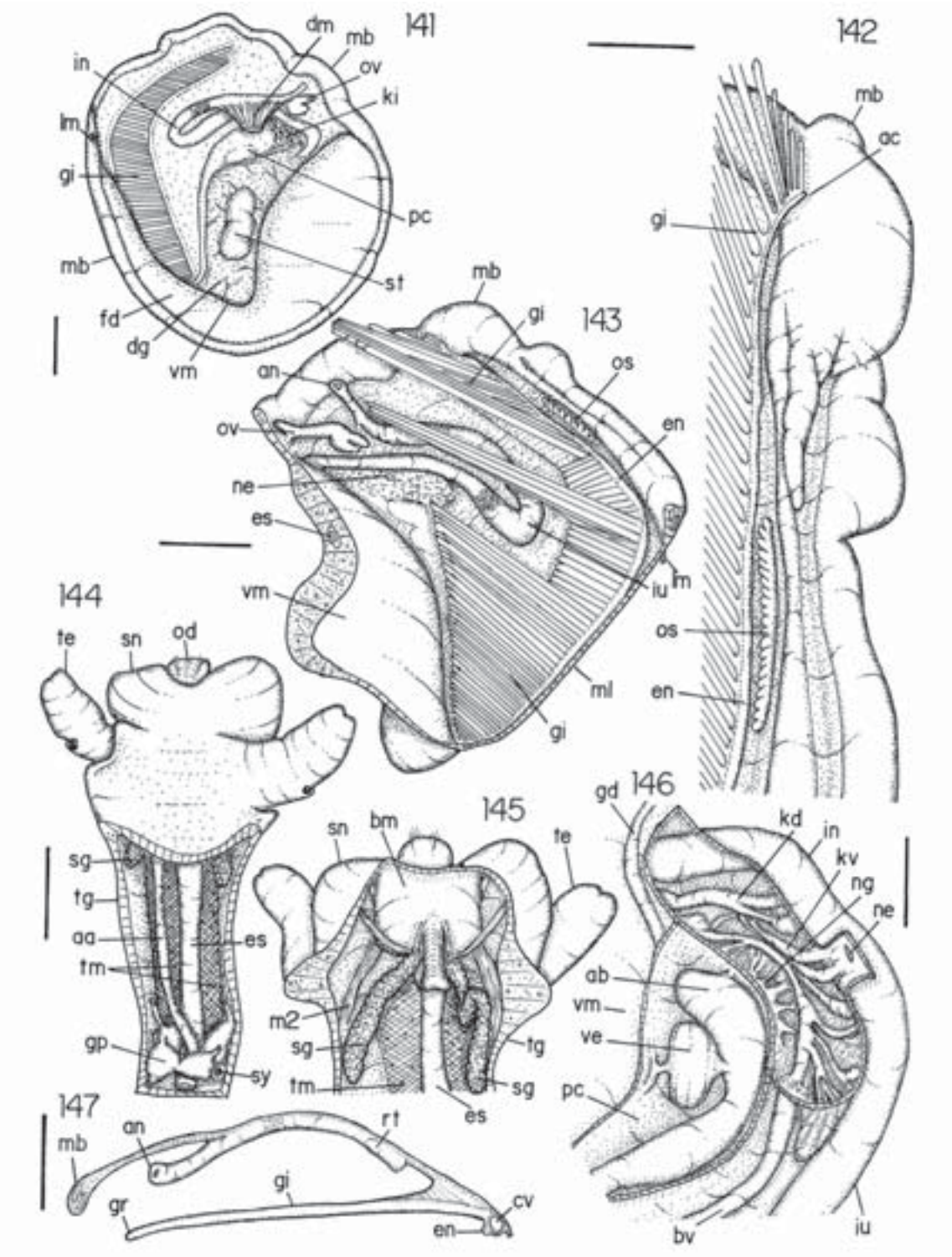
(Figs. 5, 6, 63, 64, 141-151)

Synonymy in Aguirre (1993: 26-28). Complement:

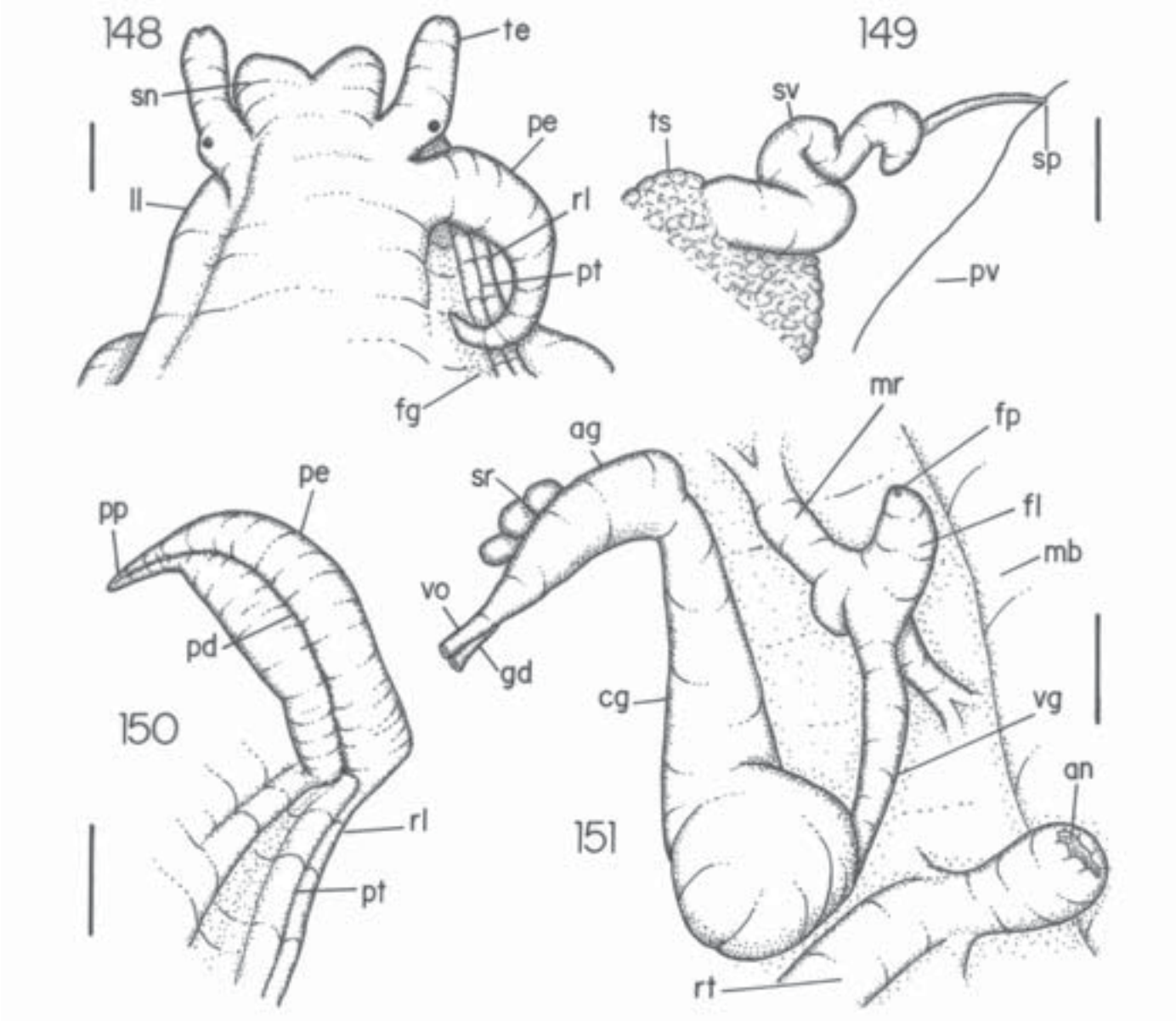
Crepidula protea: Warmke & Abbott, 1961: 87; Rios, 1970: 56 (pl. 11); 1975: 64 (pl. 17, fig. 259); Hoagland, 1977: 386, 388; Oliveira et al., 1981: 111-112; Hoagland, 1983a: 105-108 (fig. 1); Hoagland, 1984: 607-621 (molecular); Rios 1985: 60 (pl. 21, fig. 268); Calvo, 1987: 97, 99 (fig. 55); Aguirre, 1993: 26-28 (pl. 1, figs. 2-4, lectotype: BMNH 1454.12.4.573-4); Rios, 1994: 71 (pl. 24, fig. 273).

Description.

Shell (Figs. 5, 6). Relatively large (up to 40 mm), thin, planar to slightly convex. Color whitish beige to pale brown. Periostracum somewhat thick. Apex small, turned slightly to



Figures 141-147, *Crepidula protea* anatomy: **141**, female extracted from shell, dorsal view; **142**, pallial cavity roof, detail of anterior gill extremity and osphradium region, ventral view; **143**, visceral mass and pallial cavity roof, ventral view, anterior-ventral region of visceral mass deflected, some portions of gill with filaments extracted; **144**, head and haemocoel, ventral view, foot and neck ventral surface extracted; **145**, same, snout opened ventrally and its walls deflected; **146**, kidney, pericardium and adjacent structures, ventral view, ventral wall of kidney and pericardium extracted (except small portion deflected around nephrostome); **147**, pallial cavity roof, transversal section in its middle level, parallel to rectum. Scales 141, 143, 147 = 2 mm; 142, 144-146 = 1 mm.



Figures 148-151, *Crepidula protea* anatomy: **148**, head and neck, male, dorsal view; **149**, visceral mass, male, detail of its anterior–right extremity, ventral view; **150**, penis and adjacent structures of its base, ventral view; **151**, pallial oviduct and adjacent structures of mantle roof, ventral view. Scales = 0.5 mm.

right, at level of or above shell margin. Sculpture lacking except growth lines. Shell septum shallow, planar; sulcus at left; notch about in center of margin; covers about ½ of aperture area. Muscle scar very weak, close to right end of septum edge.

Shell similar to *C.* aff. *plana*, differs mainly in convex shape and in beige or reddish color (but several exceptions and overlap exist).

Head-foot (Figs. 141, 144, 148). Very similar characters to those of *C.* aff. *plana*, without notable differences. Presents inclusive bifid tip of retracted tentacles and eyes located in its middle-outer region.

Mantle organs (Figs. 141-143, 147). Mantle border, mantle cavity and aperture as described for *C.* aff. *plana*. Special arrangement of folds in middle regions of pallial cavity aperture shown in fig. 142. Pallial organ characters also similar to those described for *C.* aff. *plana*, including gill, osphradium monopectinate (with series of several tall, rounded leaflets), hypobranchial gland poorly developed and endostyle. Dorsal shell muscle present. Lateral shell muscle very narrow (Figs. 141, 143), even absent in about half of specimens.

Visceral mass (Fig. 141). As in preceding species.

Circulatory and excretory systems (Fig. 146). Pericardium and heart characters and limits similar to those of *C.* aff. *plana*. Kidney situation also similar to that of *C.* aff. *plana*. Inner renal tissue also similar to that of preceding species, but with fewer and stronger glandular folds. Separation between dorsal lobe (covering dorsal renal wall) and ventral lobe (covering posterior surface of adjacent intestine) less clear (Fig. 146). Nephridial gland more weakly developed, of similar location. Nephrostome free from inner glandular folds and pallial vessel insertion in left border of kidney, both similar to *C.* aff. *plana*.

Digestive system (Figs. 144, 145). Buccal mass characters as those described for *C.* aff. *plana*, included odontophore muscles. Radula characters (Figs. 63, 64) similar to those of *C.* aff. *plana*. Salivary glands practically symmetrical, slender, long, sometimes coiled, each one with about 1.5 times buccal mass length. Salivary glands separated from the net of transversal muscles of haemocoel. Entire esophagus with about eight narrow, longitudinal inner folds, one of them larger. No esophageal glandular chamber present. Stomach characters similar to those described for *C.* aff. *plana*, but with posterior duct to digestive gland broader and closer to esophageal insertion. Stomach inner surface also similar to that of anterior species, but possesses fold running in dorsal-posterior region, from esophagus insertion towards posterior, connects with long longitudinal fold of posterior gastric wall (this fold also present in *C.* aff. *plana*). Digestive gland, intestine loops and anus as in *C.* aff. *plana*.

Genital system. **Development**. It is dubious if *C. protea* is protandric hermaphrodite. Males are rarer than females both in minute and large specimens. There are mature males of small size (7.5-8.5 mm, MZSP PI-27) and of large size (12.5, 16.4 mm, MZSP PI-26). On the other hand, mature females with 5-6 mm are common.

Male (Figs. 148-150). Testis whitish, occupies anterior region of visceral mass. Seminal vesicle similar in location of *C.* aff. *plana*. Pallial floor sperm groove shallow (difficult to see in some specimens), more clearly close to penis. Penis origin just posterior to right tentacle. Penis broad, curved, of somewhat uniform width along its length. Penis tip with slender papilla, preceded by sudden penis construction. Penis groove runs in central region of penis ventral surface, up to papilla distal end.

Female (Fig. 151). Visceral and pallial organs characters very similar to those of *C.* aff. *plana*, inclusive 3-4 seminal receptacles in posterior surface of albumen gland and genital pore preceded by tall, outstanding papilla.

Habitat. On hard substrates, generally outside shells of other molluscs. From Intertidal to 125 m depth.

Distribution. From Cuba to Uruguay.

Measurements of shells (in mm). MZSP 30765, ♀1, 23.4 by 6.5;♀2, 23.0 by 6.4; MZSP 30766,♂, 14.4 by 5.5.

Material examined. BRAZIL; **São Paulo**; Ubatuba (Integrated Project – IOUSP, R.V. Veliger II col.); 23°24'S 45°07'W, 20m depth, MZSP 30772, 12 specimens (Sta. 21, 18/iv/1986); 23°25'S 44°52'W, 21 m depth, MZSP 30767, 27 specimens (Sta. 27, 21/iv/1986), 18 m depth, MZSP 30785, 1 specimen (Sta. 18, 22/i/1986); 23°29'S 44°52'W, 38 m depth, MZSP 30775, 4 specimens (Sta. 8, 28/x/1985); 23°30'S 44°54'W, 42m depth, MZSP 30765, 21 specimens (Sta. 26, 21/iv/1986); 23°34'S 45°06'W, 21 m depth, MZSP 30776, 1 specimen, MZSP 30782, 9 specimens (Sta. 12, 20/i/1986), 20 m depth, MZSP 30781, 2 specimens (Sta. 39, 21/x/1986), 22 m depth, MZSP 30783, 6 specimens (Sta. 30, 09/vii/1986); 23°34'S 45°07'W, 20 m depth, MZSP 30777, 2 specimens (Sta. 21, 18/iv/1986); 23°38'S 45°14'W, 16 m depth, MZSP 30773, 5 specimens (Sta. 42, 22/x/1986); 23°39'S 45°04'W, 36m depth, MZSP 30769, 1♂(Sta. 11, 20/i/1986); 23°39'S 44°53'W, 45m depth. MZSP 30770, 1♂, MZSP 30787, 1 specimen (Sta. 25, 20/iv/1986); 23°39'S 45°04'W, 36 m depth, MZSP 30774, 3 specimens (sta. 11, 20/i/1986); 23°40'S 44°59'W, 35 m depth, MZSP 30766, 20 specimens (sta. 20, 20/iv/1986); 23°41'S 45°01'W, 35 m depth, MZSP 30779, 15 specimens (Sta. 38, 21/x/1986); 23°43'S 45°13'W, 20m depth, MZSP 30771, 1 specimen, MZSP 30786, 1 specimen (Sta. 15, 21/i/1986); 23°44'S 45°15'W, 32 m depth, MZSP 30768, 27 specimens, MZSP 30784, 12 specimens (sta. 5, 27/x/1985); 23°47'S 45°13'W, 36m depth, MZSP 30778, 1♂, MZSP 30780, 3 specimens (Sta. 23, 19/iv/1986); 23°49'S 44°39'W, 70 m depth, MZSP 30789, 17 specimens (Sta. 4852, 16/xii/1985); 24°13.1'S 44°45.2'W, 117m depth, MZSP 30788, 3 specimens, (Sta. 4951, 27/vii/1986);

MORG 18033, 3♂, 2♀(1/xi/1968, R.V. W. Besnard sta. 414, 50 m depth). No Loc., MZSP 30807, 22 specimens (Sta. FINEP 4576).

Discussion. It is difficult to separate *C.* aff. *plana* from *C. protea* based on anatomical characters. They are very similar and the differences described here may not be enough to justify specific separation. The shell differences are practically restricted to concave (*C.* aff. *plana*) or convex (*C. protea*) shape (*C. protea* is, in general, more richly pigmented too). Although the shell form is greatly influenced by adaptations to the substrate in sessile animals. If the animal is living in the inner region of an empty gastropod shell, it becomes concave (*C.* aff. *plana*), if living in the outer surface of the same, the specimen becomes convex and more richly pigmented. On the other hand, the differences of the development are perhaps the key for a specific separation, because *C.* aff. *plana* is, practically without doubt, a protandric hermaphrodite, while *C. protea* may not be (see above). Thus, both groups are recognized as species herein, but it is clear that further studies can change this concept. Anyway, if both are really separate species, they are indubitably very close related ones.

Hoagland (1983a) provides an additional argument for specific separation between *C. protea* and *C.* aff. *plana*, based on the composition of the egg capsule and the number of embryos (*C.* aff. *plana* about 2000, while *C. protea* about 5500). However, there is a doubt in such species Hoagland actually studied, and this matter is still in analysis.

Crepidula argentina

A different species with virtually identical shell attributes to *C. protea* was studied, based on samples collected from northern Argentina. The species has been described in another paper: Simone, Pastorino & Penchaszadeh (2000), but it is included in the data matrix of the present study.

Crepidula convexa Say, 1822

(Figs. 8, 9, 66, 67, 152-159)

Synonymy in Hoagland (1977: 369). Complement:

Crepidula glauca: Warmke & Abbott, 1961: 87 (pl. 15, fig. l); Bandel, 1976: 264 (figs 20, 21); Bandel & Riedel, 1994: 341 (pl. 7, fig. 6).

Crepidula convexa form *glauca:* Abbott, 1954: 171; Jong & Coomans, 1988: 62; Merlano & Hegedus, 1994: 161.

Crepidula convexa: Hoagland, 1977: 369-370.

Description.

Shell (Figs. 8, 9). Characteristic shell concave, low, color white with several, slightly uniformly aligned, circular, dark brown spots (Fig. 8), more concentrated in oldest regions of shell. Although altogether white shells are common, as well as greatly compressed ones, resembling *C.* aff. *plana*. Other details in Hoagland (1977: 370).

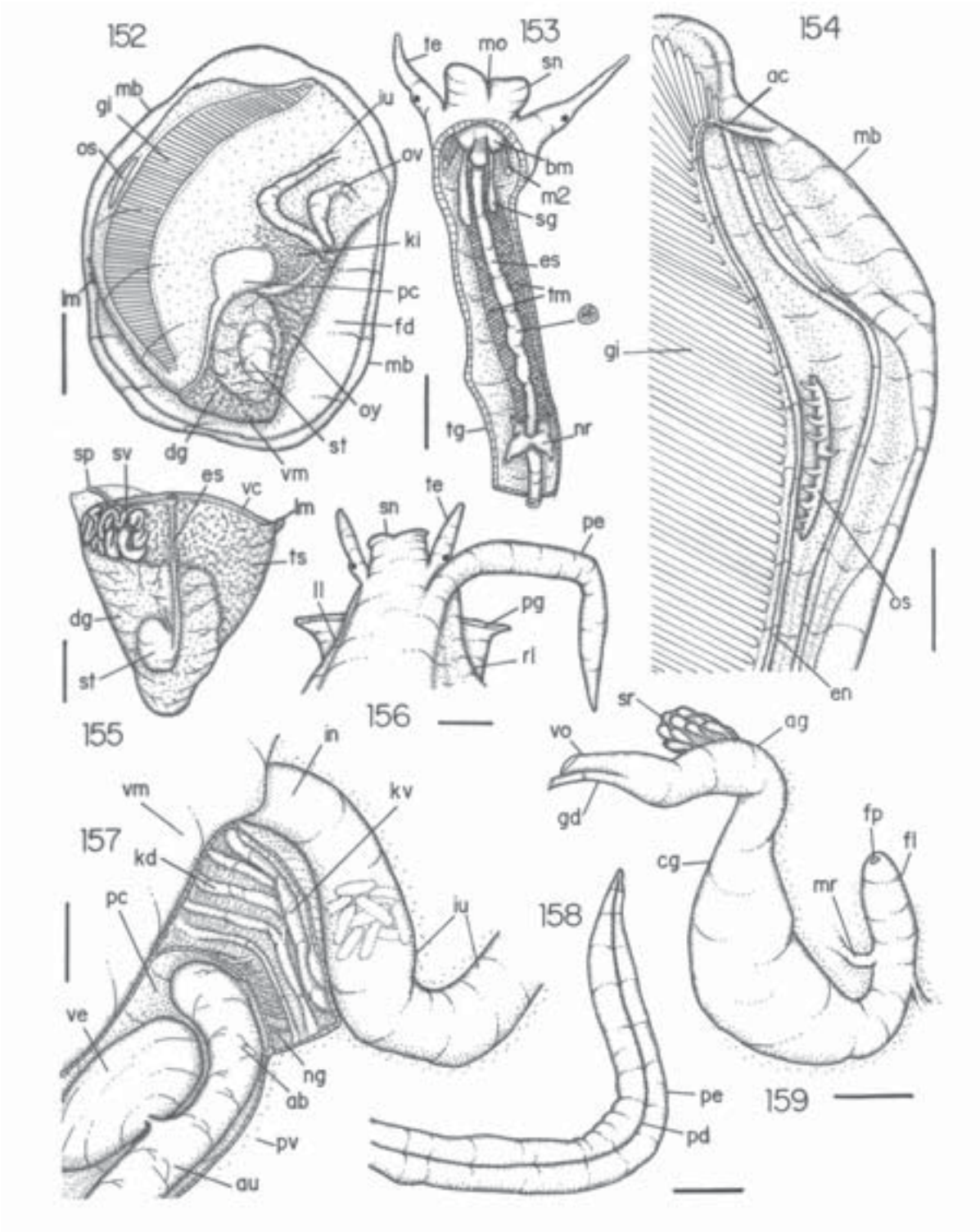
Head-foot (Figs. 153, 156). Very similar characters to *C.* aff. *plana*, neck region proportionally longer. Tentacles with basal half clearly broader than distal half, narrowing just distal to eyes. Tentacles tip not bifid, but no specimen with tentacles greatly contracted was examined. Anterior margin of foot with pair of lateral projections, clearer in smaller specimens. Haemocoel very narrow; inner net of transversal muscles well-developed, separated from salivary glands.

Mantle organs (Figs. 152, 154). Mantle border, as in preceding species, with repugnatorial glands. Arrangement of folds in middle region of pallial aperture shown in fig. 154. Pallial cavity broad and also deep; pallial aperture, if compared with a clock, begins at 9 and finishes at 3 o'clock. Arrangement of pallial organs very similar to that described for *C.* aff. *plana*, including a very thin inconspicuous hypobranchial gland. Osphradium monopectinate, distinct in having few leaflets separated from each other, tall and filiform. Anterior end of gill on mantle border, turned forward, possessing fold as continuation of ctenidial vein. Intestinal loop preceding anus not as long, V-shaped. Dorsal shell muscle absent. Lateral shell muscle narrow and small.

Visceral mass (Figs. 152, 155). Similar to those of preceding species, but proportionally smaller.

Circulatory and excretory systems (Fig. 157). Heart characters as described for preceding species. Kidney relatively small, limits similar to those of anterior *Crepidula* species. Dorsal renal lobe with some oblique folds slight far with each other, covering inner surface of dorsal renal wall. Ventral renal lobe connected with posterior surface of adjacent intestine, two or three tall folds, disposed in same direction as intestine. Nephrostome a small slit in anterior-left surface of membrane between kidney and pallial cavity, without inner glandular folds close to it. Nephridial gland some transversal small folds along dorsal region of membrane between kidney and pericardium. No pallial vessel inserted in left extremity of kidney.

Digestive system (Figs. 153, 155, 157). Buccal mass characters very similar to those described for *C.* aff. *plana*. Radula (Figs. 66, 67) also similar to that of *C.* aff. *plana*, rachidian tooth with central, large, triangular cusp and about four pairs of secondary, small cusps; lateral tooth with about 10 cusps, third cusp larger, apical, triangular; inner marginal tooth about three times outer marginal tooth width, flattened, about nine small, sub-terminal cusps in inner margin and two cusps in outer margin slight far from apex; outer marginal tooth slender, about three cusps in its inner margin.



Figures 152-159, *Crepidula convexa* anatomy: **152**, female extracted from shell, dorsal view, scale = 2 mm; **153**, head and haemocoel, ventral view, foot and neck ventral surface extracted, with a detail of a transversal section of indicated level of esophagus, scale = 1 mm; **154**, pallial cavity roof, ventral view, detail of region between anterior extremity of gill and osphradium, scale = 1 mm; **155**, visceral mass isolated, male, ventral view, scale = 0.5 mm; **156**, head and neck, male, dorsal view, scale = 0.5 mm; **157**, kidney, pericardium and adjacent structures, ventral view, ventral wall of both fully extracted, scale = 0.5 mm; **158**, penis, detail of its middle and apical regions, scale = 0.25 mm; **159**, pallial oviduct, ventral view, scale = 0.5 mm.

Salivary gland slender and long (Fig. 153); right gland longer than left one; both not mixed with net of transversal muscles. Esophagus very narrow and long. Inner surface with four longitudinal, glandular folds. Stomach as described for *C.* aff. *plana*, but posterior duct to digestive gland stay turned to left (instead turned to posterior). Inner gastric surface with deep and relatively ample gastric shield. Intestine loops similar to those of *C.* aff. *plana*, except that loop in pallial cavity roof, which is shorter and ampler (U-shaped) (Fig. 157). Anus siphoned, close mantle border right region.

Genital system. **Development**. Apparently protandric hermaphrodite, with most small specimen males, but small specimens without penis are common. Transition male-female around 4-5 mm. Other details of development and egg capsules see Bandel (1976: 264, fig. 20, 21).

Male (Figs. 155, 156, 158). Testis white, located in anterior-left region of visceral mass. Seminal vesicle large, highly convolute. Aperture to pallial cavity, similar to those of preceding species, preceded by narrow, almost straight papilla. Between this aperture and penis base a shallow sperm groove running in floor of pallial cavity right region. Penis origin just posterior to right tentacle. Penis very long (about same length as head-foot) and curved; width uniform along its length; distal end tapers, without clear papilla. Penis groove runs in center of penis ventral surface, until tip.

Female (Fig. 159). Ovary, visceral oviduct and gonopericardial duct characters as described for *C.* aff. *plana*. Pallial oviduct also similar to that of *C.* aff. *plana*, but with many vesicles (seminal receptacles) inserted in posterior region of albumen gland, all surrounded by secondary, transparent membrane. Vaginal tube shorter and broader. Genital pore preceded by very tall papilla with reinforcements from adjacent areas of mantle. All examined females present vestigial penis, very smaller compared to those of males.

Central nervous system. Similar to those of preceding species (Fig. 153).

Habitat. Subtidal, on other gastropods shells, up to 11 m depth.

Distribution. Northwestern Atlantic.

Measurements of shells (in mm). MZSP 30810, ♀1, 13.3 by 2.7; ♀3, 8.8 by 2.0; ♂2, 4.3 by 1.0.

Material examined. VENEZUELA; **Isla Margarita** (Simone col.); Isla de Coche, La Uva, MZSP 30809, 50 specimens (6/ii/1995); El Yaque, MZSP 30810, 40 specimens (28/i/1996); Porlamar, Playa Bella Vista, MZSP 30811, 5 specimens (2/ii/1995).

Discussion. *C. convexa* has a shell and inner anatomy similar to those of *C.* aff. *plana* and *C. protea*. It differs mainly in the absence of a dorsal shell muscle; in the osphradium having fewer, filiform and tall leaflets; a proportionally smaller visceral mass; the absence of a developed pallial vessel inserting in left extremity of kidney; salivary glands longer; posterior duct to digestive gland turned to left (maybe induced by small size of visceral mass); pallial intestinal loop shorter, U-shaped; male seminal vesicle intensely more convolute (several coils); and by more quantity of vesicles of pallial oviduct.

Hoagland (1977: 370) considered *C. convexa* synonym of *C. glauca* Say, 1822. The name *C. convexa* is preferred here because of the arguments in favor to validity of C. convexa given by Hoagland. However, the question is still controversy, as Warmke & Abbott (1961) e.g., consider both species valid. Collin (2002) has referred further in favor to the name *C. convexa* over *C. glauca*, and that paper must be consulted for a further discussion of the taxonomy of this species. In a personal communication, Collin pointed out the possibility of the sample examined here may be not of *C. convexa*, since, by her concept, the species that does not range south of Georgia.

Crepidula fornicata (Linné, 1758)

(Figs. 10, 11, 71, 72, 160-164)

Synonymy in Hoagland (1977:375). Complement:

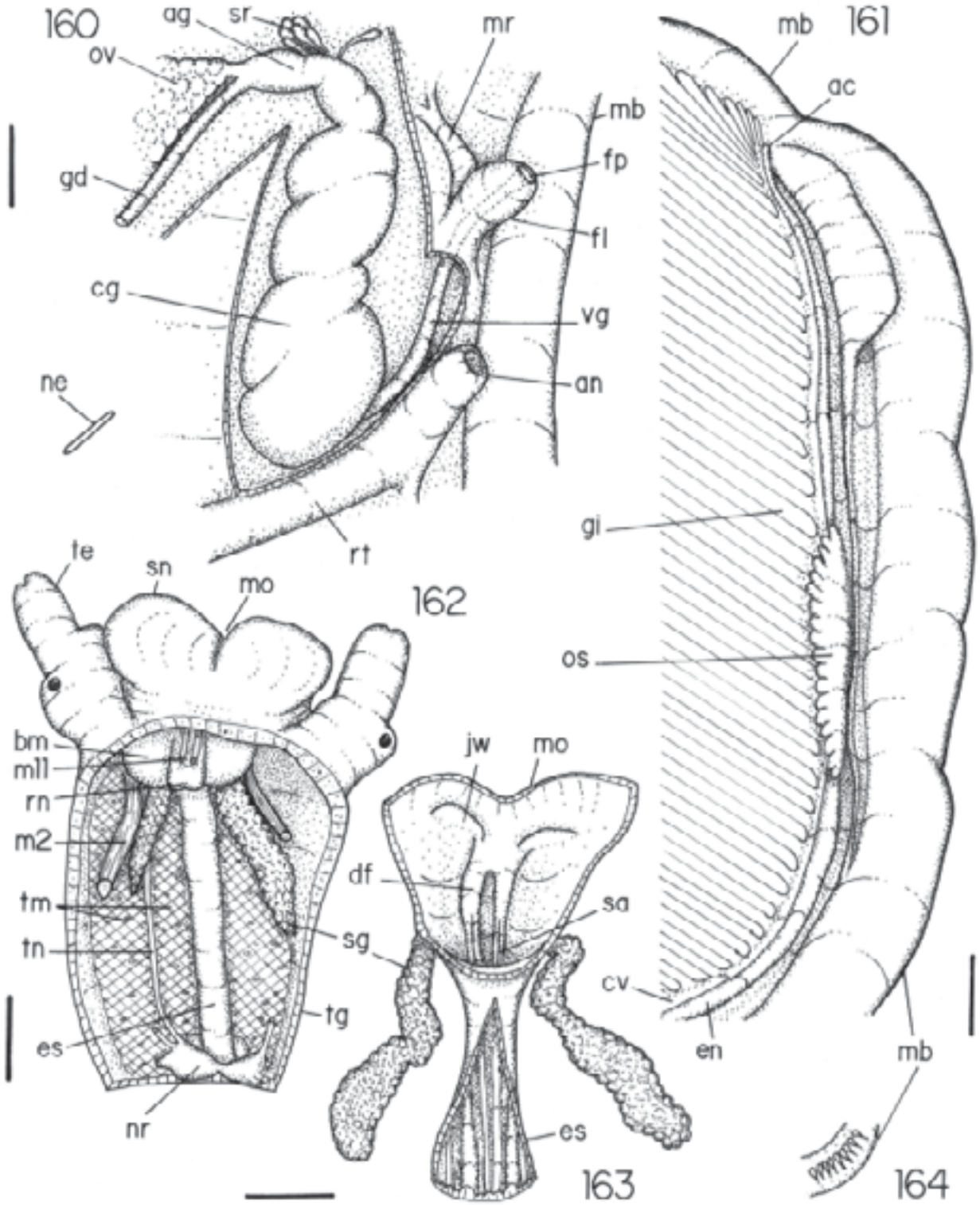
Crepidula fornicata: Olsson & Harbison, 1953: 277; Abbott, 1954: 170 (pl. 21m); Fretter & Graham, 1962: 70, 106, 107, 111, 115, 204, 220, 225, 254, 262, 315, 338, 374, 404, 454, 505, 643, 660 (figs. 39a, 41, 58, 59, 61-63, 121a, 185, 197, 212, 218b, 221, 236); Rios, 1975: 65; Oliveira et al., 1981: 110-111; Hoagland, 1983b: 4, 6; Hoagland, 1984: 607-621 (molecular); Taylor & Miller, 1989: 230 (figs. 7, 8); Poppe & Goto, 1991: 114 (pl. 15, figs. 18-19); Bandel & Riedel, 1994: 340-341; Abbott & Morris, 1995: 181 (pl. 49).

Description.

Shell (Figs. 10, 11). Relatively large (up to 60 mm), sculptured only by growth lines, highly convex. Other details in Hoagland (1977: 375-376, fig. 11).

Head-Foot (Fig. 162). Similar to those of preceding *Crepidula* species, distinctive and notable features following. Foot sole muscles more powerful. Dark brown pigmented mainly in dorsal regions of head and ventral region between foot and mantle attached to it. Repugnatorial glands as described for preceding species, along mantle border, but Fretter & Graham (1962, fig. 58) show specimens with this gland reunited in some tufts. Tentacles with bifid apex in retracted condition. Basal half of tentacles (up to eyes) clearly broader than distal half. Haemocoel broad, almost all filled by net of transversal, very narrow muscular fibers (do not pass through salivary glands). Other details in Fretter & Graham (1962, fig. 58).

Mantle organs (Figs. 161, 164). In general similar to those of preceding species, with following distinctive or interesting features. Inner surface of pallial cavity pigmented by black or dark brown. Distribution of pallial structures as



Figures 160-164, *Crepidula fornicata* anatomy: **160**, pallial oviduct and adjacent structures of pallial roof, ventral view, ventral recover of mantle extracted; **161**, pallial cavity roof, ventral view, detail of region between anterior extremity of gill and osphradium; **162**, head and haemocoel, ventral view, foot and neck ventral surface extracted; **163**, dorsal wall of buccal mass, ventral view, odontophore extracted, esophagus partially opened longitudinally; **164**, detail of mantle border, in its posterior-right region. Scales = 1 mm.

shown by Fretter & Graham (1962: 102, fig. 58) but in examined specimens the posterior end of cavity is more anterior. Special arrangement of folds in mantle border shown in fig. 161. Osphradium slightly small (about 1/5 of pallial cavity aperture, monopectinate, tall. Osphradium filaments thick, short, semi-spherical. Osphradium dorsal insertion close to ctenidial vein. Gill similar to preceding species, also located in mantle border, but with anterior extremity almost straight and far from osphradium. Endostyle narrow and slightly tall. Other details see Werner (1953: 260-314, figs 1-3, 6-8, 12-14, 16, 18-20, 22-27), Fretter & Graham (1962, fig. 61), Taylor & Miller (1989: 230 for osphradium).

Visceral mass. Similar to that described for *B. aculeatus*. Fretter & Graham (1962, fig. 58) show a dorsal view of visceral mass, the examined specimens only differ by presenting very larger ovary.

Circulatory and excretory systems. Heart and pericardium as described for preceding species. Kidney also similar to those of anterior species, with following notable characters: color pale cream; ventral lobe, attached to intestine, with several irregular folds; dorsal lobe with some longitudinal folds running almost entire kidney length; nephridial gland small, some transversal folds in dorsal region of pericardium membrane; nephrostome proportionally ample, slit-like, located about in center of membrane between kidney and pallial cavity, closer to ventral lobe, without inner folds close to it. Vessel as that of *C.* aff. *plana*.

Digestive system (Figs. 162, 163). Buccal mass, odontophore extrinsic and intrinsic muscles similar to those described for *B. aculeatus*. Dorsal wall of buccal mass with dorsal, inner folds narrow and close to median line; aperture of salivary glands on these folds, but posterior, near posterior level of buccal mass and very long antero-posteriorly. Radula similar to those of preceding species, main features: rachidian tooth narrow, with five to seven cusps, central cusp very larger, triangular; lateral tooth broad, with 11 to 12 cusps, fourth cusp very larger, triangular, terminal; inner marginal tooth with about double of outer marginal tooth width, inner marginal with six cusps in inner margin, outer marginal lacking cusps or wit up to 2 cusps in inner margin far from tip. Salivary glands long and narrow, about 1.5 times buccal mass length. Esophagus with about 6-7 longitudinal, narrow folds; in anterior region two of these folds larger, gradually decrease and become similar to others in posterior esophagus. Stomach similar to those of *C.* aff. *plana*, possessing posterior duct to digestive gland; after short distance this duct bifurcates in T-fashion, with an anterior and a posterior branch (Other details in Orton, 1922; Mackintosh, 1925). Stomach inner surface with pair of low folds running from esophageal insertion towards posterior, fuse with each other in posterior gastric region and become single taller fold that surrounds posterior gastric surface and runs towards anterior, finishes between both folds that separate style sac from intestine; other slight tall fold edges at right esophageal and both ducts to digestive gland apertures. Intestinal loops, rectum and anus as described for preceding species. Other details in Haller (1892), Graham (1939: 97-101, 2 figs.).

Genital system. **Development** and **male**. My observations verify and do not add to previous descriptions (e.g., Werner, 1953; 1955; Fretter & Graham, 1962: 358, fig. 185).

Female (Fig. 160). Ovary similar in location to those of preceding species. Visceral oviduct very short, inserting in albumen gland close to insertion of very long gonopericardial duct. Albumen gland almost indistinct from capsule gland, only weakly slender and smaller. Several vesicles united in outer region of albumen gland, inserted in it close with each other. Capsule gland a long, conic, thick glandular tube, runs towards left ant slight anterior immerse in mantle wall. Vaginal tube narrow, origins in anterior-left region of capsule gland, runs towards anterior and right also immerse in mantle wall up to genital pore. Genital pore small, preceded by tall papilla similar to that of *C.* aff. *plana*.

Central nervous system. See Graham (1954, fig. 4A).

Habitat. On hard substrates, intertidal to 49 m depth.

Distribution. NW Atlantic; originally from Gulf of St. Lawrence to Texas, now also in north coast of Europe and Mediterranean.

Measurements of shells (in mm). MZSP 30808, ♀ 1, 30.4 by 10.0; ♀ 2, 29.3 by 10.7.

Material examined. GERMANY; Amrum Island, MZSP 30808, 2 ♀ (L. Fornelis col., 23/vi/1960).

Genus *Calyptraea* Lamarck, 1799

(Type species: *Patella chinensis* Linné, 1758)

Calyptraea centralis (Conrad, 1841)

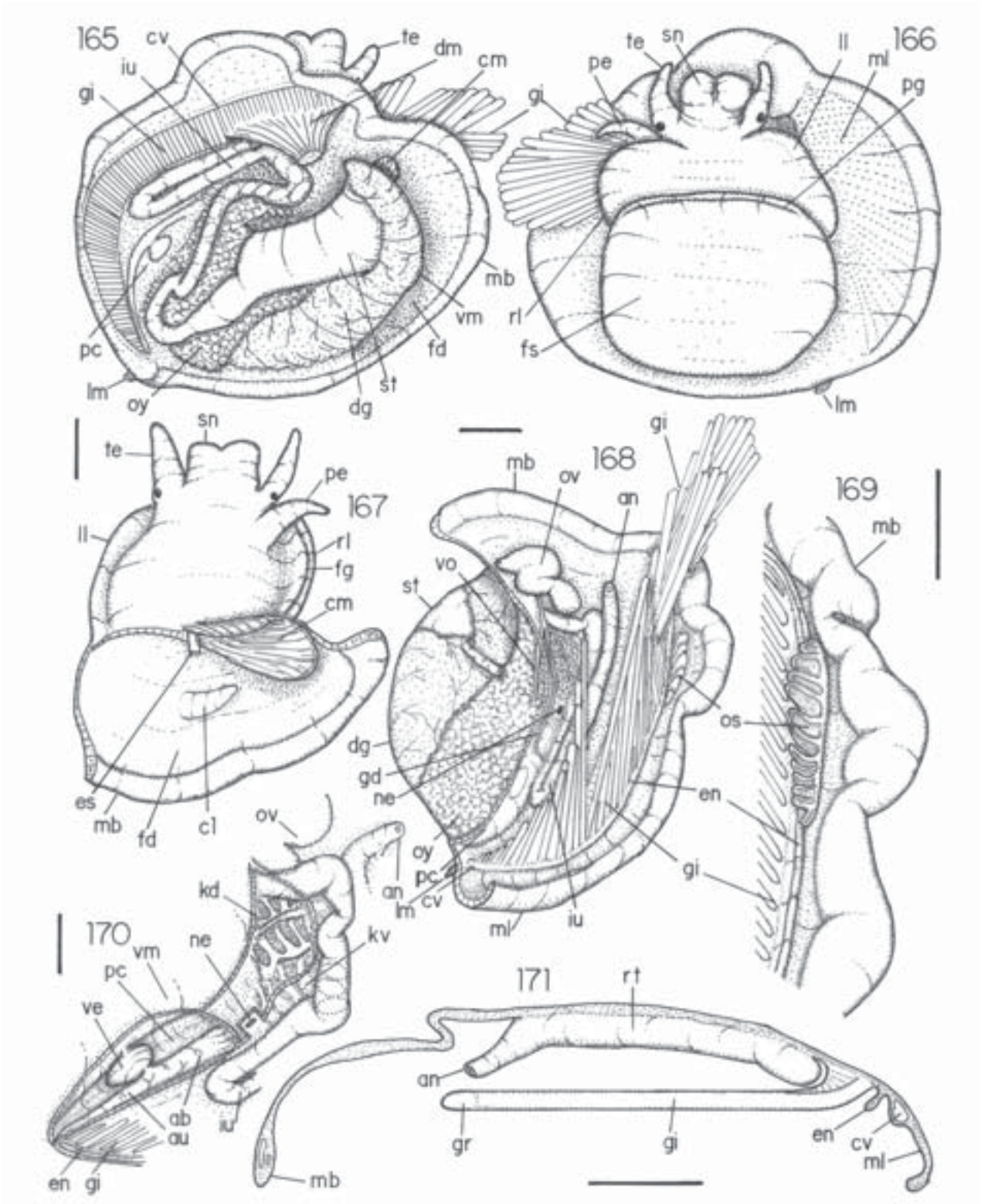
(Figs. 12-14, 56, 57, 165-184)

Synonymy in Olsson & Harbison, 1953: 277. Complement:

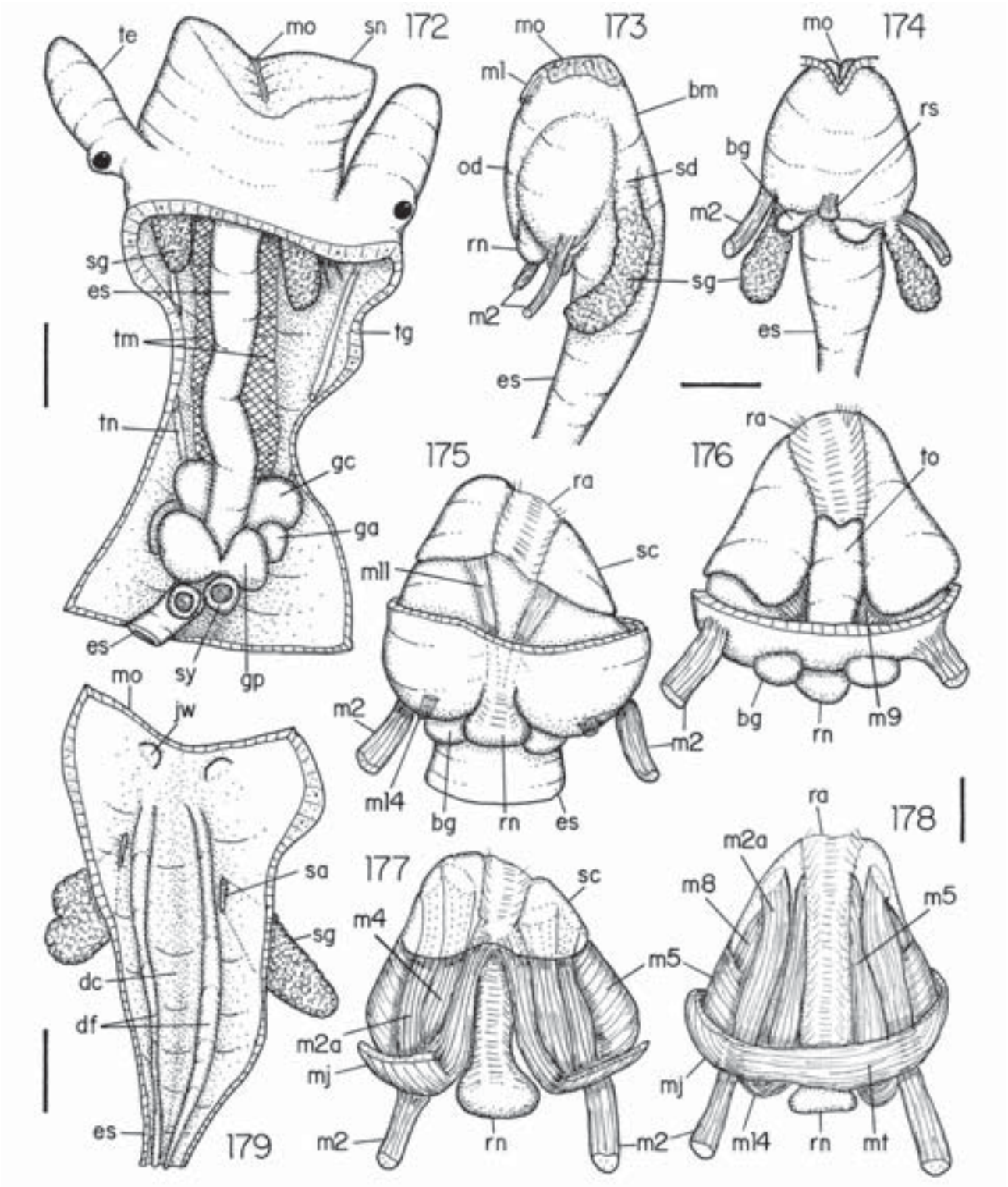
Calyptraea centralis: Abbott, 1954: 169 (pl. 20, fig. l); Warmke & Abbott, 1961: 86 (pl. 15, fig. o); Rios, 1970: 55; 1975: 64 (pl. 17, fig. 256); Bandel, 1976: 263 (fig. 19); Oliveira et al., 1981: 109; Rios, 1985: 58 (pl. 21, fig. 262); Jong & Coomans, 1988: 62; Rios, 1994: 71 (pl. 24, fig. 275); Merlano & Hegedus, 1994: 160 (pl. 50, fig. 582); Bandel & Riedel, 1994: 339; Abbott & Morris, 1995: 179 (pl. 45).

Description.

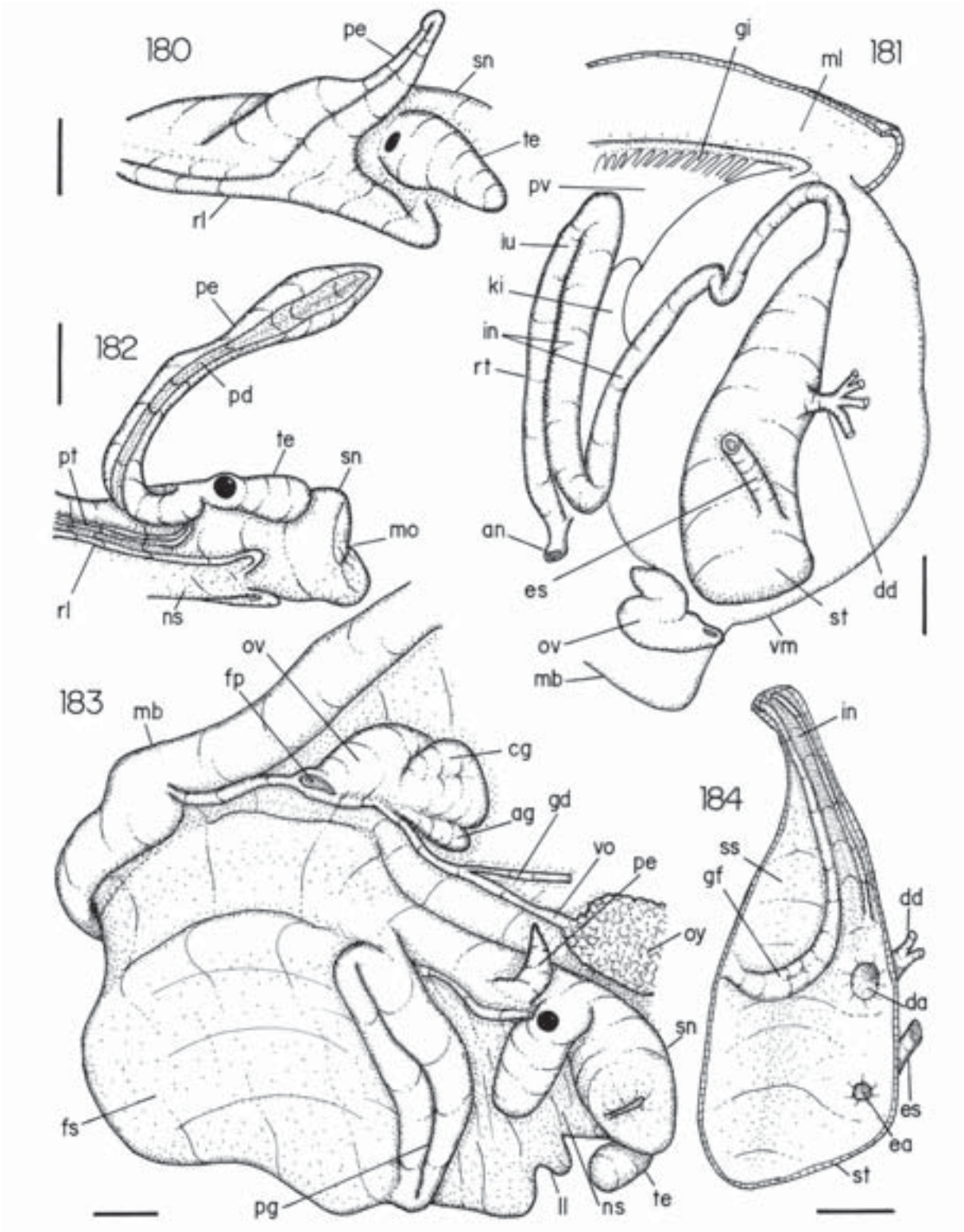
Shell (Figs. 12-14). Of small size (up to 5 mm), circular, conic, with somewhat spiral septum in center and right of ventral surface (Fig. 13). Apex small, sub-central, with about



Figures 165-171, *Calyptraea centralis* anatomy: **165**, female extracted from shell, dorsal view; **166**, same, ventral view; **167**, head-foot, dorsal view, visceral mass and pallial organs extracted; **168**, visceral mass and pallial organs, ventral view; **169**, pallial cavity roof, detail of osphradium region; **170**, kidney and pericardium, ventral view ventral wall of both extracted except a small portion around nephrostome; **171**, pallial cavity roof, transversal section in its middle region, parallel to rectum. Scales = 0.5 mm. Lettering: **c1**, mantle projection adjacent to shell umbilicus.



Figures 172-179, *Calyptraea centralis* anatomy: **172**, head and haemocoel, ventral view, foot and neck ventral surface extracted; **173**, buccal mass and adjacent esophagus, lateral-left view; **174**, same, dorsal view; **175**, odontophore, ventral view; **176**, same, dorsal view; **177**, odontophore, ventral view, superficial membrane and muscles removed; **178**, same, dorsal view; **179**, dorsal wall of buccal mass, ventral view, odontophore and septum between it and esophagus extracted, esophagus also opened longitudinally. Scales 172, 179 = 0.25 mm; 173-178 = 0.1 mm.



Figures 180-184, *Calyptraea centralis* anatomy: **180**, head of female, lateral-right view, showing vestigial penis present in all females, scale = 0.2 mm; **181**, digestive ducts, ventral view, seen if other structures were transparent, scale = 0.4 mm; **182**, head of male, lateral-right view, scale = 0.1 mm; **183**, head-foot and mantle cavity roof, female, lateral-right view, mantle deflected upwards to expose pallial oviduct, scale = 0.2 mm; **184**, stomach, ventral view, inner surface exposed by an longitudinal incision, scale = 0.4 mm.

2 whorls (Fig. 14). Other details in Abbott (1974: 139).

Head-foot (Figs. 166, 167, 172, 180, 182, 183). Head and neck regions somewhat similar to those of preceding *Crepidula* species, including neck ventral surface and flaps, but shorter; penis present in all specimens behind right tentacle, shorter in females. Pair of retractor muscles of snout present. Tentacles slender, without ommatophores. Eyes located slight over outer region of tentacles base. Foot also similar to that of *Crepidula*, with planar, dorso-ventrally flattened sole compressed by shell septum; anterior margin of this sole covers ventrally small area of neck ventral surface. Pedal glands furrow in anterior margin of foot sole. Mantle, as in *Crepidula*, attached to dorsal surface of foot sole and extending beyond its posterior and lateral borders. A tall, pointed and flat projection adjacent to shell umbilicus located about in center of dorsal foot surface (Fig. 167). Columellar muscle similar located as those of *Crepidula*, but larger, in form of semi-cone turned to right; inserts in border of shell septum and adjacent regions of shell inner surface and inner surface of septum.

Mantle organs (Figs. 165, 168, 169, 171). Mantle border very broad, including region surrounding foot; in region of mantle aperture a special arrangement of folds but not so complex as in *Crepidula* spp. Dorsal shell muscle present, very similar to those of *Crepidula*, proportionally larger; origin in region of shell inner surface anterior and weakly at right of shell septum; its fibers spread like fan towards anterior for a short distance and insert in dorsal surface of mantle just anterior to the gill (Fig. 165). Lateral shell muscle small and narrow, located in posterior end of pallial cavity. Pallial cavity conical and curved, begins just inside shell septum, suddenly increases towards anterior and right. Pallial aperture proportionally small, if animal compared with a clock, this aperture begins at 11 and finishes at 4 o'clock; left region of pallial cavity closed by mantle septum, restricting pallial aperture to condition described above. Osphradium slightly small (length about 1/5 of pallial cavity width), located parallel to mantle border about in central region of pallial aperture. Osphradium monopectinate, bearing some tall, flattened leaflets with rounded tip (Fig. 169). Gill similar to those of *Crepidula*, occupying most of inner pallial space, inserts all along left and anterior pallial margins. Gill filaments also similar to those of *Crepidula*, with very long (Figs. 168, 171), rigid rod, maintained firmly in position by cilia, mainly of the apical region. Gill rods do not originate directly from ctenidial vein, but slightly more internal, edging it. Endostyle narrow and tall, runs between ctenidial vein and gill along anterior border of gill (Fig. 171). Gill posterior end just in posterior end of cavity; gill anterior end in central region of pallial aperture, on mantle border, somewhat far from osphradium. Visceral mass, as in *Crepidula*, encroaching right-posterior region of pallial cavity roof and a flap ventral, as cavity floor (respective organs described below).

Visceral mass (Figs. 165, 168, 181). Somewhat conic, curved; differs from those of *Crepidula* in being turned anteriorly (Fig. 165). Large stomach as central structure. Gonad fills anterior region. Digestive gland surrounds posterior and ventral surfaces of stomach up to distal apex of visceral mass. As described above, about 1/3 of visceral mass encroaches pallial cavity roof; kidney and pericardium as more anterior structures (both described below).

Circulatory and excretory systems (Figs. 168, 170). Pericardium located in visceral mass partly encroached in pallial roof, in its left-anterior border, transversally long. Auricle narrow and long (but not so long as those of *Crepidula*); its connection with ventricle almost in central region of its posterior surface, possessing broader portion beyond it as blind-sac (similar to *Crepidula*). Kidney in anterior-right region of visceral mass, edged anteriorly by intestinal loop, dorso-ventrally flattened. Renal tissue almost all massive, dorsal and ventral (connected to intestine) lobes largely connected with each other, some irregular, pinned, hollow regions present. Nephrostome a small slit located in anterior-left region of membrane between kidney and pallial cavity.

Digestive system (Figs. 172-179, 181, 184). Buccal mass similar to those of *Crepidula* spp. Dorsal wall of buccal mass inner surface with pair of low folds and very small jaw plates. Aperture of salivary glands somewhat large slit, located in outer side of dorsal folds, in middle level of buccal mass. Odontophore muscles similar to those of *Crepidula*, but with **m7** shorter and inserted in border of subradular cartilage (Figs. 173-178). Radula (Figs. 56-57): rachidian tooth broad, about 11 cusps, central cusp somewhat similar to secondary cusps, cusps gradually decreasing towards lateral; lateral tooth curved inwards, with about 14 sharp cusps, third to fifth cusp slightly larger and apical; marginal teeth similar to each other, long, tall, slender, with about 12 sharp, sub-terminal cusps in inner edge; outer marginal weakly narrower than inner marginal tooth. Pair of buccal ganglia large, located close to median line (Figs. 173-176). Esophagus slender and long, anterior inner surface with pair of folds as continuation from those of dorsal wall of buccal mass (Fig. 179); this pair of folds gradually diminish in posterior esophagus, where four to six additional, longitudinal similar sized folds gradually appear. Stomach slightly conical and large (Figs. 165, 181). Esophagus inserts in ventral-posterior region of stomach. Duct to digestive gland single and large, located in middle level of posterior gastric surface. Inner gastric surface (Fig. 184) only with pair of longitudinal folds separating intestinal and style sac branches (grooves) of anterior stomach half; this pair of folds surrounds posterior limit of style sac and connect with each other on opposite side. Intestinal groove of stomach much narrower than style sac one. No style present. Digestive gland brown in color. Intestine appears after gradual constriction of style sac, suddenly crosses sinuously from left to right regions of anterior visceral mass through gonad and

digestive gland (Fig. 181); in right extremity of visceral mass encroached in pallial cavity suddenly towards left, edging anterior border of kidney, part exposed in pallial cavity; close to gill newly towards right, running parallel to its preceding loop up to anus. This last intestinal loop stays as anterior margin of visceral mass. Anus small, siphoned, located in right region of pallial cavity near to pallial oviduct base.

Genital system. **Development**. Protandric hermaphrodite, with all smaller specimens male (however, few small specimens were available). Egg capsules and spawn see Bandel (1976: 263, fig. 19).

Male (Fig. 182). Testis and seminal vesicle similar located as those of *Crepidula* spp. Seminal vesicle white, with up to two coils, opens into pallial cavity right-posterior region by small papilla. Pallial sperm groove, from this papilla to penis base, shallow and narrow, clearer anteriorly. Penis very long (about three times head length), its basal two-thirds narrow, of uniformly width; its distal 1/3 broader, elliptical, spoon-like. Penis spermatic groove slight broad, mainly on apical region.

Female (Figs. 168, 180, 183). Ovary larger than testis, color pale beige (in fixed animals), located also in anterior region of visceral mass. Visceral oviduct slightly short. Gonopericardial duct similar to those of *Crepidula*, except that connects with visceral oviduct at some distance from pallial oviduct. Pallial oviduct somewhat small, located in right extremity of pallial cavity, close to mantle border (Figs. 168, 183). Albumen gland small, elliptical, sac-like, only connected with vaginal tube in its anterior extremity; right surface of this gland connected to capsule gland. Capsule gland as larger structure, broad, elliptical, thick glandular walled; its lumen broad, dorso-ventrally flattened, connected with vaginal groove. Vaginal groove anterior extremity amply opened (female pore), connected to mantle. From genital pore a fold runs towards posterior and inserts in mantle border. Most females possess small penis about half sized as those of males (Figs. 167, 180).

Central nervous system (Fig. 172). Similar to those of *Crepidula* species, with ganglia proportionally large, close with each other. Located posterior in haemocoel far from buccal mass.

Habitat. On hard substrates, from 5 to 101 m depth.

Distribution. From North Carolina, USA, to Uruguay.

Measurements of shells (in mm). MZSP 30843, ♂, 3.6 by 1.6; MZSP 30845, ♂, 4.5 by 2.0; MZSP 30846, ♀, 7.4 by 3.0; ♀, 6.6 by 2.9.

Material examined. BRAZIL; **São Paulo**; Ubatuba (Integrated Project – IOUSP, R.V. Veliger II col.); 23°30'S 44°54'W, 42m depth, MZSP 30841, 2♂(Sta. 26, 21/iv/1986); 23°24'S 45°07'W, 20m depth, MZSP 30823, 6 specimens (Sta. 21, 18/iv/1986); 23°34'S 44°48'S, 44m depth, MZSP 30825, 4 specimens (Sta. 17, 22/i/1986); 23°36.2'S 44°39.5'W, 50m depth, MZSP 30826, 22 specimens (Sta. 4946, 26/vii/1986); 23°39'S 45°04'W, 36m depth, MZSP 30839, 8 specimens (Sta. 11, 20/i/1986); 23°39'S 45°16'W, 16m depth, MZSP 30836, 1♂(Sta. 24, 18/iv/1986); 23°39'S 44°53'W, 45m depth. MZSP 30838, 1♂(sta. 25, 20/iv/1986); 23°41'S 45°15'W, 17m depth, MZSP 30840, 1♂(Sta. 33, 10/vii/1986); 23°43'S 45°13'W, 20m depth, MZSP 30828, 2 specimens (Sta. 15, 21/i/1986); 23°45'S 44°57'W, 48m depth, MZSP 30837, 1♂(Sta. 28, 9/vii/1986); 23°45'S 45°00'W, 46m depth, MZSP 30842, 1♂(Sta. 19, 20/iv/1986); 23°46'S 45°09'W, 35m depth, MZSP 30843,3 ♂, 2♀ (Sta. 32, 10/vii/1986); 23°47'S 45°10'W, 35m depth, MZSP 30821, 1a MZSP 30835, 2 specimens (Sta. 14, 21/i/1986); 23°47'S 45°13'W, 36m depth, MZSP 30845, 1♂(Sta. 23, 19/iv/1986); 23°47'S 45°58'W, 47m depth, MZSP 30835, 5 specimens (Sta. 4854, 17/xii/1985); 23°47'S 44°58.2'W, 50m depth, MZSP 30831, 6 specimens (Sta. 4949, 27/vii/1986); 23°49'S 44°39.4'S, 77m depth, MZSP 30822, 4 specimens (Sta. 4947, 26/vii/1986); 23°50'S 45°10'W, 40m depth, MZSP 30829, 3 specimens (Sta. 22, 19/iv/1986); 24°08'S 45°01'W, 76m depth, MZSP 30833, 1 specimen (Sta. 4858, 18/xii/1985); 24°08.5'S 45°01.5'W, 79 m depth, MZSP 30824, 2 specimens (Sta. 4953, 28/vii/1986); 24°13.1'S 44°45.2'W, 117m depth, MZSP 30827, 14 specimens, MZSP 30832, 9 specimens (Sta. 4951, 27/vii/1986); 24°22'S 44°54'W, 102m depth, MZSP 30830, 1 specimen (Sta. 4859, 18/xii/1985); 24°22'S 44°54.5'W, 101m depth, MZSP 30844, 3 specimens (Sta. 4954, 29/vii/1986); Anchieta Island, MZSP 30840, 24 specimens (28/ii/1962).

Discussion. *Ca. centralis* is very similar to the type species of the genus, *Ca. chinensis* (Linné). Giese (1915) studied the genital system of this species. *Ca. centralis* differs from *Ca. chinensis* by simple fashion of penis tip (lacking the special fold and papilla) and by lacking seminal receptacle in pallial oviduct (Giese, 1915, pl. 8, figs 1a, b).

Genus *Crucibulum* Schumacher, 1817

(Type species: *C. rugosa-costatum* Schumacher = *Patella auricula* Gmelin, 1791)

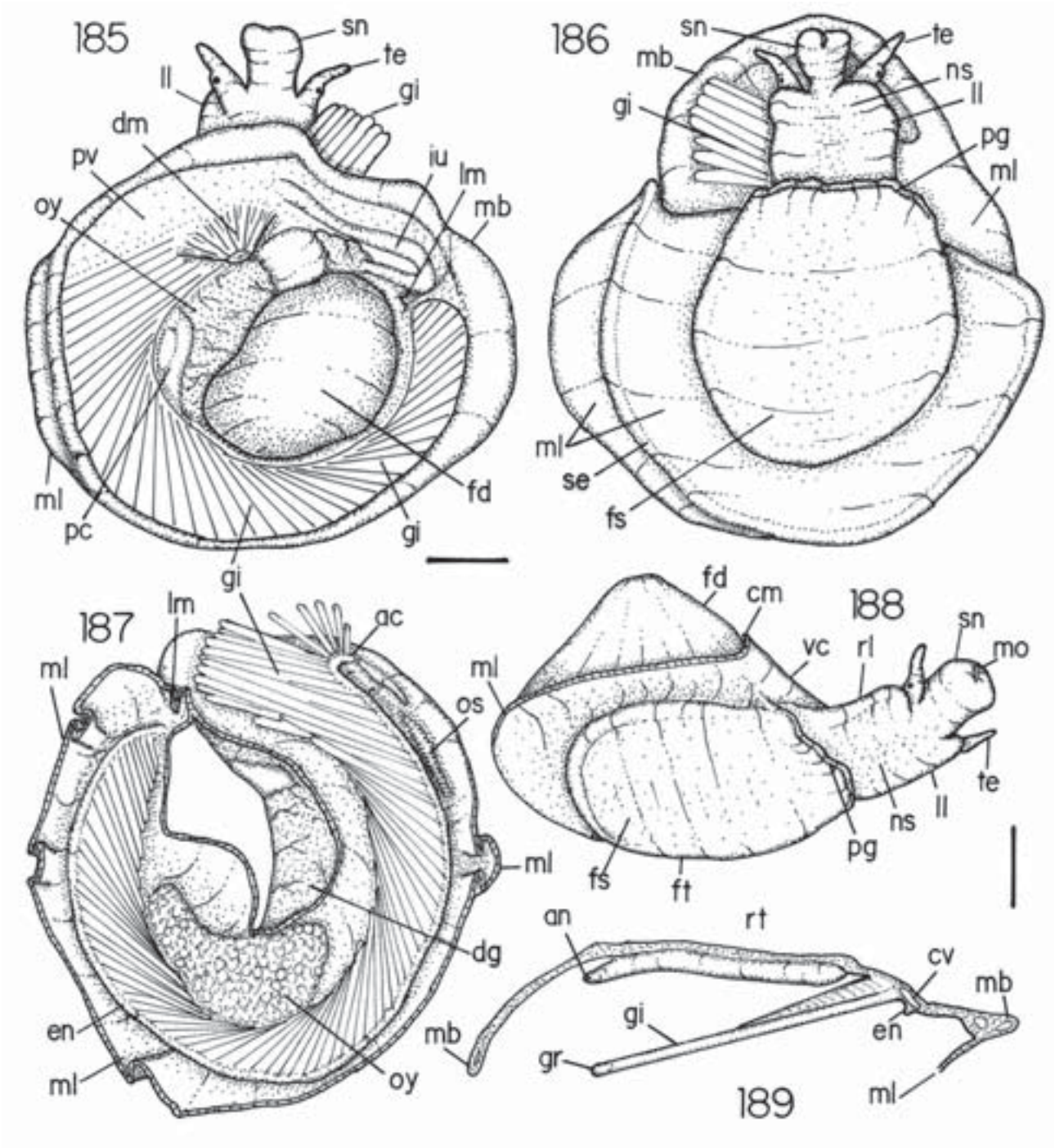
Crucibulum auricula (Gmelin, 1791)

(Figs. 15-17, 58, 59, 185-206)

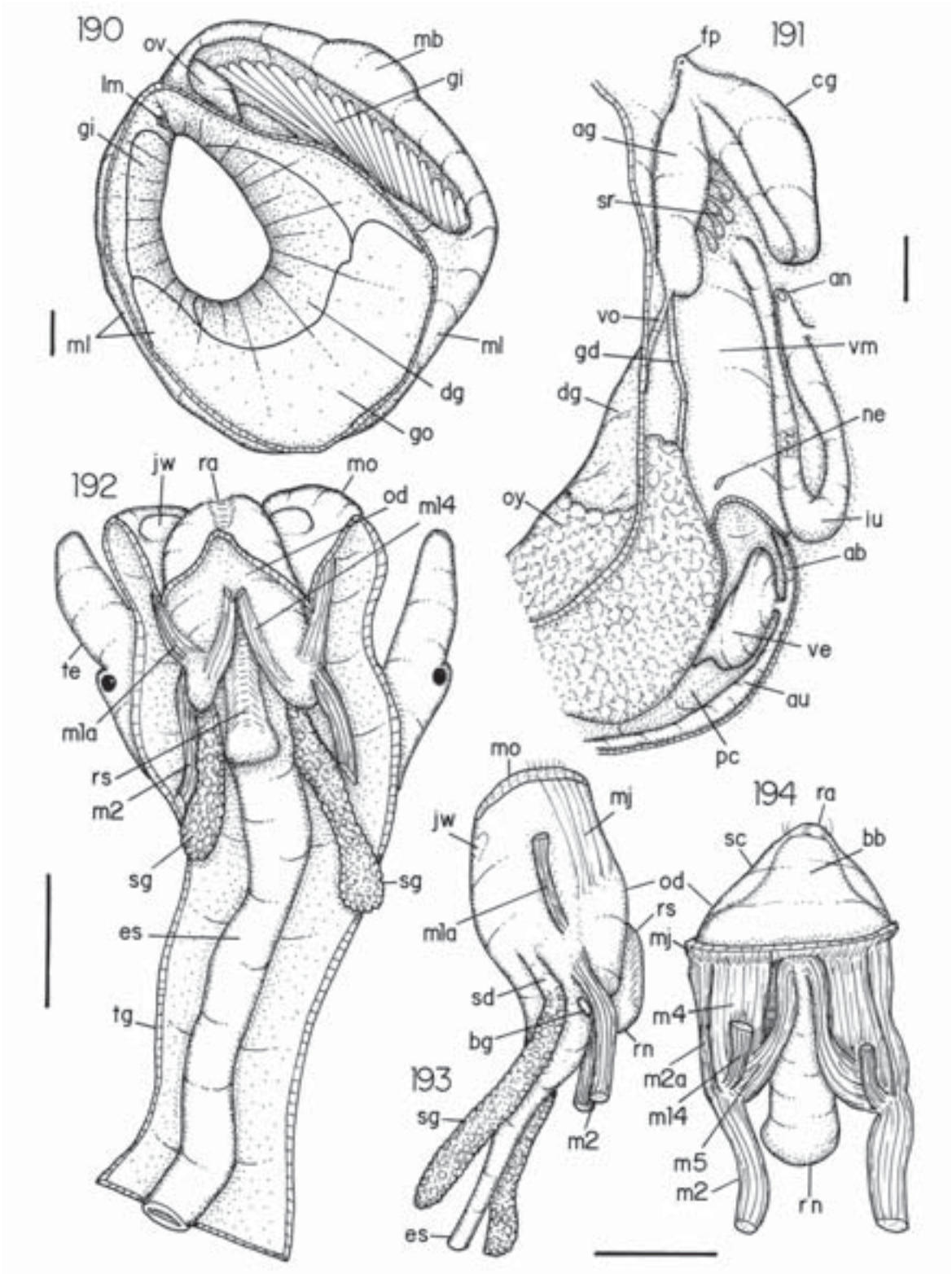
Patella auricula Gmelin, 1791: 3694.

Calyptraea (Calypeopsis) auriculata: Orbigny, 1845: 461.

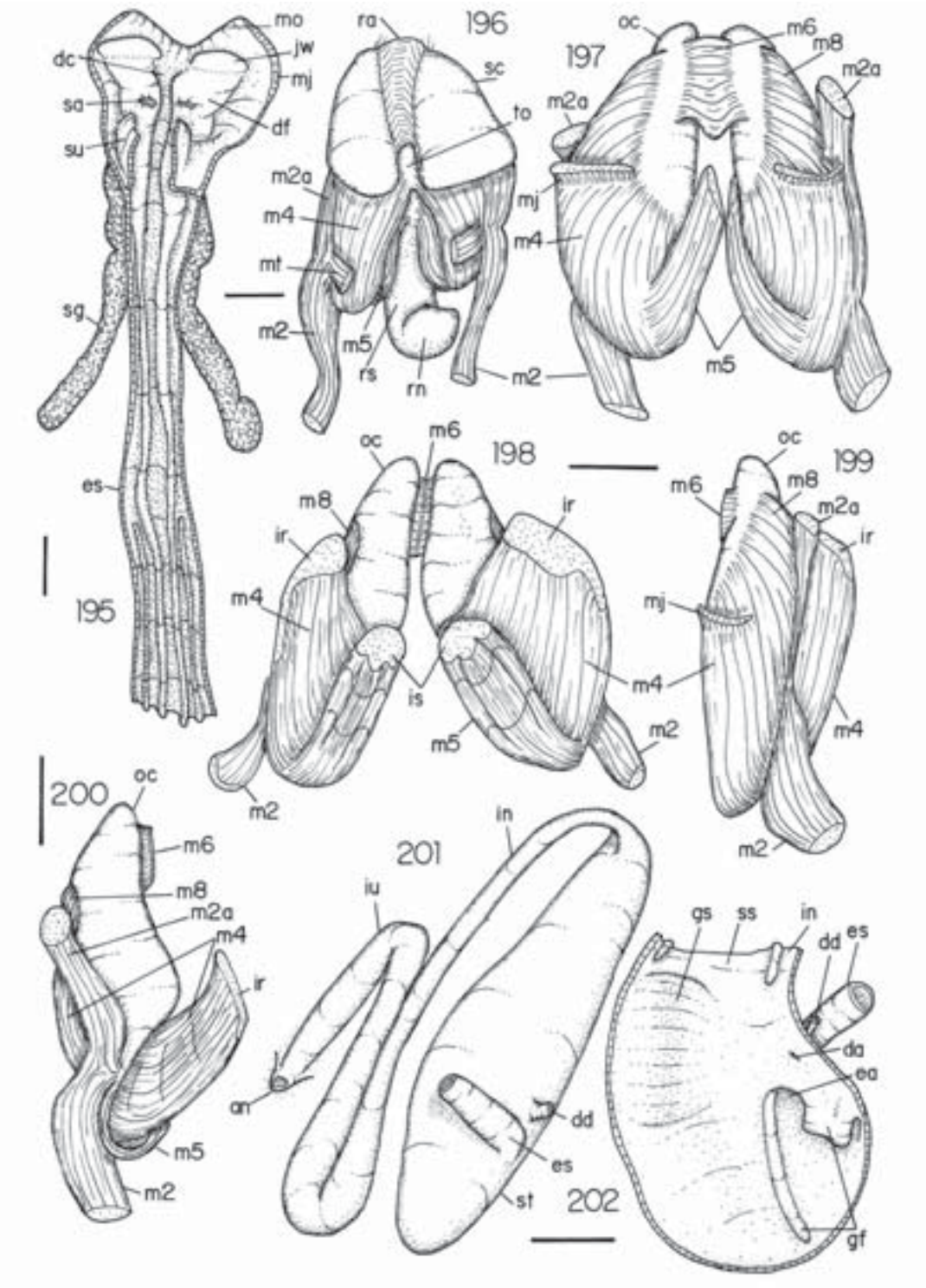
Crucibulum auricula: Abbott, 1954: 169 (pl. 21s); Warmke & Abbott, 1961: 86 (pl. 15, fig. n); Rios, 1970: 55; 1975: 65 (pl. 17, fig. 263); Bandel, 1976: 263; Rios, 1985: 59 (pl. 21, fig. 264); Penchaszadeh, 1985: 237; Jong & Coomans, 1988:62; Rios, 1994: 71 (pl. 24, fig. 275); Merlano & Hegedus, 1994: 160 (pl. 50, fig. 584); Abbott & Morris, 1995: 180 (pl. 49).



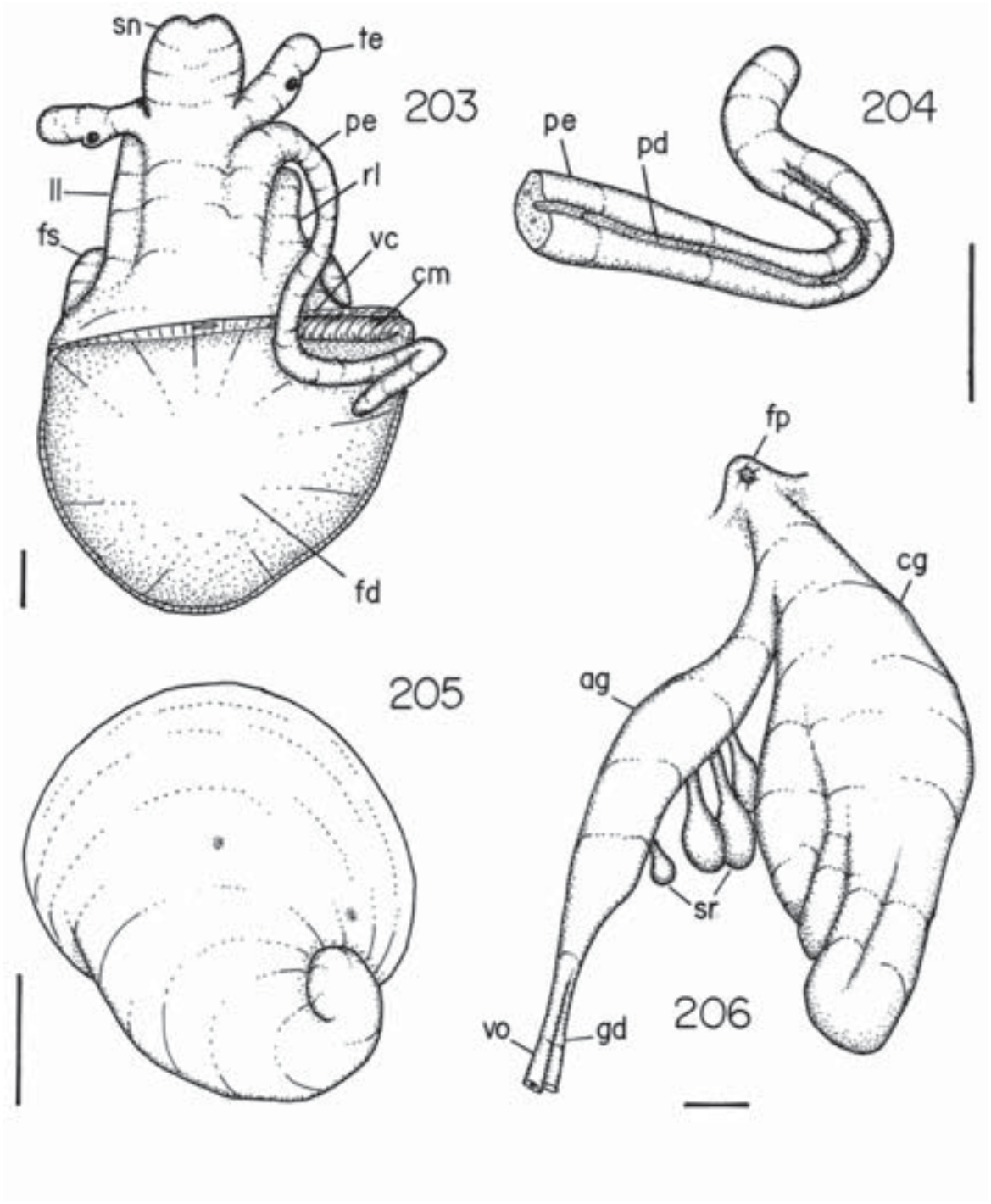
Figures 185-189, *Crucibulum auricula* anatomy: **185**, female extracted from shell, dorsal view; **186**, same, ventral view; **187**, visceral mass and pallial cavity roof, ventral view, mantle sectioned ventrally to expose inner structures; **188**, head-foot, lateral-right view, visceral mass and pallial organs extracted; **189**, pallial cavity roof, transversal section of its middle region, parallel to rectum. Scales = 2 mm.



Figures 190-194, *Crucibulum auricula* anatomy: **190**, pallial cavity and visceral mass, ventral view, seen as just extracted from head-foot; **191**, anterior region of visceral mass and pallial oviduct, ventral view, ventral wall of pericardium removed; **192**, head and haemocoel, ventral view, foot and neck ventral surface extracted, net of transversal muscles not drawn; **193**, buccal mass and adjacent esophagus, lateral-right view; **194**, odontophore, ventral view. Scales = 1 mm.



Figures 195-202, *Crucibulum auricula* anatomy: **195**, dorsal wall of buccal mass and esophagus opened longitudinally, ventral view; **196**, odontophore, dorsal view, superficial layer of membrane and muscles removed; **197**, same, ventral view, only more internal muscles exposed cartilages partially deflected; **198**, same, dorsal view; **199**, same, right side only, ventral view; **200**, same, dorsal-inner view, most of muscles deflected externally; **201**, digestive tubes seen if remainder structures were transparent, ventral view; **202**, stomach, ventral view, inner surface exposed by a longitudinal incision. Scales = 0.5 mm, except 201-202 = 1 mm.



Figures 203-206, *Crucibulum auricula* anatomy: **203**, head-foot of male, dorsal view; **204**, detail of apical region of penis; **205**, young specimens found within capsules attached to neck ventral surface; **206**, pallial oviduct, ventral view. Scales = 0.5 mm, except 205 = 0.25 mm.

Crucibulum auriculum: Bandel & Riedel, 1994: 342-343 (pl. 7, fig. 9-10).

Description.

Shell (Figs. 15-17). Limpet-like, conical, low, with strong radial ridges. Ventral shelly septum conical, inserted about in center of ventral shell surface (Figs. 15, 17). Anterior margin of ventral plate slightly straight; its right region shorter than left one. Other details in Orbigny (1845).

Head-foot (Figs. 186, 188, 192, 203). Head and neck regions similar to those of *Crepidula* spp, including neck ventral surface and lateral flaps. Tentacles stubby, long, without ommatophores; basal half clearly broader than distal half. Eyes located in middle-outer region of tentacles. Haemocoel long and narrow, transverse muscular fibers scanty. Foot sole planar, its anterior margin covering short area of neck's ventral surface, and possessing furrow of pedal gland. Foot dorsal surface very tall, conic, with rounded tip, solid-muscular (Fig. 188); this region fits inside shell septum. Posterior and lateral edges of foot sole connected to mantle (surrounding shell ventral plate border); anterior edge connected to visceral mass (also surrounding anterior border of shell septum). Columellar muscle (or muscle attached to anterior shell septum edge) very thin, almost missing, some transversal muscular fibers in anterior edge of shell ventral plate, more clear at right. Columellar muscle weakly proportionally larger in small specimens (Fig. 203).

Mantle organs (Figs. 185-187, 189, 190). Mantle covers entire ventral surface of shell and also presents another region from shell margin to border of its ventral plate, restricting pallial cavity. Mantle, in shell ventral plate border, inserts in lateral and posterior region between foot sole and its dorsal surface; very thin mantle portion also covers dorsal surface of foot, which secretes ventral surface of shell ventral plate. Dorsal shell muscle present, inserts just anterior to shell septum, close median line; its fibers spread like fan for a short distance and connect in adjacent region of mantle (Fig. 185). Lateral shell muscle small, located in shallow furrow between posterior and anterior ends of pallial cavity (Figs. 185-187, 190: lm). Pallial aperture relatively small (Fig. 190), if animal is compared to a clock, it begins at 12 and finishes at 2 o'clock. Pallial cavity occupies space between shell ventral surface and dorsal surface of the septum (except a portion at right side occupied by visceral mass); in larger specimens, pallial cavity "posterior" end touches anterior end, becoming almost complete ring (there is no communication between both extremities), separated by shallow furrow (Figs. 187, 190). In smaller specimens a larger space between both extremities of pallial cavity. Osphradium long, bipectinate, parallel to mantle border, occupying left half of pallial aperture. Osphradium leaflets slightly thick. Gill very large, continues all along circular pallial cavity. Gill anterior extremity on mantle border, located near right border of pallial aperture. A slight tall fold begins in gill anterior extremity, runs on mantle border towards left, and finishes close right extremity of osphradium (Fig. 187). Ctenidial vein edges outer margin of gill and pallial cavity, with uniform width along its length. Endostyle narrow, running in ventral surface of ctenidial vein (Fig. 189); its anterior and posterior end just close to those of gill. Gill filaments similar to those described for *Crepidula* spp., with tall, rigid straight rod; apical region of rod thicker, connected with same region of neighbor filaments by cilia. Posterior and middle gill filaments almost of same length, in anterior region they gradually lengthen; close to anterior extremity they suddenly become short, with gill axis turned forward. Between gill and shell ventral plate (in posterior 1/3) and between gill and visceral mass (in anterior 2/3 of pallial cavity length) very narrow space without detectable hypobranchial gland.

Visceral mass (Figs. 187, 190, 191). Surrounds left and posterior regions of outer surface of shell septum. If compared to a clock, begins at 3 and finishes at 8 o'clock, broader in its median region. Large stomach as central structure. Digestive gland surrounds stomach, mainly in its ventral and posterior surfaces. Gonad occupies anterior region, mainly close to region where visceral mass connects with head-foot. Pericardium, last intestinal loop and pallial oviduct as outer limits of visceral mass.

Circulatory and excretory systems (Fig. 191). Pericardium extremely narrow and long, begins in posterior end of pallial cavity, contours posterior region of gill, runs edging inner margin of pallial cavity posterior region, also outer margin of visceral mass up to opposite side of pallial cavity, in this final region pericardium enlarges. Auricle very narrow and long, with same length as pericardium; in its final portion stay external to ventricle. Ventricle elliptical, thick walled, connected not in auricle end, but before it, having portion of auricle beyond ventricle connection as blind-sac. Approximately in opposite side of ventricle connection, origin of anterior and posterior aortas, similar to *Crepidula* spp. Kidney very small, dorso-ventrally flattened, almost all solid-glandular; located just in right border of pericardium, compressed dorsally by digestive gland. Nephrostome a small slit in left region of membrane between kidney and pallial cavity.

Digestive system (Figs. 192-202). Buccal mass characters similar to those of *Crepidula* spp, differences or notable features following. Jaw plates broad, slightly thicker. Pair of dorsal inner folds of buccal mass broad, between both a shallow groove (Fig. 195). Aperture of salivary glands slightly ample, transversal, located posterior, almost at level of septum that separates esophageal from odontophoric part of buccal mass. Odontophore muscles (Figs. 193-200) very similar to those described for *Crepidula*, except for smaller and thinner horizontal muscle (**m6**) and **m14**, and space separating insertions of m6 from m8 and m4. Radula (Figs. 58, 59)

similar to those of *Crepidula* spp.; rachidian tooth with five to seven triangular cusps, central cusp about double size of neighboring cusps; lateral tooth with eight to 10 triangular cusps, second or third cusp larger and apical (about three times neighboring cusp width), lateral half of tooth edge smooth, somewhat thick; marginal teeth long, tall, slender, apex sharp and curved, about five sub-terminal, triangular cusps in inner edge; outer marginal tooth more flattened and about twice broader than inner marginal tooth. Salivary glands narrow and long, with about same length as buccal mass (Figs. 192, 195). Esophagus narrow and long. Anterior esophagus with pair of broad longitudinal folds as continuation of those of dorsal buccal mass wall. Posterior esophagus with four or five similar sized longitudinal folds, two of them are continuation (but narrower) of those from anterior esophagus. Stomach large, long, slightly elliptical (Figs. 201, 202). Esophagus inserts in inner-ventral surface of stomach. Duct to digestive gland narrow, single, located near to esophageal insertion, slightly closer to intestinal portion of stomach. Stomach inner surface (Fig. 202) with tall, transversal and narrow fold located just ventral to esophageal insertion; other low and long folds runs from dorsal region of esophageal aperture towards posterior, in blind-sac portion of stomach suddenly faint. Gastric shield ample, circular, thin, located in opposite side of esophageal aperture just posterior region to style sac. A pair of low, longitudinal folds separate intestinal from style sac branches of stomach, similar to those described for preceding species; intestinal branch very narrower. Intestinal loops simpler to those of *Crepidula* spp. (Figs. 191, 201); after steep end of style sac, intestine suddenly runs anteriorly parallel to stomach axis, at level of end of stomach, suddenly turns towards posterior and runs parallel, external and close to its preceding loop along about half of its length, where suddenly turns towards anterior; this final loop runs parallel, external and close to preceding loop for about 2/3 of its length, up to anus. Several small, elliptical fecal pellets fill intestinal lumen. Anus small, siphoned, located in pallial oviduct base, in right extremity of pallial cavity (Fig. 191).

Genital system. **Development**. Protandric hermaphrodite, with all examined small specimens male (but few small specimens were available). Some specimens present one or two spherical capsules weakly attached to neck ventral surface, within each capsule about 15 young specimens in same developmental stage, without operculum (Fig. 205). Other details of capsules in Bandel (1976: 263).

Male (Figs. 203, 204). Testis very small, situated in posterior-ventral region of visceral mass, from which very narrow sperm duct runs towards anterior. Seminal vesicle with several coils, color clear beige, located almost on opposite side than testis, in anterior extremity of visceral mass, opens to pallial cavity in middle level of right surface of pallial floor. Pallial sperm groove very shallow, difficult to see. Penis very long (about same length as that of head-foot), coiled within pallial cavity. Penis origin just posterior to right tentacle. Penis with uniform width along its length, tip rounded. Penis sperm groove run in central region of penis ventral surface, finished at some distance from tip.

Female (Fig. 206). Ovary large, color cream, occupies anterior and ventral regions of visceral mass (Figs. 185, 190, 191). Visceral oviduct runs on visceral mass ventral surface towards anterior and right. Gonopericardial duct long, narrow, runs from right extremity of pericardium towards right, joining with oviduct where it inserts in albumen gland. Albumen gland long, thick walled, duct central, slight broad. Series of four seminal receptacles inserts in anterior surface of albumen gland, central vesicles larger. Capsule gland large (about twice albumen gland size), walls very thick, irregular, glandular. Capsule gland lumen broad, dorso-ventrally flattened, as blind-sac. Both lumen of albumen and capsule glands unite with each other anteriorly forming short vaginal tube. Genital pore small, in tip of small papilla.

Habitat. On hard substrates, mainly shells of other molluscs, from intertidal to 79 m depth.

Distribution. From North Carolina, USA, to Paraíba, Brazil.

Measurements of shells (in mm). MZSP 30818, ♀1, 6.6 by 27.8; ♀2, 6.8 by 26.2; ♀5, 7.1 by 24.7; MZSP 30819, ♀4, 6.7 by 25.4.

Material examined. VENEZUELA; **Isla Margarita** (Simone col.); Between Ponta Mosquito and Isla Coche, MZSP 30818, 3♂, 8♀ (6/ii/1995); Pedro Gonzales, Playa Puerto Cruz, MZSP 30819, 4♀(4/ii/1995); Porlamar, Guaraguao Bay, Playa Bella Vista, MZSP 30820, 3♂, 3♀ (2/ii/1995).

Crucibulum quiriquinae (Lesson, 1830)

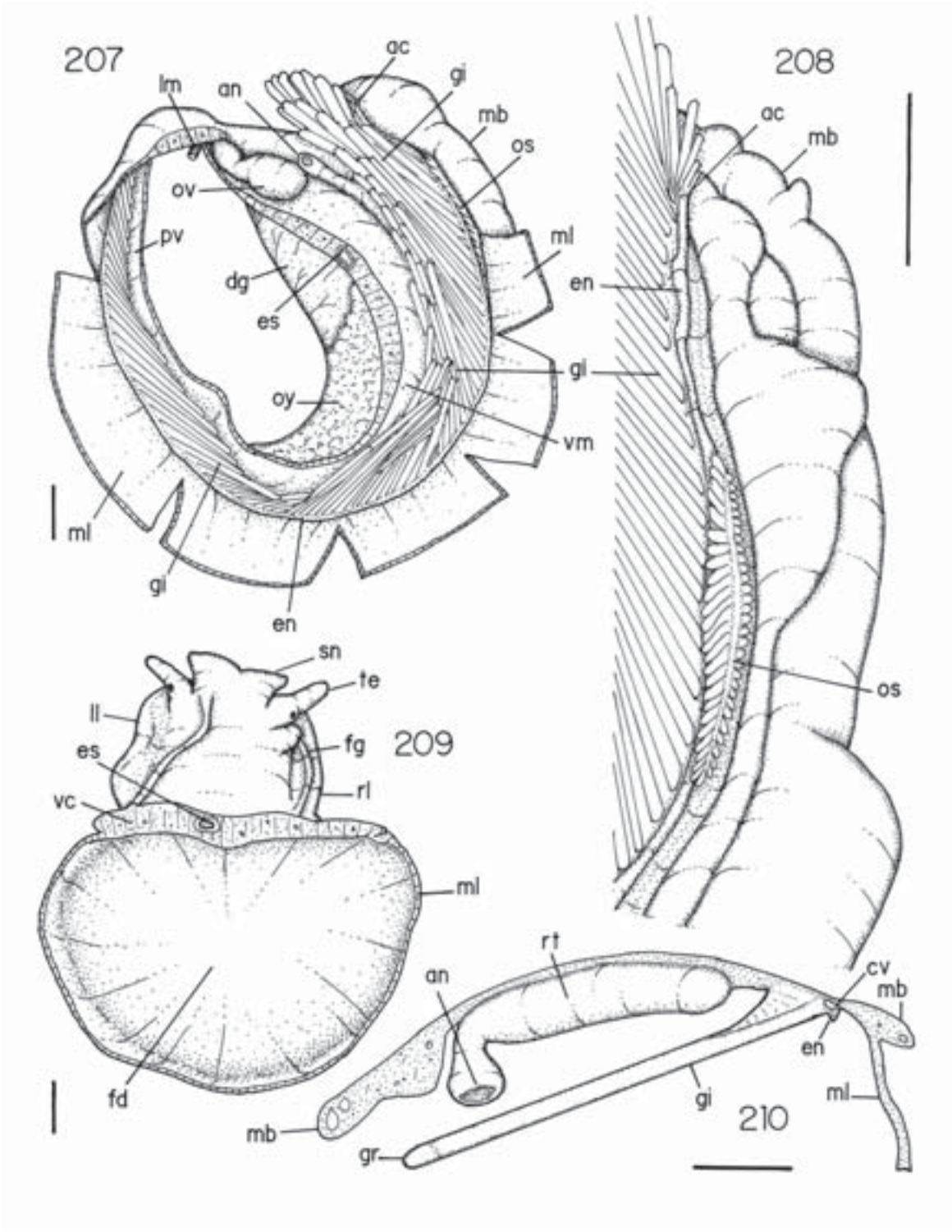
(Figs. 18, 19, 68, 69, 207-226)

Crucibulum quiriquinae: Keen, 1971: 463; Véliz et al., 2001: 527-533 (fig. 2a-e, 3a-c).

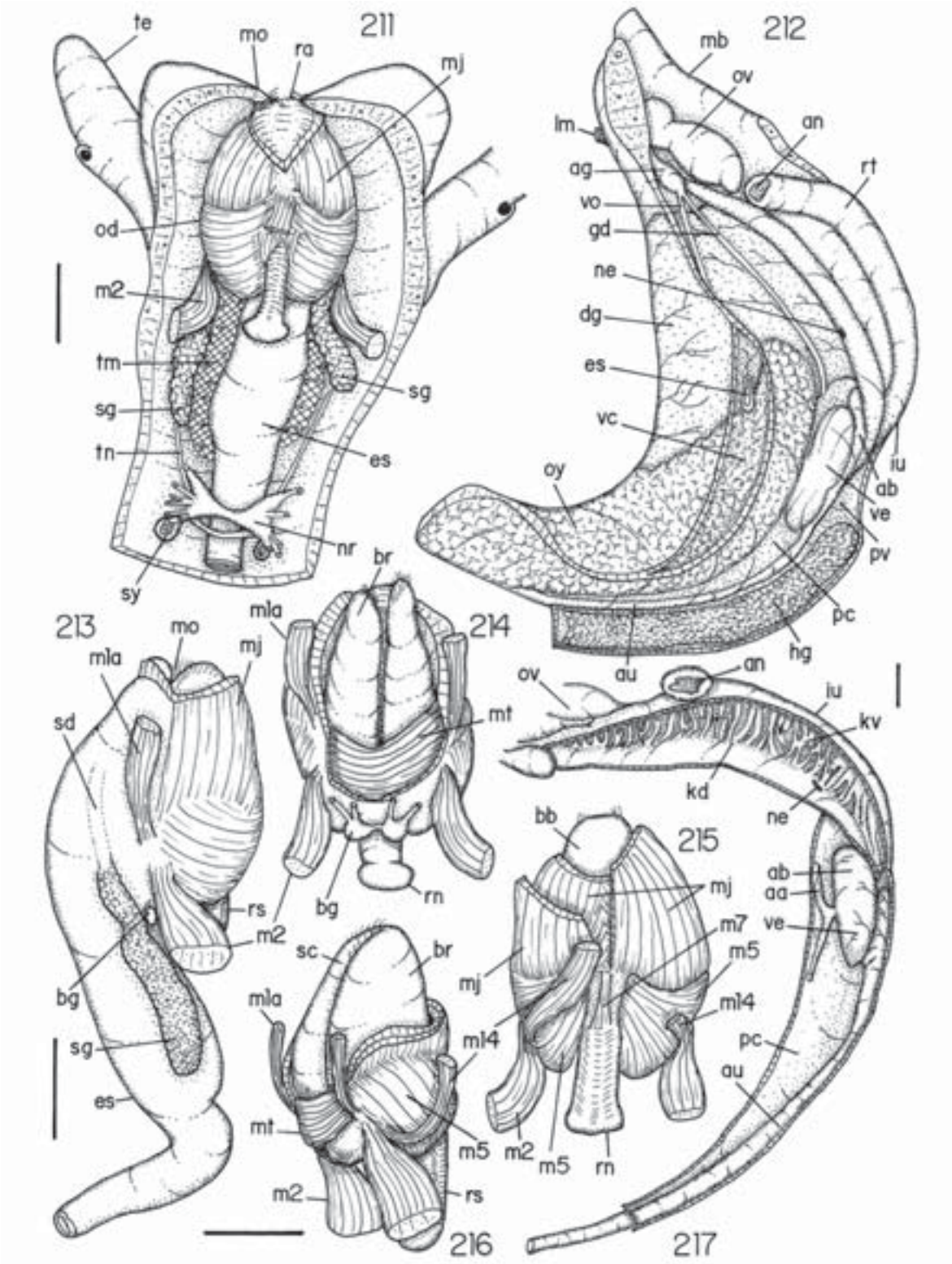
Description.

Shell (Figs. 18, 19). Similar to that of *C. auricula*, but larger (up to 35 mm) and taller. Sculpture several radial, low ribs. Shell ventral plate also similar to *C. auricula*. Other details in Keen (1971) and Véliz et al. (2001).

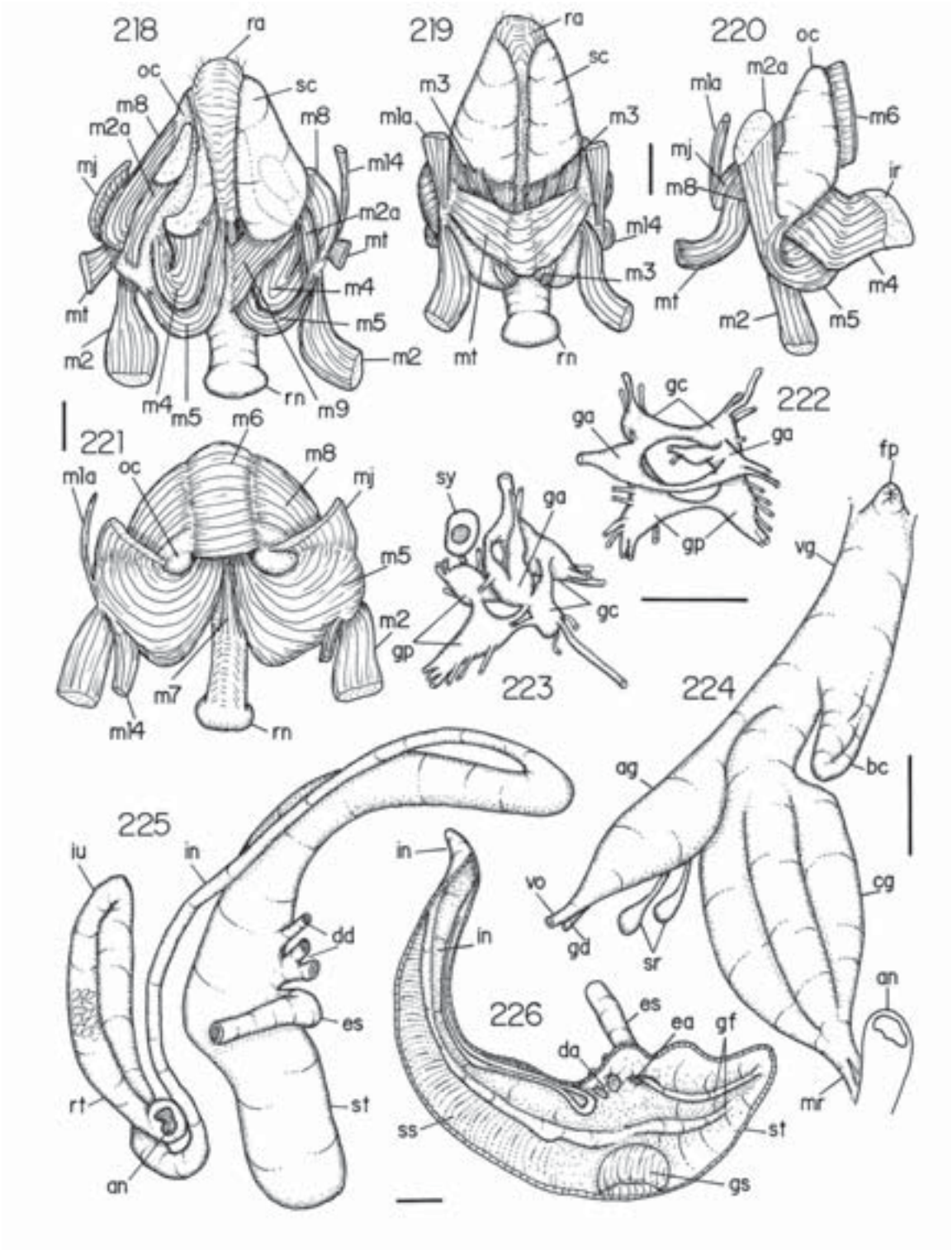
Head-foot (Figs. 209, 211). Very similar to that of *C. auricula*, including neck ventral surface and tall, conic, solid foot. Distinctive features following. A tall fold runs in left surface of pallial floor and dorsal surface of head, from posterior to anterior, suddenly faint in snout base. Tentacles with small ommatophores in its middle-outer region. Haemocoel with net of transverse muscle small, but differ-



Figures 207-210, *Crucibulum quiriquinae* anatomy: **207**, pallial cavity roof, ventral view, mantle sectioned in ventral surface for exposition of inner structures; **208**, same, detail of region between anterior extremity of gill and osphradium; **209**, head-foot, female, dorsal view, that longitudinal fold of right side of head present in all examined specimens; **210**, pallial cavity roof, transversal section of its middle region, parallel to rectum. Scales = 2 mm.



Figures 211-217, *Crucibulum quiriquinae* anatomy: **211**, head and haemocoel, ventral view, foot and neck ventral surface extracted, snout opened longitudinally; **212**, whole view of visceral mass and adjacent anterior region of pallial cavity, ventral view, heart seen by transparency; **213**, buccal mass and adjacent esophagus, lateral-right view; **214**, odontophore, dorsal view; **215**, same, ventral view, mj not symmetrically extracted; **216**, same, lateral-right view; **217**, kidney and pericardium, ventral view, ventral wall of pericardium extracted, ventral wall of kidney sectioned longitudinally and deflected downwards. Scales = 1 mm.



Figures 218-226, *Crucibulum quiriquinae* anatomy: **218**, odontophore, dorsal view, superficial membrane and muscles removed, most of muscles deflected, part of left side of subradular cartilage also removed (only insertions of muscles preserved), mt sectioned and deflected; **219**, same, before section of mt and sc; **220**, same, only left structures, most of muscles deflected for cartilage exposure; **221**, same, dorsal view, most of muscles deflected; **222**, nerve ring, ventral view; **223**, same, lateral-right view, only one statocyst shown; **224**, pallial oviduct, ventral view, anus also shown; **225**, digestive tubes, ventral view, seen if remainder structures were transparent, **226**, stomach opened longitudinally, ventral view. Scales = 1 mm.

entiable; not passing through salivary gland (Fig. 211).

Mantle organs (Figs. 207, 208, 210, 212). Mantle border characters similar to those of *C. auricula*, inclusive restriction of lateral and posterior regions of pallial cavity. Mantle border more complex in region of mantle aperture, with folds shown in fig. 208. Arrangement and characters of pallial organs similar to those of *C. auricula*. Osphradium bipectinate, located in left half of pallial aperture. Osphradium leaflets slight thick, anterior filaments shorter than posterior ones. Gill anterior extremity on mantle border, almost straight, far from osphradium. Endostyle tall, on ventral surface of ctenidial vein (Fig. 210). Hypobranchial gland more developed, runs as low ridge in anterior area between gill and visceral mass.

Visceral mass (Figs. 207, 212). Similar to that of *C. auricula*.

Circulatory and excretory systems (Figs. 212, 217). Pericardium and heart characters similar to those of *C. auricula*, with extremely long auricle, but ventricle located more anteriorly. Kidney larger and more complex than that of *C. auricula*. Inner renal space almost entirely filled by several irregular, glandular folds, no clear separation in lobes. Kidney stays compressed between gonad and adjacent intestinal loop. Ventral membrane that separates kidney from pallial cavity almost entirely free from glandular folds. Nephrostome a small slit in posterior (left) region of this membrane.

Digestive system (Figs. 211, 213-215, 218-221, 225, 226). Buccal mass characters (Figs. 211, 213) similar to those of *C. auricula*, except that dorsal wall inner surface presents aperture of salivary glands more anterior (closer to jaws) and longitudinal disposed. Buccal mass and odontophore muscles also similar to those of *Crepidula* spp and *C. auricula* (Figs. 211-215, 218-221), but with stronger muscles; **m6** (horizontal muscle) broader and thicker, with insertion closer to m8 and m4 origins; **m3** pair of small muscles, origin in posterior-medial region of odontophore, runs dorsally covered by mt, inserts on subradular membrane dorsal margin; **mj** thicker, with two muscular layers. Radula (Figs. 68, 69) similar to that of *C. auricula*; rachidian tooth with five to seven triangular cusps, central cusp with about three times width of neighboring cusps; lateral tooth with about seven cusps, second or third cusp apical and very large (more than three times width of neighboring cusps); marginal teeth with long, sharp apical region without cusps, three or four sharp cusps located in inner edge, on base of tooth apex (about in 2/3 of their length). Esophageal characters as those of *C. auricula*. Stomach location similar to that of *C. auricula*. Stomach characters, however, differs by (Figs. 225, 226): stomach form much longer and more slender, esophagus and two or three ducts to digestive gland connect about in middle region of gastric posterior surface (esophagus at right) close with each other. Stomach inner surface with pair of parallel folds in dorsal surface of gastric bind-sac portion, one of them originates in esophageal aperture. Gastric shield proportionally small, just in beginning of style sac portion of stomach. Intestinal and style sac branches of stomach long — about twice of remainder gastric regions length. Both branches separated from each other by pair of longitudinal folds, dorsal fold tall, ventral fold double and slender, both components of ventral folds connects close to digestive gland ducts as small ring, distally (in level where style sac finishes) fused to each other. Style sac with series of low transversal folds covered by chitin. Intestinal loops similar to those of *C. auricula* (Fig. 225), but with first portion (running parallel to stomach) much longer and more slender. Last intestinal loops replete with small, elliptical fecal pellets. Anus broad, siphoned, close to pallial oviduct base (Figs. 207, 212).

Genital system (Fig. 224). Only females examined. Ovary concentrated in anterior-left region of visceral mass, where it connects with head-foot (Figs. 207, 212). Visceral oviduct and gonopericardial duct similar to those of *C. auricula*, both very long and slender. Pallial oviduct characters also similar to those of *C. auricula*, differing by: fewer seminal receptacles connected to albumen gland (only two); vaginal tube very longer (extends after connection of albumen and capsule glands), has secondary diverticulum located in its posterior region turned towards capsule gland. Genital pore small, in apex of small papilla.

Nervous system (Figs. 211, 222, 223). Similar to those of *Crepidula* spp. In having large, concentrated ganglia. Differs in having additional ventral connective contouring esophagus, just posterior to connective of pedal ganglia. This additional connective apparently connects both parietal ganglia, but further studies are still necessary.

Habitat. See Véliz et al. (2001).

Distribution. South Peru to Chile.

Measurements of shells (in mm). MZSP 30817, ♀1, 16.4 by 30.5; ♀2, 22.0 by 32.9.

Material examined. CHILE, MZSP 30817, 3♀.

Discussion. Véliz et al. (2001) have pointed out that in Chile there are 2 species identifiable as *C. quiriquinae*. The shells of the specimens examined here are similar to their called “population I”, typical for the species.

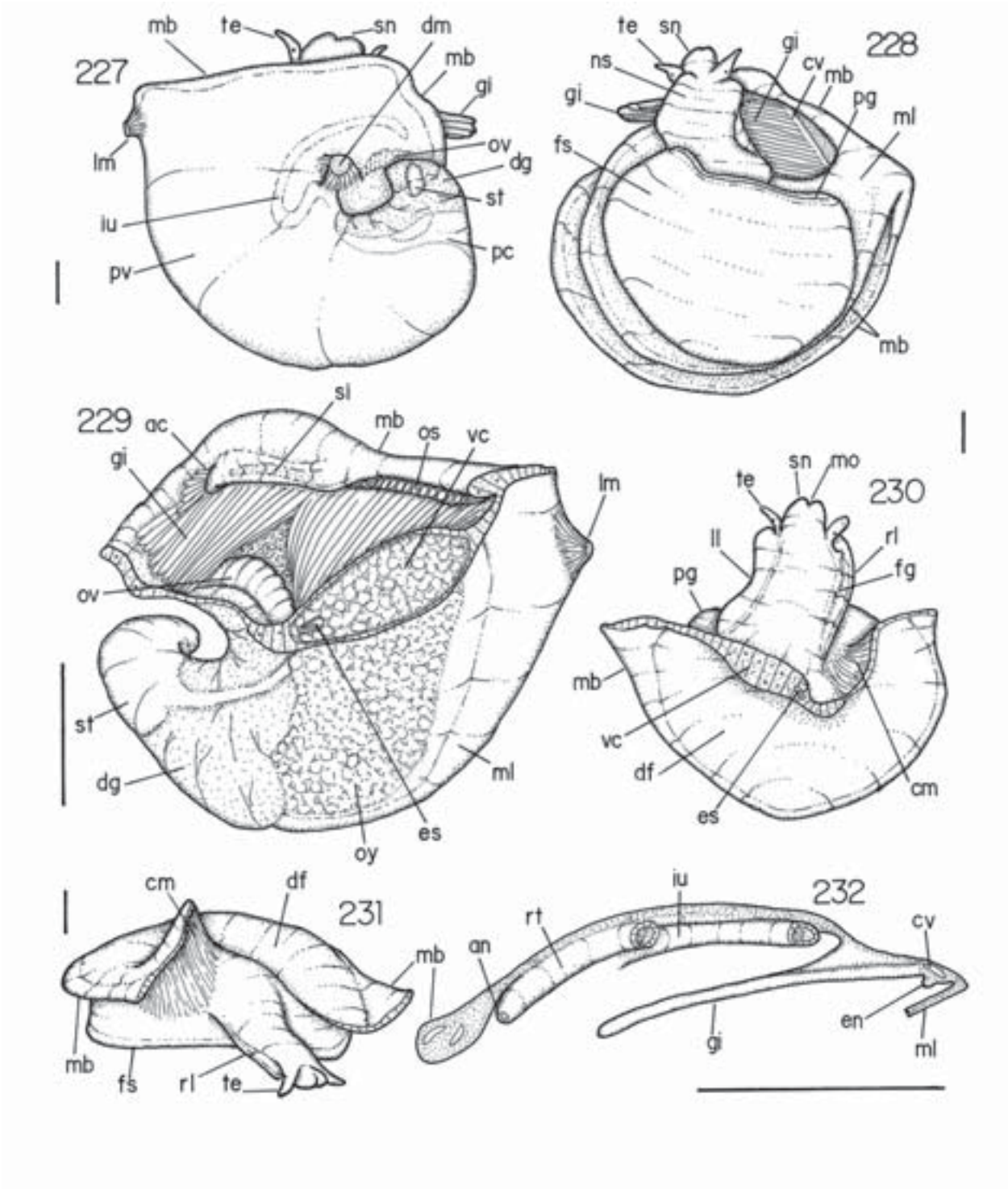
Genus *Trochita* Schumacher, 1817

(Type species: *Patella trochiformis* Born)

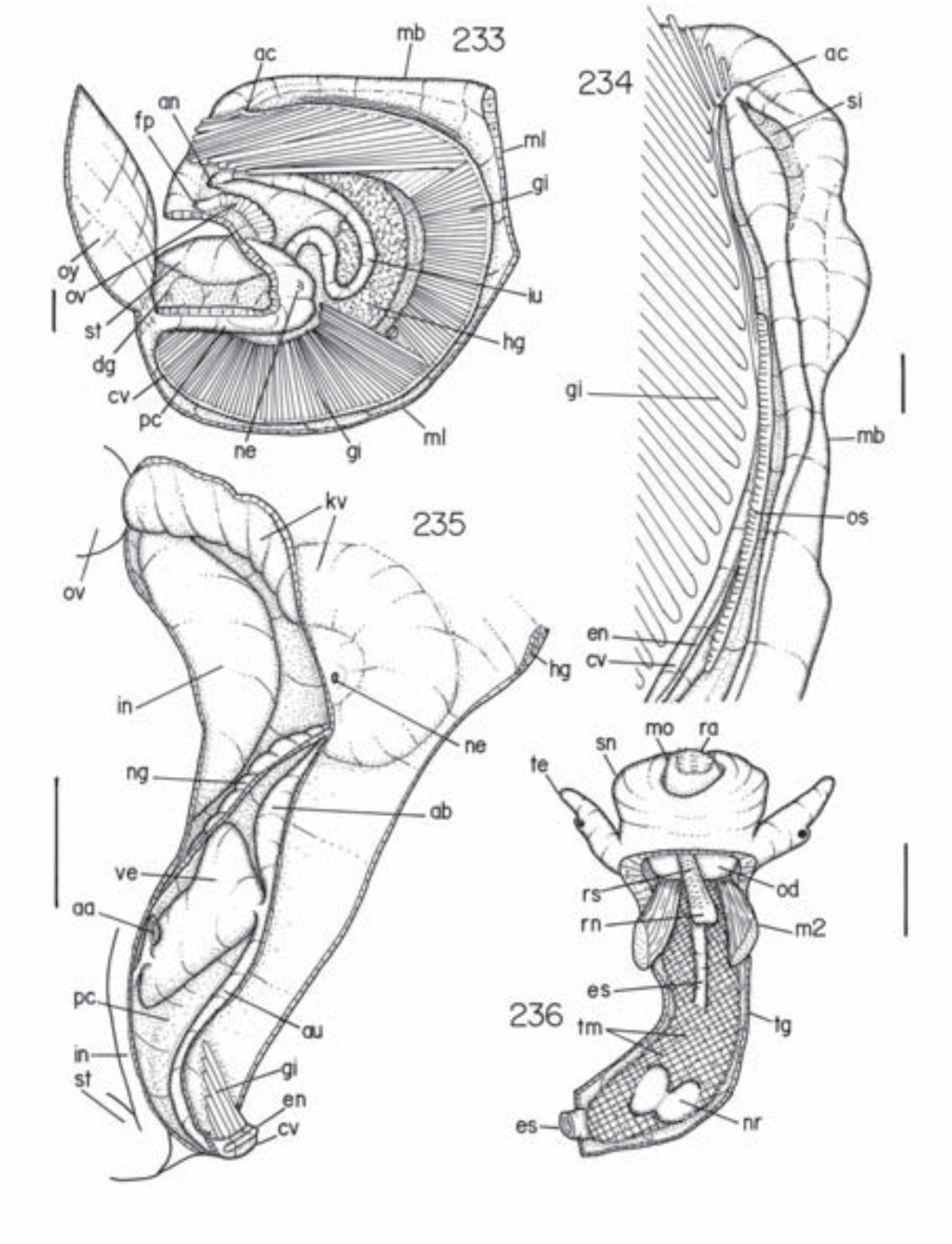
Trochita trochiformis (Born, 1778)

(Figs. 20, 21, 72, 73, 227-251)

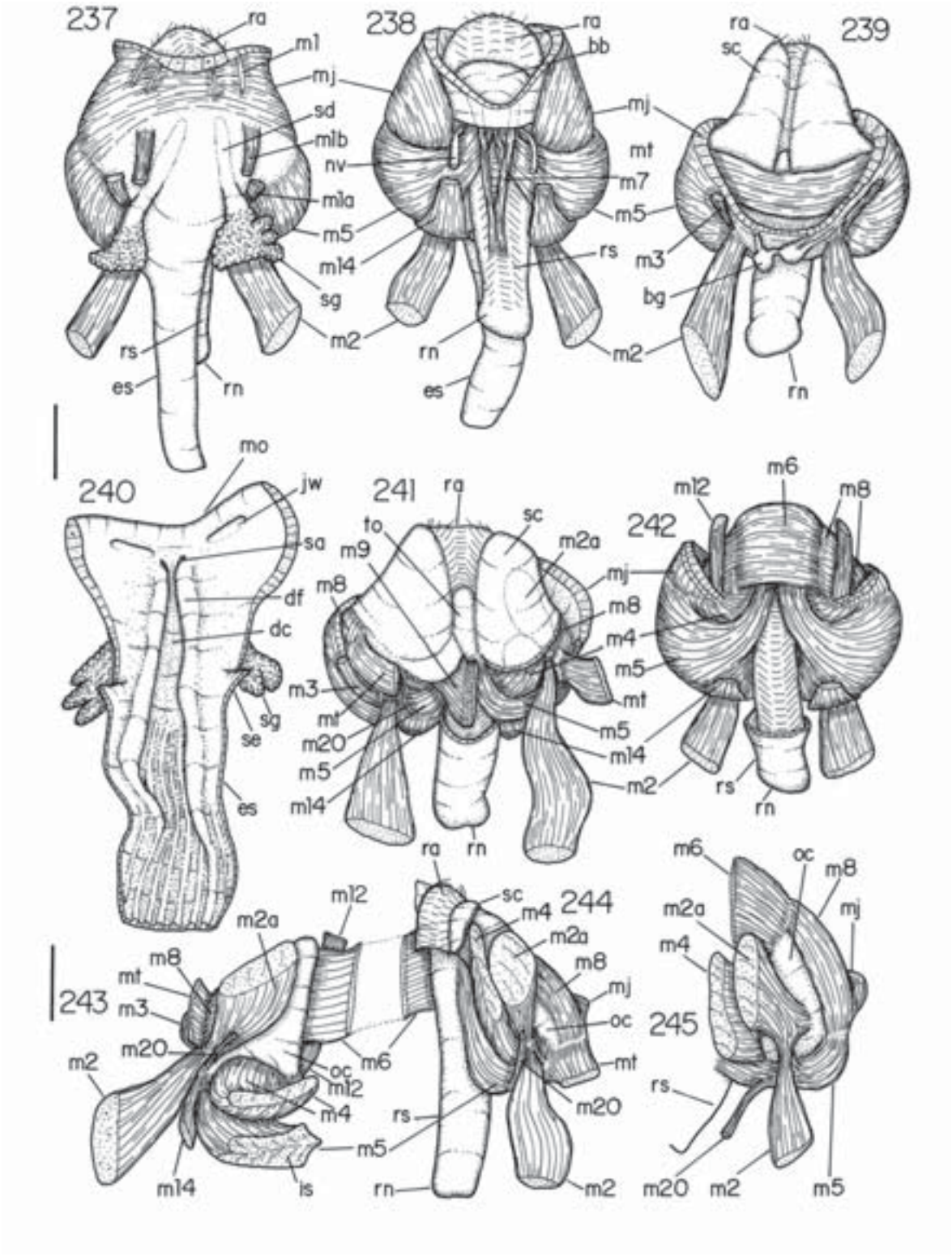
Ancient synonymy in Orbigny (1846: 461). Complement:



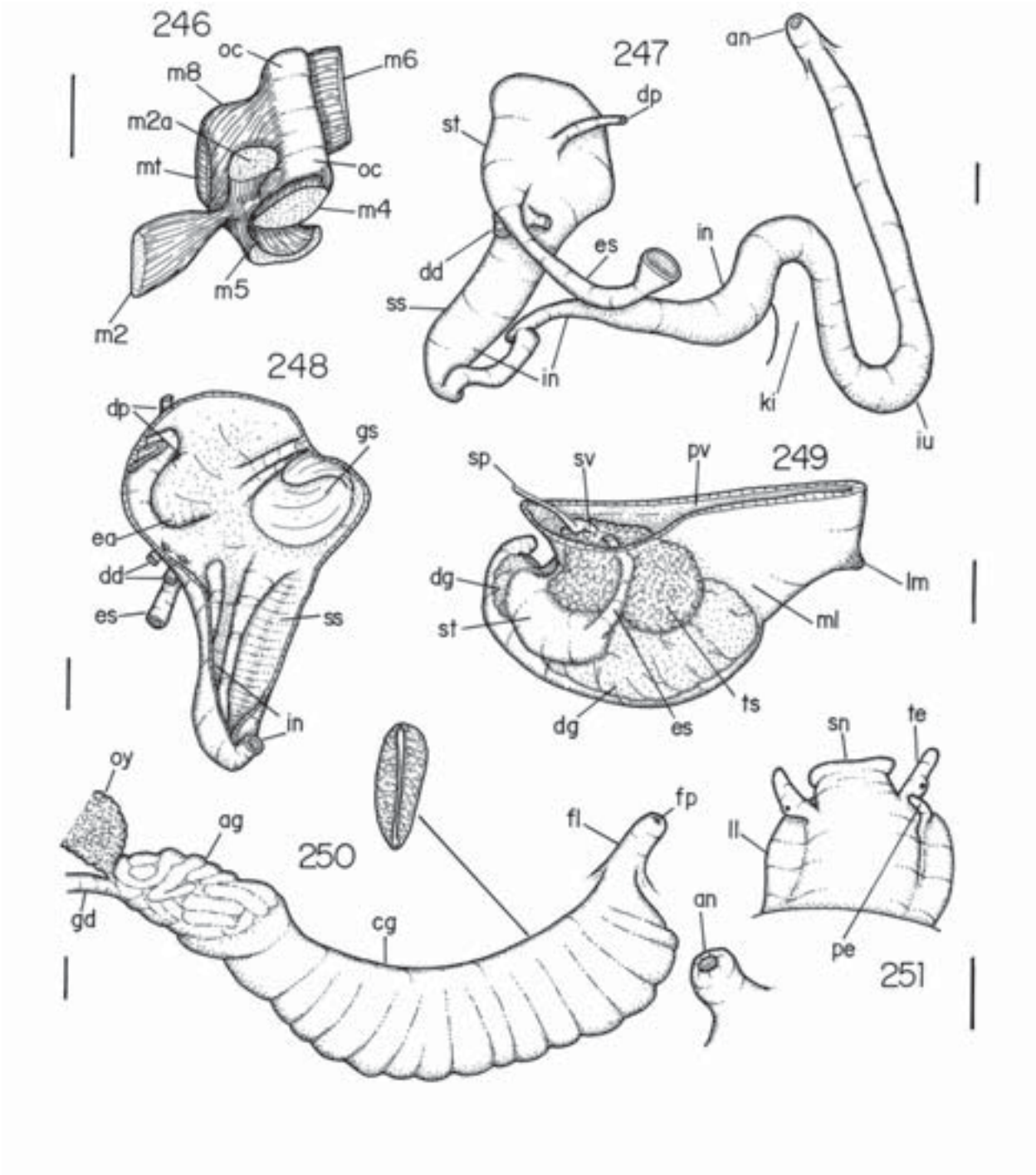
Figures. 227-232, *Trochita trochiformis* anatomy: **227**, whole view of a female extracted from shell, dorsal view; **228**, same, ventral view; **229**, pallial cavity and visceral mass, ventral view, head-foot extracted; **230**, head-foot, dorsal view; **231**, same, frontal view; **232**, pallial cavity roof, transversal section tangential to rectum. Scales = 5 mm.



Figures. 233-236, *Trochita trochiformis* anatomy: **233**, pallial cavity, ventral-inner view, visceral mass lying in floor of this cavity deflected to left, some gill filaments in central gill region removed; **234**, same, detail of the osphradium and gill anterior end; **235**, kidney and pericardium, ventral view, both sectioned longitudinally with inner structures exposed, adjacent surface of pallial cavity roof also shown; **236**, head and haemocoel, ventral view, foot removed. Scales = 2 mm, except 233 = 5 mm.



Figures. 237-245, *Trochita trochiformis* buccal mass: **237**, buccal mass, dorsal view; **238**, same, ventral view; 239 same, dorsal view, dorsal wall of buccal mass extracted; **240**, dorsal wall of buccal mass, ventral-inner view, anterior esophagus opened longitudinally; **241**, odontophore, dorsal view, mt and m9 sectioned and deflected in right side; **242**, same, ventral view, superficial membrane removed; **243**, same, dorsal view, left half only, most muscles deflected; **244**, same, right side only, most muscles in situ; **245**, same, ventral view, right side only, most muscles in situ. Scales = 1 mm.



Figures. 246-251, *Trochita trochiformis* anatomy: **246**, odontophore, dorsal view, left half only, several muscles sectioned close to their base; **247**, middle and distal digestive tubes, ventral view, seen in situ if remainder structure were transparent; **248**, stomach, ventral view, opened by means of a longitudinal incision along its ventral side, inner surface exposed; **249**, visceral mass, male, ventral view, posterior part of pallial cavity also shown; **250**, pallial oviduct, ventral view, anterior portion of visceral structures, anus, and a transversal section in indicated level also shown; **251**, head and neck, male, dorsal view. Scales = 1 mm.

Calyptraea (Trochatella) trochiformis: Orbigny, 1846: 464-642 (pl. 59, fig. 3).

Calyptraea (Trochita) trochiformis: Keen, 1971: 456 (fig. 804).

Trochita trochiformis: Abbott, 1974: 143.

Description

Shell (Figs. 20, 21). Slightly trochiform, conical, low, up to 4 whorls with almost straight profile. Spire paucispiral occupying about half of shell area. Sculpture several radial and irregular ridges. Periphery of shell septum extending little beyond whorls limit (similar to *Xenophora* species). Columella present, sinuous. Ventral surface of whorls almost straight. No umbilicus. Other details in Keen (1971: 456).

Head-foot (Figs. 228, 230, 231, 236, 251). Head and neck regions similar to those of preceding species, with slight retractile snout, neck ventral surface, lateral lappets and shallow food groove. A low, narrow fold runs longitudinally along left-dorsal side of most specimens. Foot a broad cylindrical muscular mass, ventral surface plane; dorsal surface spiral, increasing right-anteriorly. Columellar muscle well-developed, tall, triangular (Figs. 230, 231), located approximately at middle of foot right side; attached along shell columella. Dorsal surface of foot covered by thin layer of mantle, which extends, slightly thickened, little beyond dorsal foot margins. Sloped between this dorsal foot margin and foot sole a considerable distance, longer in columellar muscle region. Anterior margin of foot short, flap-like, possessing transversal furrow of pedal glands, extends anteriorly covered by basal portion of neck ventral surface as in preceding species.

Mantle organs (Figs. 227-229, 232-234). Mantle border slight thick, edges entire foot sole and also shell aperture; in left side restricts pallial aperture. If compared to a clock, pallial aperture begins about at 11 and finishes at 2 o'clock. Special arrangement of folds in middle-dorsal region of pallial aperture (Fig. 234). Dorsal shell muscle broad, located near columellar muscle, dislocated more anteriorly and medially. Lateral shell muscle slightly small, located in left-anterior extremity of pallial cavity external wall, just posterior to mantle border; connects this region of mantle to inner surface of left extremity of shell aperture (Figs. 227, 229). Pallial cavity very deep, slightly triangular and curved. Anterior region broad, larger than pallial aperture; gradually narrows towards posterior and left, penetrating through visceral mass by about 8/10 of whorl. Osphradium monopectinate, long, narrow; located compressed between gill and mantle border (Fig. 234) at about 2/3 of pallial aperture. Osphradium filaments slightly broad, rounded, small; situated edging tip. Gill very large, similar to those of preceding species. Anterior extremity on mantle border turned forwards in right region of pallial aperture. Gill filaments as described for other calyptraeids. Hypobranchial gland well-developed, mainly in anterior half of pallial cavity region between gill and visceral mass (Fig. 233), also extends, very thin, to neighboring areas. Visceral mass organs bulging into pallial cavity described below.

Visceral mass (Figs. 227, 229, 233, 249). With about ¾ whorl within shell spire, triangular, curved, with posterior extremity turned anteriorly and to left. Its anterior region divided, due to pallial cavity, into two portions: ventral and dorsal (Figs. 229, 233). Ventral portion flattened, broad and long (about 2/3 of pallial cavity length), situated between pallial cavity and shell ventral wall, becoming most of pallial cavity floor; constituted almost only by gonad and small portion of digestive gland at its posterior limit. Dorsal portion encroaching on pallial cavity roof, similar to those of *Crepidula* and *Calyptraea*. Except "U"-shaped intestinal loop, this is sigmoid and amply exposed in pallial cavity roof.

Circulatory and excretory systems (Fig. 235). Heart characters and location similar to those of *Crepidula* species, but shorter. Auricle also long and tubular, with blind-sac portion beyond ventricle connection. Kidney yellowish, with two lobes. Ventral lobe broad and tall, with shallow transversal folds, attached to intestine only in its broader right region. Dorsal lobe smaller, extends by pallial cavity roof as circular mass surrounding nephrostome, radial folded. Intestine runs along kidney, almost free from its lobes except at its right-anterior limit (as above described), however, there is very thin glandular renal tissue covering its ventral surface. Nephridial gland slight large, with transversal folds, covers almost entire membrane between kidney and pericardium chambers. Nephrostome a small slit in center of membrane between kidney and pallial cavity.

Digestive system (Figs. 236-248). Foregut characters similar to those of preceding species (Fig. 236). Buccal mass very large, its dorsal wall with two pairs of outstanding jugal muscles (Fig. 237): **m1a)** similar to those of preceding species but more developed, origin in dorsal wall of snout posterior to mouth, inserts deeply in odontophore lateral-ventral region close to m2 insertion; **m1b)** origin in posterior-dorsal inner surface of snout, insertion in middle region of buccal mass dorsal wall; **mj)** thick in ventral region and separated into two branches, very thin in dorsal region. Inner surface of buccal mass dorsal wall with pair of broad folds and shallow dorsal chamber (Fig. 240). Jaws very thin, broad and short. Odontophore muscles (Figs. 237-239, 241-246) similar to those of preceding species, with following distinctive or notable features: **m2a)** broader and shorter, insertion not direct in cartilages, but in m4, slightly dislocated from insertion of m2, i.e., does not look to be a continuation of m2 as in preceding species; **mt)** inserted in m8 and not in m4; **m4)** thinner, origin in outer surface of cartilages and only in small portion of their median-inner surface, origin amply

connected with m8 and m2a, contours posterior border of cartilages, towards medial and anterior, inserts in subradular cartilage close to radula; **m5)** also inserts in ventral and dorsal sides of radular sac in each side, cover m4 pair in their entire posterior surface; **m8)** much broader, connected with cartilages in their lateral border, amply connected with m4 from which is difficult separated; **m9)** present, **m14)** pair lateral located; **m20)** small and narrow pair, origin in m5 just where it inserts in m4 and cartilage (in ventral-median region of odontophore), inserts in subradular cartilage in middle region of its posterior border. Odontophore cartilages slightly thin and narrow. Radula slightly long – about twice odontophore length. Radular teeth similar to preceding calyptraeids (Figs. 72, 73), with following remarks: rachidian tooth narrow, lacking cusps; lateral tooth with about double rachidian width, lacking cusps or with about 8 weak and small cusps in outer edge; inner marginal tooth tall, curved, tip pointed, with about 5 weak subterminal cusps in both sides; outer marginal tooth similar to inner marginal tooth but with about half of its width, tip sharp pointed, lacking cusps. Salivary glands two small, amorphous masses just in posterior and dorsal regions of buccal mass (Fig. 237); in short distance their ducts penetrates in dorsal wall and run towards anterior; open after considerable distance, in dorsal folds anterior limit. Buccal ganglion pair small, close median line (Fig. 239). Esophagus narrow and long. Esophageal inner surface with six to eight longitudinal, narrow, similar sized folds, being two of them narrow continuations of dorsal folds of buccal mass (Fig. 240). Stomach large, occupies most of visceral mass posterior space (Figs. 229, 233, 249). Stomach form slight conical-irregular, long, similar to those of preceding species (Figs. 247, 248). One to two (close located) anterior ducts and slight broad posterior duct to digestive gland. Style sac and intestine amply connected with each other, separated only by pair of folds. Stomach inner surface with pair of parallel folds beginning from esophageal and anterior duct to digestive gland apertures, edge posterior limit of gastric shield, gradually faint in approximately opposite side of esophageal aperture; in their middle region covers posterior duct to digestive gland. Gastric shield slight large, rounded, located just posterior to style sac. Digestive gland pale brown, slight small, covers some portions of stomach and posterior region of gonad. Intestine narrow and sinuous after end of style sac (Figs. 233, 247), crosses gradually from ventral to dorsal region of visceral mass, becoming slightly broader; cross through kidney and exits to pallial cavity. In pallial cavity roof presents two slight ample loops. Rectum cross from left to right sides up to right-anterior extremity of pallial cavity. Anus siphoned, close to mantle border.

Genital system. **Development**. Protandric hermaphrodite, with males smaller than 14 mm. Some large specimens present several balloon-like egg capsules connected by mucus in neck ventral surface, like other examined calyptraeids.

Male (Figs. 249, 251). Visceral structures somewhat similar to those of preceding calyptraeids, testis yellowish, located in anterior region of visceral mass. Seminal vesicle small, with single, weak zigzag; in short distance narrows and becomes long and slender vas deferens, runs towards right. Between aperture of vas deferens and penis a shallow, almost straight furrow. Penis very small and simple, (about half of tentacles length); tip rounded, lacking papilla. Penis groove running along central region of ventral surface up to penis tip.

Female (Fig. 250). Ovary orange, mainly located in ventral-anterior portion of visceral mass encroaching pallial cavity (Fig. 229). Connects with pallial oviduct in its right-anterior border by very short duct. Long gonopericardial duct, similar to those of preceding species also inserts in this position. Posterior-ventral limit of pallial oviduct is a large sac with irregular, narrow, white glandular folds. Remainder of pallial oviduct long, tubular, thick glandular. Albumen gland a short posterior portion, beige in color. Capsule gland long, white, with series of slightly regular spaced, deep, transverse furrows converging on right border, where vaginal furrow runs. A slightly long vaginal tube anterior to capsule gland in form of tall papilla. Papilla tip possesses genital pore, slightly far from anus.

Habitat. Sedentary on hard substrates.

Distribution. From Ecuador to Chile.

Measurements of shells (in mm). LACM 75-15,♀, 12.6 by 29.4; LACM 75-41, ♀(larger), 24.5 by 50.0; LACM 75-14 , ♂3, 4.2 by 14.7.

Material examined. CHILE. **Antofagasta**; Antofagasta, *Aulacomya* beds NW of Mejillones, 23º02;S 70º31'W, 10-30 m depth, LACM 75-21, 1♀(J.H. McLean; Sebens & Suchanek col., 11/x/1975, sta. 12); *Piura* beds at south end of the city, 23º42'S 70º27'W, LACM 75-15, 2 ♂,2 ♀(J.H. McLean & J. Tomicia leg., 5-6/x/1975, sta. 6). **Tarapaca**; Cumbres Borascosas (S. of Iquique), 20º42'S 70º11.5'W, LACM 75-14, 1♂2 ♀(J.H.McLean leg.; sta. 5; 3/x/1975, intertidal). **Chiloe**; Gulf of Corcovado, W. of Isla Talcon, Pomalin, 42º42'S 72º52'W, LACM 75-41, 8 dry specimens (J.M. McLean leg.; sta. 31; 4-6/xi/1975; intertidal)

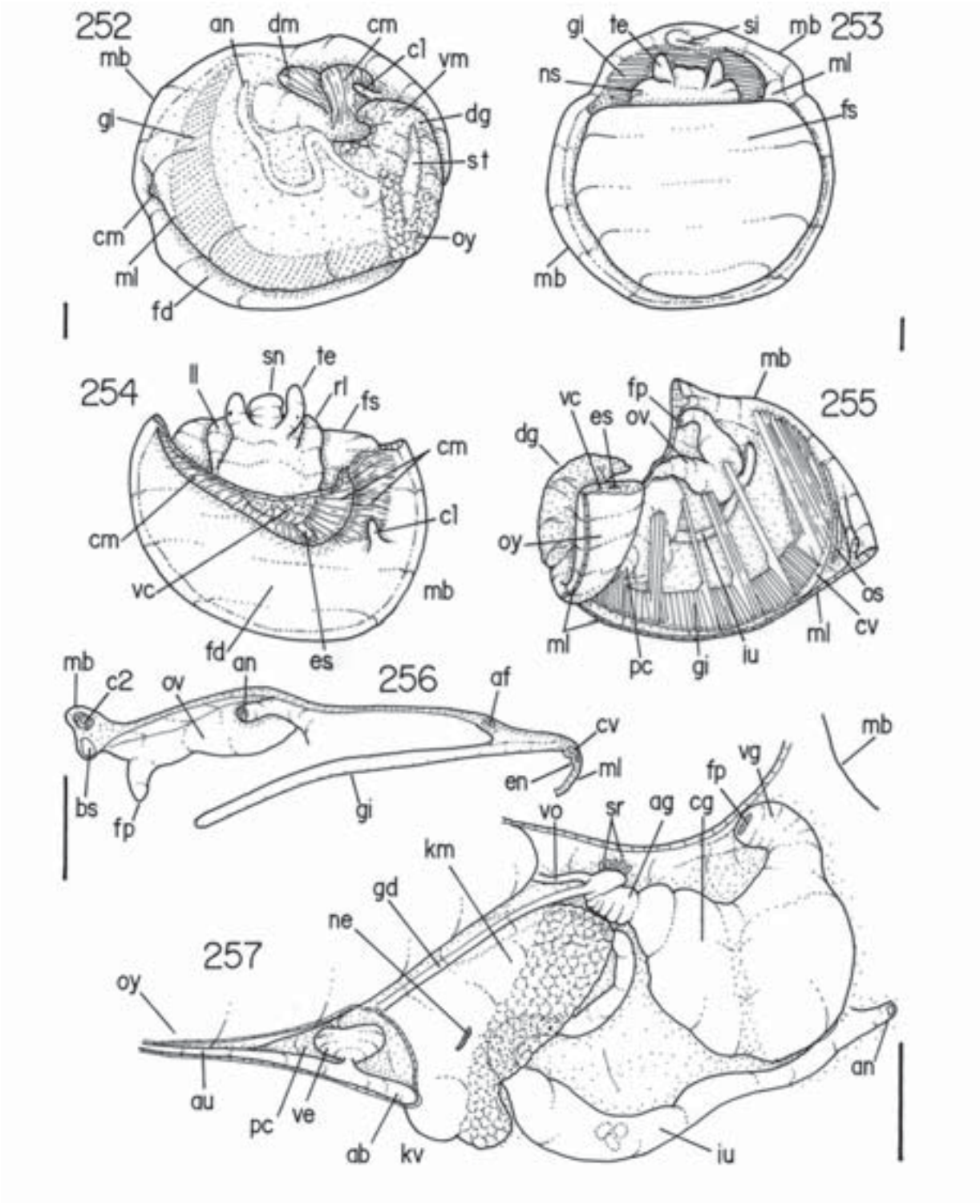
Genus *Sigapatella* Lesson, 1830

(Type species: *Calyptraea novozelandiae* Lesson, 1830)

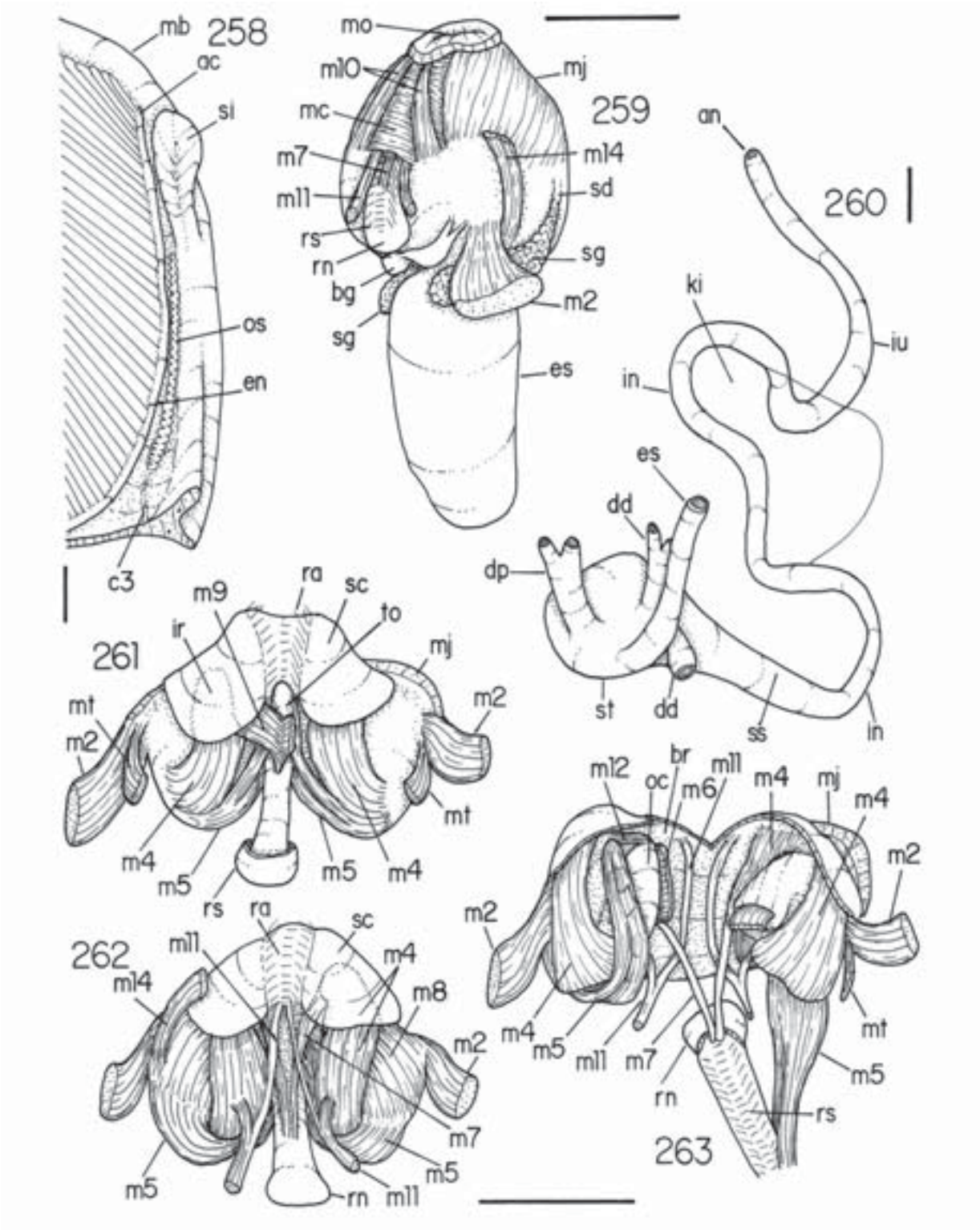
Sigapatella calyptraeformis (Lamarck, 1822)

(Figs. 22, 23, 74, 75, 252-263)

Synonymy see Pritchard & Gatliff (1900: 199), Hedley (1913: 288). Complement and remarkable data:



Figures. 525-257, *Sigapatella calyptraeformis* anatomy: **252**, female extracted from shell, whole dorsal view; **253**, same, ventral view; **254**, head-foot, dorsal view; **255**, pallial cavity, ventral-inner view, visceral mass lying in floor of this cavity deflected to left, some gill filaments in several gill regions removed; **256**, pallial cavity roof, transversal section tangential to rectum; **257**, right and posterior regions of pallial cavity roof, ventral-inner view, ventral wall of pericardium removed, some renal structures seen by transparency. Scales = 2 mm. Lettering: **c1**, projection of mantle adjacent to shell umbilicus; **c2**, repugnatorial gland.



Figures. 258-263, *Sigapatella calyptraeformis* anatomy: **258**, pallial cavity, ventral-inner view, detail if its anterior region; **259**, buccal mass and anterior esophagus, ventral-lateral-left view; **260**, middle and distal digestive tubes, ventral view, seen in situ if remainder structure were transparent; **261**, odontophore, dorsal view, mt and m9 sectioned and deflected in right side; **262**, same, ventral view, central region partially opened showing inner structures; **263**, same, completely open, m6 sectioned, left m5 (right in fig.) shown still connected to radular sac, left cartilage deflected showing structures dorsal to it. Scales = 1 mm. Lettering: **c3**, osphradium nerve.

Trochus calyptraeformis Lamarck, 1822: 12.

Crepidula tomentosa Quoy & Gaimard, 1835: 419 (pl. 72, figs 1-5).

Trochita calyptraeformis: Tenison-Woods, 1879: 38.

Calyptraea calyptraformis: Pritchard & Gatliff, 1900: 199; Wells & Bryce, 1985: 58.

Calyptraea tomentosa: Tate & May, 1901: 376.

Sigapatella calyptraeformis: Smith, 1915: 83; May, 1921: 57; 1923 (pl. 26, fig. 17); McMichael, 1960: 68; Garrard, 1961: 11; Macpherson & Gabriel, 1962: 130 (fig 155); Oliveira et al., 1981: 113; Wilson, 1993: 163 (pl. 22, figs. 12a, b).

Description.

Shell (Figs. 22-23). Similar characters to those of *Trochita*, with spire, columella and ventral surface concave. Differs by narrow and deep umbilicus lying by side of columella. Other details in above references.

Hear-foot (Figs. 253, 254). Very similar characters to those of preceding calyptraeid species, including long neck, neck lobes, neck ventral surface and propodium projected and flat. Posterior half of foot similar to those of *Crepidula* in being flattened and plane. Columellar muscle large, slightly spiral; thick, right side broad and tall, inserts in columella at about half whorl; gradually narrows towards center and left, becomes thin, lying ventral margin of shell aperture. Left extremity of this region of columellar muscle connects with inner surface of shell aperture and may be homologous to lateral shell muscle. A narrow and tall pallial fold just posterior to columellar muscle right side, inserted in dorsal surface of foot, inserted inside umbilicus. Dorsal muscle absent. Transverse net of muscles of haemocoel well-developed.

Mantle organs (Figs. 252, 255-258). Mantle border thick, with tall fold in left extremity of pallial aperture restricting it (Fig. 258). Another tall fold just anterior to gill end, siphon-like, faint at left, tall, projected and semi-circular at right. Pallial cavity similar to those of remaining calyptraeids, deep, conic and slightly flat. Osphradium bipectinate, long and narrow, length little more than 1/3 of pallial cavity aperture (Figs. 255, 258). Osphradium leaflets thick and small, anterior leaflets shorter than posterior leaflets. Right osphradium end just at base of a siphon-like fold. Gill and endostyle features similar to those of *Trochita* (Fig. 256). Hypobranchial gland very thin, inconspicuous. Visceral part encroaching right region of pallial cavity long and flat, each organ described below.

Visceral mass (Figs. 252, 255). With characters similar to those of *Trochita*, including ventral region as floor of pallial cavity filled by orange gonad.

Circulatory and excretory systems (Fig. 257). Heart attributes similar to those of preceding calyptraeids, auricle very long and slender, with broad portion beyond ventricle connection. Pericardium triangular, located posterior to kidney, ventricle located at right. Kidney large, somewhat rectangular and dorso-ventrally flattened; presents 2 regions: anterior region solid-glandular, pale beige, with tissue connected to dorsal and ventral walls and also local intestinal loops; posterior region mostly hollow, white, with several inner folds in dorsal wall connected to tissue of anterior region. Nephrostome a small slit located in middle-anterior level of posterior kidney (hollow) region. Nephridial gland inconspicuous.

Digestive system (Figs. 259-263). Buccal mass characters similar to those of preceding calyptraeids (Figs. 259, 261-263), distinctive or notable features following. **Mj** thick and broad, almost half of buccal mass volume; **mc** and **m10** pair thin, m10 as ventral part of mc; **m1a** absent; **m2a** pair not differentiated; **m4 m5** and **m9** similar; **m6** narrow and very thin; **m7** pair narrow and long, origin in dorsal branch of m4 anterior-median edge, runs towards posterior attached to subradular membrane, insertion inside of radular sac close to radular nucleus; **m8**, thick and broad cover outer surface of cartilages; **m11** pair narrow, origin in ventral inner surface of haemocoel just posterior to buccal mass, run towards dorsal, penetrate in odontophore jointed with radular sac, short branch connects with adjacent region of m4, after run attached to subradular membrane up to its anterior-median region; **m12** pair small and short, origin in anterior extremity of odontophore cartilages, insertion in subradular cartilage lateral-anterior surface; **m14** pair similar, but laterally located. Radular sac short (not extended beyond odontophore) and narrow. Radular teeth (Figs. 74, 75): rachidian tooth narrow, with about 9 small, slightly irregular cusps; lateral tooth broad (about 4 times broader than rachidian), curved inwards, tip slightly rounded, cusps small and irregular, about 4 in inner edge and 18 in outer edge; inner and outer marginal teeth similar with each other (outer marginal weakly narrower), curved, tip rounded several very small cusps in inner edge, 2 to 5 long cusps in outer edge (cusps far from distal end). Buccal ganglia large, located close to median line (Fig. 259). Salivary glands short, slender, curved towards ventral, edging buccal mass posterior surface (Fig. 259). Dorsal wall of buccal mass inner surface and esophagus with similar characters as those of preceding species, inner folds tall and with irregular surface. Stomach slightly spherical, esophagus inserts in posterior-left region (Fig. 260). Ducts to digestive gland large, double, located on each side of esophageal insertion in gastric ventral surface. Posterior duct towards right, anterior duct with T-fashion. Intestine-style sac narrow and long; after stomach, narrows gradually towards anterior and left, amply connected to each other, separated by pair of longitudinal folds. Gastric inner surface smooth, without special folds. Intestine, after style sac end, narrow (Fig. 260), runs sinuously towards right initially immersed in

digestive gland, contours posterior, right and part of anterior kidney edges, possesses weak loop inside kidney before its exit to pallial cavity roof. Rectum simply curved, running at some distance from right edge of pallial cavity. Anus narrow, siphoned (Figs. 255, 257).

Genital system (Figs. 255, 257). Only females examined, but some of them present vestigial penis just posterior to right cephalic tentacle. Ovary orange, located in anterior region of visceral mass mainly in its ventral portion. Visceral oviduct narrow, runs in right-dorsal-posterior region of visceral mass encroached in pallial cavity. Gonopericardial duct very long, inserts in albumen gland by side of oviduct. Albumen gland small, curved, transverse folded, as posterior region of pallial oviduct. A series of 5-6 vesicular seminal receptacles along dorsal surface of albumen gland. Capsule gland large, ample, lobed, curved, dorso-ventrally flattened. Vaginal tube thick, curved towards posterior and right, origin in right-anterior edge of capsule gland. Genital pore a small slit turned posteriorly, low fold extends beyond genital pore towards posterior.

Central nervous system. Similar characters as those of *Crepidula*, except for longer located subesophageal ganglion and smaller statocysts.

Measurements of shells (in mm). AMS 353086 ♀2: 12.6 by 18.8;♀3: 14.8 by 23.9.

Distribution. NSW to Fremantle (Bass Strait, Central E coast, G. Aust. Bight, Lower E coast, Lower W coast, S Gulfs coast, SW coast, Tas. coast) (Wilson, 1993).

Habitat. Hard substrates (stones and in dead shells), with mussels and epizoic red algae; up to 200 m depth.

Material examined. NEW ZEALAND; East of Vire Point, Perseverance Harbor, Campbell Island 52º33'S 169º10'E, 15 m depth, AMS 353086, 3 ♀(sta. 38661, 12/ii/1980).

Discussion. There are several characters of the preceding calyptraeids absent in *S. calyptraeformis*, such as the dorsal shell muscle, the lateral shell muscle, the reduction of the columellar muscle, odontophore muscle m2a, etc. These data and the trochoid fashion of the shell do not support a relationship with the species of the genera *Calyptraea* and *Trochita*. The present suggestive generic attribution is based on shell similarities with the fossil type species and the close geographic occurrence, as well as above mentioned differences from species of *Calyptraea* and *Trochita*, in such further informations are given in discussion section. [On *Calyptraea*, *C. centralis* is very similar to the type species: *C. chinensis* (see above), and on *Trochita* the type species was examined.]

Family Hipponicidae

Genus *Hipponix* Defrance, 1819

(Type species: *Patella cornucopiae* Lamarck, 1802)

Hipponix costellatus Carpenter, 1856 (revalidated)

(Figs. 49, 50, 55, 264-283)

Hipponyx ?barbatus, var. *costellatus* Carpenter, 1856: 4 [loc. ? Ad insulas Maris Caribbaei].

?*Hipponyx (Amalthea) effodiens* Carpenter, 1856: 5 [loc. Ad insulas Maris Caribbaei].

Hipponyx grayanus: Lopes & Alvarenga, 1955: 168-169 (non Menke, 1853.).

Siphonaria sp: Rios, 1970: 140 (pl. 49).

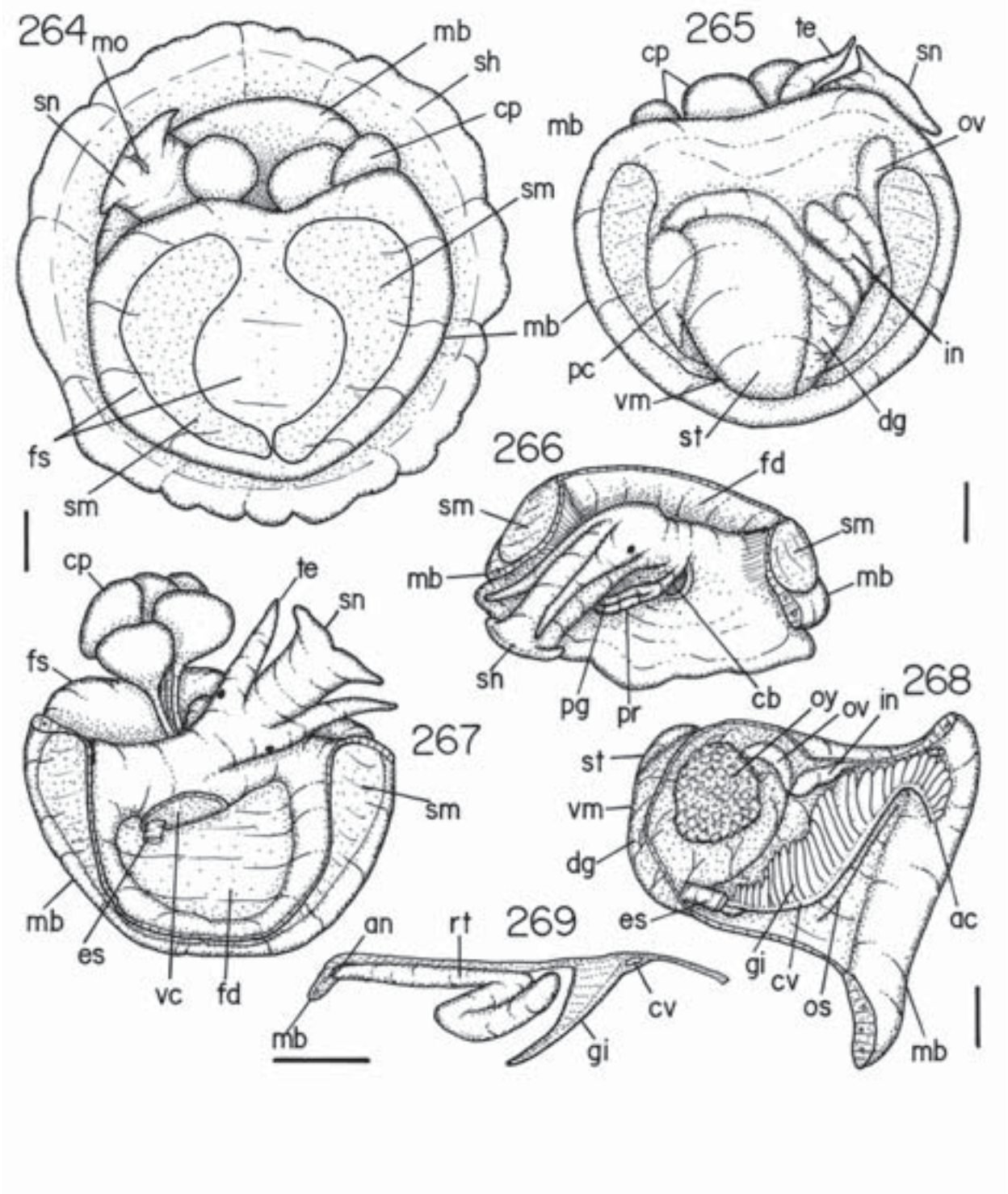
Hipponix grayanus: Matthews & Kempf, 1970: 23; Rios, 1975: 62 (pl. 17, fig. 249); 1985: 56 (pl. 20, fig. 253); Leal, 1991: 89 (pl. 14, fig. E-F); Rios, 1994: 69 (pl.24, fig. 266) (non Menke, 1853.).

Diagnosis. Western Atlantic species with shell sculptured by broad radial ridges, of somewhat uniform width. Osphradium very narrow, almost a line. Penis with narrow and long papilla in tip. Pallial oviduct with single and broad bursa copulatrix located between ovary and albumen gland, gonopericardial duct absent.

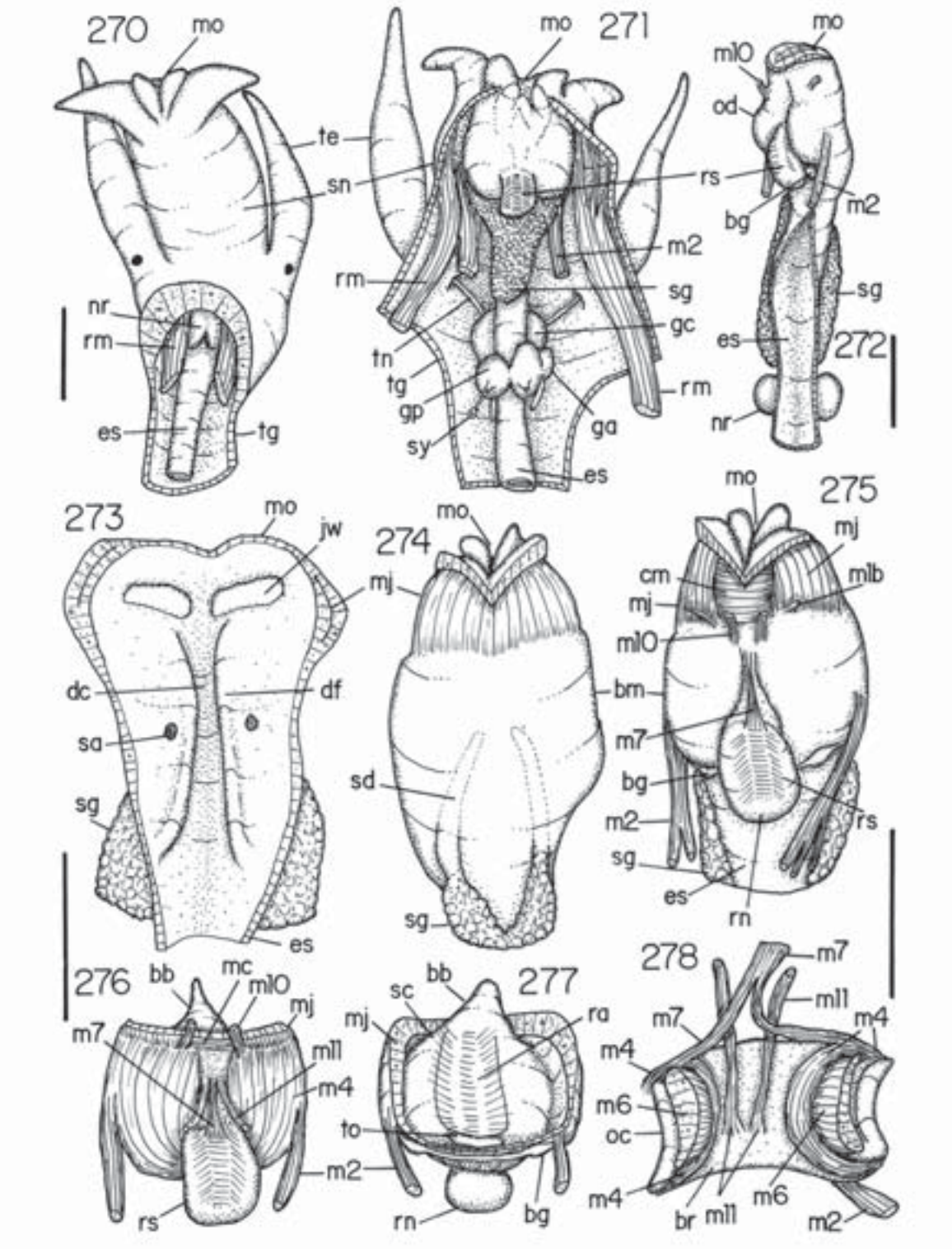
Description.

Shell (Figs. 49, 50). Limpet-like, conical, apex turned posteriorly about in median line. Protoconch see Leal (1991: 89-90, pl. 14, figs. E, F). Sculpture thick, slight irregular, radial ridges; greatly eroded apex. Inner surface glossy; shell muscle scar horseshoe shaped (concavity turned forward), symmetrical, extremities broader.

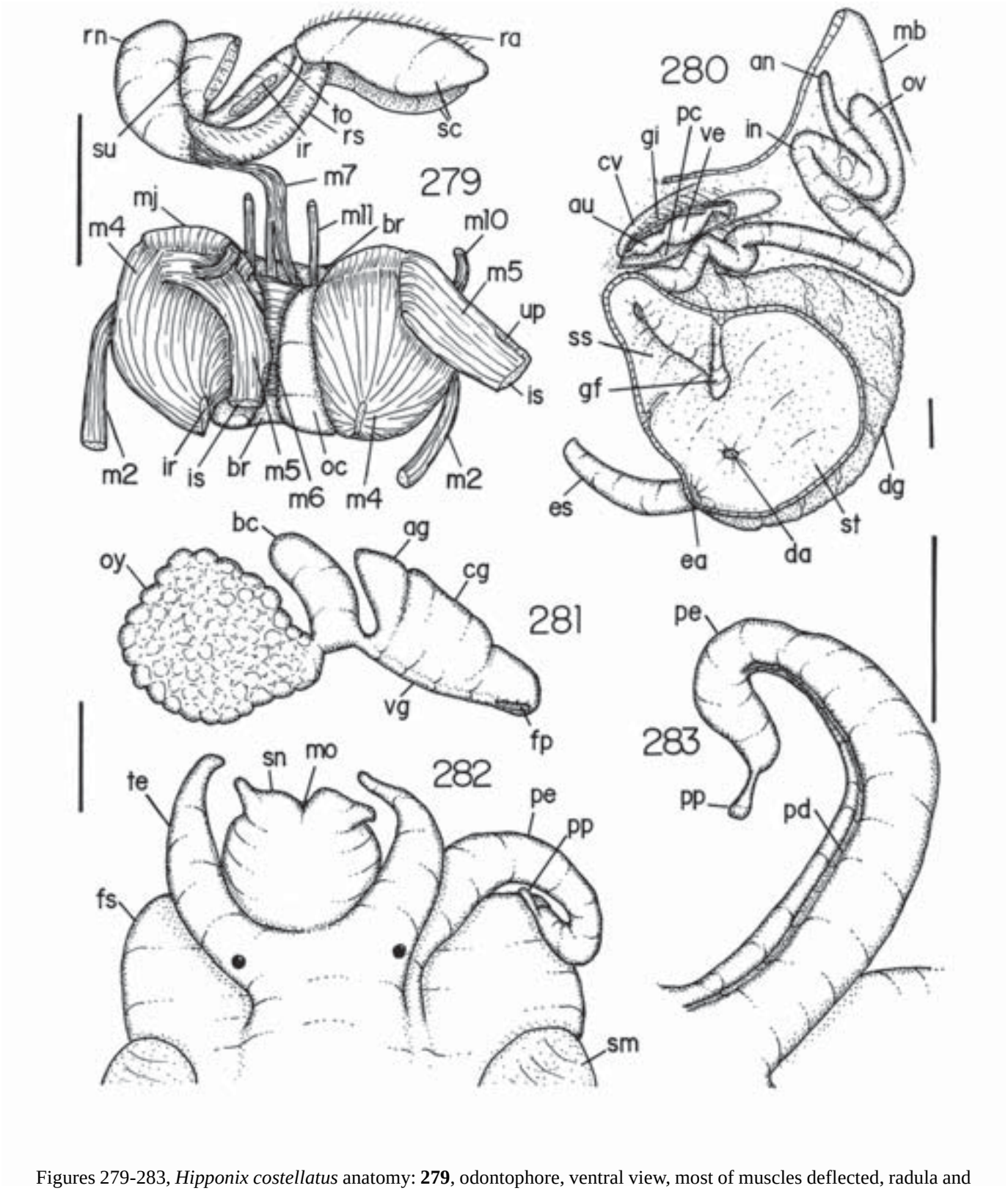
Head-foot (Figs. 264-267, 270, 271, 282). Head outstanding, somewhat large (about 2/3 of foot length and ¼ of its width), with long snout and tentacles. Tentacles stubby, tapering gradually, without ommatophores. Eyes small, located on outer side of tentacle base. Snout-proboscis cylindrical long (about ½ of foot length), anterior margin slight plane, bifid, with pair of lateral, sharp, short projections. Snout-proboscis with some capacity of retraction within haemocoel. Proboscis haemocoel spacious, inner surface with two pairs of retractor muscles located on its lateral surface, run longitudinally (Figs. 270, 271); both originate in ventral and lateral inner surface of haemocoel at level just posterior to snout, run towards anterior, attached to inner snout surface, inserted in anterior snout wall close to mouth, where diminishes gradually in several branches. Propodium inserted just in ventral margin of snout base, dorso-ventrally flattened, planar, margins rounded; length about ½-1/3 of that of proboscis (Figs. 266, 267). Transversal furrow of pedal glands in anterior margin of propodium. Foot with plane sole, center very thin and transparent, borders very



Figures 264-269, *Hipponix costellatus* anatomy: **264**, female, whole ventral view, note localization of capsules (cp); **265**, same extracted from shell, dorsal view; **266**, head-foot, female, frontal view, head turned to right (left in fig), capsules removed; **267**, same, dorsal view, visceral mass and pallial organs removed, capsules preserved in situ; **268**, visceral mass and pallial cavity roof, ventral view; **269**, pallial cavity roof, transversal section in its middle region, just parallel to rectum (gill filament is not so aligned as shown). Scales = 1 mm.



Figures 270-278, *Hipponix costellatus* anatomy: **270**, head and haemocoel, ventral view, foot included propodium removed; **271**, same, snout opened ventrally, its walls deflected; **272**, buccal mass and esophagus, ventral, slight lateral-left view, esophagus opened longitudinally; **273**, dorsal wall of buccal mass, ventral view, odontophore and its septum with esophagus removed; **274**, buccal mass, dorsal view; **275**, same, ventral view; **276**, odontophore, ventral view; **277**, same, dorsal view; **278**, same, ventral view, detail of its central region with m6 sectioned and deflected, inner (ventral) surface of br exposed. Scales = 1 mm.



Figures 279-283, *Hipponix costellatus* anatomy: **279**, odontophore, ventral view, most of muscles deflected, radula and subradular cartilage extracted and deflected upwards; **280**, visceral mass, intestine (seen if remainder structures were transparent) and pericardium, dorsal view, dorsal wall of stomach and pericardium removed, part of adjacent mantle also shown; **281**, ovary and pallial oviduct, ventral view; **282**, anterior region of head-foot of male, dorsal view; **283**, penis, ventral view. Scales = 0.5 mm.

thick in stirrup form (straight region anterior). Shell muscle horseshoe shaped, very broad anteriorly and narrow posteriorly (Figs. 264-267); this muscle, which may be modification of columellar muscle, is main component of thicker region of foot; origin in shell, about mid way between its center and border (except anterior quarter), runs almost straight ventrally; insertion in foot sole in similar, but broader fashion than its scar in shell; a separation of shell muscle in posterior region, close to median line. Shell muscle insertion seen ventrally through transparency of foot sole (Fig. 264). Pair of large head muscles in straight thick anterior margin of foot. Both head muscle originate from broader region of shell muscle and also from adjacent region of foot sole, run medially and anteriorly; insertion along head wall and snout retractor muscles. Some very narrow muscle fibers cross from a side to another (left and right) and from dorsal to ventral just anterior to head muscles. Foot sole extends, as plane flap, beyond thicker anterior margin produced by shell and head muscles, presents about ½ of length of remainder posterior foot sole. Between propodium and anterior projection of foot sole, close median line, a small glandular concavity present in females, where brood capsules stalks attach.

Mantle organs (Figs. 265, 268, 269). Mantle border thick and broad, connected with shell muscle in lateral and posterior regions; no appendages. Pallial cavity shallow — about half of visceral mass length. Osphradium ridge-like, long, extremely narrow, somewhat parallel to mantle border (closer in right extremity). Gill slightly small, but with length longer than cavity width. Gill anterior extremity on middle of mantle border right region, turned to left. After mantle border gill curves and runs towards left and posterior up to posterior-left extremity of pallial cavity. Gill filaments slight tall, triangular, apex sharp turned posteriorly; taller filaments in middle of gill, gradually decrease towards extremities. Hypobranchial gland not detectable.

Visceral mass (Figs. 265, 268, 280). Almost spherical, encased in concavity between thick borders of foot sole (shell and head muscles) and shell apical (central) part. In ventral view it is seen through thin central foot region. Large stomach dorsally; small gonad as ventral structure; digestive gland compressed between both. Connection with haemocoel in middle portion of anterior thick foot border, in its posterior-median surface. Visceral mass organs dislocated anteriorly, compressing and encroaching on pallial cavity, some organs such as pericardium stay dorsal to pallial cavity posterior half.

Circulatory and excretory systems (Fig. 280). Pericardium of considerable size; located dorsal to pallial cavity just dorsal to posterior end of gill. Ctenidial vein almost in its posterior end, connects with small, elliptical auricle. Ventricle posterior and right of auricle. Aorta after very short distance divides into anterior and posterior aortas, anterior one running anteriorly close esophagus. Kidney very small, dorso-ventrally flattened, solid-glandular, located just at right from pericardium. Nephrostome a very small slit at right, removed from kidney. Kidney and nephrostome located in pallial roof.

Digestive system (Figs. 271-280). Mouth longitudinal, located in middle of plane, anterior surface of proboscis. Buccal mass just posterior to mouth, occupying about half of snout length. Odontophore muscles (Figs. 271-279): **mj**) jaws and peri-buccal muscles, originate around mouth wall, insertion in anterior margin of odontophore (except small ventral portion) and in dorsal wall of buccal mass close to jaws; **mc**) constrictor of mouth or mouth sphincter, several circular fibers running around mouth internally to mj; **m1**) several very small muscles connecting buccal mass with adjacent regions of snout inner surface, more concentrated anteriorly (jugal muscles); **m1b**) the single pair of outstanding jugal muscles, originate in snout ventral-lateral surface, run towards medial, insertion in middle-anterior-ventral region of odontophore just in ventral insertion of mj; **m2**) large pair of retractor muscles of buccal mass (retractor of pharynx), originate in lateral-inner surface of middle level of haemocoel (between both **rm** – retractor muscle of snout), runs towards anterior, insertion in lateral-posterior region of odontophore surface close to limit between odontophore and esophageal parts of buccal mass; **to**) elliptical conjunctive tissue on middle region of radular ribbon, just before its exposed portion; **m4**) large pair of ventral-posterior tensor muscle of radula, origin in dorsal-outer surface of odontophore cartilages, their fibers contour outer-ventral border of these cartilages up to opposite side, insertion in small region of "to" lateral surface; **br**) subradular membrane, thin but strong, covers inner (ventral) surface of subradular cartilage, inserts in both sides of dorsal surface of m4; **bb**) bulged anterior region of "br" just anterior to radula end; **m5**) pair of dorsal-posterior tensor muscle of radula, origin on m4 ventral-anterior surface, runs towards medial and posterior, inserts in radula just dorsal to m4 insertion in "to"; **m6**) horizontal muscle, somewhat thick, connects both anterior-dorsal margins of odontophore cartilages; **m7**) narrow pair, origin in m4 anterior margin, just at insertion of "br", runs medially between both cartilages, after short distance entrance in radular sac, insertion in radular sac ventral surface a short distance from its nucleus; **m10**) small pair of ventral protractor muscle of odontophore, origin in anterior-ventral inner surface of snout, close mouth, runs towards posterior short distance, insertion in ventral-anterior surface of odontophore; **m11**) narrow and long pair, origin in "br" inner posterior surface, run anteriorly attached to br, contour anterior-middle region of odontophore close to m7, insertion in adjacent region of snout inner ventral surface. Buccal ganglion located laterally, close to m2 insertion (Figs. 272, 275); their connectives cross between radular nucleus and adjacent ventral wall of odontophore. Radula somewhat short, little more than buccal mass length. Radula (Fig. 55): rachidian tooth broad and short, seven to nine cusps on

cutting edge, central cusp about double the size of neighboring cusps, no basal cusps but small, sharp, low, lateral projection present in each side; lateral tooth very broad – more than twice rachidian width, about eight triangular cusps, third or fourth cusp larger (about double width of neighbor), apical, turned internally and forward, cusps gradually decrease laterally by about 1/3 of tooth cut-edge length (remainder smooth); inner and outer marginal teeth similar to each other, long, tall, slender, slightly flattened, about five sharp, sub-terminal cusps in each side of curved apical region, tip sharp pointed. Jaws two broad plates in anterior dorsal wall of buccal mass (Fig. 273). Pair of dorsal folds of buccal mass broad, begin just posterior to each jaw, their medial border outstanding; between both a shallow dorsal chamber with smooth surface. Aperture of salivary glands circular, in middle level of dorsal folds, at some distance from their medial border. Salivary glands small, cluster around esophagus anterior to nerve ring. Salivary ducts only visible anteriorly, on dorsal-posterior surface of buccal mass, penetrate local wall and run some distance towards anterior (Fig. 274) and open as described above. Esophagus narrow and long; its inner surface single, without glands or folds (Fig. 272). Stomach large, almost spherical, occupying most of visceral mass (Figs. 265, 280). Esophagus runs in ventral gastric surface and inserts in middle region of its posterior border. Ducts to digestive gland single, narrow, originate anterior to esophageal aperture. Most of gastric inner surface uniformly smooth (Fig. 280). Style sac and intestine origin on left gastric side, both almost completely separated from each other, except on short basal portion. No style observed. A somewhat tall transversal fold surrounds style sac aperture, broader close to intestine origin. Stomach filled with mucus and gravel. Intestine narrow, after detaches from style sac, crosses from left to right side of visceral mass anterior and partly immersed in digestive gland, left portion of this loop slight sinuous (Fig. 280). After this first portion, intestine has other three almost straight portions marked by almost 180º turn; each portion about half of precedent portion. Last intestinal loop in pallial roof, several large, elliptical fecal pellets aligned along them. Anus small weakly siphoned, located in right extremity of pallial cavity, close to mantle border (Figs. 268, 280).

Genital system. **Development**. Protandric hermaphrodite, with all small specimens male (but not many small specimens were available). Some females had up to five egg capsules in space ventral to head and dorsal to anterior projection of foot sole (Fig. 267), color yellow. Each capsule broad, slight rounded and flattened, with basal stalk of approximately same length as its broad part. These stalk stay connected to mother's body just in concavity between propodium and anterior projection of foot sole (Fig. 266: cb).

Male (Figs. 282, 283). Testis small, located in center of the ventral surface of the visceral mass, color pale cream. Visceral vas deferens narrow, runs from testis to right-posterior region of pallial cavity, where opens. Seminal vesicle not differentiable. Pallial sperm groove very shallow, difficult to see. Penis base inserted in ventral region of right cephalic tentacle (and not dorsal or posterior to it). Penis somewhat long, about 1.5 times head length, narrows gradually up to rounded tip. A small papilla located on lateral region of penis tip; papilla tip blunt, base slender. Few males lack this papilla. Penis groove slight shallow, ends at some distance of penis tip (about 1/6 before).

Female (Fig. 281). Ovary similar located as testis, color pale orange. At very short distance from ovary, oviduct suddenly expands and become hollow diverticulum (bursa copulatrix?), turned posteriorly. Visceral oviduct connects also after very short distance from this diverticulum in pallial oviduct. Pallial oviduct small, located in right region of pallial cavity slightly ventral to rectum and posterior to anus. Albumen gland small, triangular, color whitish. Capsule gland larger, most of pallial oviduct length; posterior surface connected with albumen gland; wall thick glandular, yellowish. Capsule gland gradually narrows approaching rounded anterior extremity. Genital pore on left side of this anterior extremity, longitudinal and narrow.

Nervous system (Fig. 271). Large ganglia close to each other around esophagus, far, very posterior from buccal mass. Statocyst very small, with single statolyth.

Habitat. Generally on shells of other gastropods, intertidal to 54 m depth.

Distribution. Brazil, from Ceará to Bahia, including ocean islands.

Measurements of shells (in mm). MZSP 28498, ♀1, 4.7 by 9.8;♀5, 5.0 by 7.9;♀4, 1.8 by 3.3.

Material examined. WEST INDIES; BMNH 1865.11.30.26 (photo of a shell identified as *Amalthea effodiens*). BRAZIL; **Bahia**; Salvador (Simone col.), Ribeira Beach, MZSP 32146, 1♀; Banco da Panela, 16-20m depth, MZSP 28457, 2♀(26/ii/1997); Ribeira Beach, MZSP 28498, 2♂, 6♀(24-26/ii/1997); Itapuã Beach, MZSP 28449, 1♂(23-27/ii/1997).

Discussion. *H. costellatus* was previously considered to be an Atlantic occurrence of *H. grayanus*. The analysis of the differences of the inner morphology, explored below, from the Pacific samples of *H. grayanus*, revealed the specific separation. Then, the supposed junior synonym previously described for the Atlantic was revalidated. *H. effodiens*, also described from the Atlantic, was considered a synonym of *H. antiquatus* (e.g., Rosenberg, 1996). However, the original description shows clearly that the shell is sculptured with radial, broad threads instead of concentric scales, characteristic of *H. antiquatus*. These data allow that *H. effodiens* may be a *H. costellatus* synonym. Carpenter's species were never figured and the single descriptions available are the brief original ones. A search for the type specimens was made in the BMNH and Redpath Museum, McGill

University, Montreal, Canada (RMM) (depository of Carpenter's collection), but they were not found. Two lots of shells sent from that Museum identified as *H. costellatus* were actually of another species. A shell identified as *Amalthea effodiens* is in the BMNH. Photos of this specimen were sent and revealed close similarity with the shells of the specimens examined in this study.

H. costellatus was originally described as a variety of *H. barbatus* (Sowerby, 1835). This species, according to Keen (1971), is a synonym of *H. pilosus* (Deshayes, 1832), which inhabits the Pacific Ocean. Carpenter (1956) described *H. costellatus* based on a single specimen with dubious provenance, stating that the exterior surface is similar to *H. grayanus* (and the "base" is of *H. barbatus*). *H. effodiens* was described in the same paper, characterized by tall radiating furrows. Despite the enveloping nebula of uncertainties, the name *H. costellatus* was preferred because of page precedence and also because it has been referred to as *H. grayanus* synonym (e.g., Rios, 1994). However further studies are still necessary.

Hipponix subrufus (Lamarck, 1822)
(Figs. 24-26, 70, 77, 284-293)

Ancient synonymy in Carpenter (1856: 4). Complement:

Hipponix subrufus: Leal, 1991: 90 (pl. 14, fig. G); Rios, 1994: 69 (pl. 24, fig. 267).

Hipponix subrufus subrufus: Abbott, 1954: 166; Warmke & Abbott, 1961: 85 (pl. 15, fig. g); Rios, 1970: 53; Abbott, 1974: 135; Rios, 1975: 62 (pl. 17; fig. 250); 1985: 56 (pl. 20, fig. 254); Calvo, 1987: 95 (fig. 52); Jong & Coomans, 1988: 61; Merlano & Hegedus, 1994: 159.

Description.

Shell (Figs. 24-26). Similar to that of preceding species, but with sculpture more delicate and complex: several rows of small nodules organized in irregular radial lines (Figs. 24, 25). Protoconch (Fig. 26) see Leal (1991: 90). Other details in Abbott (1974: 135).

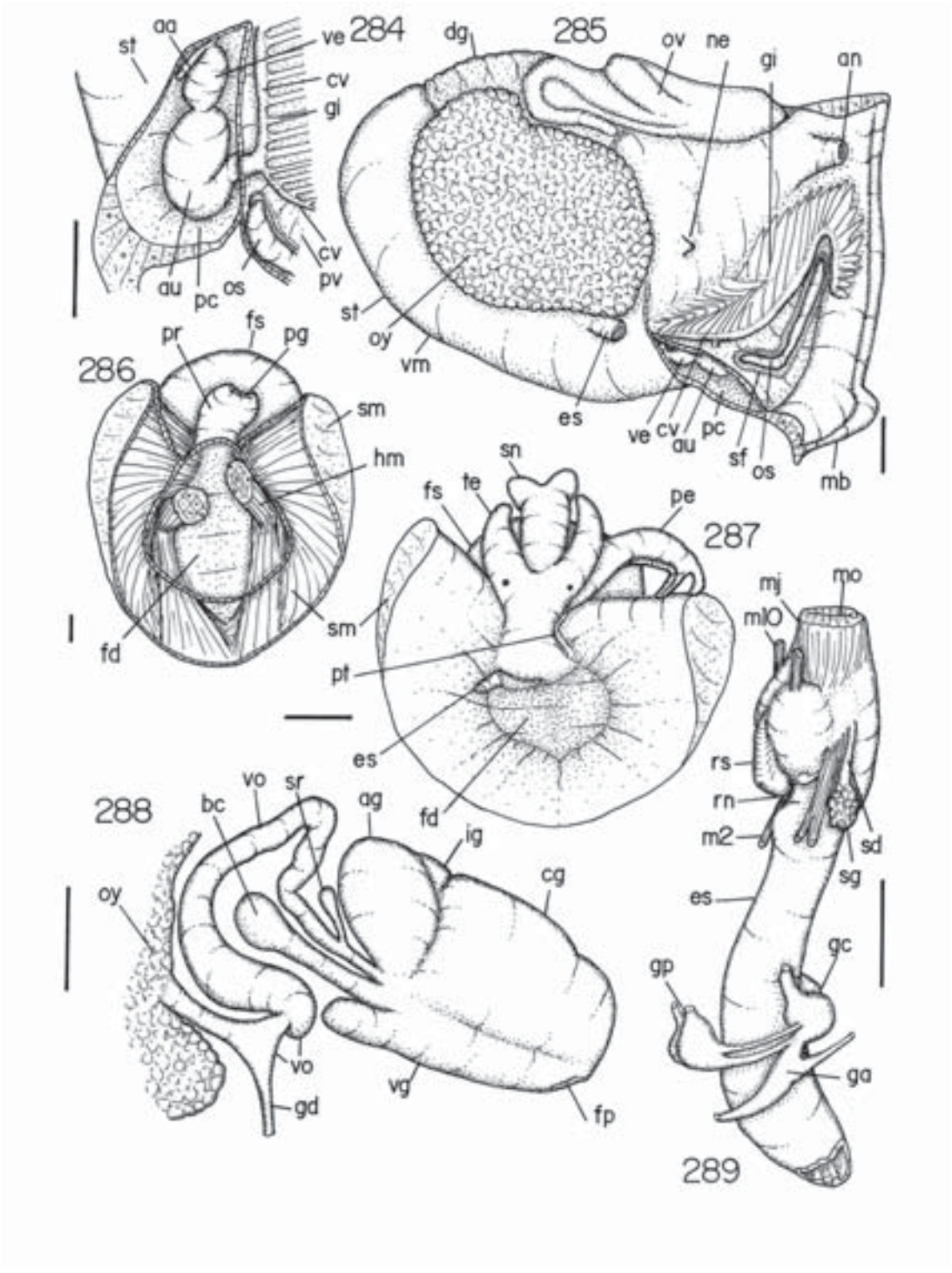
Head-foot (Figs. 286, 287, 293). Very similar to *H. costellatus*, including head, propodium and muscle arrangements. Differs only in head muscle pair, which have independent origin in foot sole from shell muscle (Fig. 286); several muscle fibers, run as thin layer from origin of head muscles posteriorly and laterally, spreading superficially on foot sole and shell muscle medial-posterior side.

Mantle organs (Figs. 284, 285, 292). Characters very similar to those of *H. costellatus*. Distinctive or notable features following. Osphradium much broader, also ridge-like, strongly angled between its middle and left thirds. Narrow satellite fold surrounding entire osphradium. Gill similar located, inclusive curved anterior extremity on mantle border. Gill filaments tall and sharp, with undulated membrane and long, straight rod.

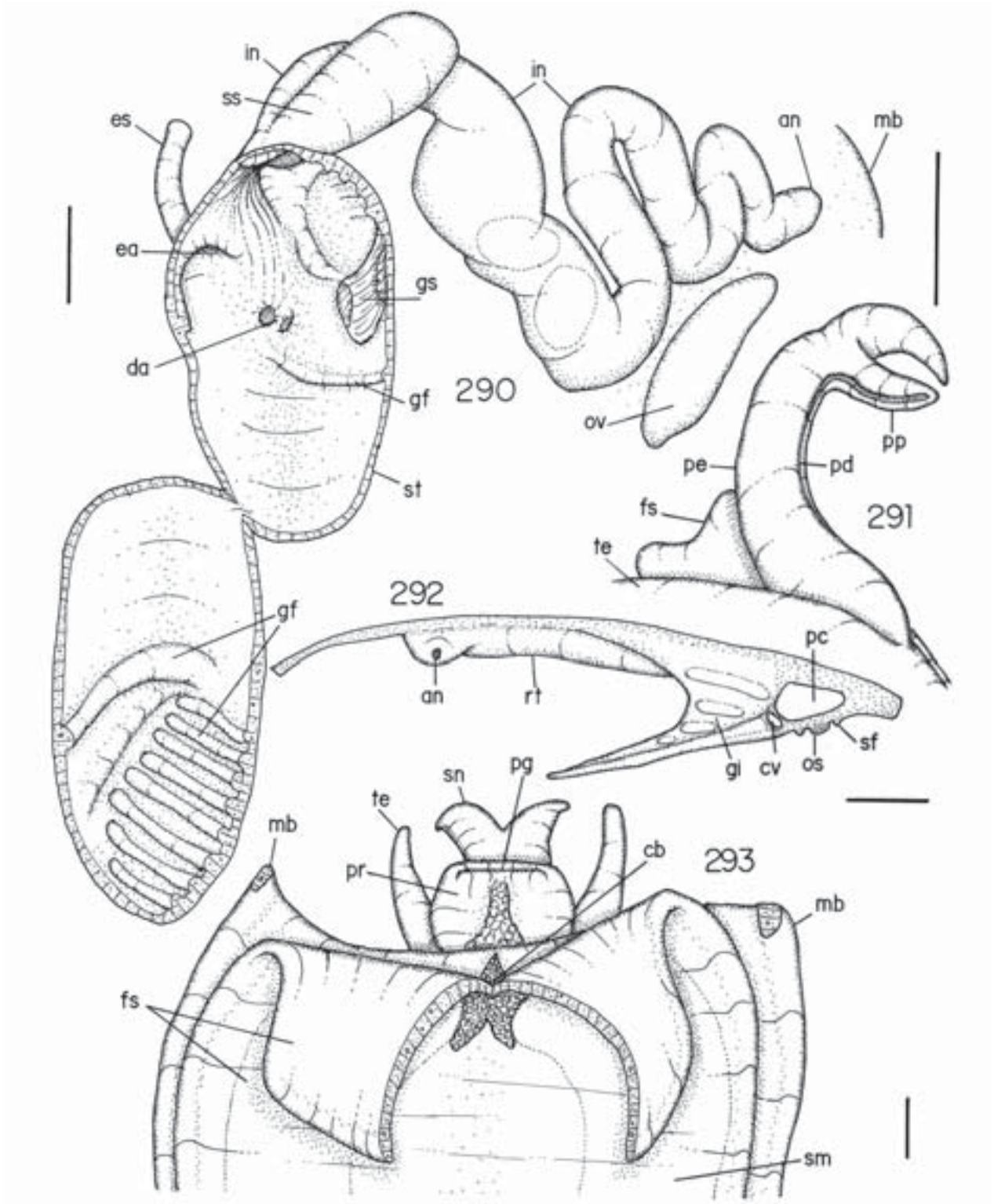
Visceral mass (Fig. 285). Characters as those described for *H. costellatus*.

Circulatory and excretory systems (Fig. 284). Heart similar to that of *H. costellatus*, but slightly more anterior, almost close to mantle border, located dorsal to gill and osphradium. Auricle connected to ctenidial vein before its posterior extremity, i.e., there is portion of ctenidial vein beyond auricle connection as blind-sac and with current contrary to normal fashion. Auricle also presents portion anterior to its connection with ctenidial vein. Kidney, as in *H. costellatus*, very small, solid, compressed between visceral mass organs and pallial cavity. Nephrostome a small slit on a weak papilla, slightly away and at right from kidney.

Digestive system (Figs. 289, 290). Buccal mass characters very similar to those described for *H. costellatus*, except for stronger m2 and m10 (Fig. 289). Radula similar to that of preceding species (Figs. 70, 77), but with sharper and longer cusps on teeth; rachidian tooth with about 11 cusps, central cusp about double neighboring cusps; lateral tooth with about 14 cusps, third or four cusp apical, larger, several times larger than neighboring cusps; marginal teeth with sub-terminal series of about nine pairs of cusps. Salivary glands in form of two small, irregular spheres just dorsal to m2 pair; their ducts run as described for preceding species. Esophagus broader than that of *H. costellatus*; its inner surface with pair of low, longitudinal folds, not continuation of those from dorsal wall of buccal mass, but separated by short smooth distance from those, just posterior to buccal mass level. Stomach site and size similar to those of preceding species. Stomach inner surface weakly more complex (Fig. 290): its right half uniformly smooth; differentiable sorting area in dorsal-left region, possessing some transversal folds; other transversal fold begins just at left from esophageal aperture, runs ventrally by posterior gastric wall until close to sorting area, where fades; some longitudinal, low folds edge intestinal origin, some of them run up to origin of ducts to digestive gland; other transverse, low fold in ventral wall at right to these ducts. Gastric shield well-developed, located at some distance form style sac aperture, in middle of anterior gastric wall. Ducts to digestive gland double, very close with each other, located in middle region of ventral gastric wall. Style sac almost completely separated from intestine, only united with it in its basal region; style sac with about half of gastric length and width; its inner surface yellow, iridescent. Intestine origins in ventral region of style sac base. Intestinal loops similar to those described for *H. costellatus* (Fig. 290), except in being broader and in having additional loop up to anus. Fecal pellets and anus as those of *H. costellatus*.



Figures 284-289, *Hipponix subrufus* anatomy: **284**, anterior-left extremity of visceral mass (dorsal to gill) and adjacent surface of pallial cavity roof, ventral view, ventral wall of pericardium removed; **285**, visceral mass and pallial cavity roof, ventral view; **286**, foot and shell muscle, dorsal view, head removed; **287**, head-foot of male, dorsal view, visceral mass and pallial structures removed; **288**, pallial oviduct and part of visceral female organs, ventral view; **289**, buccal mass, esophagus and nerve ring, lateral-left view. Scales = 0.5 mm.



Figures 290-293, *Hipponix subrufus* anatomy: **290**, digestive tubes, dorsal view, seen if remainder structures were transparent, dorsal wall of stomach part removed and deflected inwards, localization of pallial oviduct and mantle border also shown; **291**, penis and adjacent structures of its base, dorsal view; **292**, pallial cavity roof, transversal section of its middle region just parallel to rectum (gill filament is not so aligned as shown); **293**; anterior region of head-foot of female, anterior part of foot sole sectioned in median line and deflected inwards to shown brood glandular concavity (cb), part of pedal gland also shown (by transparency) in propodium. Scales = 0.5 mm.

Genital system. **Development**. Protandric hermaphrodite as preceding species, apparently all small specimens are male, but few were available.

Male (Figs. 287, 291). Visceral and pallial organs characters similar to those of *H. costellatus*, inclusive ventral implantation of penis, but pallial sperm duct is clearer. Penis differs in tip, which has tall, sub-terminal papilla preceded by shallow constriction. Papilla very tall in some species, almost of same size as remaining distal region of penis (without sperm groove), while other specimens this papilla is smaller. Penis sperm groove slightly shallow, runs up to papilla tip at its proximal face.

Female (Figs. 288, 293). Characters similar to those of *H. costellatus*, distinctive and notable features following. From ovary, a broad and thin walled tube runs anterior, after a short distance connects with very narrow gonopericardial duct or ligament. After this insertion, visceral oviduct runs posterior and walls thicken ; it contours to right margin of visceral mass anterior extremity slight sinuously. Small seminal receptacle inserts on visceral oviduct a short distance from its insertion on albumen gland. Bursa copulatrix also inserts in pallial oviduct just to left of visceral oviduct insertion. Albumen gland elliptical, orange, connected to vaginal duct on left side. Between albumen and capsule glands a narrow, white, thin walled region that could be ingesting gland. Vaginal tube possesses posterior diverticulum covering left side of bursa insertion. Capsule gland large, pale orange, occupies about 1/3 of pallial oviduct length. Albumen and capsule gland lumen with large opening to vaginal duct. Genital pore a narrow slit of pallial oviduct anterior end, turned to left. Brood in glandular concavity between propodium base and anterior projection of foot sole similar to that of *H. costellatus* (Fig. 293); its glandular tissue between shell muscles insertion.

Habitat. Hard substrates, mainly dead coral, intertidal to 21 m depth.

Distribution. North Carolina, USA, to Bahia, Brazil.

Measurements of shells (in mm). MZSP 30816; ♀ 3, 5.4 by 9.8; ♂ 2.9 by 6.4.

Material examined. WEST INDIES; RMM 5880, 3 shells (identified as *H. costellatus*). BRAZIL; **Pernambuco**; Fernando de Noronha Archipelago (Simone & Souza Jr. col., vii/1999); Atalaia Beach, MZSP 31150, 21 specimens (day 18); Conceição Beach, MZSP 31406, 1♂, 4 shells; Buraco da Raquel, MZSP 31134, 1♀, 8 shells, MZSP 31121, 12 specimens (day 19); Porto Beach, MZSP 31201, 1♂, 9♀, 14 shells (day 17), MZSP 31188, 2 shells (day 17), MZSP 32144, 20 shells, several protoconchs (day 20); Ponta da Sapata, 21 m depth, MZSP 31321, 5 shells (day 18); Rata Island, Buraco do Inferno, MZSP 30955, 11♀, 1 shell, MZSP 32096, 1♀(day 19), Cagarras, MZSP 30964, 1 shell (day 21); **Bahia**; Abrolhos Islands, MZSP 30816, 6♂, 8♀(L.Pinni Nt. col., v/1958).

Hipponix incurvus (Gmelin, 1791)
(Figs. 27-29, 78, 79, 294-308)

Synonymy in Leal (1991: 92). Complement:

Patella incurva Gmelin in Linné, 1791: 3715.

Capulus (Krebsia) incurvatus: Abbott, 1954: 168 (err.).

Capulus incurvatus: Rios, 1970: 55; 1975: 63 (pl. 17, fig. 255); Oliveira et al, 1981: 109; Rios, 1985: 58 (pl. 21, fig. 261); Leal, 1991: 92-93 (pl. 14, fig. K); Rios, 1994: 72 (pl. 24, fig. 277); Merlano & Hegedus, 1994: 161 (pl. 50, fig. 590); Abbott & Morris, 1995: 178 (pl. 49).

Capulus incurvus: Rosenberg, 1996.

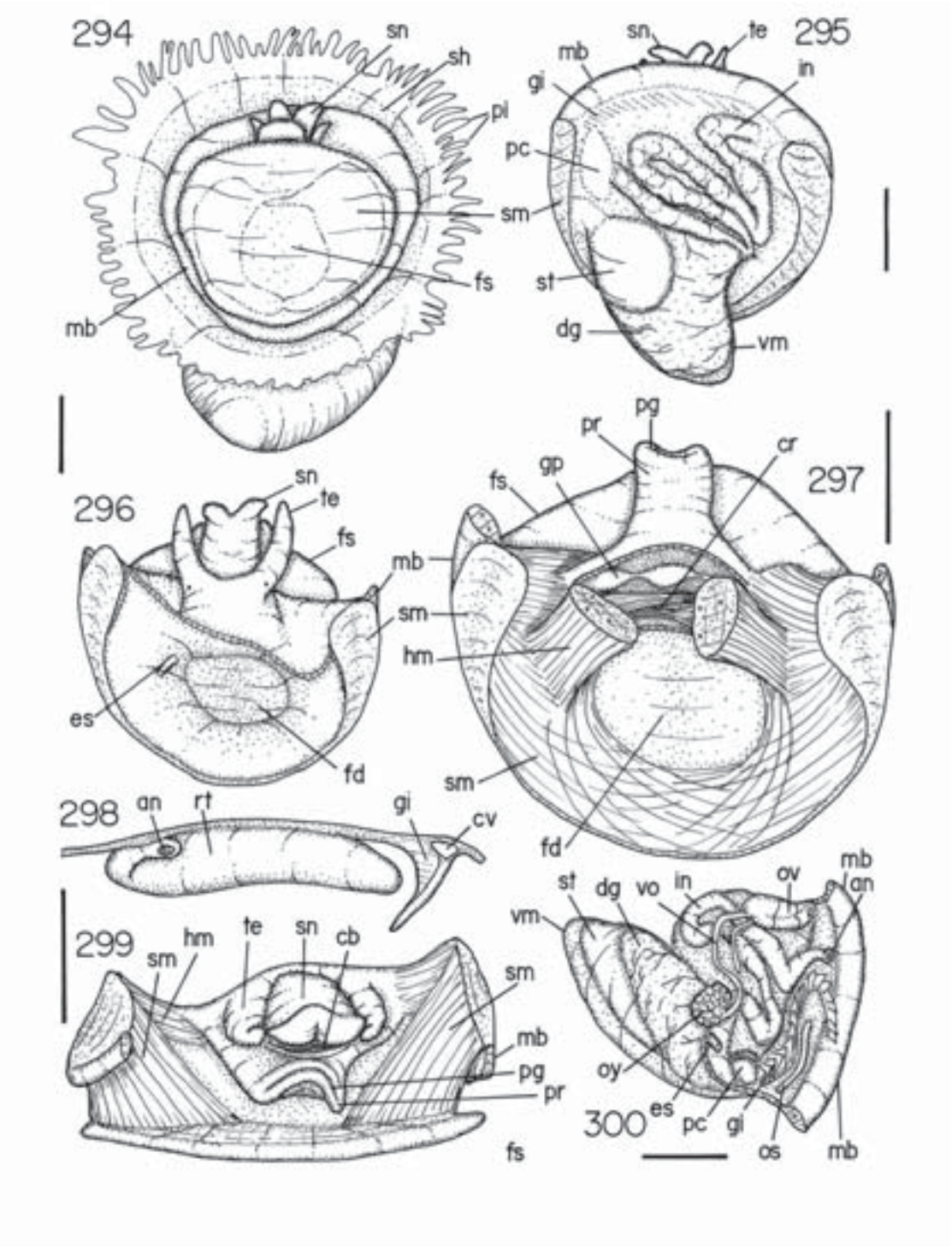
Description.

Shell (Figs. 27-29). Similar to preceding *Hipponix* spp, but deeper, slight spiral apex, asymmetrical. Protoconch (Fig. 28) see Leal (1991). Sculpture several spiral ribs, some larger; strong undulations in older shell areas. Periostracum present, mainly near shell borders, possesses several, irregular projections. Muscle scar also similar to those species, but closer to shell border. Other details in Abbott (1974: 137).

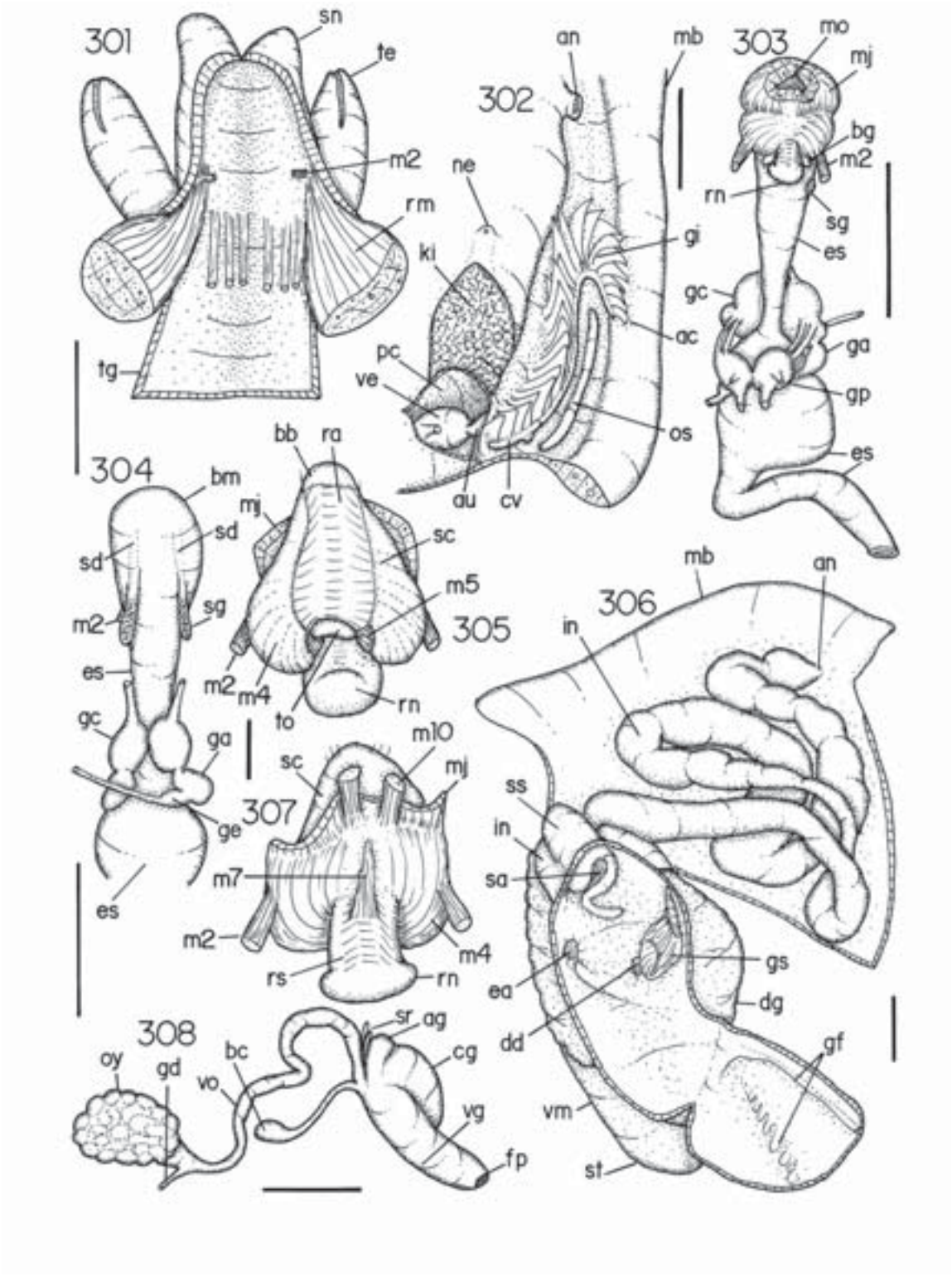
Head-foot (Figs. 294-297, 299, 301). Characters very similar to those of *Hipponix* species, including propodium, anterior projection of foot sole, shell and head muscles. Distinctive features following. Head muscles origin in inner-anterior surface of shell muscle and not from foot sole. Crossed muscles: pair of muscles crossing just anterior to head muscles (Fig. 297); anterior muscle connects ventral surface of left head muscle with foot sole adjacent to base of right head muscle; posterior crossed muscle inverted in connections. Tentacles with shallow longitudinal furrow in apex, running a short distance to ventral surface. Eyes minute, almost vestigial, located in outer region of tentacles base. Snout haemocoel ample, with pair of very broad retractor muscles with origin and insertions as those of *Hipponix* spp. Other additional, narrow retractor muscles detectable in dorsal inner surface of snout base, about three pairs, originating in lateral regions of foot.

Mantle organs (Figs. 295, 298, 300, 302). Characters very similar to those of *Hipponix* spp, very shallow, dislocated anteriorly by visceral mass. Osphradium ridge-like, broad, without satellite fold. Gill small, anterior region also curved, on mantle border. Gill filaments narrow, sharp, not so tall.

Visceral mass (Figs. 295, 300). Components and situation of organs as described for *Hipponix* spp, differing only in taller form. Its ventral surface also stays encased in foot concavity.



Figures 294-300, *Hipponix incurvus* anatomy: **294**, female, whole ventral view; **295**, same extracted from shell, dorsal view; **296** head-foot, female, dorsal view, visceral mass and pallial organs removed; **297**; foot and shell muscle, dorsal view, head removed; **298**, pallial cavity roof, transversal section of its middle region just parallel to rectum (gill filament is not so aligned as shown); **299**, head-foot of female, frontal view; **300**, visceral mass and pallial cavity roof, ventral view. Scales = 1 mm.



Figures 301-308, *Hipponix incurvus* anatomy: **301**, head and haemocoel, ventral view, snout opened longitudinally, foregut removed; **302**, pallial cavity roof and anterior extremity of visceral mass, ventral view, ventral-lateral-left wall of pericardium removed; **303**, buccal mass, esophagus and nerve ring, ventral view; **304**, same, dorsal view; **305**, odontophore, dorsal view; **306**, visceral mass and intestine (seen if remainder structures were transparent), dorsal wall of stomach part removed and deflected inwards, mantle border also shown; **307**, odontophore, ventral view; **308**, Ovary, visceral and pallial oviducts, ventral view. Scales = 0.5 mm, except 305, 307 = 0.1 mm.

Circulatory and excretory systems (Figs. 300, 302). Pericardium and heart characters similar to those of *Hipponix* spp., located part dorsal to posterior gill region. Auricle connection with ctenidial vein not at end of gill as in *H. subrufus*, presenting posterior portion of ctenidial vein as blind-tube. Kidney characters as those described for *Hipponix*, including solid, flattened tissue, and papillate nephrostome.

Digestive system (Figs. 303-307). Buccal mass characters similar to those of *Hipponix* spp, including jaws, dorsal wall folds and odontophore muscles (Figs. 303-305, 307). Salivary glands a pair of small, long, narrow masses extending somewhat posterior to buccal mass. Salivary ducts immersed in dorsal wall of buccal mass, pigmented (pale brown), open in pair of dorsal folds near their anterior region. Radula similar to those of *Hipponix* spp. (Figs. 78, 79), but with wider lateral and marginal teeth (about five times rachidian width); rachidian tooth with about 11 cusps, central cusp more than three times neighboring cusps width, a pair of small, triangular, basal cusps; lateral tooth with about 22 cusps, generally eighth cusp apical, larger (more than three times neighboring cusp width), turned forward; marginal teeth with sub-terminal series of about 12 cusps in each side. Esophagus narrow anterior to nerve ring, without inner folds; after nerve ring suddenly expands as crop; no detectable inner glands or folds. Stomach characters similar to those of *H. subrufus* (Fig. 306), except for dorsal sorting area narrow, running transversally in middle level of dorsal gastric surface; a pair of ventral folds, right fold broad, run from esophageal aperture towards anterior where faint; left folds narrow, runs from esophageal aperture to duct to digestive gland. Some specimens with transverse fold separating gastric shield from intestinal aperture. Digestive gland single, located in middle region of ventral gastric wall. Style sac somewhat small (about ¼ of stomach length and width) and almost half separated from intestine, only very shortly connected in its basal region. Intestine origins ventral to style sac base, much more complexly looped than preceding *Hipponix* spp., its several loops shown in fig 306. Fecal pellets similar to those of anterior species. Anus small, siphoned, located in right extremity of pallial cavity close to mantle border, far from gill.

Genital system. Only females examined (Fig. 308). Ovary slight small, located in ventral region of visceral mass as in *Hipponix* species. Visceral oviduct, after short distance from ovary, connects to very narrow gonopericardial duct or ligament. Visceral oviduct runs slightly sinuously towards right and anterior, inserting in base of albumen gland. A pair of very small seminal vesicles insert in visceral oviduct just on right surface of its insertion. Bursa copulatrix small, with long duct, inserts in left side of visceral oviduct insertion. Albumen gland small, elliptical, separated from capsule gland by constriction. Capsule gland large (most of pallial oviduct), somewhat flattened, its duct broad and flattened, amply connected to vaginal duct. Genital pore a small slit in pallial oviduct anterior end, turned anteriorly. Female MZSP 28996 presents capsules very similar to those of *H. costellatus*, inserted in glandular concavity of propodium (Fig. 299), but with very smaller and more abundant capsules.

Nervous system (Figs. 303, 304). Similar to those of preceding *Hipponix* spp.

Habitat. On hard substrates, mainly coral, intertidal to 525 m depth.

Distribution. From North Carolina, USA, to Santa Catarina, Brazil.

Measurements of shells (in mm). MZSP 31132,♀,4.5 by 9.6; MZSP 30981,♀, 5.0 by 11.8.

Material examined. BRAZIL; **Pernambuco**; Fernando de Noronha Archipelago (Simone & Souza Jr. col., vii/1999); Porto Beach, MZSP 31227, 1 shell (day 17), MZSP 32145, 2 protoconchs (day 20); Buraco da Raquel, MZSP 31132, 1♀, 7 shells, capsules (day 19); Atalaia Beach, MZSP 31047, 2 shells (day 18); Rata Island, Buraco do Inferno, MZSP 30981, 7♀, 2 shells (day 19). Porto de Galinas, Central Beach, MZSP 31350, 1♀(C. Magenta col., vii/1999). **Bahia**; Abrolhos Island MZSP 30815, 3 specimens (L. Pinni col., v/ 1958); MZSP 28996, 1♀(Moura, Fancini & Sazima col., 9-15/i/1998).

Hipponix grayanus Menke, 1853

(Figs 30-32, 76, 309-318)

Ancient synonymy in Carpenter (1856: 4). Complement:

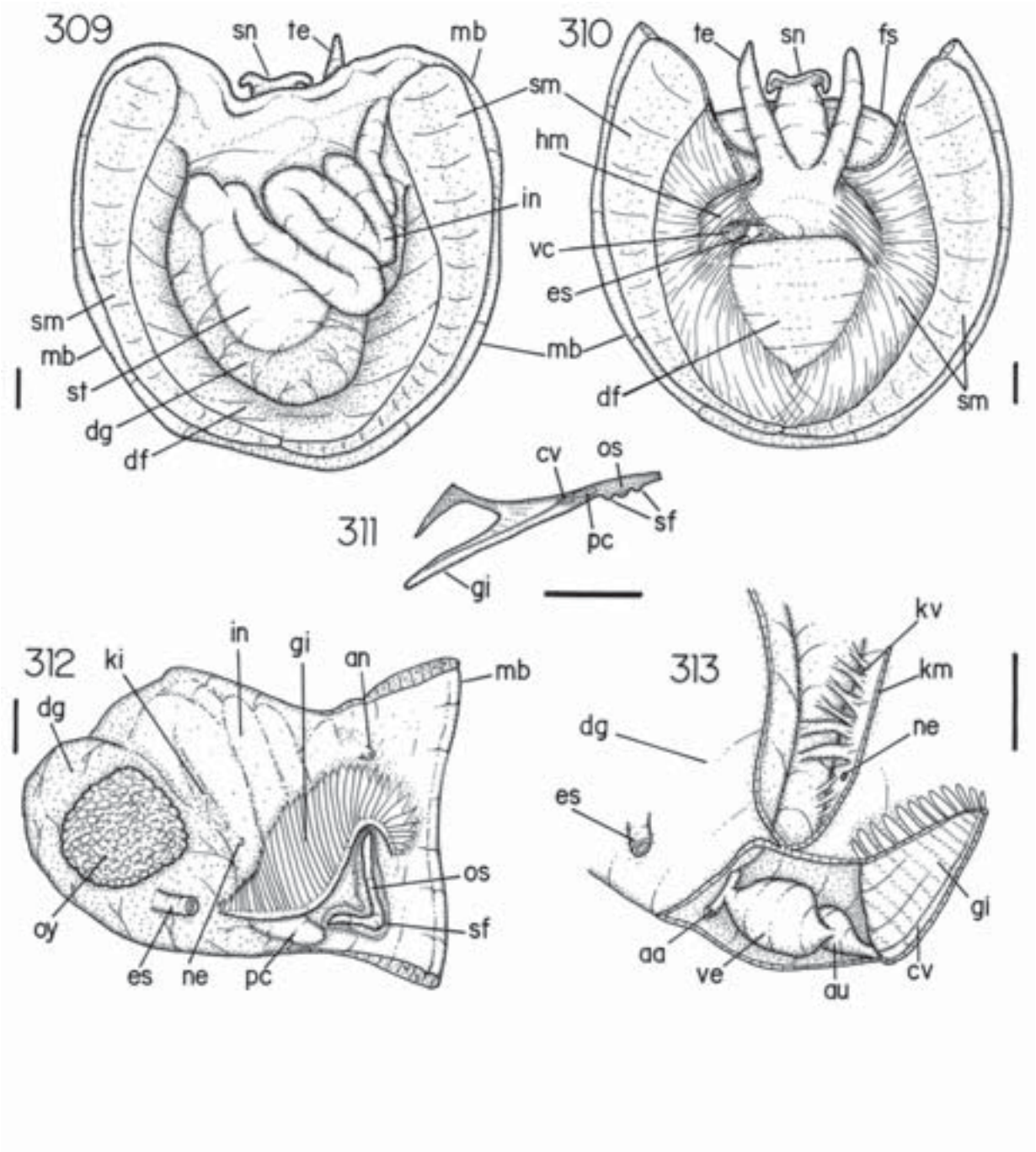
Hipponyx radiata Gray in Sowerby, 1835 (pre-occupied name by Quoy & Gaimard, 1824).

Hipponyx grayanus Menke, 1853: 79.

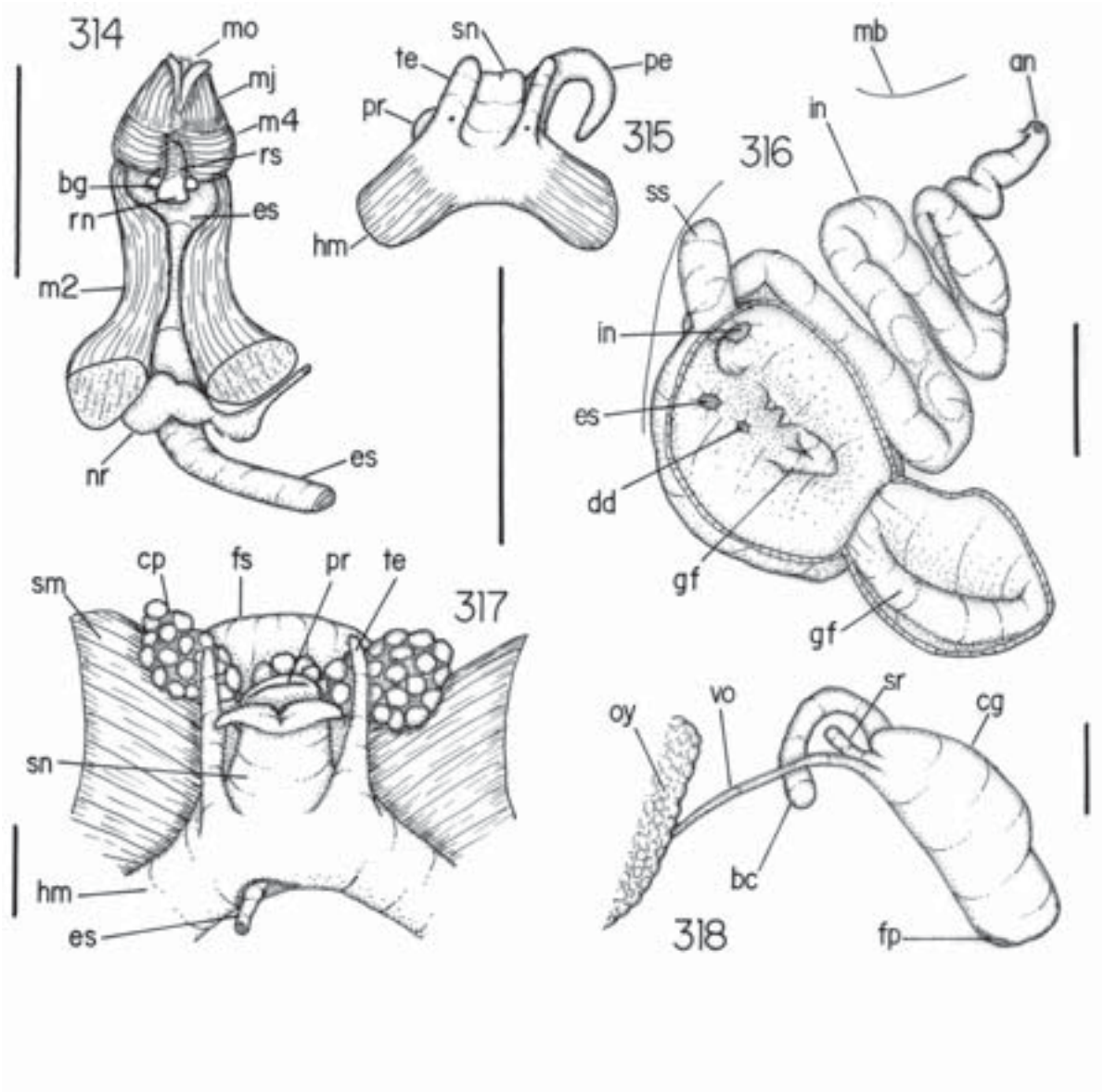
Hipponix grayanus: Keen, 1971: 453 (fig. 765).

Shell (Figs. 30-32). Similar to *H. costellatus* and *H. subrufus*, with radial threads and some nodules (Fig. 30). Periostracum slight developed, mainly near shell border, with projected scales. Other details in Carpenter (1856: 4) and Keen (1971: 453). Young specimens (seen inside capsules) (Figs. 31, 32) protoconch with single whorl, outer surface smooth, without sculpture, umbilicus narrow. First teleoconch portion with sparse, irregular, spiral lines.

Head-foot (Figs. 310. 315. 317). Very similar to preceding *Hipponix* species. Following distinctive features. Eyes very small, almost vestigial, located in inner surface of tentacles base, close to snout. Head muscles strong, origin separated from shell muscle. Shell muscle more lateral, somewhat far from visceral sac. Foot sole and ventral surface of shell muscle attached to ventral calcareous, several-layered plate (all specimens present foot sole extracted, except if part of ventral plate was also removed). Propodium and ven-



Figures 309-313, *Hipponix grayanus* anatomy: **309**, Female extracted from shell, dorsal view; **310**, head-foot, female, dorsal view; **311**, pallial cavity roof, transversal section in its middle level; **312**, pallial cavity and visceral mass, ventral view; **313**, same, detail of left transition between both, kidney opened longitudinally, ventral wall of pericardium, with gill, sectioned and deflected to right. Scales = 0.5 mm.



Figures 314-318, *Hipponix grayanus* anatomy: **314**, buccal mass, anterior esophagus and adjacent structures, ventral view; **315**, head of male, dorsal view, re-hydrated specimen; **316**, middle and distal ducts of digestive system, dorsal view, seen in situ if remainder structures were transparent; **317**, head and adjacent structures, female, dorsal view; **318**, part of visceral and pallial female genital structures, ventral view. Scales = 1 mm.

tral brood concavity also present. Young specimens with operculum very thin, palcispiral, almost circular.

Mantle organs (Figs. 311, 312). Mantle border characters and disposition of pallial organs similar to those of preceding *Hipponix* species. Mantle border thick and broad. Osphradium ridge-like, broad, with narrow satellite fold all around it. Gill somewhat large (occupying about half of cavity area). Gill filaments with broad base and tall, slender, sharp tip; most of them pointing posteriorly. Anterior gill extremity curved to left, on mantle border.

Visceral mass (Figs. 309, 312). Similar characters to those of other *Hipponix* species, also very dislocated anteriorly, encroaching on posterior half of pallial cavity roof.

Circulatory and excretory systems (Fig. 313). Heart characters and location similar to those of preceding *Hipponix* species, but slightly more dislocated to the anterior (Figs. 312, 313), located almost entirely dorsal to gill. Ctenidial vein connects with auricle almost in its middle region, having long posterior portion of this vessel beyond this connection, probably this part of vein has contrary direction of circulation (in relation to other gastropods) postero-anterior. Kidney a deep hollow chamber compressed between visceral mass (stomach and digestive gland) and first intestinal loop. Renal tissue very scant, only some transverse folds in its ventral region, connecting anterior border of membrane between kidney and pallial cavity with adjacent intestinal loop, at right from nephrostome. Nephridial gland smaller, at left from nephrostome, close to pericardium. Nephrostome a small slit in left region of membrane exposed in pallial cavity.

Digestive system (Figs. 314, 316). Buccal mass characters very similar to those of preceding *Hipponix* species, inclusive anterior insertion of m7. Differs only by very larger m2 pair size (although very narrow in their insertion). Salivary glands cluster around esophagus anterior to nerve ring. Esophagus narrow, inner surface with some longitudinal folds. Stomach, as in preceding *Hipponix* species, large, occupying most of visceral mass space. Stomach inner surface almost entirely smooth (Fig. 316); in ventral surface three small folds in central region, right fold larger and slightly triangular; esophageal aperture small, located in posterior-left region of ventral gastric surface, aperture of duct to digestive gland between esophageal aperture and larger gastric fold; intestine and style sac origin in left gastric region. Style sac slightly short, cylindrical, almost entirely separated from intestine. A rounded fold separates style sac aperture from that of intestine. Intestine originates just posterior to style sac, contouring it ventrally, becomes broad and runs along anterior surface of stomach. Intestine has about six to seven gradually decreasing loops towards anterior, up to anus (Fig. 316).

Genital system. **Development**. Suggestive protandric hermaphroditism, most of small specimens males. Brood strategy similar to those of preceding hipponicids (Fig. 317) about 3 large capsules containing about 30 young, 1-whorl shelled specimens. Capsule rods connected to glandular brood concavity of foot.

Male (Fig. 315). The examined males were dry and rehydrated for examination. The analysis is, therefore limited. Visceral structures look similar to those of preceding hipponicids. Penis small, curve, originated ventral to head, apex simple, somewhat rounded.

Female (Figs. 317, 318)**.** Ovary and visceral oviduct characters similar to those of preceding hipponicids. Gonopericardial duct not found. Visceral oviduct narrow, almost straight, oblique, inserts in pallial oviduct at its posterior-left end. Seminal receptacle small, narrow, sac-like, located just at side of visceral oviduct insertion. Bursa copulatrix long (little shorter than pallial oviduct length) slightly narrow, width somewhat uniform along its length, distal end rounded, weakly broad. Bursa insertion in posterior-right end of pallial oviduct. Remainder pallial oviduct a single glandular mass without clear separations between albumen and capsule glands; inner lumen broad and flat. Genital pore a simple, longitudinal slit, located in anterior-left end. Glandular concavity between propodium and foot sole similar to those of preceding hipponicids.

Habitat. Rocky, intertidal to 9 m depth.

Distribution. Mexico to Ecuador.

Measurements of shells (in mm). LACM 75-8.3, ♀, 8.0 by 15.5; LACM 66-114.17, 8.2 by 15.6.

Material examined. MEXICO; **Jalisco**; Bahia Banderas, Las Tres Marietas, 20°42'N 105°32'W, 5-9 m depth, LACM 65-14.27, 11 dry specimens (J.H. McLean, C. Miller leg.; R/V Gringa; 20-21/iii/1965). COSTA RICA; **Puntarenas**, Gulfo de Niceya, between Isla Tolinga and Isla Alcatraz, 3-5 m depth, LACM 75-8.3, 4 dry specimens (C.C. Swift leg.; 2/v/1975). ECUADOR; **Manabi**; off Isla La Plata, 18 m depth, 1°15.4'S 81°05.3'W, LACM 33-23.6, 1 ♀(R/V Velero III; AHF 23-33; 22/i/1933); **Guayas**; N side of Santa Elena Peninsula, E of Salinas, 2°11.47'S 80°56.52'W, 9 m depth, LACM 66-114.17, 15 dry specimens (R/V Anton Brunn, sta. 6670; 8/v/1966).

Discussion. *H. grayanus* differs from *H. costellatus* mainly in that 1) eyes are very reduced, almost absent; 2) osphradium is broader; 3) presence of satellite fold around osphradium; 4) broader gill with longer and slender filaments; 5) kidney tissue is scanty; 6) heart more anterior, with connection auricle-ctenidial vein almost in middle level of gill; 7) broader m2; 8) stomach with different arrangement of folds and insertions; 8) intestine longer and more convolute; 9) penis without apical papilla; 10) bursa copulatrix longer and more slender; 11) accessory vesicle between bursa and visceral oviduct insertions.

One of the more remarkable differences between *H.*

grayanus and *H. costellatus* is that the former has a capacity of forming a ventral plate of several calcareous layers. The shell muscle, in fact, becomes attached to this plate apparently without capacity of detachment. These features are not observed in Brazilian species of *Hipponix (H. costellatus, H. subrufus*), which are not attached to substrate to the same degree, and possess thinner ventral plate. The ventral calcareous plate is even called "ventral valve", while the shell is called "dorsal valve", in ancient literature (e.g., Sowerby, 1835). Other Pacific species, *H. antiquatus*, also has a ventral calcareous plate (Yonge, 1953).

Hipponix leptus new species

(Figs. 33-35, 80-82, 319-328)

Hipponyx antiquatus: Lopes & Alvarenga, 1955: 168.

Hipponix antiquatus: Abbott, 1954: 166 (part); Warmke & Abbott, 1961: 84 (pl. 15, fig. h); Rios, 1970: 53; Cauquoin, 1970: 138; Vermeij, 1972: 91; Abbott, 1974: 135 (part); Rios, 1975: 62 (pl. 17, fig. 247); 1985: 55 (pl. 20, fig. 252); Leal, 1991: 88-89 (pl. 14, figs. C, D); Rios, 1994: 69 (pl. 24, fig. 265) (*non* Linné, 1767).

Types **Holotype**: MZSP 32259 D (from type locality). **Paratypes**: BRAZIL; **Pernambuco**; Fernando de Noronha Archipelago (Simone & Souza Jr. Col., vii/1999); Buraco da Raquel, MZSP 31041, 45 specimens (day 22); Porto Beach, MZSP 31208, 1D(with capsules), 2 shells (day 17), MZSP 31248, 1 shell, MZSP 32143, 5 protoconchs (day 20); Atalaia Beach, MZSP 31151, 2D, 3 shells (day 18); Ponta da Sapata, 21 m depth, MZSP 31322, 1 shell (day 18); Caieira Beach, MZSP 31022, 3Ú, 17D, 1 shell (day 23); Rata Island, Buraco do Inferno, 10 m depth, MZSP 31077, 1Ú, 9D, 4 shells (day 19).

Type locality: BRAZIL; **Pernambuco**; Fernando de Noronha Archipelago, Caieira Bay, 03º50'30"S 32º24'10"W.

Diagnosis Western Atlantic species with shell, sculptured by concentric, irregular scales. Eyes very reduced, but present. Anterior lateral projections of snout. Gill relatively large. Penis distal third bifid.

Description.

Shell (Figs. 33-35). Of medium size (up to 25 mm), patelliform, flat to tall and slightly coiled. Color pale cream to pale brown. Protoconch, as described by Leal (1991), of 1 whorl, smooth, central to sub-terminal-posterior located. Sculpture strong concentric scales, irregularly sized and disposed; sometimes very small and weak radial striae between scales. Inner surface smooth, glossy, pale brown. Muscle scar horseshoe shaped (concavity anterior), broad anteriorly, very narrow posteriorly; runs about in middle region between apex and shell border.

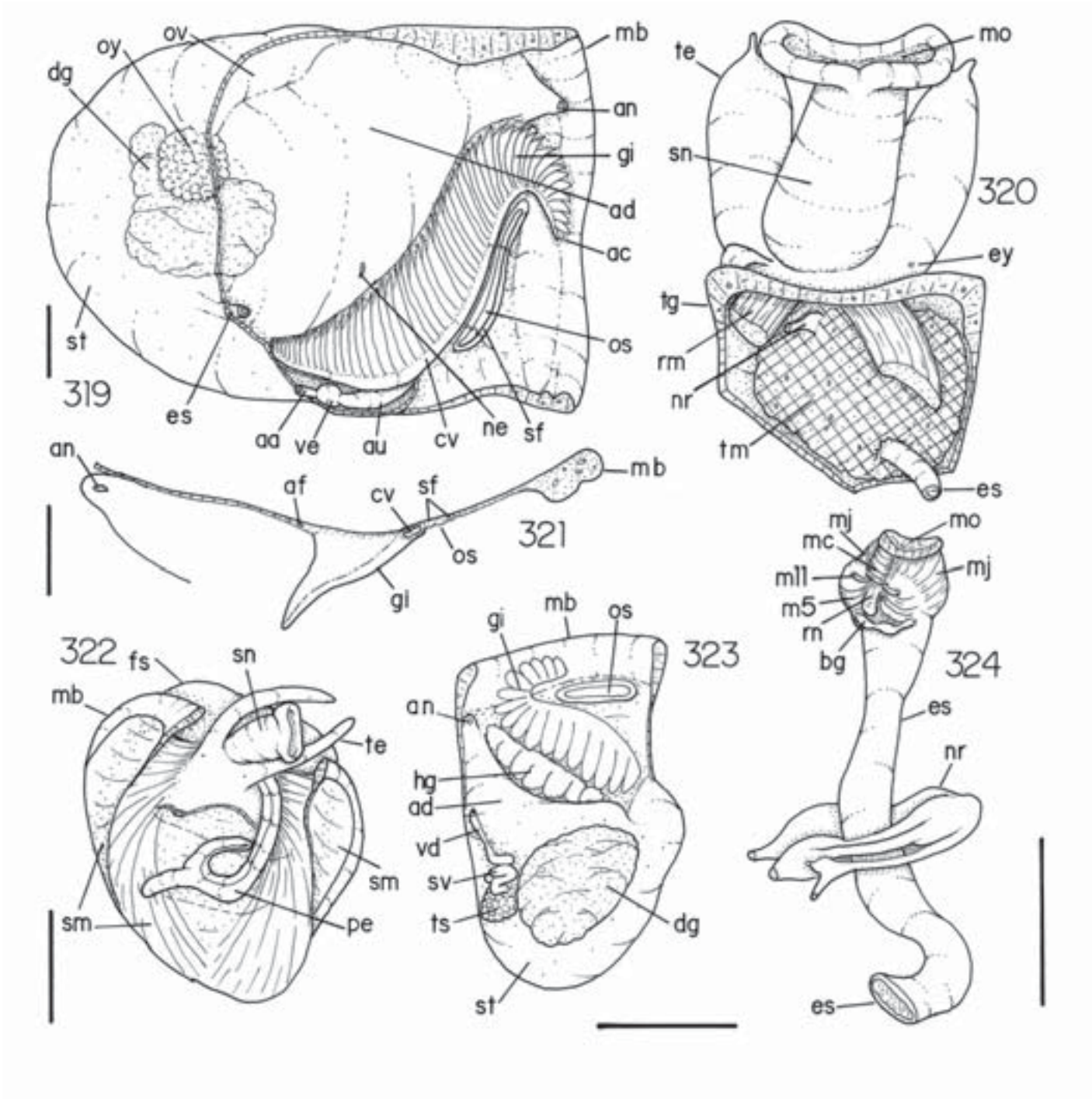
Head-foot (Figs. 320, 322). Characters similar to those of *H. costellatus*, included separation between head and shell muscles. Eyes very reduced, deeply located in integument. Snout-proboscis anterior surface with pair of broad, ample lappets projected in both sides; both projections form anterior concavity with mouth in center. Head muscle pair originates in foot sole, very close to shell muscle inner edge, in its middle level. Shell muscle separated posteriorly, close to median line. Haemocoel short and broad, inner space almost wholly filled by net of transversal muscles.

Mantle organs (Figs. 319, 321, 323). Features also similar to those of preceding *Hipponix* species; characteristic attributes following. Mantle border thick, simple. Osphradium long, broad, little longer than 1/3 of gill length, situated slightly oblique. Osphradium satellite fold well developed, surrounds entire osphradium ganglion. Gill large (about half of pallial cavity area), sigmoid, anterior extremity curved and located on mantle border. Gill filaments tall, triangular, curved towards right, tip pointed. Hypobranchial gland thin and inconspicuous in larger individuals but thicker and transversally folded in younger ones.

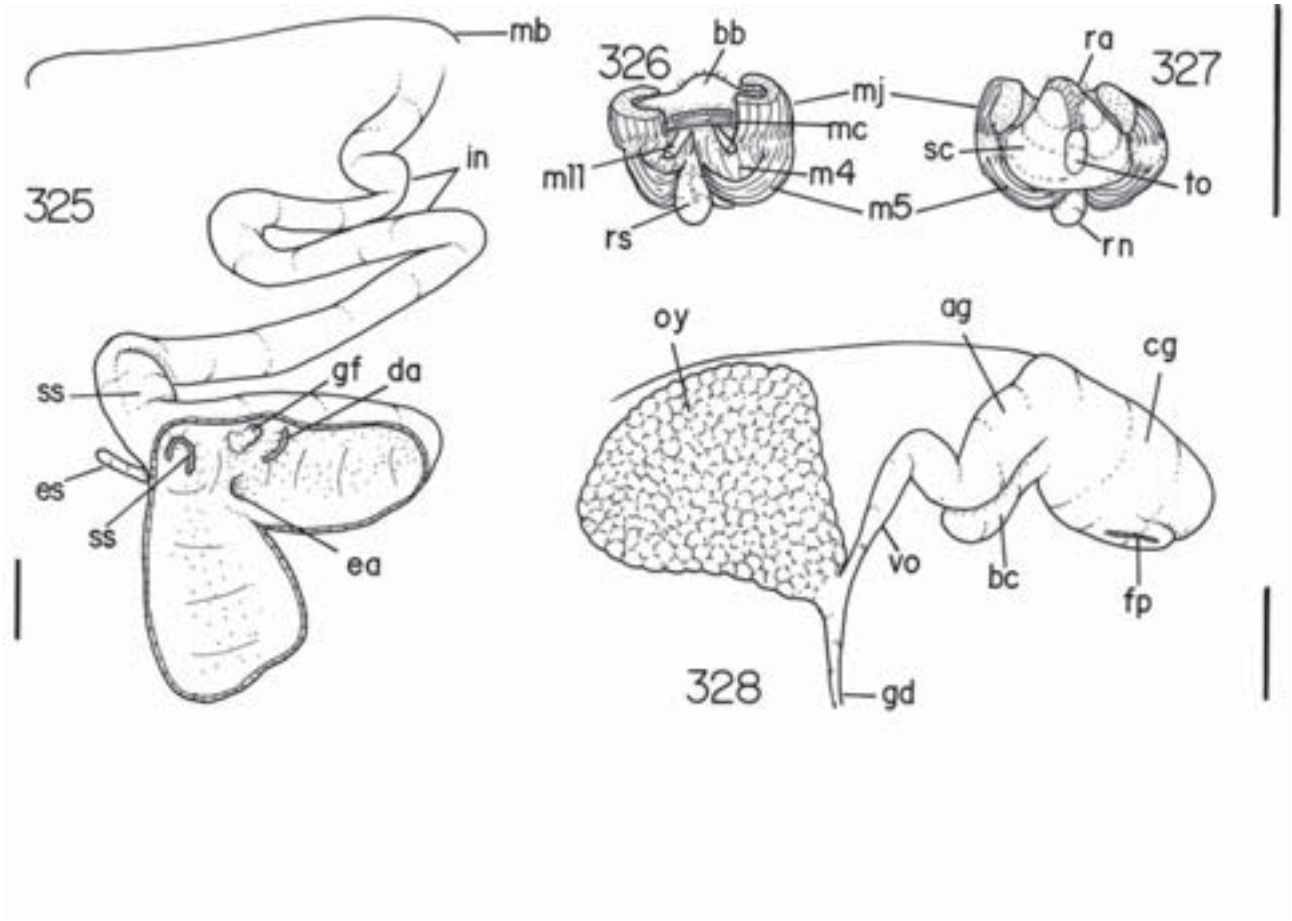
Visceral mass (Figs. 319, 323). Organization similar to that of preceding *Hipponix* species. Stomach large as posterior structure. Digestive gland and gonad proportionally small, ventral, slightly central. Digestive gland color greenish pale brown, gonad color pale beige.

Circulatory and excretory systems (Fig. 319). Characters somewhat similar to those of *H. grayanus*, with following remarks. Heart proportionally small, entirely located dorsal to posterior half of gill, small part exposed in pallial cavity at left from this gill region. Pericardium posterior limit attached to gastric style sac. Kidney chamber deep and flat, compressed between visceral mass and first intestinal loops. Renal tissue only in ventral (pallial) surface, thin, surface uniform, posterior to nephrostome. Nephrostome a very small slit located in left-posterior region of visceral mass encroaches pallial cavity.

Digestive system (Figs. 324-327). Snout-proboscis with differentiated expanded anterior region described above. Buccal mass reduced, length less than ¼ of that of proboscis. Jaw plates lacking. Odontophore very small (e.g., 0.35 mm in animal with 10 mm shell length). Odontophore muscles (Figs. 326-327) with organization similar to those of preceding hipponicids, remarkable features following: **m2** pair absent; **m5** pair thick, insertion covering considerable portion of radular sac, similar to calyptraeid fashion; **m11** pair relatively broad, originate in adjacent region of haemocoel ventral surface. Radular teeth somewhat similar to preceding hipponicids, remarkable features following (Figs. 80-82): rachidian tooth slightly triangular, with 7 to 9 small cusps, central cusps pointed, about 3 times larger than neighbor



Figures 319-324, *Hipponix leptus* anatomy: **319**, pallial cavity and visceral mass, female, ventral view; **320**, head and haemocoel, female, ventral view, foot removed, a vestigial penis still present in base of right tentacle (left in fig.); **321**, pallial cavity roof, transversal section tangent to rectum; **322**, head-foot of male, dorsal view; **323**, pallial cavity and visceral mass, male, ventral view; **324**, buccal mass, anterior esophagus and nerve ring shown in situ, ventral-slightly lateral-left view. Scales = 1 mm.



Figures 235-328, *Hipponix leptus* anatomy: **325**, middle and distal digestive tubes, dorsal view, seen in situ if remainder structures were transparent, dorsal gastric wall sectioned and deflected to left; **326**, odontophore, ventral view; **327**, same, dorsal view; **328**, female genital organs, ventral view. Scales 7, 10= 1 mm, 8-9 = 0.5 mm.

cusps; lateral tooth with about 3 times rachidian tooth width, with 7 to 9 small cusps in inner edge and 10 to 12 cusps in outer edge, tip pointed, turned forwards; inner lateral tooth tall, narrow, tip broad (spoon-like), with about 20 very small, terminal cusps; outer marginal similar to inner marginal tooth, weakly narrower. Salivary glands reduced. Buccal ganglion pair close to median line. Anterior esophagus broad, inner surface covered by several irregular longitudinal folds, each fold slightly broad and glandular. After nerve ring, esophageal inner folds gradually become narrower and uniformly longitudinal. Stomach very large (about half of visceral mass volume) (Fig. 325). Esophageal aperture small, in mid-posterior region of gastric ventral surface. Duct to digestive gland broad, single, located at same level as esophageal aperture, anterior and slightly right of it. Gastric shield small, located just to right of duct to digestive gland aperture on ventral gastric surface. A ventral, transverse, gastric fold, low and broad, edging at left gastric shield and esophageal aperture. Other small gastric fold peduncled, somewhat spherical, located at right of duct to digestive gland aperture and posterior to gastric shield. Aperture of intestine and style sac in left gastric end, connected with each other. Style sac with about 1/3 of remainder stomach length, entirely connected with intestine, inner space compressed by tall and broad longitudinal fold. Intestine broad, performing about 3 successively smaller zigzags towards right up to anus (Fig. 325). Anus a slightly tall papilla, locates in right-anterior region of pallial cavity.

Genital system. **Development**. Not all small specimens are male, about 50% of them only. No large males, suggesting protandric hermaphroditism. Largest male examined 11 mm long. Some rare females, with well developed pallial oviduct, retain penis. Capsules brooded as in preceding hipponicids.

Male (Figs. 322, 323). Testis very small, located in mid-right region of visceral ventral surface. Seminal vesicle with about 4 irregular loops, located just anterior to testis. Seminal vesicle suddenly narrows and becomes long and straight vas deferens, it runs distance equivalent to vesicle length on pallial cavity floor (edging its right border) and opens. From this aperture to penis base weak sperm groove. Penis, as preceding hipponicids, originated ventrally to snout and right cephalic tentacle. Penis relatively narrow and long (about ¾ of foot length). Penis distal third bifid, right branch flat and solid, left branch similar, but with penis furrow running all along it at almost up to its tip. Tip of both penis branches rounded.

Female (Fig. 328). Organization of structures similar to that of preceding hipponicids, distinctive or notable features following. Ovary relatively small, from its left-anterior region visceral oviduct origins. Gonopericardial duct begins in this same region and runs obliquely. Visceral oviduct gradually becomes thick and broad, runs towards anterior and right with weak zigzag. Albumen gland probably located in broader portion of visceral oviduct. Seminal receptacle a broad sac located by side of albumen gland, connects to capsule gland by narrower duct just anterior and at left than albumen gland connection. Capsule gland somewhat small, elliptical, thick and simple. Glandular concavity between propodium and mesopodium as those of preceding hipponicids

Central nervous system (Fig. 324). Of hipponicid fashion, large, relatively concentrated ganglia.

Measurements of shells (in mm). Holotype ♀= 7.4 by 18.7; MZSP 31041 ♀1= 7.6 by 15.5; ♂2= 5.3 by 12.9; ♀4= 10.5 by 18.0; MZSP 31022 ♂2= 5.9 by 11.0; MZSP 31077 ♂= 2.8 by 6.5.

Distribution. For the moment confined to Fernando de Noronha Archipelago, however probably occurs in entire Western Atlantic range of "*H. antiquatus*", from Florida, USA to Espírito Santo, Brazil.

Habitat. On hard substrate, mainly in hidden surface of rocks and reefs, subtidal up to 21 m depth. Supposedly microphagus, however a specimen (MZSP 31041-D1) had a crab cheliped inside esophagus occupying most of haemocoel volume.

Material examined. Types only.

Etymology. The specific epithet refers to the shell sculpture, from the Greek *leptos*, which means "like scale of peel".

Discussion. Up to now, *H. leptus* was considered a Western Atlantic occurrence of *H. antiquatus* (Linné, 1767) from tropical Pacific coast of North, Central and South Americas. However, the Western Atlantic specimens differ in several aspects from *H. antiquatus* as described anatomically by Yonge (1953, 1960), showing that this appears to be another case of misidentification based on similarities of shell features (which are very variable). *H. leptus* differs from Pacific *H. antiquatus* in having the foot less attached to ventral calcareous plate, ventral calcareous plate thinner, anterior region of snout-proboscis broader and ampler, eyes less developed, osphradium broader and with satellite fold, gastric style sac more developed, and inner gastric folds present. On the other hand, both species apparently present similarities not only in shell characters, but also in penis morphology (Yonge, 1960, fig. 1) and in the reduced size of the buccal mass. Bandel & Riedel (1994: 334, fig. 2) showed a protoconch with spiral threads for *H. antiquatus* from Yucatan, Mexico; this kind of protoconch sculpture is not observed in examined specimens.

According to G. Rosenberg (person. communication) there are some doubts about the actual locality of the type material of *H. antiquatus*. With the shell characters helping little, and the anatomical study by Yonge (1953, 1960) based on Pacific specimens, the designation of the Pacific popula-

tion as *H. antiquatus* appears to be coherent.

H. leptus presents a series of distinctive features if compared with the other studied hipponicids, such as: ample anterior region of snout, small size of heart and buccal mass, absence of m2 (pair of retractor of buccal mass), m1a and of jaws, reduction of salivary glands, short portion of oviduct between ovary and gonopericardial duct, and pallial oviduct features.

Genus *Sabia* Gray, 1847

(Type species: *Amalthea conica* Schumacher)

Sabia conica (Schumacher, 1817)

(Figs. 36-38, 83, 84, 329-342)

Synonymy see Hedley (1902: 600); Ludbrook (1957: 49) remarks and complement:

Amathea conica Schumacher, 1817: 181 (pl. 21, fig. 4) [holotype ZMUC 181, no. 1071, no locality; designed Tasmania afterwards by Ludbrook (1957)].

Patella australis Lamarck, 1819: 335 [Type locality: New Holland = Australia].

Hipponix conicus: Laws, 1970: 115-121 (figs. 1-9).

Description.

Shell (Figs. 36-38). Similar to preceding hipponicids. Color white. Periostracum brown. Sculptured only by growth lines and broad radial threads. Apex slightly weak and tall. Other details in Knudsen (1991).

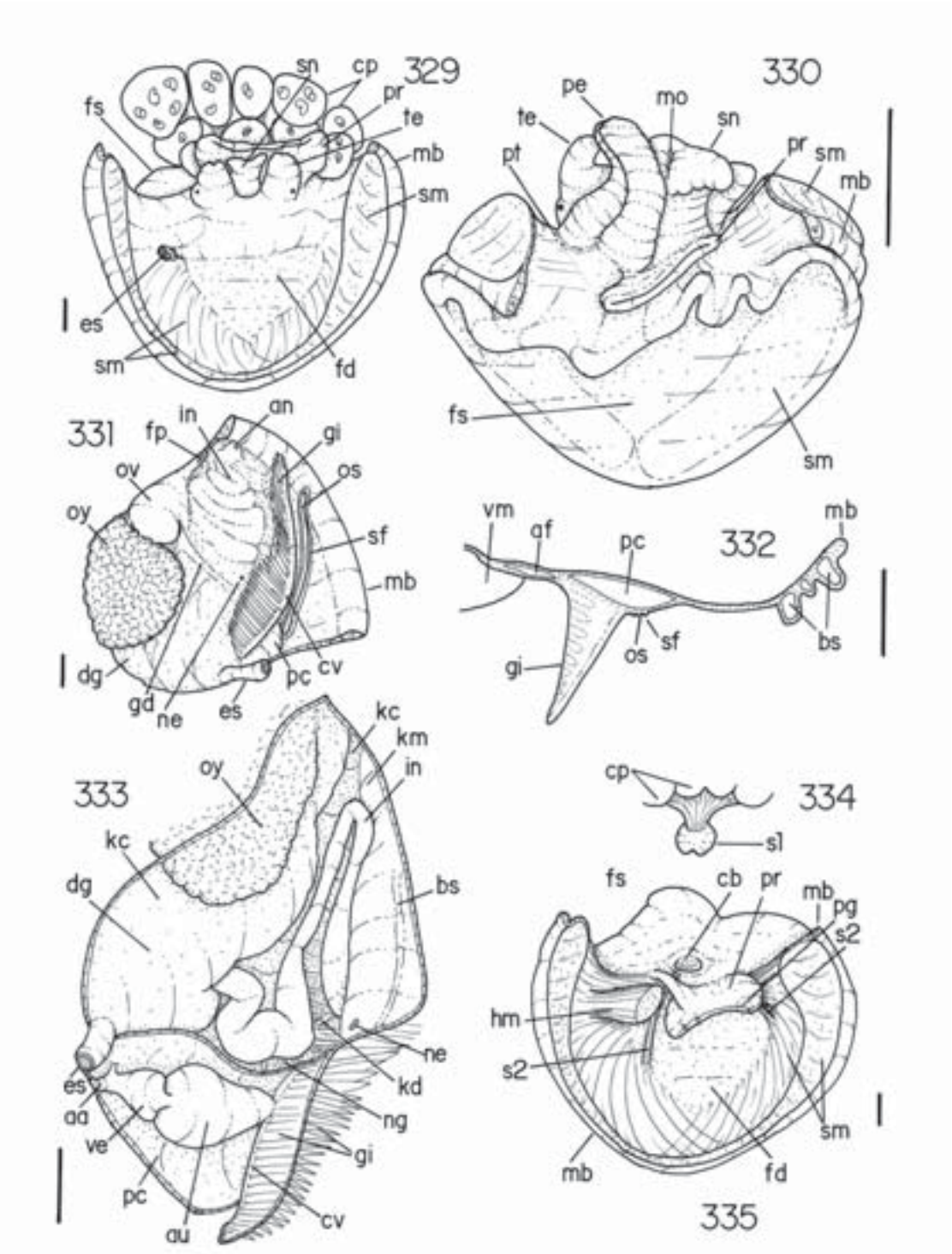
Head-foot (Figs. 329, 330, 335). Characters similar to those of preceding hipponicids, with following notable or distinctive features. Head broad and slightly inlaid. Snout narrow, weakly bifid in anterior margin. Tentacles broad, stubby, tip somewhat bifid and pigmented by black. Foot and shell muscles as those of preceding hipponicid species; pair of head muscles origin in inner-anterior surface of shell muscle. Propodium with broader distal edge than its base. Propodium distal edge with pedal gland furrow and about 1/3 of foot width. Brood glandular concavity present, described below. A pair of narrow muscles origins in inner-ventral edge of shell muscles, run towards anterior, inserts around brood glandular concavity (Fig. 335: s2), right muscle more oblique than left muscle. Pedal sole free from ventral calcareous plate. Haemocoel narrow and strongly curved towards left, inner space filled by transversal net of muscle fibers similar to those of calyptraeids.

Mantle organs (Figs. 331, 332). Mantle border thick and simple. Pallial cavity short, greatly compressed by visceral sac, with organization similar to those of preceding hipponicids. Osphradium ridge-like, slightly oblique, very long (little shorter than gill), anterior end on mantle border close to gill; between osphradium posterior end and mantle border considerable distance. Osphradium satellite fold present, narrow, surrounds entire osphradium. Gill weakly sigmoid, occupying about 1/3 of pallial cavity area. Gill filaments tall, triangular, tip pointed. Afferent gill vessel very broad. Pericardium part dorsal to posterior region of gill.

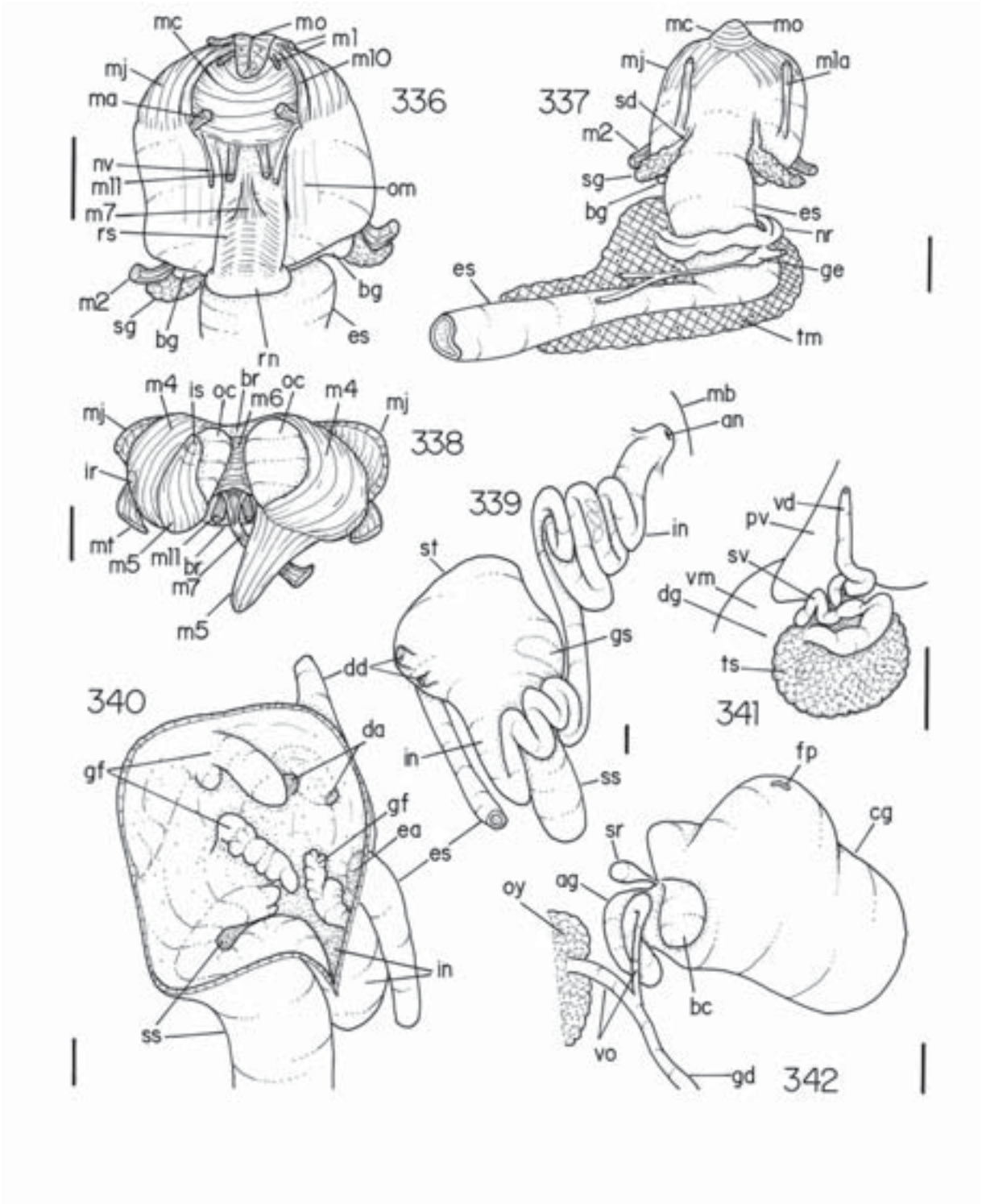
Visceral mass (Fig. 331). Of similar organization as those of preceding hipponicids.

Circulatory and excretory systems (Fig. 333). Heart relatively large, located partly dorsal to gill posterior region extending little beyond gill left margin. Auricle anterior-right, connected to ctenidial vein between middle and posterior 1/3 of gill length. Kidney mostly hollow, deep, greatly compressed between visceral mass and pallial intestinal loops. Renal tissue very scant, only some narrow, irregular glandular folds in dorsal and anterior surfaces between intestinal loop. A single, sigmoid intestinal loop running in dorsal surface. Nephridial gland reduced. Nephrostome a small slit close to pericardium, in membrane between kidney and pallial cavities.

Digestive system (Figs. 336-340). Buccal mass and odontophore features similar to those of preceding hipponicids, characteristic attributes following. Dorsal folds of buccal mass slightly tall in region posterior to jaws, aperture of salivary glands very small. Odontophore muscles (Figs. 336-338): **m1a** pair present; **ma**, pair of accessory muscles of jaws, origin in ventral-median surface of haemocoel, adjacent to odontophore, run towards dorsal, penetrate between mc and m10 jointed with odontophore nerve pair, insertion along inner surface of mj and jaw plates; **m2** pair narrow; **mt** present, very thin; **mc** broad and thin; **m7** pair origin in medial edge of m4 dorsal branch, attached to subradular membrane, insertion inside radular sac close to nucleus; **m8**, **m2a** absent; **m10** pair as median-ventral part of mj. Radular sac short and broad. Radular teeth similar to preceding hipponicids (Figs. 83, 84), remarks following: rachidian tooth with 9 cusps, central cusp about 3 times larger than secondary cusps; lateral tooth very broad (more than 3 times broader than rachidian), with about 11 cusps, generally 6th cusp much larger and terminal; inner and outer marginal teeth similar to each other, tall, narrow, with 5 to 8 sub-terminal cusps on each side. Salivary glands very small, located in posterior-dorsal region of buccal mass, violet. Buccal ganglia small, located laterally, close to m2 insertion. Anterior esophagus broad, suddenly narrows and curves towards left in region posterior to nerve ring. Esophagus with about 12 longitudinal, tall inner folds. Stomach very large and ample. Esophageal insertion in middle level of posterior gastric wall. Ducts to digestive gland double, narrow, located close with each other and close to esophageal aperture. Intestinal origin at right from esophageal aperture. Style sac origin just anterior to that of intestine. Stomach inner



Figures 329-335, *Sabia conica* anatomy: **329**, head-foot, female, dorsal view, egg capsules still connected; **330**, same, male, frontal – slightly ventral view, propodium and mesopodium deflected downwards; **331**, pallial cavity and visceral mass, female, ventral view; **332**, pallial cavity roof, transversal section in its middle portion; **333**, region between pallial cavity and visceral mass, ventral view, kidney opened longitudinally, its ventral wall deflected to right, ventral surface of pericardium (with gill) sectioned and also deflected to right; **334**, basal portion of egg capsules extracted from glandular brood concavity shown in fig. 335; **335**, foot, female, dorsal view, head extracted, propodium deflected exposing glandular brood concavity (cb). Scales = 2 mm. Lettering: **s1**, calcareous base for attachment of egg capsules rods in cb; **s2**, muscle of cb.



Figures 336-342, *Sabia conica* anatomy: **336**, buccal mass, ventral view; **337**, buccal mass and anterior esophagus, dorsal view, part of net of transversal muscles also shown; **338**, odontophore, ventral view, both cartilages deflected, left m5 (right in fig.) deflected; **339**, middle and distal digestive tubes, ventral view, seen if remainder structures were transparent; **340**, stomach, dorsal view, inner surface exposed by means of a longitudinal, dorsal incision; **341**, detail of right side of transition pallial cavity-visceral mass, male, ventral view, evidence to genital organs; **342**, visceral and pallial female genital structures, ventral view, ovary only partially shown. Scales = 1 mm.

surface with several folds (Fig. 340): transversal, tall, irregular fold separates esophageal aperture from intestine origin, another similar fashioned fold located in opposite (ventral) gastric wall; tall smooth fold incompletely surrounds style sac aperture, almost closing it. A broad, smooth, bifid fold just ventral to the ducts to digestive gland, with slight expansion towards ventral wall as limit of gastric shield. Intestine and style sac almost entirely separated from each other, united only in short proximal portion. Style sac narrow, with width about 1/3 that of stomach and length about ½. Intestine intensely coiled in 2 regions: ventral to style sac and in pallial cavity, inside adrectal sinus as shown in fig. 339. Anus siphoned, close to mantle edge.

Genital system. **Development**. Apparent protandric hermaphroditism, all small specimens males and larger specimens females. Females with about 8 large capsules containing about 100 young specimens (with 1 whorl), each bears thin, paucispiral operculum and are separated from the others by transparent membranes. Capsules connected to brood concavity by relatively short stalk (Fig. 329), a broad calcareous node, produced and attached to concavity (Fig. 334). Other details in Laws (1970).

Male (Figs. 330, 341). Testis pale beige, small, located in ventral and lateral-right regions of visceral sac. Seminal vesicle coiled, thick, just posterior to pallial cavity right-posterior margin. Seminal vesicle broad, gradually narrows up to straight and long papilla in such tip vas deferens opens in pallial floor. Sperm groove shallow, runs on right side of pallial cavity floor up to penis base. Penis located in ventral-right side of snout, base broad, narrowing gradually. Penis length little longer than snout. Penis groove runs along middle region of penis ventral surface. Penis tip flat, rounded, with groove running in lateral edge. Other details in Laws (1970).

Female (Figs. 334, 335, 342). Ovary similar located as testis (of males), but larger, its anterior edge close to posterior limit of pallial cavity. Visceral oviduct very narrow, running slightly beyond ovary. Gonopericardial duct long and narrow. Visceral oviduct V-shaped in gonopericardial duct region. In pallial cavity, oviduct gradually increases in zigzag fashion. After zigzag, pallial oviduct suddenly expands in amorphous glandular mass lying dorsal to intestinal loops (albumen gland?). Seminal receptacle a small vesicle preceding oviduct expansion, connected to oviduct right side by narrow duct. Bursa copulatrix similar to seminal receptacle but larger, flattened, located ventral, attached to adjacent oviduct wall; bursa duct short, inserted close to that of receptacle. No apparent separation between albumen and capsule glands. Genital pore a small slit located in middle region of oviduct right side, on elevation. Brood concavity similar to those of preceding hipponicids but ampler.

Central nervous system (Fig. 337). Nerve ring with small ganglia posterior, far removed from buccal mass, supra and subesophageal ganglia close to nerve ring. Remainder characters similar to those of preceding hipponicids.

Measurements of shells (in mm). AMS 353011: 1♀) 14.4 by 27.0; 2 ♀) 15.8 by 24.8; 3 ♂) 6.0 by 10.4; 4 ♂) 7.5 by 15.7.

Distribution. Bass Strait, Central W coast, G. Aust. Bight, Lower W coast, NE coast, S Gulfs coast, SW coast, Tas. coast.

Habitat. On hard substrates, up to 200 m depth.

Material examined. AUSTRALIA; **West Australia**; Woodman Point, Cockburn Sound, 32º08'S 115º44'E, AMS 353083, 1♂, 3♀(sta. 815B, W.F. & J.M. Ponder col., 12/xii/1971); **Tasmania**; Green Cape, Maria Island, 42º 43'S 148º01'E, 5 m depth, AMS 353011, 4 ♂, 4 ♀(sta. 38616, W. F. Ponder & D.C. Wolfe col., 26/iii/1970).

Discussion. According to information given by P. Middelfart and W. F. Ponder (AMS), there are considerable systematic confusion to the validity of the specific name. There is no type locality for the taxon, and Lamarck's description is very brief. Some authors have the view that *Hipponyx australis* Quoy & Gaimard (1835: 434) is a subsequent reference of *A. conica* (e.g., Ludbrook, 1957), while others have the opinion that this is a different species (e.g., Hedley, 1902: 600). One of the latest revisions of the taxon considered *A. conica* as the available name as this taxon (Ludbrook, 1957), this approach is adopted here.

Genus *Malluvium* Melvill, 1906

(Type species: *Capulus lissus* E.A. Smith)

Malluvium devotus (Hedley, 1904)

(Figs. 39-41, 85, 86, 343-357)

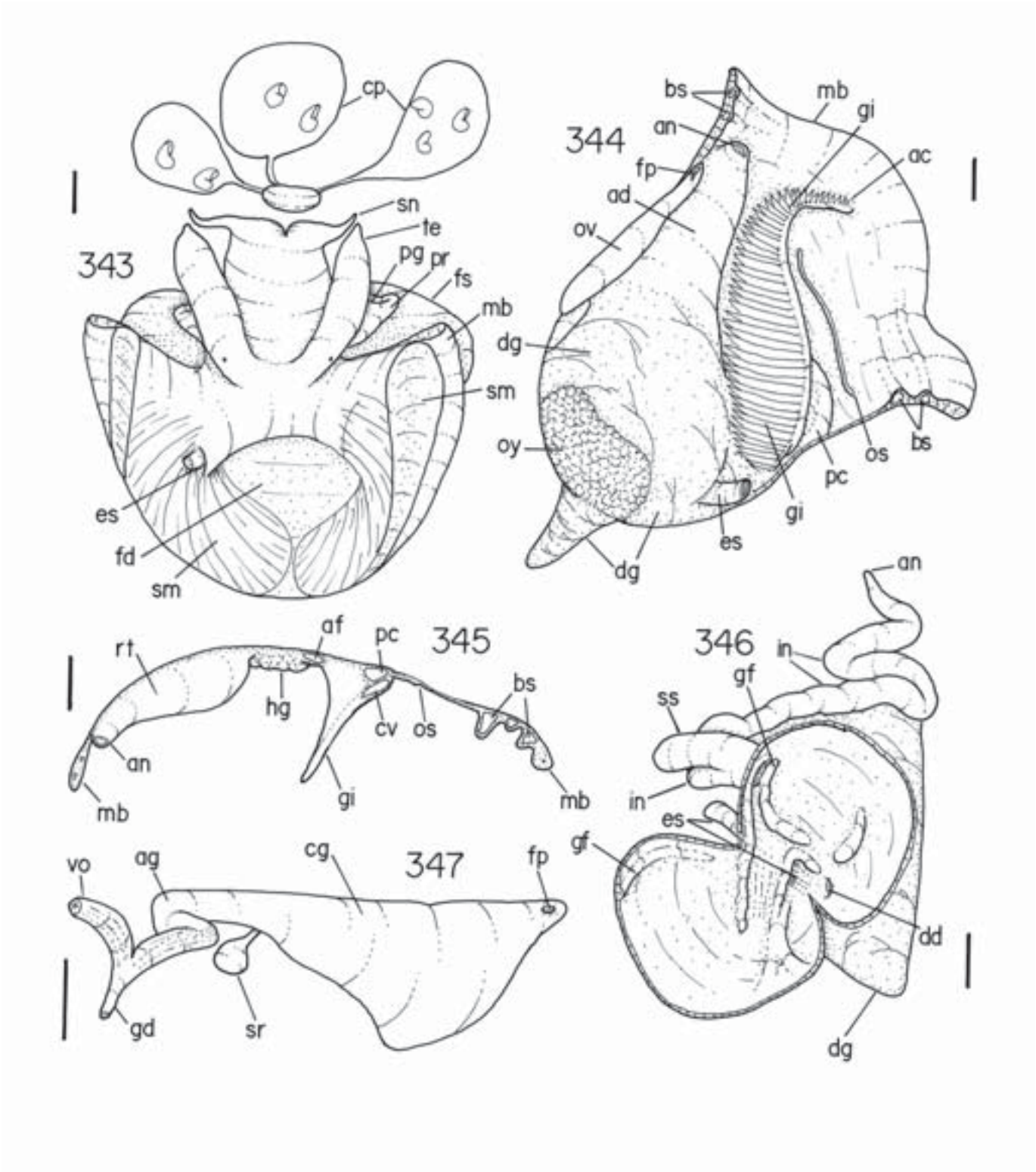
Capulus devotus Hedley, 1904: 190 (pl. 8, figs 15, 16) [holotype AMS; Type locality: Sixteen miles east of Wollongong, NSW, in 100 fathoms]; 1905: 41; Hedley & Petterd, 1906: 213; Hedley, 1907: 285; Hedley & May, 1908: 110; Gatliff & Gabriel, 1913; 75; Hedley, 1918: M57; May, 1921: 58; 1923: fig. 20; Thiele, 1930: 580; Garrard, 1961: 12; Macpherson & Gabriel, 1962: 130.

Malluvium devotus: Wilson, 1993: 165 (fig.).

Description.

Shell (Figs. 39-41). Characters similar to those of preceding hipponicids, but taller and curved posterior. Sculpture concentric low scales. Other details in Hedley (1904: 190).

Head-foot (Figs. 37, 343). Similar features as those of



Figures 343-347, *Malluvium devotus* anatomy: **343**, head-foot, female, dorsal view, egg capsules extracted from glandular brood concavity; **344**, pallial cavity and visceral mass, ventral view; **345**, pallial cavity, transversal section tangent to rectum; **346**, middle and distal digestive tubes and part of digestive gland, dorsal view, intestine shown in situ if remainder structures were transparent, dorsal wall of stomach partially extracted and deflected downwards; **347**, middle and anterior (pallial) oviduct, ventral view. Scales = 1 mm.

preceding hipponicid species, notable or differentiable attributes following. Head proportionally larger, width about half of that of foot. Tentacles broad, tip pointed. Eyes very small, vestigial. Anterior margin of snout with pair of long lateral projections. Foot sole free from ventral calcareous plate. Propodium large, broad, with distal edge broader than its base. Glandular concavity for brooding present. No vestige of crossed muscles.

Mantle organs (Figs. 344, 345). Characters also similar to those of preceding hipponicids, differences following. Mantle border thick, with broad inner collar blood vessels. Osphradium ridge-like, very narrow, length about 2/3 of that of gill. Gill sigmoid, occupying about 1/3 of pallial cavity area; anterior extremity slender. Gill filaments tall, triangular, tip pointed. Hypobranchial gland low. Pallial cavity very compressed by visceral mass (details below).

Visceral mass (Figs. 344, 346). Similar attributes as those of preceding hipponicids, except in being taller, having apex turned posteriorly and having amore posteriorly located gonad.

Circulatory and excretory systems (Fig. 344). Heart and pericardium characters similar to those of other hipponicids, but more anterior, located dorsal to posterior half of gill, part exposed in left-anterior side of gill margin. Kidney very similar to that described for *H. grayanus*.

Digestive system (Fig. 346). Buccal mass characters very similar to those described for *H. costellatus*, with short radular sac, differs by narrower **m2** and by presence of **mt** (similar to those of calyptraeids but thinner). Radular teeth: rachidian tooth narrow, with about 9 cusps, central cusp about 3 times larger than neighbors; lateral and both marginal approximately of same length; lateral tooth broad (about 4 times broader than rachidian), about 8 sub-terminal, small cusps in outer edge; both marginal teeth similar with each other, tip pointed, from 5 to 9 small, subterminal cusps in both sides. Esophagus with 4-5 narrow, longitudinal, inner folds not uniform in size. Stomach very large and broad, insertion of esophagus on posterior-left side, protected dorsally by transverse gastric fold. Duct to digestive gland single, located close to esophageal aperture, slightly posterior. Another short, ventral gastric fold anterior to duct to digestive gland. A pair of long gastric folds on each side of fold dorsal to esophageal aperture, run along lateral-right gastric wall in direction to intestine-style sac aperture. Style sac about half of stomach width and length, with distal half separated from intestine. Intestine origins ventral to style sac, after separated runs ventrally to style sac and after edges anterior gastric wall. Intestine, in pallial cavity, with 2 successive smaller loops. Anus small, slightly siphoned.

Genital system (Fig. 347). Only females examined, however one of them has narrow vestigial penis ventral to head of normal hipponicid fashion. Ovary orange, occupies posterior region of visceral sac. Visceral oviduct slightly broad, runs on right side of visceral sac ventral surface. Gonopericardial duct narrow, long, inserted in visceral oviduct just before pallial cavity. In region of gonopericardial duct insertion, oviduct possesses some inner longitudinal folds and V-fashion. Pallial oviduct narrow and sigmoid in posterior region, gradually increases in single, large glandular mass (albumen plus capsule gland). In level about 2/3 of pallial oviduct length, it narrows up to small, papilla-like genital pore. Seminal receptacle vesicular, single, located in left region of posterior end of pallial oviduct; its duct narrow and somewhat long. Brood glandular concavity similar to those of preceding hipponicids, however it secrets larger calcareous node for anchoring capsules (Fig. 343). Generally 3-4 capsules with about 20 young specimens (of 1 whorl), each specimen separated by transparent membranes. Capsules fashion similar to those of remainder hipponicids, with relatively long basal stalk.

Measurements of shells (in mm). AMS 353123: 1) 8.6 by 18.2; 2) 9.4 by 18.7.

Distribution. Australia; Bass Strait, Central E coast, G. Aust. Bight, Lower E coast, S Gulfs coast, SW coast, Tasmania coast.

Habitat. Continental shelf, continental slope; mostly attached to the inner lip of dead *Sassia kampyla* (Watson, 1883) (cf Garrard, 1961), up to 200 m depth

Material examined. AUSTRALIA; **New South Wales**; between Port Staphens & the Hawkesbrury, 33º15'S 151º45'E, 366-411 m depth, AMS 353123, 4 ♀(sta. 38487, R.V. "Kapala", prawn trawl, 17-21/vii/1972).

Genus *Cheilea* Modeer, 1793

(Type species: *Patella equestris* Linné)

Cheilea equestris (Linné, 1758)

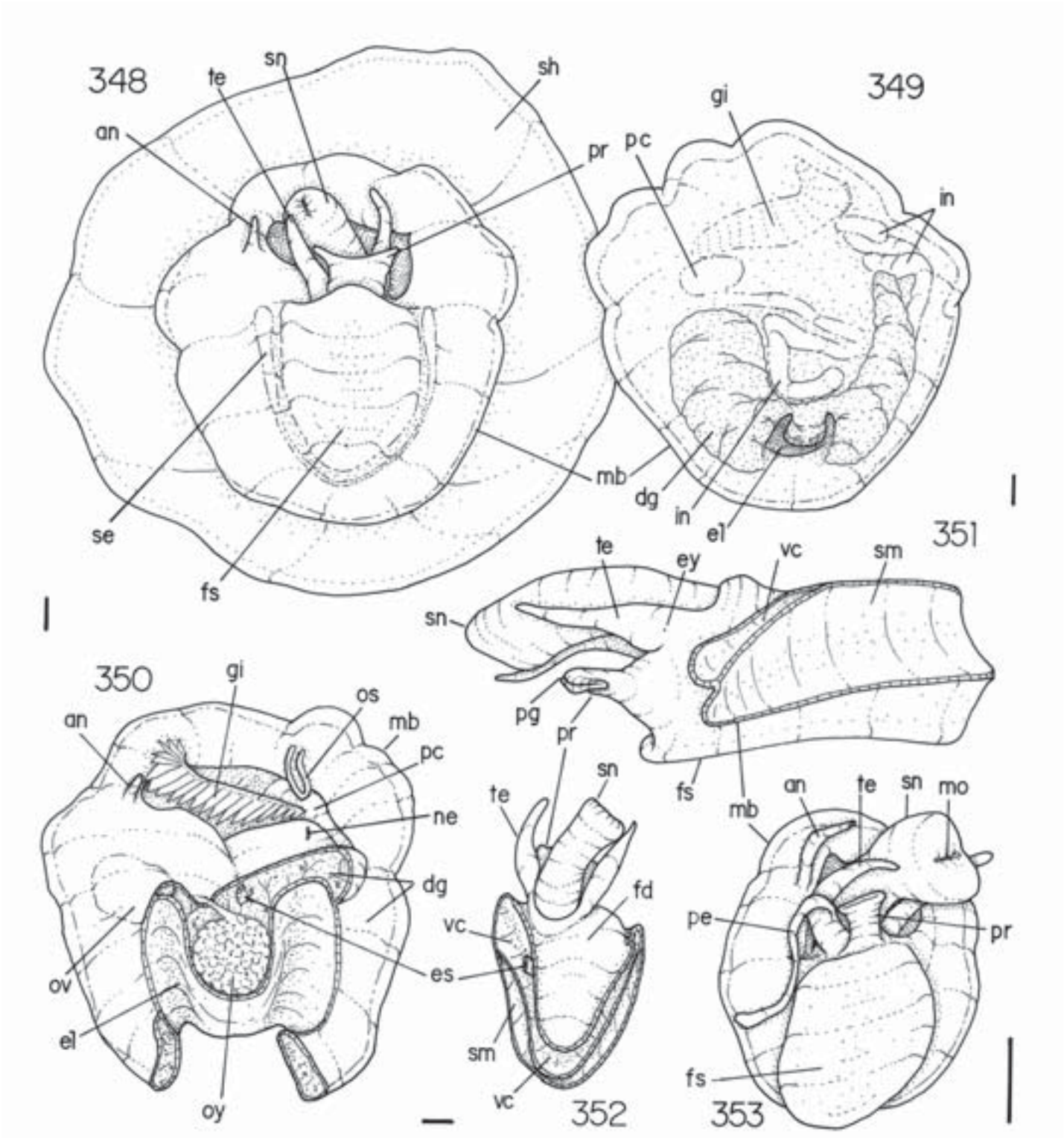
(Figs. 42, 43, 87-89, 348-369)

Synonymy in Leal (1991: 91). Complement:

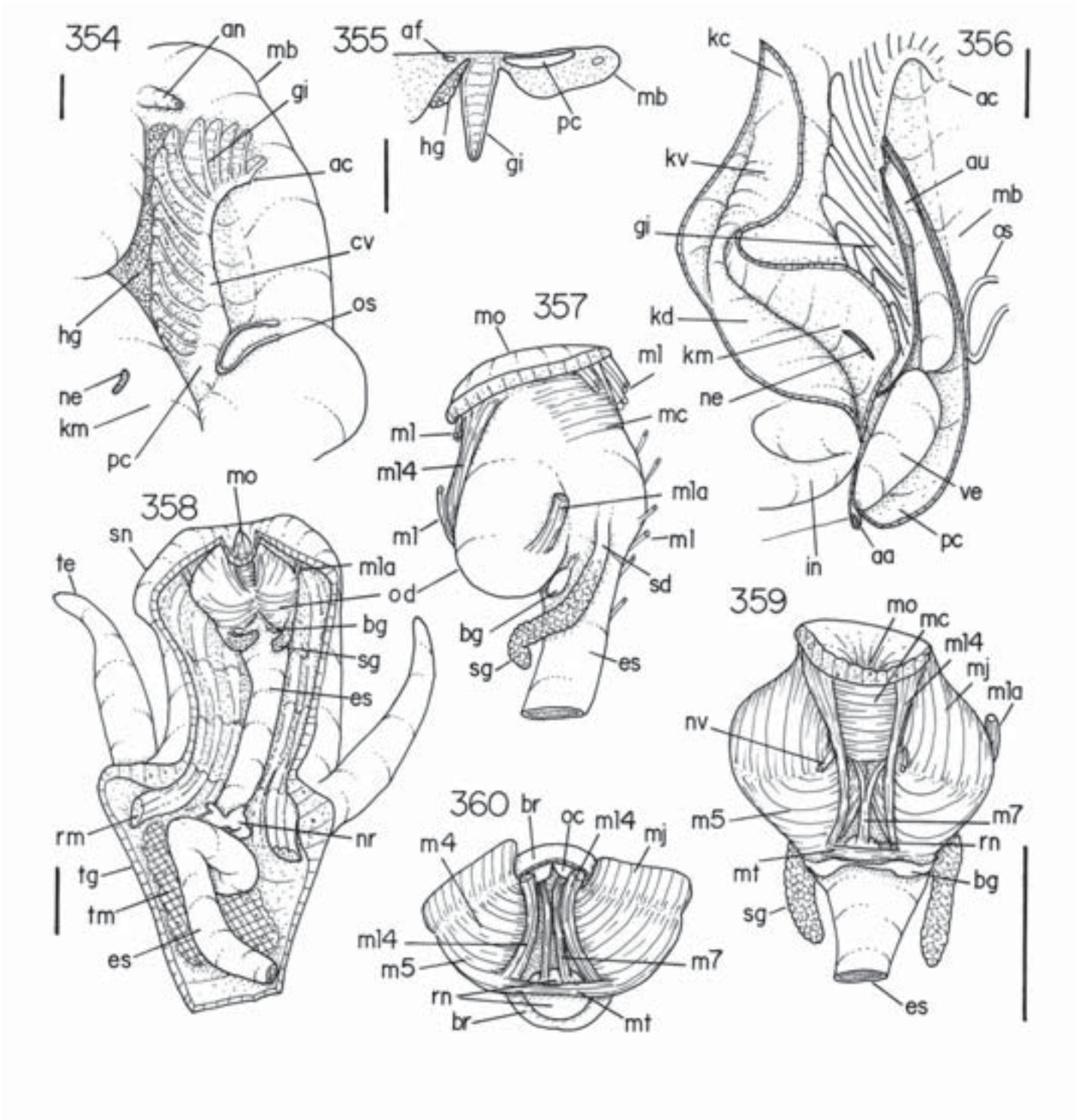
Cheilea equestris: Abbott, 1954: 165 (pl. 21p); Rios, 1970: 53; 1975: 64 (pl. 17, fig. 257); Calvo, 1987: 95 (fig. 53); Rios 1994: 70 (pl. 24, fig. 269); Bandel & Riedel, 1994: 336 (fig. 4, pl. 6, fig. 1).

Description.

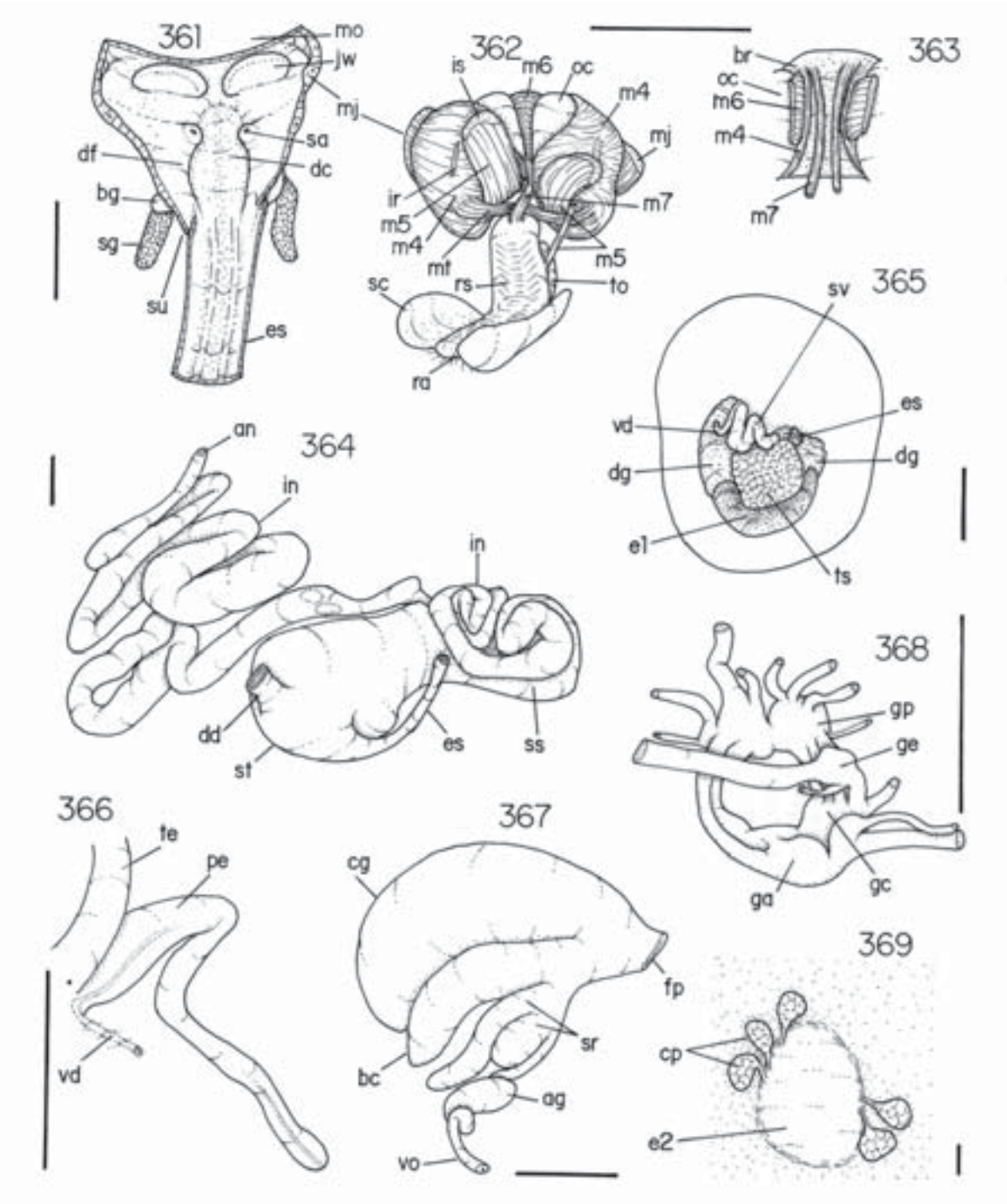
Shell (Figs. 42, 43, 348). Limpet-like, with well-developed ventral plate. Sculpture several radial ribs, of uniform size, periodically interrupted by small nodes, aligned concentrically. Outer surface irregularly undulated. Inner surface without apparent muscle scars. Protoconch described by Leal (1991, pl. 14, fig. H). Shell ventral plate incompletely conical (opened anteriorly), situated obliquely, from shell apex to posterior. Other details in Abbott (1974: 139-140).



Figures 348-353, *Cheilea equestris* anatomy: **348**, female, whole ventral view, shell septum edges seen by transparency; **349**, same extracted from shell, dorsal view; **350**, pallial cavity and visceral mass, ventral view, portion posterior to shell ventral plate sectioned and deflected; **351**, head-foot, female, lateral-left view; **352**, same, dorsal view; **353**, male, lateral-right slightly ventral view, whole specimen extracted from shell, penis pulled outside. Scales = 1 mm. Lettering: **e1**, space let by shell ventral plate in visceral mass.



Figures 354-360, *Cheilea equestris* anatomy: **354**, pallial cavity roof, ventral-inner view; **355**, same, transversal section in its middle region; **356**, same, detail of left border with visceral mass, ventral view, kidney and pericardium opened longitudinally, their inner structures exposed; **357**, buccal mass and part of anterior esophagus, lateral-left view; **358**, head and haemocoel, ventral view, foot extracted, snout-proboscis opened by a longitudinal, ventral incision; **359**, buccal mass, ventral view; **360**, odontophore, ventral, slightly posterior view. Scales = 1 mm.



Figures 361-369, *Cheilea equestris* anatomy: **361**, dorsal wall of buccal mass and anterior esophagus, ventral view, odontophore extracted, esophagus opened longitudinally; **362**, odontophore, ventral view, radula and subradular cartilage deflected downwards, left m5 (right in fig.) also deflected; **363**, same, detail of its median region after longitudinal section of m6; **364**, middle and distal digestive tubes, ventral view, shown in situ if remainder structures were transparent, 2 fecal pellets shown; **365**, middle region of visceral mass, male, ventral view; **366**, penis and adjacent head structures, dorsal view; **367**, pallial and short part of visceral oviduct, ventral view; **368**, nerve ring, ventral view; **369**, substrate of an extracted specimen, its ventral calcareous plate and some egg capsules still attached. Scales = 1 mm. Lettering: **e1**, space let by shell ventral plate in visceral mass; **e2**, ventral calcareous “valve”, secreted by foot on hard substrate.

Head-foot (Figs. 348, 351-353, 358). Head and anterior fashion of foot similar to those of preceding hipponicids. Snout-proboscis very long and broad, anterior end simple (not expanded nor bifurcated). Eyes very reduced. Propodium similar to those of hipponicids, with small expansions in both anterior sides. Between propodium and head no glandular concavity. Foot (mesopodium) sole small, restricted inside shell ventral plate. Foot very thick, solid and small, also restricted to ventral half of shell ventral plate inner space. No columellar muscle or shell muscle, attachment only in outer surface of foot with inner surface of shell ventral plate (Figs. 351, 352: sm). Dorsal foot surface planar, outer margin edged by connection with visceral mass (Figs. 351, 352: vc). Haemocoel narrow, posterior half (posterior to proboscis) filled with net of transverse muscles. Proboscis retractor muscle pair well developed, origin and insertion lateral, each runs along inner surface of proboscis in 3-4 slightly tall longitudinal bands. Head muscle pair immersed in integument, covering proboscis retractor muscle.

Mantle organs (Figs. 349, 350, 354-356). Mantle located on lateral and posterior surface of foot ventral region, contours very thin anterior and ventral edges of shell ventral plate, and after suddenly becomes thicker. Mantle border slightly thick in posterior half and very thick in anterior half. Pallial cavity arrangement of structures and size similar to those of preceding hipponicids, greatly compressed by visceral mass. Osphradium oblique, anterior portion located on mantle border. Only low and narrow satellite fold of osphradium present, interrupted anteriorly. Inner surface of area surrounded by osphradium fold apparently lacking any structure, i.e., an osphradium ganglion. Gill relatively small and oblique, anterior region curved, located on mantle border. Gill filaments tall and narrow, apex slightly rounded and almost central. Between gill and visceral mass encroached inside pallial cavity a very narrow area filled by hypobranchial gland. Hypobranchial gland grayish-beige, somewhat tall, compressed by neighbor structures. Anus preceded by very tall, papilla-like portion, very long in some specimens.

Visceral mass (Figs. 349, 350, 365). Entirely surrounding shell ventral plate, internally and externally. Inner shell ventral plate portion of visceral mass located on dorsal surface of foot, connected to it along its borders. Remaining visceral mass surrounds anterior edge of shell ventral plate and its entire outer surface, covering it completely. Gonad located as ventral structure inside shell ventral plate, on foot. Digestive gland fills remaining space, except central region, occupied by stomach and adjacent intestinal loops. Visceral mass encroaches in pallial cavity similarly to remainder hipponicids.

Circulatory and excretory systems (Fig. 356). Heart characters somewhat similar to those of preceding hipponicids, located dorsal to gill posterior half and part exposed in pallial cavity. Auricle connected to ctenidial vein about in its center, with long (posterior) portion as blind sac of inverted flow. Kidney also similar to those of preceding hipponicids, distinctive attributes following. Renal chamber deep and very compressed between anterior region of visceral mass and adrectal sinus. Renal tissue very thin, surface smooth, covers posterior surface of left side and anterior surface of left side, in this some transversal folds. Nephrostome a relatively large slit far from any other inner structure; located in left region of kidney chamber.

Digestive system (Figs. 357-364). Buccal mass and odontophore organization somewhat similar to those of preceding hipponicids, interesting features follows (Figs. 357-363). Jaw plates well-developed, slightly elliptical, median and anterior cut edges. Dorsal folds broad and low, possessing tall and broad pair of anterior papillae in aperture of salivary glands (Fig. 361). Dorsal chamber (between both dorsal folds) shallow and broad, surface smooth. Odontophore muscles: **m1**, relatively concentrated along median line, in both sides (ventral and dorsal), particularly crowd in anterior-dorsal edge; **m1a** pair present, similar to calyptraeids; **m2** pair absent; **mc** and **mj** thick; **m7** pair narrow, origin in subradular membrane bulged part (bb), run attached to it separated from m4, insertion in radular sac, close to radular nucleus; **mt,** present, somewhat narrow, similar to calyptraeids; **m10** pair not distinguishable, maybe mixed wit mj; **m14** pair close to median line, narrow, origin in ventral-inner surface of mouth, run on ventral surface of odontophore towards posterior, insertion in m4 pair covered by mt. Radular teeth somewhat similar to preceding hipponicids, remarkable features following (Figs. 87-89): rachidian tooth very broad and short, with about 15 to 19 small, pointed cusps, central cusp about 3 times larger than neighboring cusps; lateral tooth about 2 times broader than rachidian tooth, with 4 to 5 broad cusps on inner edge and 7 to 9 narrow, pointed cusps on outer edge, apex broadly pointed and tall, turned forward; inner marginal tooth tall, narrow, tip flat, rounded (spoon-like), with about 10 very small, terminal cusps; outer marginal tooth similar to inner marginal tooth, but with pointed tip and with 4 to 5 very small, subterminal cusps. Salivary glands small, sac-like, long, located separated from each other just posterior to odontophore. Salivary ducts penetrate dorsal wall of buccal mass in its posterior-dorsal region, open as described above. Pair of buccal ganglia lateral located, covered by salivary glands. Anterior esophagus relatively broad, inner surface with pair of longitudinal, low folds located on dorsal side. Middle esophagus coiled just posterior to nerve ring, inner surface covered by about 20 very narrow longitudinal folds. Stomach large (Fig. 364), transversally in center of visceral mass, anterior to shell ventral plate. Esophagus crosses ventral surface of stomach transversally and inserts in its posterior-right surface. Duct to digestive gland single, broad, located in ventral-right gastric surface. Style sac completely connected to intestine, weakly separated from each other. Gastric inner surface mostly smooth, pair of folds separates

esophageal from duct from digestive gland apertures, each fold slightly tall and broad, left fold shorter, straight, right fold longer, curved. Gastric shield thin, located in opposed side of esophageal aperture. Intestine with 2 coiled regions, separated by weakly sigmoid loop, region just after style sac, located in its ventral surface; other region located in adrectal sinus of pallial cavity roof. Form of intestinal loops in Fig. 364. Anus, as described above, long siphoned, located in anterior-right region of pallial cavity (Figs. 348, 350, 353. 354).

Genital system. **Development**. Apparently protandric hermaphrodite, most of small specimens, up to 6 mm, males. Specimens larger than 11 mm long always mature females. Brood strategy differs from those of preceding hipponicids, because it lacks brood concavity which holds capsule stalks. Capsules, although similar in shape to those of remainder hipponicids, stay with stalks attached to substrate, in periphery of ventral calcareous plate (Fig. 369), protected by shell.

Male (Figs. 353, 365, 366). Testis pale cream in color, located in center of visceral mass inside shell ventral plate. Seminal vesicle small, intensely coiled, located in anterior region of testis more concentrated at right. In posterior-right region of pallial cavity, seminal vesicle gradually narrows. Pallial vas deferens runs attached to right surface of pallial floor very narrow and entirely closed (tubular); runs almost straight up to posterior region of right cephalic tentacle base, penetrating into penis base. Penis long, basal 1/3 broader and flat, narrowing gradually; distal 2/3 narrow, flat, of uniform width along its length. Penis tip weakly broader, rounded. Penis duct entirely closed (tubular), very narrow and simple (not coiled), opens in center of penis tip.

Female (Fig. 367). Ovary pale beige, similarly located as testis of males. Visceral oviduct narrow, origin in ovary anterior edge, runs obliquely towards anterior and right. Region of visceral oviduct preceding pallial cavity coiled, its walls gradually increasing forming narrow albumen gland, newly narrow in region preceding its connection with pallial oviduct. Pair of seminal receptacles slightly broad, sac-like, located in posterior surface of albumen gland insertion. First receptacle smaller, almost spherical. Second receptacle long and narrower. Bursa copulatrix follows both receptacles, size about half of that of capsule gland, connected to it at short distance from genital pore. Capsule gland elliptical, large (about 1/5 of pallial cavity volume), located in posterior-right region of pallial cavity. Capsule gland inner lumen flat, walls thick-glandular, whitish. Capsule gland inserts by side of bursa copulatrix in short vaginal atrium. Female genital pore simple, slit-like, located about in mid- region of pallial cavity right edge. No brood concavity between head and propodium.

Central nervous system (Figs. 368). Characters similar to those of preceding species, relatively large ganglia, concentrated far posterior from buccal mass. Sub- and supra esophageal ganglia close to cerebral ganglia.

Measurements of shells (in mm). MZSP 31152 ♀1, 9.4 by 22.6; ♀ 2, 7.4 by 17.5; MZSP 31974, ♂1, 2.5 by 5.6; ♂2, 3.0 by 5.4; ♀ 5.6 by 1.0.

Distribution. North Carolina, USA, to Espírito Santo, Brazil, also reported to Indo-Pacific (see comments below).

Habitat. On hard substrates, mainly in hidden surface of rocks and reefs, subtidal.

Material examined. BRAZIL; **Pernambuco**; Fernando de Noronha Archipelago (Simone & Souza Jr. Col., vii/1999); Atalaia Beach, MZSP 31152, 6♀ (day 18); Conceição Beach, MZSP 31411, 2 shells; Ponta da Sapata, 21 m depth, MZSP 31323, 1 shell (day 18); Meio Beach, 4-6 m depth, 1 shell (day 22); Porto Beach, MZSP 31184, 1♂, 1 shell (day 17), MZSP 31240, 2♀(day 20); Buraco da Raquel, MZSP 31124, 9 specimens (day 19); Between Meio Island and Rata Island, 10 m depth MZSP 30991, 1♂, 1♀(day 21); Buraco do Inferno, Rata Island, 10 m depth, MZSP 31974, 3♂, 3♀(day 19).

Discussion. *C. equestris*, described as *Patella* by Linné (1758), has a type locality in the Indian Ocean. Normally it is regarded that the species occurs worldwide in all tropical regions of the 3 Oceans (Leal, 1991; Rios, 1994). However, it is quite possible that the present sense of *C. equestris*, actually encompasses several species. If confirmed, the Brazilian material should be described as a new species. Leal (1991: 92) found an undescribed species in Abrolhos Reef complex, which surely is not the species sampled herein. Under the above remarks, a conservative approach is adopted here, and the sample studied was identified as *C. equestris*. This is due to lack of comparative material from others regions, as well as lack of previous studies.

The genus *Cheilea*, according to the literature, is considered both Calyptraeidae (e.g., Abbott, 1974; Leal, 1991) and Hipponicidae (e.g., Rios, 1994). *C. equestris* is the type species of the genus. Based on the material studied herein, the close relationship with the hipponicids is clear. The arrangement of the anterior region of head-foot is clearly of hipponicid type, differing only by lack of brood glandular concavity. Several characters of the digestive system also corroborate the hipponicid nature of *Cheilea*, such as the arrangement of the odontophore muscles and the presence of a single duct to digestive gland in stomach. The arrangement of the pallial cavity is also hipponicid-like, greatly compressed by the visceral mass. The origin of the penis, basal in head, is also a hipponicid attribute. The confusion may be due to the superficial similarity of the *Cheilea* shell with that of *Crucibulum*, as seen here, a true calyptraeid (Owen, 1835; this study). However, the central shell ventral plate differs considerably. In *Crucibulum*, it is a whole cone (Figs. 15, 17, 18), while is an incomplete cone in *Cheilea* (Fig. 43). Fur-

thermore, the arrangement of the structures around the shell ventral plate is completely different. In *Crucibulum*, the foot wholly fills the inner region of the shell ventral plate, and the visceral mass stays in its left side. In *Cheilea*, the inner region of the ventral plate is also filled by visceral structures (including gonad).

Family Capulidae

Genus *Capulus* Montfort, 1810
(Type species: *Patella ungarica* Linné, 1767)

Capulus sycophanta Garrard, 1961
(Figs. 90, 91, 370-387)

Capulus sycophanta Garrard, 1961: 12 (pl. 2. figs 1a, b) [holotype AM C.63342; Type locality: trawled in 25 fathoms in Keppel Bay]; Wilson, 1993: 165 (pl. 22, figs 6a, b); Beesley, Ross & Wells, 1998: 774.

Description.

Shell. Not examined, for shell characters see Garrard (1961: 12), Wilson (1993: 165).

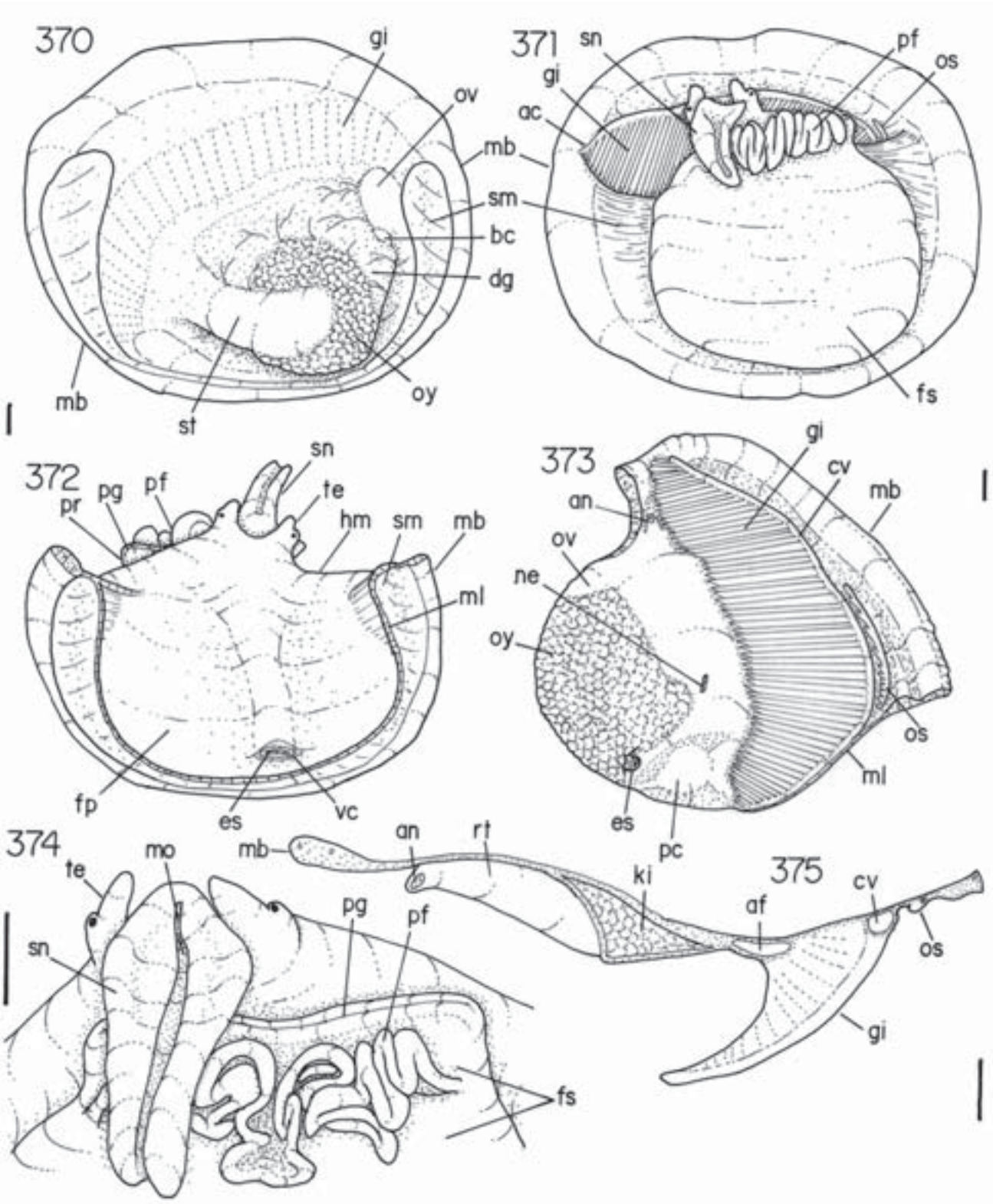
Head-foot (Figs. 371, 372, 374, 378). Form somewhat similar to those of hipponicids. Distinctive and notable features following. Head relatively small, projected forwards. Snout with very long ventral projection, extending about 1/3 length of foot, narrowing gradually. Snout projection distal end rounded, central notched; broad furrow runs along its dorsal surface. Mouth a longitudinal slit located in proximal end of furrow. Tentacles short, stubby. Eyes on small and short protuberances of middle-outer side of tentacles. Tentacles relatively far from each other. Foot sole planar, sub-rounded. Anterior foot sole edge straight, with transversal furrow of pedal glands. A very ample pedal fold present, inserted parallel to anterior foot edge and at some distance from that. Pedal fold edge very coiled, extending amply ventral and anterior to foot if straighted. Shell muscle similar to those of hipponicids in having horseshoe-attachment to shell, with broad anterior ends, narrowing towards median line. Although also convex, differs from hipponicids by thick central region of foot and by more developed connection between dorsal margin of shell muscle and visceral sac. No projected propodium or glandular concavity for brooding. Haemocoel broad in anterior half and narrow in posterior half, most filled by transversal net of muscular fibers. Head muscles thin, immersed in haemocoel wall.

Mantle organs (Figs. 370, 371, 373, 375, 376). Mantle border thick, smooth, except for some undulations in both lateral extremities. Both extremities very muscular, left extremity with additional muscular fold. Pallial cavity slightly triangular, occupying about half animal's length. Osphradium close and parallel to mantle border, in left region of cavity. Osphradium long, monopectinate, length about 1/3 of pallial cavity aperture. Osphradium leaflets narrow, distributed along posterior side of osphradium ganglion attached to adjacent mantle surface, most of them positioned obliquely turned to virtual point close to anterior-left region of osphradium (Fig. 376). Gill very large, occupies about half of pallial cavity area, curved, mostly parallel to mantle border. Anterior gill end on mantle border, close to its right extremity. Gill posterior end close to pallial cavity posterior limit. Gill leaflets triangular, tall, curved. Afferent gill vessel broad. Hypobranchial gland inconspicuous. Visceral mass encroaches by about 1/3 of pallial cavity area, in posterior-right region, each organ described below.

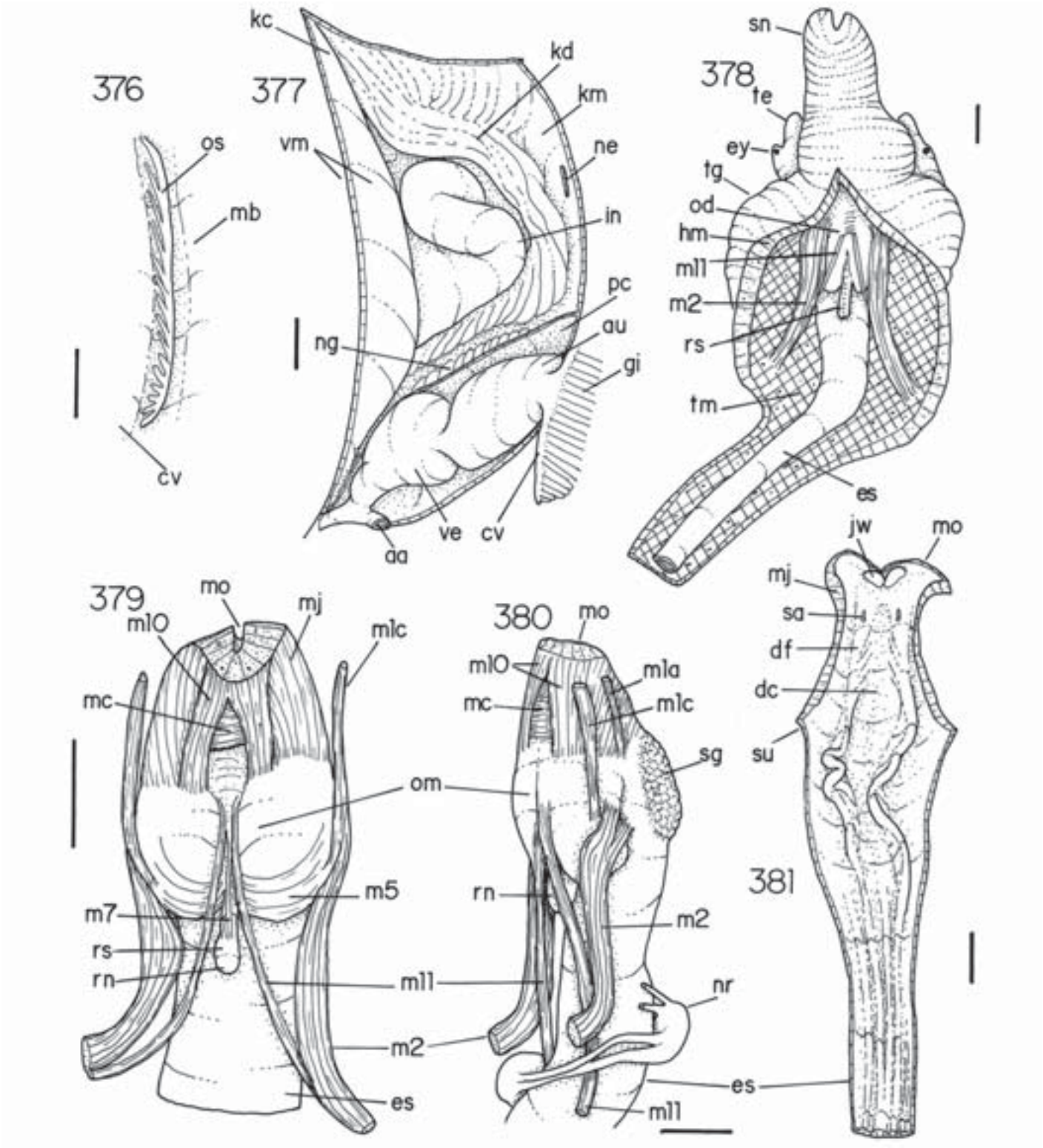
Visceral mass (Figs. 370, 373). Somewhat similar characters to those of hipponicids, sac-like, spherical, partially attached to dorsal surface of head-foot concavity. Gonad pale brown, occupies ventral-posterior region, running to posterior-dorsal region surrounding stomach. Digestive gland also pale brown, located in remaining regions of visceral mass around stomach, anterior to gonad. Pericardium and kidney as anterior limits of visceral mass in mantle roof.

Circulatory and excretory systems (Figs. 373, 377). Heart relatively large, located in left region of visceral mass, part dorsal to gill's posterior end. Auricle connection with ctenidial vein sub-terminal, with small part of ctenidial vein posterior to this connection. Ventricle posterior to auricle. Kidney large, trapezoid, dorso-ventrally flattened, located at central and right limits of visceral mass in pallial roof. Ventral and posterior inner renal surfaces without glands. Nephridial gland narrow, thin, triangular in section, located in dorsal region of membrane between kidney and pericardium. Intestine with small loop inside kidney chamber central-posterior region free from renal tissue. Renal lobes a single massive, solid, folded mass fulfilling dorsal and anterior renal chamber around intestine. Nephrostome a small slit in middle-anterior region of membrane between kidney and pallial cavity.

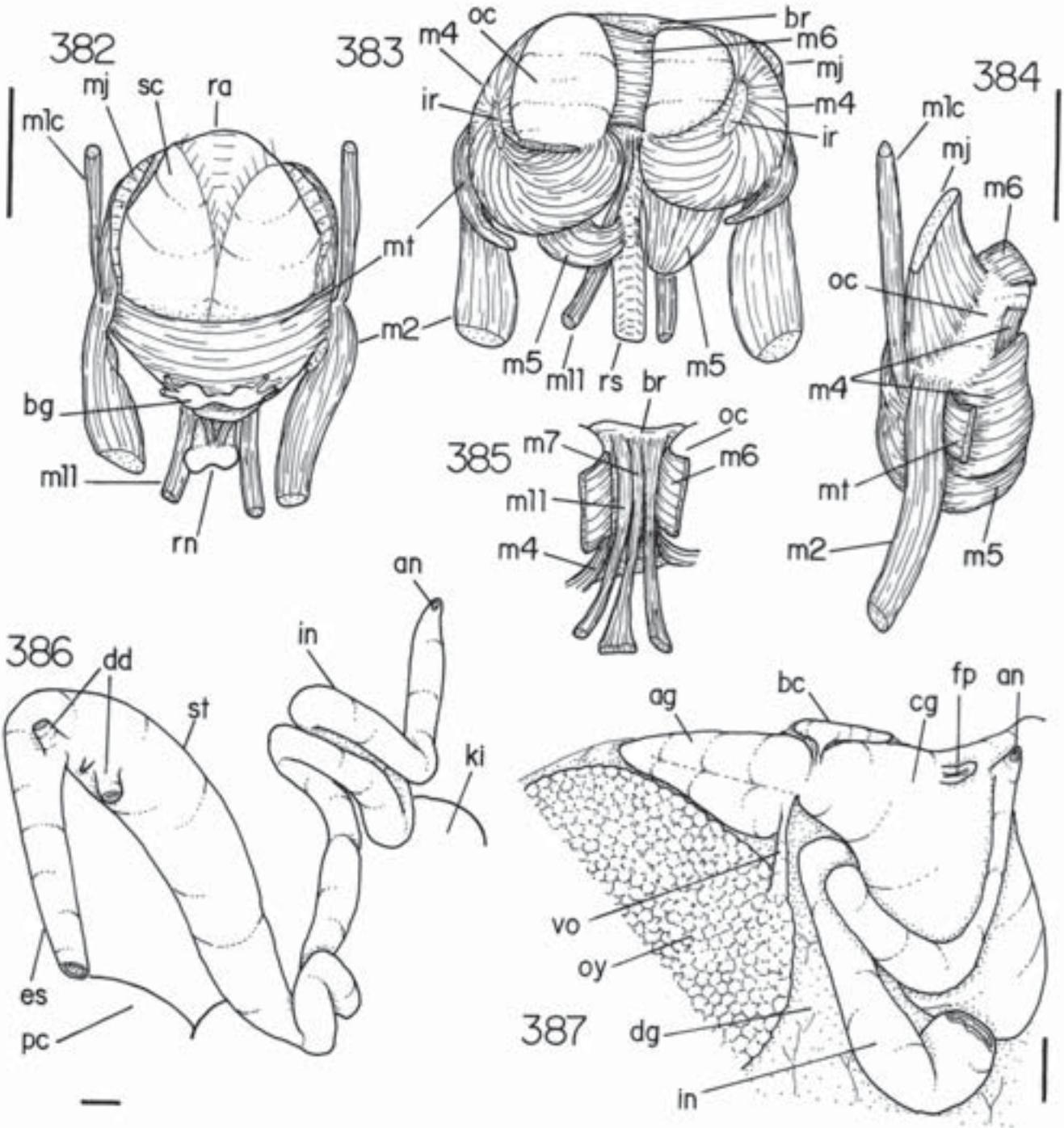
Digestive system (Figs. 378-386). Buccal mass just posterior to mouth, extending beyond snout. Snout base with partial capacity of retraction inside haemocoel. Snout retractor muscles thin, ventral attached to haemocoel ventral wall. Jaw plates small and thin. Buccal mass and odontophore muscles (in comparison with those of calyptraeids) (Figs. 379, 380, 382-385): m1a pair present, thin; m1c pair similar to m1a but located ventrally, insertion close to those of m2; m2 pair long, broad and thick, insertion partly in outer surface of buccal mass dorsal wall and mostly in mj; mj pair long and slightly thin; mt and mc similar but thin; m2a absent; m4 pair short end extremely thick (about half of odontophore volume), origin in posterior surface of cartilages, insertion in tissue on radula (to) and adjacent



Figures 370-375, *Capulus sycophanta* anatomy: **370**, female extracted from shell, whole dorsal view; **371**, same, ventral view; **372**, head-foot, female, dorsal view; **373**, pallial cavity and visceral mass, ventral view; **374**, head and anterior region of foot, frontal-slightly ventral view; **375**, pallial cavity, transversal section tangent to rectum. Scales = 2 mm.



Figures 376-381, *Capulus sycophanta* anatomy: **376**, detail of osphradium and adjacent surface of mantle, ventral view; **377**, detail of left transition pallial cavity-visceral mass, ventral view, kidney and pericardium opened longitudinally, with their inner surfaces shown; **378**, head and haemocoel, ventral view, foot extracted; **379**, buccal mass and anterior esophagus, ventral view; **380**, same, lateral-left, slightly ventral view; **381**, dorsal wall of buccal mass and anterior esophagus, ventral view, odontophore extracted, esophagus opened longitudinally. Scales = 1 mm.



Figures 382-387, *Capulus sycophanta* anatomy: **382**, odontophore, dorsal view; **383**, same, ventral view, radula partially removed and deflected, both cartilages deflected, only right m5 (left in fig.) still connected to radular sac; **384**, left half of odontophore, dorsal view, most muscles deflected; **385**, odontophore, detail of median region after longitudinal section of m6; **386**, middle and distal digestive tubes, ventral view, seen in situ if remainder structures were transparent, topology of some neighbor structures also indicated; **387**, visceral and pallial female genital organs and adjacent structures, ventral view, ovary only partially shown. Scales = 1 mm.

region of radular sac, narrow part of m4 pair also attached to subradular membrane (br) parallel to cartilages; m5 pair short and thin, origin on m4 posterior-outer surface, run somewhat perpendicular to m4 covering them, insertion in radular sac just ventral to m4 insertion; m6 short and thin; m7 very thin, single, origin on inner surface of subradular membrane on median line, insertion inside radular sac posterior region; m8 and m9 absent; m10 pair thin; m11 pair narrow and very long origin in posterior-ventral region of haemocoel inner surface, runs anteriorly passing through nerve ring, after running parallel to m2, penetrates odontophore by side of radular sac, insertion in subradular membrane in each side of m7. Dorsal wall of buccal mass inner surface with pair of tall folds located posterior to jaws (Fig. 381). Radular sac short and narrow. Radular teeth (Figs. 90, 91): rachidian tooth broad, with about 15 cusps in cut-edge, central cusp much broader than neighboring cusps; lateral tooth a little broader than rachidian, tip pointed, 2 cusps on inner and about 7 cusps on outer edge; inner and outer marginal teeth similar with each other (outer weakly narrower), tip pointed, 1-2 subterminal, small cusps. Salivary gland aperture in middle of anterior end of dorsal folds. Salivary glands very small totally immersed in outer surface of buccal mass dorsal wall (Fig. 380). Anterior esophagus with pair of tall longitudinal folds (Fig. 381). Middle and posterior esophagus with about 8 longitudinal, low, narrow folds being 2 of them continuation from those of dorsal wall of buccal mass and from anterior esophagus. Stomach narrow and long, located longitudinally in middle region of visceral mass (Fig. 386). Esophageal insertion in posterior region of stomach. Ducts to digestive gland originate just anterior to insertion of esophagus, generally 3 ducts, with middle duct very narrow. No clear style sac. Stomach narrows close to kidney middle-posterior region. Intestine, after stomach, with small loop (Fig. 386), then runs transversally edging posterior edge of renal chamber. After renal chamber intestine possesses 2 large loops compressed with each other in pallial cavity roof. After loops rectum runs straightforward. Anus small, papilla-like, close to right extremity of mantle border.

Genital system (Fig. 387). Only females examined. Visceral oviduct short and narrow, connects ventral-anterior region of ovary with anterior end of albumen gland. Albumen gland conic, located posterior to remainder pallial oviduct inside visceral mass. Bursa copulatrix small, dorsal, connected by narrow duct in opposite side to insertion of visceral oviduct. Capsule gland large, blind-sac, walls thick, located in pallial roof surrounded by intestinal loops. Genital pore a small papilla just posterior to anus.

Central nervous system (Fig. 380). Somewhat similar to those of preceding species, but with pedal ganglia far from cerebral-pleural ganglia (connectives long and narrow). Nerve ring located very posterior to buccal mass and far from salivary glands.

Distribution. Probably occurs north of the type locality in Keppel Bay (Wilson, 1993), Australia.

Habitat. In scallop beds, subtidal; attached to shells of ***Amusium balloti*** Bernardi (cf Garrard, 1961).

Material examined. AUSTRALIA; Queensland; 60 km NE of Yeppoon, 20º50'S 151º11'E, 46-55 m depth, AMS 07348, 3♀without shells (sta. 1774C; T. Nielson col., 1969-1970, trawled).

Family Trichotropidae

Genus *Trichotropis* Broderip & Sowerby, 1829

(Type species: *Turbo bicarinatus* Sowerby)

Trichotropis cancellata Hinds, 1843

(Figs. 44-45, 92, 388-413)

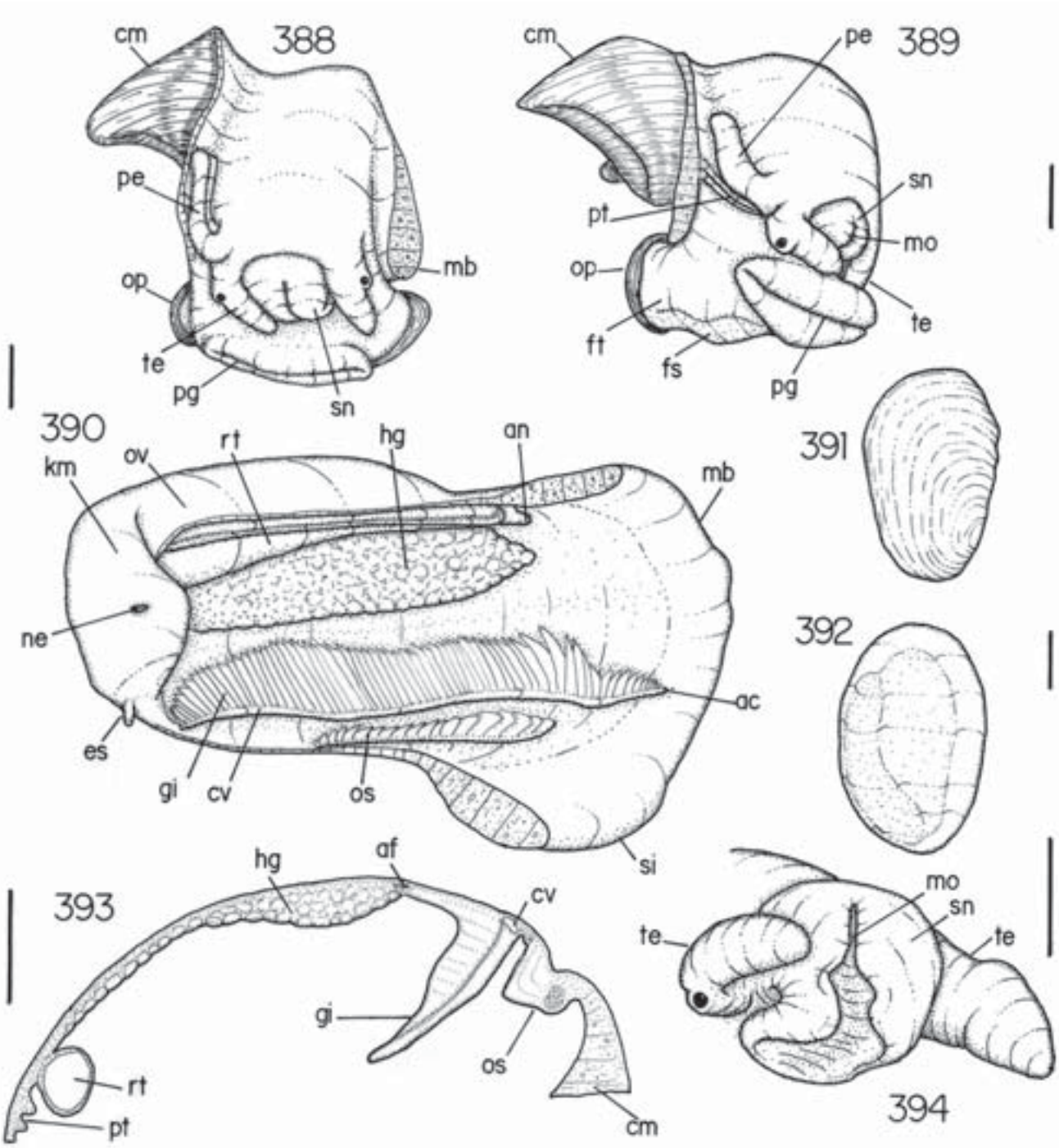
Trichotropis cancellata: Abbott, 1954: 167-168 (pl. 24b); Yonge, 1962: 160-179 (figs. 1-10); Pernet & Kohn, 1998: 349-355 (figs. 1-3).

Trichotropis (Turritopis) cancellata: Abbott, 1974: 138 (fig. 1519).

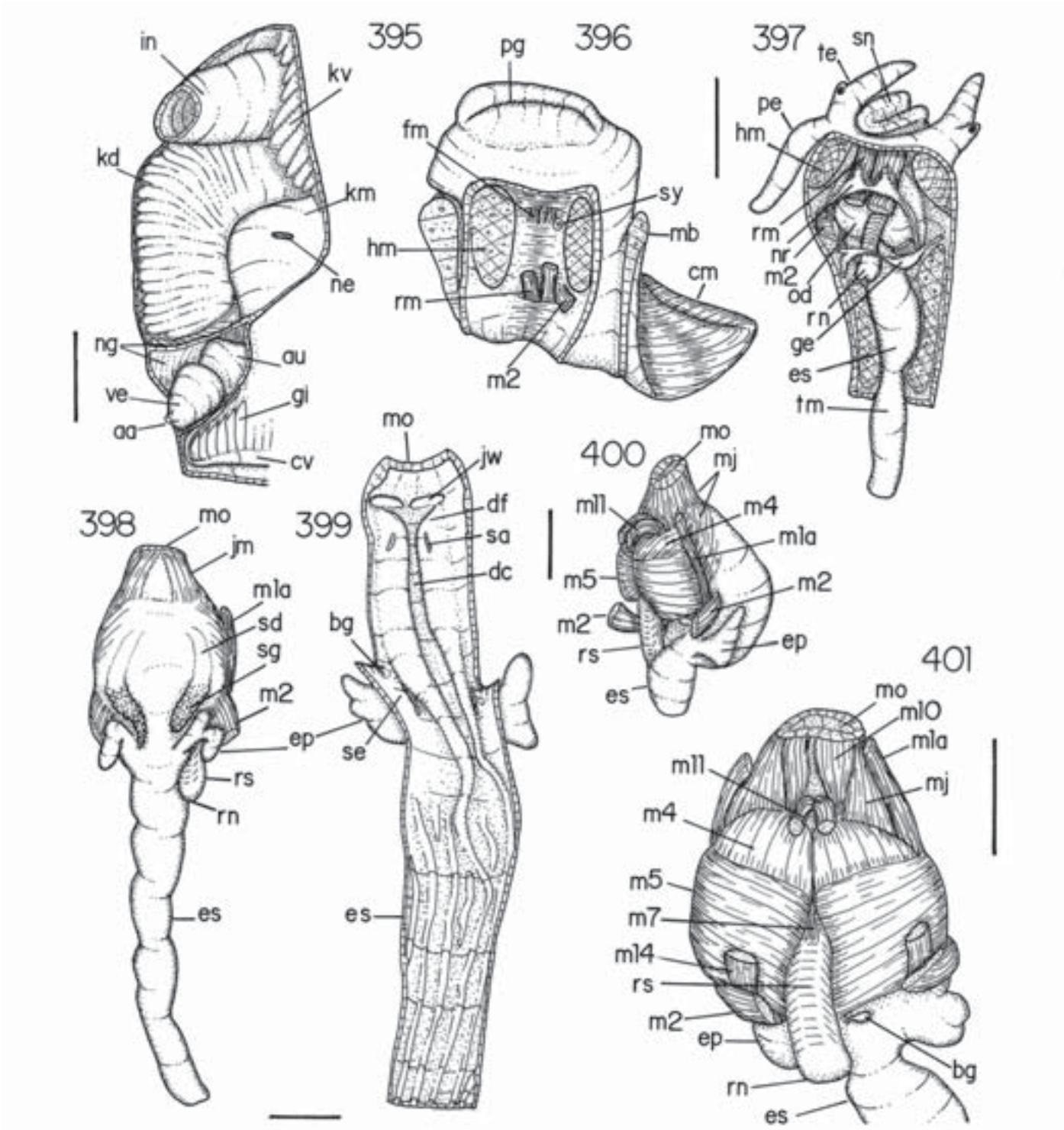
Description.

Shell (Figs. 44, 45). Spire tall, multispiral, conic. Whorls convex. Sculpture spiral and axial ridges, both predominating. Periostracum clear brown with projections coincident with axial ridges. Aperture simple, rounded. Other details in Yonge (1962: 161-162, figs. 1-2).

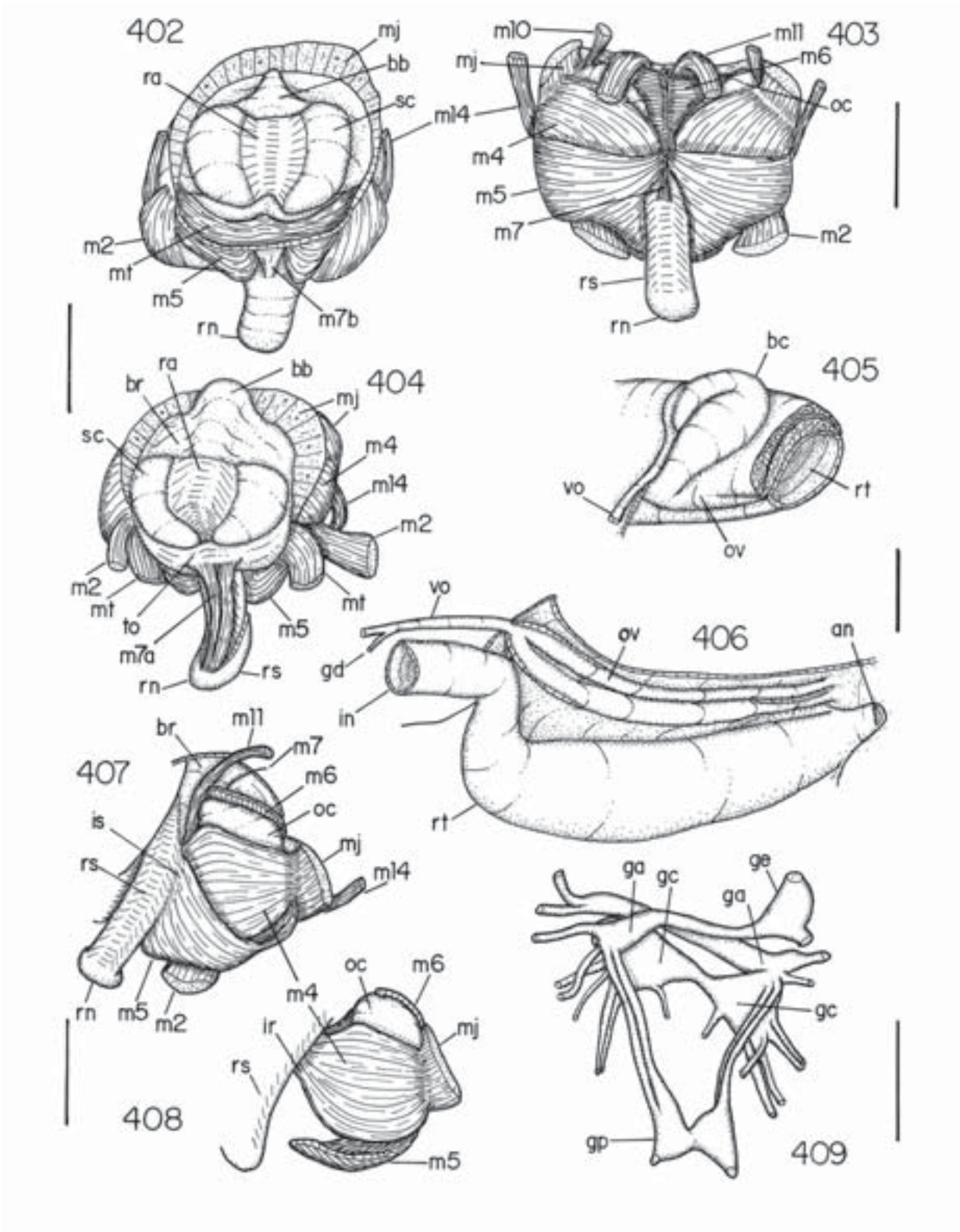
Head-foot (Figs. 388, 389, 394, 396, 397). Head outstanding, large, broad. Tentacles stubby, ommatophores very small, approximately on middle level of outer surface. Eyes dark, relatively small. Snout with partial capacity of retraction within haemocoel. Snout anterior margin modified by slightly long and flattened projection, directed ventrally and posteriorly; this projection with broad furrow in its dorsal surface, furrow narrows up to mouth; undulated folds edging this furrow. Snout base with partial capacity of retraction inside haemocoel. Mouth longitudinal, small, located closer to dorsal region of anterior snout surface. Foot somewhat large, very similar to normal fashion of caenogastropods. Opercular pad sub-terminal. Sole planar, relatively small. Anterior furrow of pedal gland well-developed, at some distance from snout base, edged by very thick borders. Columellar muscle also similar to normal fashion of caenogastropods, of about 1.5 whorls. All examined specimens, including females, have penis (described below). A pair of head muscles present, very broad, origin in lateral regions of foot, run towards posterior, inserts along head integument. Pair of foot retractor muscles small, origin on anterior-ventral region of haemocoel, run towards anterior,



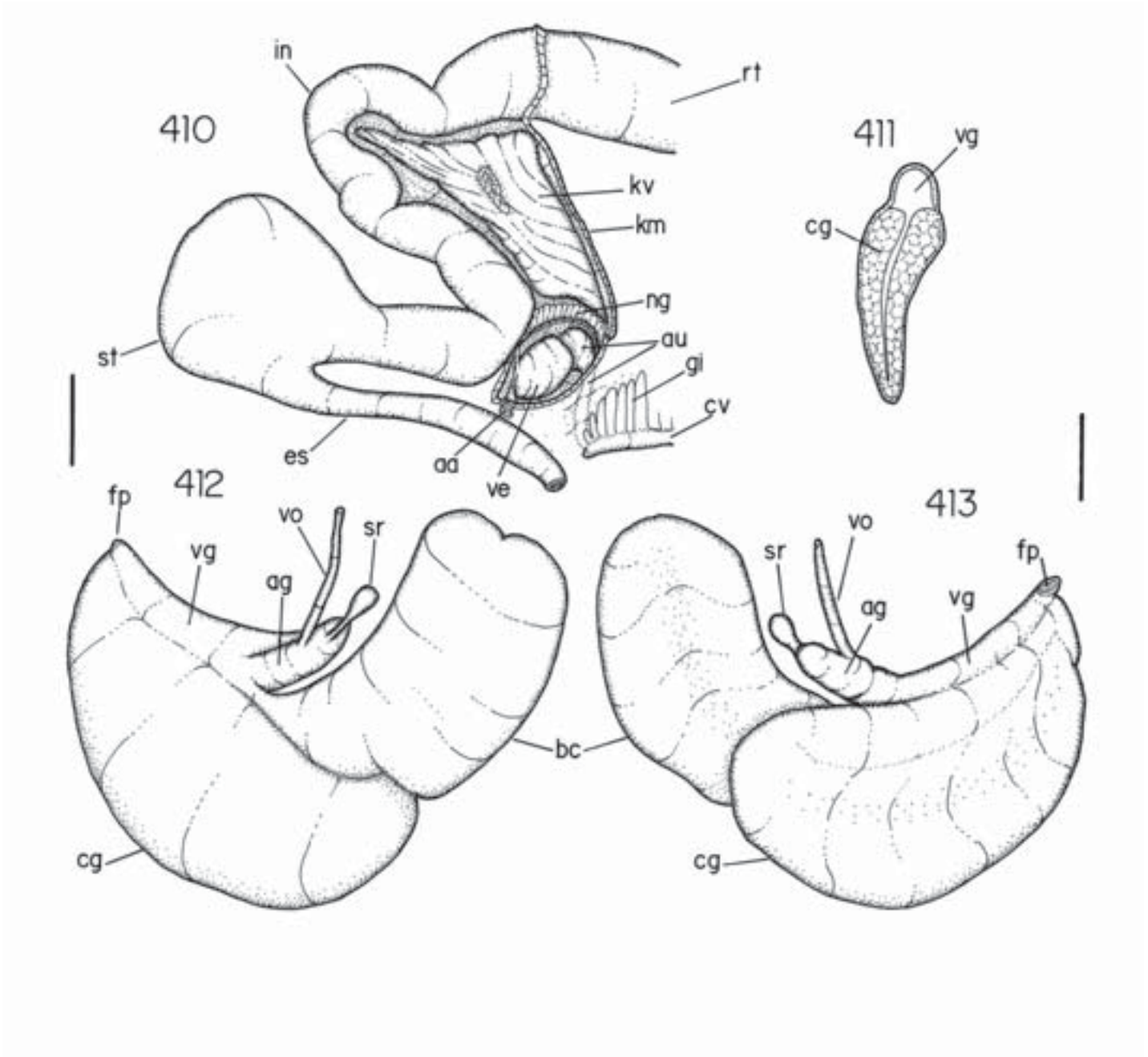
Figures 388-394, *Trichotropis cancellata* anatomy: **388**, head-foot, female (despite the penis), frontal-dorsal view; **389**, same, lateral-right view; **390**, pallial cavity roof, ventral-inner view; **391** operculum, outer view; **392**, same, inner view; **393**, pallial cavity roof, transversal section through middle level of osphradium; **394**, head, frontal-slightly ventral view. Scales = 1 mm.



Figures 395-401, *Trichotropis cancellata* anatomy: **395**, pallial cavity, detail of its transition with visceral mass, ventral view, kidney and pericardium opened longitudinally, their inner structures exposed; **396**, foot and columellar muscle, former in dorsal view, head and dorsal wall of haemocoel removed; **397**, head and haemocoel, ventral view, foot removed (complement of fig. 9); **398**, buccal mass and anterior esophagus, dorsal view; **399**, dorsal wall of buccal mass and anterior esophagus, ventral view, odontophore removed, esophagus opened longitudinally; **400**, buccal mass and adjacent esophagus region, lateral-left view; **401**, same, ventral view. Scales = 1 mm.



Figures 402-409, *Trichotropis cancellata* anatomy: **402**, odontophore, dorsal view; **403**, same, ventral view, its superficial membrane removed; **404**, same, dorsal view, posterior muscles and membrane sectioned and deflected; **405**, posterior end of pallial oviduct, dorsal view; **406**, right margin of pallial cavity roof, female, ventral-inner view **407**, left half of odontophore, ventral view, m5 weakly deflected showing structures covered by it; **408**, same, m5 totally deflected; **409**, nerve ring, dorsal view. Scales = 1 mm.



Figures 410-413, *Trichotropis cancellata* anatomy: **410**, middle digestive tube and adjacent reno-pericardial structures, ventral view, shown if remainder structures were transparent, ventral wall of pericardium removed; **411**, pallial oviduct, transversal section in its middle region; **412**, same, whole dorsal view; **413** same, whole ventral view. Scales = 1 mm.

insertion in anterior margin of foot, mainly in region of pedal gland furrow. Pair of retractor muscles of proboscis slightly large, origin in ventral-middle region of haemocoel close to median line, insertion in ventral and lateral surface of proboscis. Other details in Yonge (1962: 163-164, figs. 2-3).

Operculum (Figs. 391, 392). Corneus, elliptical, thin. Occupies entire aperture. Nucleus excentric, located close to outer-inferior margin. Outer surface with concentric undulations. Scar narrow, edging inner margin.

Mantle organs (Figs. 390, 393, 406). Mantle border thick, simple, without projections, siphon or pigment. Pallial cavity of about 1 whorl. Osphradium relatively large (about half of gill length), monopectinate, long. Osphradium posterior region edging left margin of cavity; anterior region parallel to mantle border. Osphradium filaments slightly triangular, tip rounded, located only on right side of osphradium ganglion. A low glandular ridge detectable between gill and osphradium. Gill large (length approximately same as that of cavity) and long. Gill filaments tall, base broad, irregularly narrow up to slender tip. Ctenidial vein slightly narrow, in base of rods. Rod extends little beyond membranous part of filament. Anterior region of gill on mantle border. Between gill and rectum a broad space (almost 3 times broader than gill area). Hypobranchial gland greenish, slightly tall, presenting small glandular chambers, occupies most of area between gill and rectum. Rectum somewhat narrow, edging right margin of cavity at about 4/5 of its length. Anus siphoned, short, at some distance from mantle border. Gonoducts running ventral and at right from rectum at almost its entire length, more details below. Other details in Yonge (1962:165-167, figs. 2-5).

Excretory and circulatory systems (Figs. 395, 410). Heart relatively small, located right of posterior gill end. Auricle triangular, with anterior surface connected to anterior margin of pericardium. Ctenidial vein contours posterior limit of pallial cavity and inserts in left region of auricle. Kidney large, occupies most of anterior limit of visceral mass. Dorsal lobe flattened, with several transverse, not uniform furrows, occupying most of dorsal surface of kidney chamber. Ventral lobe smaller, more concentrated in right region of kidney chamber partly connected to intestine. Both lobes connected to each other in middle and right regions. An intestinal loop edges posterior limit of kidney. Nephrostome a small slit approximately in middle region of membrane between kidney and pallial cavity, neither adjacent glandular folds nor vessels.

Visceral mass. Very similar characters to normal fashion of caenogastropods, with gonad in peri-columellar region and digestive gland occupying remainder space. Stomach restricted to first whorl of visceral mass, which is 2 whorls more posterior to it. Other details in Yonge (1962: 163, fig. 4).

Digestive system (Figs. 397-404, 407, 408, 410). Buccal mass large, about half of haemocoel volume. Oral tube well-developed, thick, muscular. Pair of jaw plates thin, laterally broad, short in length. Pair of dorsal folds very broad, aperture of salivary glands long, large, in middle of anterior region of these folds (Fig. 399). Dorsal chamber somewhat deep, inner surface smooth. Odontophore muscles slightly similar to those of *Crepidula* spp., distinctive or notable features following (Figs. 398, 400-404, 407, 408): **m1**) no differentiated pair detectable; **mj**) thick and long, immersed in oral tube, absent in ventral region, occupied by m10; **m2**) as in *Crepidula*; **m2a**) absent; **m4**) pair broad, slightly thin, surround posterior region of cartilages, insert in lateral and dorsal surface of middle region of radular sac; **m5**) pair of equivalent size as m4, origin in dorsal, lateral surface of odontophore, surround externally m4, insert in radular sac just posterior to m4 insertion; **m6**) horizontal muscle, relatively thin; **mt**) present, similar to those of calyptraeids; **m7**) pair extremely thin and narrow, only some fibers, originate in subradular membrane inner-anterior surface, contour m6 towards ventral and posterior, insertion in radular sac ventral-median surface at some distance from nucleus; **m7b**) pair slightly broad, origin in dorsal-median surface of mt, runs towards posterior within radular sac, insertion in dorsal surface of radula anterior to radular nucleus; **m8**) pair absent as differentiated muscles, maybe part of ventral m4 region connected to cartilages; **m9**) absent; **m10**) pair well developed, as ventral part of oral tube; **m11**) long pair, insertion in bulged part of subradular membrane (bb) somewhat thin, contour anterior region of odontophore towards ventral and after posterior through m10 pair, origin in ventral inner surface of haemocoel, close to median line, in adjacent posterior region of odontophore; **m14**) pair present, but thin and located laterally, origin in anterior-lateral-inner surface of proboscis, runs towards posterior, insertion in lateral-posterior region of odontophore surface. Radular teeth (Fig. 92): rachidian tooth narrow, cut edge pointed, with about 3-4 weak, subterminal cusps in each side; lateral tooth with about twice rachidian width, tip pointed, curved inwards, cusps lacking; inner and outer marginal teeth similar with each other (outer weakly narrower than inner tooth), tall, curved, tip sharp pointed (hook-like), cusps lacking. Salivary glands very small (Fig. 398), rarely extending beyond odontophore level, slender, most attached to dorsal surface of buccal mass. Salivary ducts run immerse in dorsal wall of buccal mass and open as described above. Pair of pouches small, thin-walled, in form of irregular and expanded diverticles located in both sides of esophagus just posterior to buccal mass. Esophagus slightly narrow and long; anterior esophagus with only pair of folds (continuation from those of buccal mass); gradually secondary folds appear in middle esophagus, both folds continuation of those of anterior esophagus taller (Fig. 399); posterior esophagus with 5 to 8 similar sized, low, longitudinal folds. Other details in Yonge (1962: 167-168).

Stomach (Fig. 410) large, broad, occupying about half volume of first whorl of visceral mass. Esophagus and intes-

tine connecting stomach in anterior side, side-by-side (esophagus left). Duct to digestive gland not examined (all specimens damaged in region) but sufficiently described by Yonge (1962: 168, fig. 6), with style sac connected to intestine and 2 ducts to digestive gland. Gastric shield with transverse low folds, located in dorsal surface. Intestine simple, without differentiable style sac. Intestine in "S" form, contouring posterior margin of kidney (Fig. 410). Rectum and anus (Fig. 406) described above.

Genital system. **Male** (Figs. 388, 389). (Examined specimen slightly immature.) Seminal vesicle and prostate absent. Pallial sperm groove runs in pallial floor from right-anterior region to penis base. Penis sub-cylindrical (somewhat flattened), slightly short. Penis origin just posterior to right tentacle. Penis tip rounded. Penis groove runs at lateral margin up to penis tip.

Female (Figs. 405, 406, 411-413). Visceral oviduct narrow, inserts on right-ventral region of albumen gland. Pallial oviduct large, with about 2/3 of pallial cavity length; runs at right margin of cavity dorsal to rectum. Albumen gland white, small, cylindrical, located in right-posterior region of pallial oviduct. Seminal receptacle small, spherical, connected to posterior-dorsal surface of albumen gland by narrow duct. Vaginal tube runs anterior to albumen gland edging right surface of pallial oviduct. Capsule gland large, broad, dorso-ventrally flattened, opened to vaginal tube along its right margin. Capsule gland with thick, yellowish glandular walls. Bursa copulatrix large (almost same size as capsule gland in some specimens), broad, dorso-ventrally flattened; expands posterior to pallial oviduct sometimes encroaching dorsal surface of kidney. Bursa anterior region runs dorsal to posterior region of capsule gland, gradually narrows up to slender duct. Bursa duct connects with vaginal tube dorsal-left surface, in level between middle and posterior third parts. Bursa wall relatively thick glandular, yellowish. Female pore a small papilla on anterior end of vaginal tube; a pair of small folds extends beyond female pore on right margin of pallial cavity. Penis similar to those of males present in all females. Other details of genital system in Yonge (1962: 170-174, fig. 7).

Central nervous system (Figs. 409). Nerve ring similar to those of *Crepidula* spp., but weakly less concentrated and located more anterior (posterior to buccal mass). Sub- and supra-esophageal ganglia located slightly near to nerve ring, connected by short connective with parietal ganglia.

Habitat. On muddy and rocky bottoms, other details in Yonge (1962: 175-177, figs. 9, 10).

Distribution. Bering Sea to Oregon, USA.

Measurements of shells (in mm). USNM 857615: 10.8 by 6.8.

Material examined. UNITED STATES OF AMERICA; **Alaska**; Seldovia, Outside Beach, BMNH, 1 female (D.G. Reid leg., 6/viii/1988); **Washington**; San Juan Island; off Friday Harbor Marine Lab, 15-17 m depth, USNM 857615, 1♂, 4♀, 2 shells (G. Rosenberg col.; 13/viii/1983); 5.5 m depth, USNM 857628, 1♂(24/iv/1987).

Trichotropis borealis Broderip & Sowerby, 1829

(Figs. 46, 47, 93, 414-419)

Synonymy in Rosenberg, 1996. Complement:

Trichotropis borealis: Graham, 1954: 129-143 (figs. 1-2); Abbott, 1954: 167 (pl. 24d); Fretter & Graham, 1962: 54, 62, 152, 153, 157, 232, 262, 310, 316, 369, 377, 628, 643, 688 (fig. 95); Abbott & Morris, 1995: 178.

Trichotropis (Ariadnaria) borealis: Abbott, 1974: 138 (fig. 1518).

Description.

Shell (Figs. 46, 47). Similar to that of *T. cancellata*, except for ampler aperture and lower spiral ribs. Other details in Abbott (1974: 138).

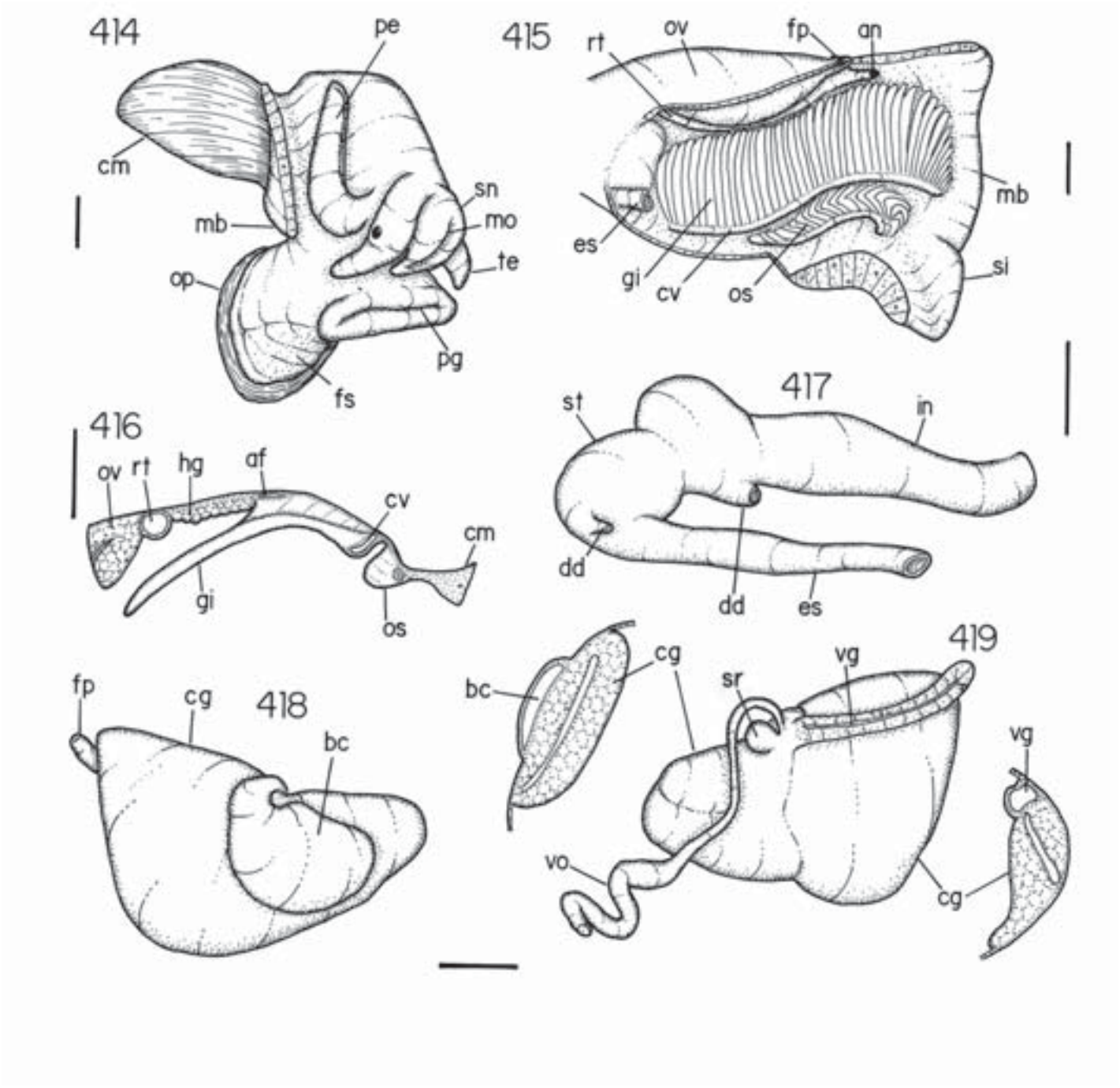
Head-foot and **operculum** (Fig. 414). Characters similar to those of *T. cancellata*, inclusive snout projection, small ommatophore, thick borders surrounding pedal glands furrow and operculum location. A pair of shallow furrow separating sole from dorsal region of foot present. Penis present in all specimens, inclusive females. Other details in Graham (1954, fig. 1); Fretter & Graham (1962: 157, fig. 95).

Mantle organs (Figs. 415, 416). Similar features of those of *T. cancellata*. Distinctive and notable features following. Siphon more developed and slightly differentiated form mantle border. Osphradium monopectinate, also with filaments only at right of osphradial ganglion. Gill filaments with longer and narrower tip, constituted only by rod.

Circulatory and excretory systems. Very similar in characters to those of *T. cancellata*, except for slightly larger size of heart and pericardium.

Visceral mass. Similar to that of preceding species as well as of normal fashion of caenogastropods, but short (about 1.5 whorls).

Digestive system (Fig. 417). Characters of buccal mass similar to those of *T. cancellata*, included large pair of retractor muscles of proboscis, **m7b** present and **m14** laterally located. Radular teeth also very similar to those of preceding trichotropid species, with following remarks: rachidian tooth with 9 to 13 small cusps, central cusps about twice larger than neighbor cusps; lateral cusp about 1.5 times broader than rachidian tooth, 0 to 2 small cusps in inner margin and 4 to 8 small cusps in outer margin, apex broadly



Figures 414-419, *Trichotropis borealis* anatomy: **414**, head-foot, female (despite penis), lateral-right view; **415**, pallial cavity roof, ventral-inner view; **416**, same, transversal section through middle region of osphradium; **417**, middle digestive tubes, ventral view, seen in situ if remainder structures were transparent; **418**, pallial oviduct, dorsal view; **419**; same, ventral view, part of visceral oviduct and transversal sections in 2 indicated levels also shown. Scales = 1 mm.

pointed; inner marginal tooth with about double width of outer marginal tooth, both lacking cusps. Salivary glands also small, but slightly longer than that of preceding species. Esophageal features similar to those of *T. cancellata*, including pair of pouches and distribution of inner folds, but, as noted by Yonge (1962), glandular tissue poorly developed. Stomach slender, "U"-shaped; 2 ducts to digestive gland; anterior duct small, narrow, located just posterior to esophageal insertion in stomach; posterior duct broader, located on left surface of intestinal origin in stomach. Inner surface of stomach and intestinal loops characters similar to those of *T. cancellata*, except for longer region of intestine between stomach and kidney.

Genital system. **Male** (Fig. 414). Characters very similar to those of *T. cancellata*, except for slightly longer penis, which narrows gradually up to slightly sharper tip.

Female (Figs. 418, 419). Characters similar to those of *T. cancellata*. Distinctive or notable features following. Visceral oviduct posterior region convolute, reminiscent of male seminal vesicle. Albumen gland not so distinct, immersed in remaining pallial oviduct. Seminal receptacle spherical, located just posterior to insertion of visceral oviduct in pallial oviduct. Vaginal tube runs in pallial cavity floor, edging its right margin. Capsule gland large, very thick walls; occupies most of pallial oviduct at about 2/3 of cavity length. Bursa copulatrix smaller than that of preceding species, also located dorsal to capsule gland, slightly elliptical, narrows gradually in anterior region, curves towards posterior by short distance, connect with vaginal tube posterior extremity just anterior and to right of insertion of visceral oviduct.

Habitat. Deep waters, from 2 to 192 m depth.

Distribution. Arctic North Atlantic.

Measurements of shells (in mm). AMNH 2433: 18.4 by 11.4.

Material examined. SWEDISH; **Hvita**; On Solowetskij, SMNH 865, 2♀(Knipowitsch col., 1894). DENMARK; Greenland; Etah, AMNH 2433, 1♀(M.C. Tanquary col., 7/x/1914, Crocker Land Expedition). GREENLAND; **Etah**; AMNH 2433, 1♀ (M.C. Tanquary; Crocker Land Expedition, 7/ix/1914). UNITED STATED OF AMERICA; **Georges** Bank, Northern slope, 41°34´N 68°59´W, 117 m depth, USNM 847722, 1♂ (MMS/BLM col.; sta. 40; xi/1977).

Trichotropis sp.

(Fig. 48)

A single specimen of a un-identified species was available for study, from which an anterior part of the animal was extracted. Although the study was not enough for a detailed anatomy, it revealed some interesting data .

Shell (Fig. 48). Similar to *T. borealis*, but only sculptured by strong, uniform spiral ridges, 7 in last whorl. Aperture ampler.

Head-foot and **operculum**. Very similar to those of preceding *Trichotropis*. Tentacles longer (about 5 times snout length). A small ommatophore present.

Mantle cavity. Very similar characters to *T. borealis*, inclusive more developed siphon. Gill of intermediate size between those of *T. borealis* and *T. cancellata*.

Digestive system. Buccal mass and esophagus characters very similar to those of *Trichotropis* spp., including pair of esophageal pouches and small salivary gland (almost entirely immersed in dorsal wall of buccal mass). Origin of **m2**, **rm** and **m11** pairs singular in being all united in single muscular block. Radular teeth characters similar to those of *T. cancellata*, with following remarks: rachidian tooth with 2 to 5 small pairs of subterminal cusps; lateral tooth narrower (about same width as rachidian), with 5 to 7 small cusps on outer edge.

Genital system. **Female**. No detailed examination of genital organs, but the total absence of penis in examined female is a notable feature, because all females of both preceding *Trichotropis* species have a penis very similar to those of males. Yonge (1962: 169) already pointed out the "large penis invariably present in all but the very smallest animals" in *T. cancellata*.

Measurements of shells (in mm): 10.5 by 8.2.

Material examined. UNITED STATED OF AMERICA; **Alaska**; N. E. off St. Lawrence Island, 64°35´06"N 168°00´06"W, 27 m depth, USNM 836919, 1♀(sta. 269 LGL Ecological Res. Asso., 24/vii/1982).

Family Vanikoridae

Genus *Vanikoro* Quoy & Gaimard, 1832

(Type species: *Sigaretus cancellata* Chemnitz)

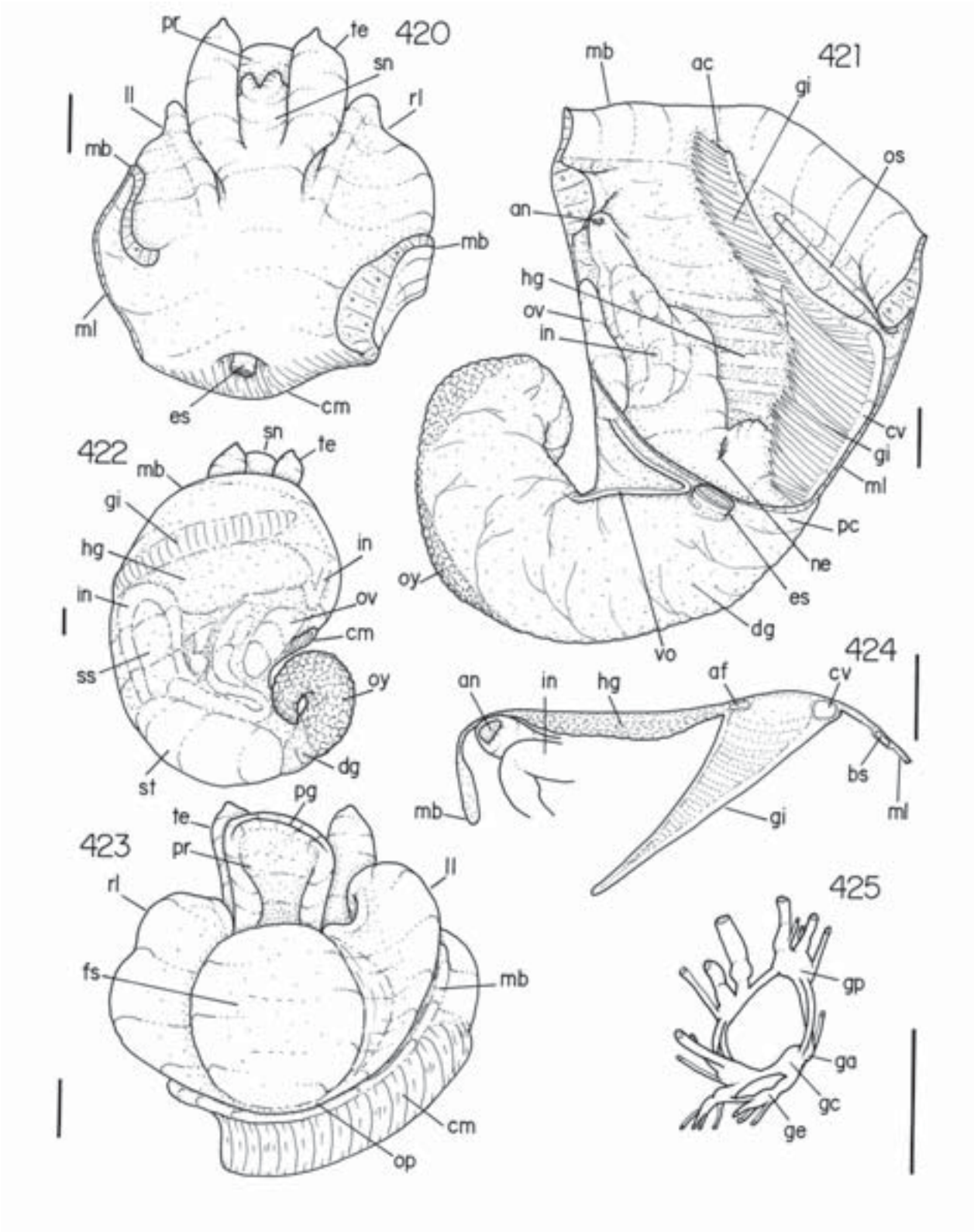
Vanikoro sp.

(Figs. 51-53, 95-97, 420-435)

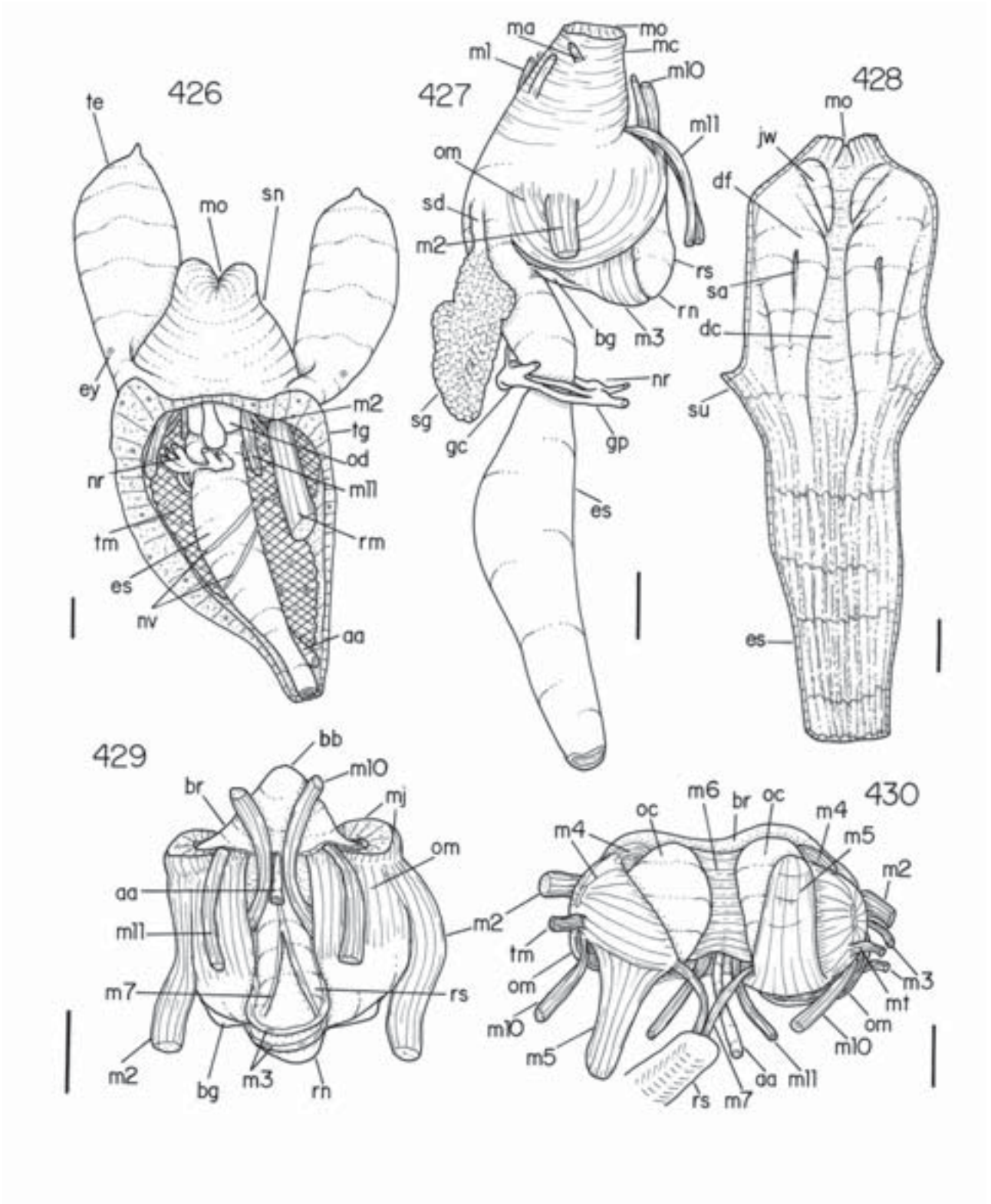
Description

Shell (Figs. 51-53). Large, thick walled, white, globose, spiral. Spire well-developed, with about half size of body whorl. Sculpture oblique, axial undulations and narrow, uniform, weak spiral threads, with 4-5 very weaker threads and many microscopic striae in between. Aperture round, ample, strongly opisthocline (Fig. 53), lips thick. Umbilicus very narrow.

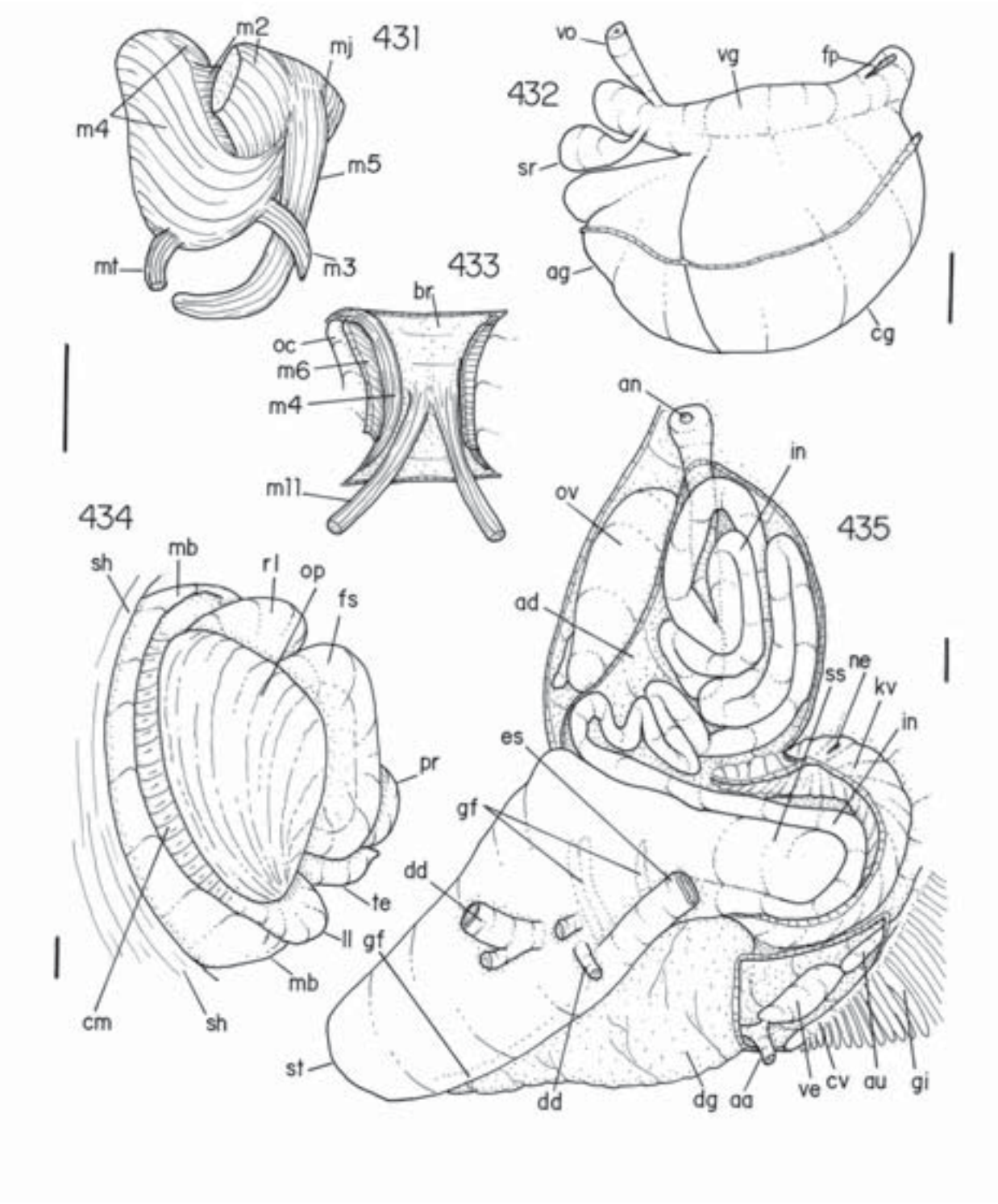
Head-foot (Figs. 420, 423, 426, 434). Head large, peduncled, socket-like. Snout small and conic. Snout anterior end bilobed, with several transversal furrows. Tentacles very large and flattened, base narrow and thick, located on each side of snout, suddenly becomes broad and flat; close to distal end suddenly narrow; tentacle tips small, pointed. Eyes very small, dark, slightly far from surface (seen by transparence of the integument). A pair of large and ample nuchal



Figures 420-425, *Vanikoro* sp. anatomy: **420**, head-foot, female, dorsal view; **421**, pallial cavity roof and visceral mass, ventral view; **422**, female, whole specimens extracted from shell, dorsal view; **423**, head-foot, ventral view, specimen without operculum, but with its usual position indicated; **424**, pallial cavity roof, transversal section tangential to rectum; **425**, nerve ring, ventral view. Scales = 2 mm.



Figures 426-430, *Vanikoro* sp. anatomy: **426**, head and haemocoel, ventral view, foot removed; **427**, buccal mass and anterior esophagus, lateral-right view; **428**, dorsal wall of buccal mass and anterior esophagus, ventral view, odontophore removed, esophagus opened longitudinally; **429**, odontophore, ventral view; **430**, same, both cartilages deflected, radular sac removed downwards, right m5 (left in fig.) also deflected. Scales = 1 mm.



Figures 431-435, *Vanikoro* sp. anatomy: **431**, odontophore left half, lateral-left view, m2 sectioned close to its base, m5 deflected; **432**, pallial oviduct, ventral view, rectum removed (indicated by dotted line); **433**, odontophore, ventral view, detail of median region after longitudinal section of m6; **434**, head-foot, posterior-opercular view; **435**, middle and distal digestive tubes, ventral view, adjacent reno-pericardial area and pallial cavity also shown, ventral wall of pericardium and adrectal sinus removed, kidney chamber sectioned along its ventral edge, its ventral-anterior wall deflected. Scales = 1 mm.

lobes somewhat similar to those of calyptraeids, but thicker and broader. Nuchal lobes as lateral folds inserted along both sides of head-foot, anterior edges straight and thicker, located forward in each side from head. Foot small and cylindrical, circular in section. Propodium similar to those of hipponicids, long and flat, with pedal glands furrow in distal edge. No glandular concavity. Propodium located between foot sole and head. Columellar muscle very thick and short, about ¼ whorl. Haemocoel elliptical, filled with net of transverse muscle fibers as most of preceding species. Pair of lateral-ventral snout retractor muscles large.

Operculum (Fig. 434). Present in single specimen, very thin, yellow, edges irregular. Nucleus terminal. Sculpture radial. Partially occupies aperture.

Mantle organs (Figs. 421, 422, 424). Mantle border thick and simple, without folds. Left and right extremities thick muscular, possessing secondary muscular folds. Pallial cavity slightly deep (about 1 whorl). Osphradium long and narrow, ridge-like, length about half that of pallial cavity aperture; located just posterior and parallel to mantle border, in its left extremity. Gill very large, occupying about half of pallial cavity area. Gill anterior end on mantle border, located slightly at right of its middle region. Gill posterior end close to posterior limit of pallial cavity. Gill leaflets very tall, triangular, with rods on both sides (left rod broader), almost straight (weakly turned to right). Ctenidial vein narrow. Endostyle absent. Afferent gill vessel narrow, runs inside gill's right edge. Hypobranchial gland thick, whitish, located between gill and visceral organs, more developed in posterior half of pallial cavity where possesses some transversal folds. Part of visceral mass encroaches on pallial cavity roof, each organ described below.

Visceral mass (Figs. 421, 422). Characters similar o those of trichotropids, with about 3 whorls. Stomach very large, occupying last visceral whorl. Gonad cream in color, located in dorsal and peri-columellar regions of each whorl. Digestive gland pale brown, in ventral side of each visceral whorl. Gonad and digestive gland also cover stomach.

Circulatory and excretory systems (Figs. 421, 435). Heart relatively small, located at left-posterior limit of pallial cavity, partly dorsal to posterior gill region. Auricle small, anterior, connected to ctenidial vein before its posterior 1/3. Posterior 1/3 of ctenidial vein as blind-sac. Kidney narrow and curved, located in middle region of pallial cavity posterior limit. Renal tissue a single tall solid mass, triangular in section, transversly folded, contouring gastric style sac and adjacent intestine but not attached to them. Nephrostome a small transverse slit in right region of membrane between kidney and pallial cavity.

Digestive system (Figs. 426-431, 433, 435). Buccal mass large, mostly located inside snout. Snout-proboscis with partial capacity of retraction inside haemocoel by powerful snout retractor muscles. Jaw plates narrow, oblique (Fig. 428). Buccal mass and odontophore muscles (in comparison to those of calyptraeids) (Figs. 427-431, 433): **mc** thin and broad, forming slightly long and conic oral tube; **m1** no par differentiated except some small anterior pairs close to median line; **ma**, pair of lateral dilator muscles, small and narrow, origin in lateral inner surface of peribuccal wall, penetrate in mj fibers, insertion in region of jaws; **m2** pair similar; **m2a** absent; **m3** pair of transversal, narrow muscles surrounding radular sac region penetrating odontophore; **m4** pair similar to those of hipponicids, but with thicker dorsal portion attached to cartilages and adjacent subradular membrane (br), after this region m4 contour m2 insertion; **m5** pair similar to those of hipponicids, thin, long, originating from m4; **m6** thin and long, with about same length than cartilages; **m7** small, origin in subradular membrane anterior region, close to median line, in 2 branches, in short distance unite with each other and run in single band, insertion inside radular sac. Dorsal wall of buccal mass with pair of broad and low folds, with jaws as their inner-anterior protection. Aperture of salivary glands longitudinal slits, in middle region of dorsal folds in shallow furrows. Salivary glands 2 amorphous masses just posterior to buccal mass (Fig. 427), not passing through nerve ring. Radular sac short. Radular teeth (Figs. 95-97) somewhat similar to those of hipponicids: rachidian teeth broad, central cusp pointed, a lot of (about 25 pairs) of secondary cusps, long, small and very slender; lateral tooth about 4 times broader than rachidian, low; outer and inner lateral teeth with about same length as lateral tooth, but tall and slender; lateral and both marginal teeth with series of several small, long and slender cusps in median region of outer edges. Esophagus narrow, with about 8-10 inner longitudinal, low folds. Stomach (Fig. 435) very large, esophageal insertion in its middle-left region. Ducts to digestive gland just posterior to esophageal insertion, in gastric ventral surface. Gastric inner surface mostly smooth, pair of narrow, low folds run along left surface up to esophageal insertion; another pair situated somewhat perpendicular to preceding pair, separating esophageal insertion from style sac aperture; another tall transverse fold in intestinal origin. Style sac slightly long, anterior, with about half of stomach length and width. Intestine narrow, completely separated from style sac but attached to it at about its proximal half length, both with single wall. After this distance intestine and style sac separate from each other. Intestine contours style sac and anterior gastric wall, after possesses several loops in ample pallial adrectal sinus as shown in fig. 435. Anus a short and broad papilla at some distance from mantle border.

Genital system. Only females examined (Fig. 432). Visceral oviduct very narrow, runs on columella up to central region of pallial cavity posterior edge; in this region suddenly curves right and runs to right-posterior limit of this cavity. Visceral oviduct inserts sub-terminally in cylindrical vaginal tube. Seminal receptacle vesicular and slightly large, inserts in opposite side to visceral oviduct insertion. Albumen and capsule glands a single flattened mass, with thick

glandular walls, part located dorsal to adrectal sinus. Albumen gland connection with vaginal tube narrow. Capsule gland amply connected to vaginal tube. Vaginal tube extends posterior to insertion of visceral oviduct as bind-sac and lies along right margin of oviduct up to genital pore. Genital pore a longitudinal slit turned to right.

Central nervous system (Fig. 425). Nerve ring characters similar to those of preceding species, localized far removed from buccal mass. Ganglia slightly small, pedal ganglia separated from other 2 pairs. Subesophageal ganglion close to nerve ring with additional bridge dorsal to esophagus.

Measurements of shells (in mm). AMS 353090: 1) 22.6 by 25.4; 2) 19.9 by 21.1; 3) 20.7 by 23.7.

Habitat. Under coral.

Material examined. VANUATU; Bay of Lenakel, Tonna Island, 19º32'S 169º16'E, AMS 353095, 1♀(W. F. Ponder col., 1966). AUSTRALIA; **Queensland**; Heron Island, Capricorn Group, 23º27'S 151º55'E, AMS 353090, 3 ♀(A. Warén & C. Lamb col., 23/viii/1985).

Note: Some of data discussed in preceding section are also based on other papers on other species, which complement some information unavailable in studied sample, such as male attributes (Récluz, 1845; Berg, 1896; Warén & Bouchet, 1988). Some characters of the head-foot were confirmed as present in other species. The penis is inserted behind right tentacles as usual (Berg, 1896: pl. 2, figs. 2, 6), with closed penis duct.

DISCUSSION OF CHARACTERS

Some terms used in the following discussion merit some explanation. The word "archaeogastropod" is used in traditional sense, but it is recognized as a paraphyletic taxon. The term "basal" caenogastropods refers to those taxa which generally are in the beginning of the mesogastropods in most catalogues (e.g., Abbott, 1974; Rios, 1994), in particular the Cerithioidea, Littorinoidea and Hydrobioidea. The term "higher" caenogastropods in general refers to Tonnoidea and Neogastropoda. Where mentioned "examined species" only the ingroup species are included. The following generic abbreviations are used: *C. = Crepidula*; *Ca. = Calyptraea*; *Cp. = Capulus*; *Cr. = Crucibulum; T. = Trochita; Tr. = Trichotropis*.

Shell

1. Form: 0= fusiform or globose; 1= patelliform (limpet) (*H. costellatus, H. subrufus, H. grayanus H. leptus, Sabia, Capulus*); 2= patelliform-like, with a ventral calcareous plate (*Cheilea,* calyptraeids, **except** *Trochita, S. calyptraeformis*); 3= patelliform-like, with long, slight spiral apex (*H. incurvus, Malluvium*); 4= trochiform-like (*Trochita trochiformis, S. calyptraeformis*) (CI: 57; RI: 70; not additive).

The shell of the calyptraeids has been considered to be patelliform (limpet-like). However, the limpet-like condition is a single cone, in which the muscles coming from the foot insert firmly in the shell ventral surface. This condition is not found in the calyptraeids, as seen by the presence of any sort of shelly septum, and also by the absence of strong muscles connecting the animal in this shell (see comments on muscles below). This condition reflects the small muscular scars in the ventral shell surface of those species.

On the other hand, the hipponicids and capulids show a true limpet-like condition, which, according to the obtained tree, is a convergence in both groups. However, in some species as *H. incurvus* and *Malluvium* spp, the shell is longer and still spiral. A "true" plesiomorphic coiled shell is only shown, in present sample, by *Trichotropis* and *Vanikoro*. The shell condition of *Trochita trochiformis* and *S. calyptraeformis* is referred to here as "trochiform" due its similarity with the shell of the trochids (Vetigastropoda), however some differences from the true trochiform condition are found. In fact, *T. trochiformis* and *S. calyptraeformis* shells resembles the shell of the Xenophoridae (Stromboidea), differing by reduced spire and by the absence of foreign objects attached to it.

2. Shelly septum: 0= absent or a true columella; 1= a planar septum (*B. aculeatus, Crepidula* spp.); 2= a spiral septum (*Calyptraea centralis*); 3= a cone (*Crucibulum* spp.) 4= a semi-cone (*Cheilea*) (CI: 100; RI: 100; not additive).

The ventral calcareous plate of the some calyptraeids apparently is a different sort of modification of the columellar part of the shell. In part, this is suggested analyzing the insertion of the small columellar muscle of these animals in the ventral plate border. Analyzing the present sample of calyptraeids, it is possible to imagine a derivation of the septa of the *Crepidula* and of the *Crucibulum* from the irregular septum present in *Calyptraea,* which can be derived from the weak spire of *Trochita* and *S. calyptraeformis*. However, this sort of analysis can not be done "a priori", thus the three septal states are presently regarded as homologous, but independently derived. But the obtained tree corroborates this suggestion of evolution of the calyptraeid shell septum.

Taylor & Smythe (1985) paid special attention to the shell umbilicus for differentiation in the *Trochita* species. *S. calyptraeformis* and *Ca. centralis* possess a narrow umbilicus, including adjacent mantle projection inserted in dorsal foot surface (which secretes the umbilicus inner surface). *T. trochiformis* lacks umbilicus. This character was not considered here mainly because of the dubious polarization.

3. Periostracum: 0= glabrous; 1= pillose, i.e., with hair

(all species) (CI: 100; RI: 100)

4. Protoconch position in dorsal view: 0= central or near center; 1= posterior. (*B. aculeatus, Crepidula spp., H. incurvus, Malluvium, Cp. sycophanta*) (CI: 25; RI: 62).

5. Spire: 0=tall; 1= weak (*T. trochiformis, S. calyptraeformis, H. incurvus, Malluvium*); 2= absent (remainder species **except** *Trichotropis* spp. and *Vanikoro*) (CI: 33; RI: 33; not additive).

A true spire, i.e., a spiral tube filled by visceral mass, is found in *Trochita, S. calyptraeformis*, *Vanikoro* and *Trichotropis*, however it is low (except trichotropids). In the other species a small spire is sometimes clear, mainly in young specimens, but empty. The other species of *Hipponix*, beyond *H. incurvus*, sometimes have very tall and somewhat coiled specimens, although a rare condition.

Head-foot

6. Operculum (in adult form): 0= present; 1= absent (all examined species **except** *Trichotropis* spp. and *Vanikoro*) (CI: 50; RI: 66).

An operculum is not present in very young specimens extracted from egg capsules of the calyptraeids. Maybe this structure is missing early in development. Neither in some embryological studies on calyptraeids an operculum is mentioned (Moritz, 1939, on *C. adunca* Sowerby), while other developmental studies on calyptraeids (e.g., Werner, 1955; Collin, 2000, 2001) opercula are mentioned. On the other hand, a paucispiral operculum is found in young specimens of hipponicids [e.g., *H. subrufus* (Fig. 26), *Sabia conica* and *H. grayanus* (Fig. 32)] capsules. In *Vanikoro* sp. some specimens have operculum, while others do not. There are, however, species where an operculum is always present (Warén & Bouchet, 1988). The obtained tree clearly shows this calyptraeoidean tendency to lose the operculum. It is present in basal trichotropids and absent in species after node 5, with *Vanikoro* as intermediary.

7. Anterior region of foot, marked by a transversal furrow of pedal glands: 0= as exploratory part; 1= covered by neck ventral surface (calyptraeids); 2= in distal margin of a propodium (hipponicids, *Vanikoro*) (CI: 100; RI: 100; not additive).

The homology of anterior end of the caenogastropod foot sole is clearly shown by the transverse furrow of pedal glands. Its analysis allows any structural modification of this region of foot, as in the cases of examined species. In the calyptraeids, e.g., allows that probably the ventral surface of the neck is not a modification of the foot, but a new functional acquisition of the head.

The anterior foot structure of hipponicids and *Vanikoro* is called propodium following the literature nomenclature (e.g., Yonge, 1953). However this propodium is not homologous to the propodium of higher gastropods as, e.g., olivids and naticids, because it does not contain the pedal gland furrow. The hipponicid and the *Vanikoro* propodia are, in fact, a flattened stalk for the pedal gland furrow. Collin (person. com.) suggested the name "pseudopropodium" for this structure.

The undulated, tall fold of the *Capulus* is unique in present sample, resulting in an autapomorphy. This fold is inserted at short distance of anterior edge of foot sole, apparently not homologous to any structure of the remainder species. McLean & Andrade (1982: 8-9) mentioned and figured (figs. 16, 19) the presence of a similar foot fold in *Capulus ungaricoides* (Orbigny, 1941), they called it a brood sac.

8. Posterior region of foot: 0= robust, almost cylindrical; 1= plane, flattened (*B. aculeatus, Crepidula* spp, *Ca. Centralis, S. calyptraeformis*); 2= conic, massive (*Crucibulum* spp.); 3= concave (hipponicids, *Cp. sycophanta*) (CI: 60; RI: 84; not additive).

The feet of the most examined species are much modified, little resembling those of the other gastropods. In the *Bostrycapulus, Crepidula, Calyptraea* and *S. calyptraeformis*, the foot is dorso-ventrally flattened, compressed between the shell septum and the substrate. Something similar is found in *Crucibulum*, but the dorsal foot surface is a slight tall, solid cone (also compressed between shell ventral plate and the substrate). On the other hand, the foot of the *Hipponix* and *Capulus* is completely different, thin in the center and thick in the borders. Part of this thickness is due to the shell and head muscles. The foot of these species stays compressed between the visceral mass and the substrate. In *Cheilea*, a similar conformation of remainder hipponicids is present, however greatly compacted by the shell ventral septum. Although the center of the *Cheilea* foot is thick, it was regarded as having the same muscular fashion of the family Hipponicidae, because the muscular arrangement is similar. Other details of *Cheilea* foot muscles are, on the other hand, considered. In the case of *H. grayanus* the foot sole is attached to the ventral calcareous plate (connected to the substrate, as a ventral "valve"). This condition indicates that *H. grayanus*, and maybe other Pacific species like *H. antiquatus* (L.) (Yonge, 1953, 1960), have lost the capacity to crawl. Yonge (1953) showed in fig. 1b the ventral valve secreted by the ventral surface of foot, has muscle scars. As discussed in the preceding section, the Atlantic hipponicids also secreted a ventral calcareous plate, but it is thinner, and they retain some crawling capacity.

9. Head muscles: 0= absent; 1= developed, immersed in integument (*Trichotropis* spp., *Vanikoro, Ca.*

sycophanta); 2= as a distinct muscle (hipponicids, capulid); 3= of independent origin in relation to shell muscle (*H. subrufus, H. grayanus, H. leptus*) (CI: 60; RI: 77; not additive).

The head muscles are a strong pair that connects laterally the head with the foot sole and/or medial-ventral region of shell muscle. This pair of muscles may be a modification of the muscular tissue of the haemocoel lateral walls present in other gastropods. The head muscles have also been referred to as retractor muscle of head (Yonge, 1953).

10. Pair of crossing muscles anterior to head muscles: 0= absent; 1= incipient (*H. grayanus, H. costellatus, H. subrufus, H. leptus*); 2= large, well developed (*H. incurvus*) (CI: 100; RI: 100; not additive).

This pair of muscles is very clear in *H. incurvus*, and resembles the cruciform muscles of the mantle border of some bivalves (Veneroidea). The homology of the crossing muscles with muscles of other gastropods is unclear. Maybe a key for this is in a more detailed analysis of the incipient muscles in the homologous region of the other *Hipponix* and in additional species of the group. According to the tree, the *H. incurvus* muscles may be derived from those of the remaining hipponicids of node 9.

11. Planar neck ventral surface: 0= absent; 1= present (calyptraeids) (CI: 100; RI: 100).

12. Neck lateral flattened lappets: 0= absent; 1= present (calyptraeids, *Vanikoro*) (CI: 50; RI: 90).

The ventral surface of the neck region of the calyptraeid head could even be called "sole", but, as discussed above, it probably is not homologue to any foot sole region. This name could be used because this structure has also capacity of to adhere to the substrate (observed in some live specimens of *B. aculeatus*). On the other hand, this observation was not confirmed in other species. The neck region has also a pair of lateral, asymmetric expansions, neck lappets, with slightly thicker margins. Both the ventral surface and the lappets are used by the calyptraeids as a brood chamber. Fretter & Graham (1962) called the lappets of *C. fornicata* "neck lobes", and those structure of calyptraeids are convergent with vanikorids (see also Warén & Bouchet, 1988).

13. Tentacles tip: 0= sharp or rounded; 1= weakly bifid in retracted condition (*C.* aff. *plana, C. protea, C. fornicata*); 2= with a longitudinal, ventral furrow (*H. incurvus*); 3= broad and flat (*Vanikoro*) (CI: 100; RI: 100; not additive).

14. Eyes location: 0= weakly over tentacle base; 1= middle level of tentacles (calyptraeids); 2= reduced (*H. grayanus, H. leptus, Cheilea, Malluvium, Vanikoro*) (CI: 50; RI: 81; not additive).

The eyes located slightly over tentacles base, and not at the base, is characteristic of the caenogastropods, and is regarded here as plesiomorphic for the ingroup. However, some species , possess eyes almost in the middle level of the tentacle. *H. grayanus* no only has a reduced pair of eyes, but also they are located in inner surface of the tentacles, turned to snout. Details of calyptraeid eye anatomy are found in Kleinsteuber (1913, fig. T).

15. Snout-proboscis anterior region: 0= rounded, almost plane; 1= with a pair of lateral projections (*H. incurvus, Sabia*); 2= lateral projections long (remainder hipponicids **except** *Cheilea*); 3= long ventral projection (*Cp. sycophanta, Trichotropis* spp) (CI: 60; RI: 71; not additive).

The snout of *Trichotropis* and *Capulus* is very different from other gastropods, with a long, flattened projection on its ventral anterior border. This projection probably collects the food coming from the gill and conduces it to the mouth. No clear difference was found between the *Trichotropis* and *Capulus* snouts. According to the obtained tree, it is equally parsimonious to regard the state 3 snout fashion as calyptraeoidean synapomorphy, with a reversion in the node 4, or independent origin (convergence) in both groups (node 2 and *Capulus*). The first hypothesis is preferred herein. The kind of snout shape of *Capulus* was also shown by McLean & Andrade (1982: 8, *C. ungaricoides*), which pointed out the possible boring in its bivalve host shell. Pernet & Kohn (1998) have referred this kind of snout as "pseudoproboscis". In that study, the authors demonstrated the kleptoparasitism of *T. cancellata* on suspension-feeding polychaetes, during which the animal uses the proboscis to capture food from the worm's feeding crown.

16. Snout retraction within haemocoel: 0= none; 1= partial, due retractor muscles (all examined species) (CI: 100; RI: 100).

17. Retractor muscles of snout: 0= none; 1= a pair (all examined species); 2= more than a pair (*H. costellatus, H. subrufus, H. incurvus*) (CI: 100; RI: 100; additive).

The condition of the snout of the calyptraeids, hipponicids, capulids, vanikorid and trichotropids is intermediary between a true snout and a pleurembolic proboscis. This fact is due to the presence of developed ventral retractor muscles and a partial capacity of retraction within the haemocoel, observed in living and in fixed specimens. This condition differs from the normal snout, observed in the archaeogastropods and in the basal caenogastropods. On

the other hand, the retraction capacity and the space within the haemocoel available for its retraction are poor compared with those species that present an undiscussible proboscis (higher caenogastropods). Further study is necessary to determinate if the ingroup condition is intermediate or if it is due to the reduction of a previously long proboscis. The snout of the hipponicids has been referred to as a proboscis (Yonge, 1953; Fretter & Graham, 1962). The ventral pair of retractor muscles usually has the same origin of the head muscles and runs partially immersed in them. The additive condition of this character is based on the ontogeny, because all very young specimens possess a single pair of retractor muscles. The analysis considering it as non-additive character resulted in the same tree and indices.

18. Columellar muscle: 0= spiral; 1= much reduced (*B. aculeatus, Crepidula spp, Crucibulum spp*., *Cheilea*); 2= a shell muscle (hipponicids **except** *Cheilea*, *Capulus*) (CI: 50; RI: 84; not additive).

The state 2 is apparently of independent origin in 2 branches: *Capulus* and node 7. However, as commented above, *Cheilea* presents a head-foot musculature arrangement somewhat similar to the remaining hipponicids.

19. Dorsal shell muscle: 0= absent; 1= as a flat anterior expansion of the columellar muscle (*S. calyptraeformis*); 2= distinct, close to columellar muscle (*T. trochiformis*); 3= far from columellar muscle (other calyptraeids **except** *C. convexa*) (CI: 50; RI: 87; additive).

The dorsal shell muscle is described in more detailed for *B. aculeatus*. The additive condition of this character in based on the ontogeny, which shows some weak muscle fibers remaining connecting the dorsal muscle to the columellar muscle in the young specimens. Coding this character as non-additive the resulted tree is the same, the indices change to CI: 75 and RI: 85. The steps also change (from 6 to 4) because of the reversion (state 3 to 0) in *C. convexa*.

20. Lateral shell muscle on right: 0= absent; 1= present connected to columellar muscle (*S. calyptraeformis, Trochita, Ca. centralis*); 2= as an isolated muscle (*B. aculeatus, Crepidula spp, Crucibulum spp*) (additive) (CI: 100: RI: 100).

Like the shell, the muscular system that connects the animal with its shell is much modified in the examined species. In the case of the capulids and most hipponicids, the typical limped muscle attachment is found: a U-shaped, strong shell muscle. In the calyptraeids, however, there are few small muscles functioning in this way — the very small columellar muscle, the lateral muscle and the dorsal muscle. The calyptraeid columellar muscle is very thin, more notable at the right edge of shell septum. The dorsal muscle is single, fan-like, located in the anterior region of animal, close to the median line. *C. convexa*, however, is apparently missing this muscle. Observing the calyptraeids and their position on the tree, it is possible to see that the dorsal and the lateral shell muscles are derived from the columellar muscle extremities. The condition shown by *S. calyptraeformis* and *Trochita* represent the more plesiomorphic one, with both muscles still connected to columellar muscle. The lateral muscle is to the left end and the dorsal muscle to the right-dorsal end of the columellar muscle. In the remainder calyptraeids, the columellar muscle becomes thin (generally edging the anterior border of shell septum only), with the other 2 muscles remaining a little thicker. The dorsal shell muscle migrates dorsally in taxa after node 15, becoming independent of columellar muscle. *C. adunca*, present a pair of shell muscles connected to each other by a thin shelf (Moritz, 1938, fig. 6, as shell muscle). Nothing similar was found in examined specimens, but Hoagland (1977) pointed out that some species have two muscle scars (species group V), that may represents another sort of modification. *Trochita dhofarensis* Taylor & Smythe (1985, fig. 4) apparently lacks both dorsal and lateral shell muscles, and have a thick columellar muscle, which may represents the most plesiomorphic state in the family. The dorsal shell muscle was detected in *Crepidula* (as *Janacus*) by Kleinsteuber (1913, fig. G). He called it the shell muscle, but it was not pointed out in also studied *Trochita* or *Calyptraea* (figs E-F).

21. Net of transverse muscles in haemocoel: 0= absent; 1= present (calyptraeids, trichotropids, *Vanikoro, H. leptus, H. grayanus, Cheilea, Sabia, Malluvium*); 2= greatly developed, passing through salivary glands (*B. aculeatus*) (CI: 66; RI: 66; additive).

The “net” of transversal muscles is in fact more than simply a series of muscular fibers, but also a mass of diffuse connective tissue. This mass in part fills the haemocoel space around the esophagus and is more developed in calyptraeid species, mainly in *B. aculeatus*. It is possible that the development of these muscles could be connected to the hydrostatic pressure of an unusually long neck. The net of muscles reverted in hipponicids of the node 11.

The additive optimization is based on the comparison, since the *B. aculeatus* condition appears to be an increment of the state 1. Nothing changes in the result if the character is considered as not additive.

22. Food groove: 0= absent; 1= present (calyptraeids) (CI: 100; RI: 100).

The food groove is a shallow furrow of the pallial cavity floor that receives the particles collected by the gill, and transports them by cilia to the mouth (Werner, 1955). The food groove is also found in some other filter-feeding

gastropods, such as turritellids, vermetids (both Cerithioidea) and struthiolariids (Stromboidea) (Simone, 2001, in press). Although similar in location and in function, the food groove of the calyptraeids is different in being edged by low folds and to disappear anteriorly at some distance from the mouth. These differences probably do not allow homoplasy. The filter-feeding *Trichotropis* does not present an anatomic food groove, but an analogous ciliate current is present (Yonge, 1962, Pernet & Kohn, 1998).

23. Connection between head-foot and visceral mass: 0= posterior; 1= turned towards left (hipponicids, calyptraeids) (CI: 100; RI: 100).

The condition 1 is clearly shown as the esophagus strongly curves left in the above species, as it crosses from the haemocoel to the visceral mass, passing through diaphragm-like septum.

Pallial organs

24. Mantle fusion with posterior-dorsal surface of foot: 0= absent; 1= present (all examined species **except** *Trichotropis* spp.) (CI: 100; RI: 100).

In the case of the calyptraeids the mantle border is fused no only with border of the foot, but also with its dorsal surface. This part of the mantle secretes the ventral-right surface of the shell of *S. calyptraeformis* and *Trochita* and the shell septum of the remaining species. The species of the hipponicids, vanikorids and capulids also have this type of mantle border-foot, but it is not just in the foot border. This fusion is slightly over the plane of foot sole, closer to shell muscle ventral margin.

25. Repugnatorial glands along mantle border: 0= absent; 1= present (*B. aculeatus*, *Crepidula* spp., *Capulus*, *Ca. calyptraeformis*) (CI: 33; RI: 71).

Fretter & Graham (1962, fig. 58) show the repugnatorial glands reunited in some areas of the mantle border of *C. fornicata*. This sort of distribution was not observed in this study, in the specimens of *C. fornicata* (species shown in that figure). The repugnatorial glands are not easily seen, they are very small and almost transparent. They are distributed side-by-side uniformly all along mantle border of the *Crepidula* species in the present sample, however it is possible that they also occur in the species of the other genera, maybe less developed and only detectable by thin sections. Anyway their greater development is a character of those calyptraeids.

There is a strong possibility that more of the examined calyptraeoideans possess the repugnatorial glands, being a probable synapomorphy of a clade, but this is not possible to verify at this time without microscopic examination. Only those species which these glands seen in the dissection were considered to possess the repugnatorial glands.

26. Mantle border with special arrangement of folds between gill anterior extremity and osphradium: 0= absent (smooth); 1= present (calyptraeids) (CI: 100; RI: 100).

Special attention was paid to the arrangement of the folds in anterior edge of the mantle, just in the pallial cavity aperture. The arrangement of folds apparently is indicative of an incipient siphonal canal, because the folds in general converge to the gill and osphradium anterior extremities. The siphon folds in mantle border of *C. fornicata* was called food-pouch by Orton (1912, fig. 4). A weak siphon in mantle border is found in trichotropids.

27. Mantle border restricting mantle cavity: 0= absent; 1= present in lateral regions (calyptraeids); 2= present in lateral and anterior regions (*Crucibulum* spp.) (CI: 100; RI: 100; additive).

This character is considered additive because the states vary only in degree, having *Crucibulum* spp. the most modified fashion. Nothing changes (tree or indices) if the character is considered not additive.

28. Mantle cavity length: 0= about half of animal length; 1= more than 2/3 of animal length (calyptraeids); 2= less than ¼ of animal length (hipponicids) (CI: 100; RI: 100; not additive).

The compression of the pallial cavity by the visceral structures is also noted by Yonge (1953), “causing displacement dorsally of the anus and ctenidium”.

29. Mantle cavity form: 0= conic; 1= almost a complete ring (*Crucibulum* spp.) (CI: 100; RI: 100).

As is general the case in limpet gastropods, the pallial cavity is ample, without restrictions beyond those of the head-foot structures. However in the calyptraeids the mantle reduces the pallial cavity aperture, closing the lateral regions of this cavity (characters 27, 28), i.e., a membranous part of the mantle connected between the foot and the shell borders restricts the cavity (**ml** in figures). This closure is more developed in the *Crucibulum* species where the pallial cavity is a curved, almost ring-like tube (the posterior extremity, which in these animals is turned anteriorly, is not opened, but so a blind-sac).

The area of the pallial cavity is obviously ampler in filter-feeding species such as the calyptraeids, because of the increase of the gill. The contrary situation is found in the hipponicids, with much reduced pallial cavities, compressed by the visceral mass (other data are discussed below).

30. Osphradium type: 0= ridge-like; 1= pectinate (calyptraeids, trichotropids, *Cp. sycophanta*) (CI: 33; RI: 77).

31. Osphradium position: 0= very oblique, almost perpendicular to mantle border; 1= slight oblique, but almost parallel to mantle border (all species); 2= parallel to mantle border (calyptraeids) (CI: 100; RI: 100; additive).

The three states of this character are apparently degrees of a same trend. This is confirmed in the tree, and nothing changes even if it is considered as non-additive.

32. Osphradium size: 0= large, about ½ of mantle aperture length or more; 1= small, less than ¼ of this distance (*C.* aff. *plana, C. protea, C. convexa, C. fornicata, C. argentina*) (CI: 100; RI: 100).

33. Ridge-like osphradium form: 0= broad and long; 1= very narrow (*H. costellatus, Malluvium*); 2= with satellite folds around it (*H. subrufus, H. grayanus, H. leptus, Sabia*); 3= only satellite fold present (*Cheilea*) (CI: 60; RI: 50; not additive).

34. Pectinate osphradium form: 0= not pectinate; 1= bipectinate (calyptraeids **except** following); 2= monopectinate, with filaments in tip (*C.* aff. *plana, C. protea, C. convexa, C. fornicata, C. protea, Ca. centralis, T. trochiformis*); 3= monopectinate, with triangular filaments in right side (*Trichotropis* spp., *Ca. sycophanta*) (CI: 50; RI: 72; not additive).

35. Osphradium leaflets form: 0= absent; 1= thick (calyptraeids); 2= slender and tall (*C. convexa*); 3= triangular, in right side of osphradium ganglion, attached to mantle roof (*Trichotropis* spp., *Ca. sycophanta*) (CI: 75; RI: 90; not additive).

The ridge-like type of osphradium, found in the basal Caenogastropoda, is regarded as plesiomorphic. The pectinate type of osphradium is a structural adaptation to increase the surface of this sensory organ. Pectinate osphradia are found in the architaenioglossans and in several groups of caenogastropods, such as some cerithioideans, stromboideans, and all higher groups. The homology of the state "pectinate osphradium" among the different groups is still unclear, but almost certainty it developed several times independently. Two types of pectinate osphradia are normally found: the bipectinate osphradium and the monopectinate one. The monopectinate osphradium is in general found in the miniaturized members of the normally bipectinate taxa. The calyptraeids also follow this rule. However *C. fornicata* is a large species possessing a monopectinate osphradium. Taylor & Miller (1989: 230) studied details of the osphradium of *C. fornicata*, and is an important paper for further description of the cilia. In that paper, the authors state that most *C. fornicata* have ordinary monopectinate osphradium, however, some specimens possess 2-3 leaflets on the left side (their fig. 7), and suggested that the structure is reduced from a bilamellar condition. Monopectinate osphradia are also present in *C. adunca* (Moritz, 1938), and other *Crepidula* species.

Both conditions (mono- and bipectinate) occur in some genera. In the case of *Calyptraea*, a bipectinate osphradium is found in *C. chinensis* (Werner, 1953, figs 4, 17) and the monopectinate in *C. centralis* (this study). Kleinsteuber (1913, fig. V) showed a broad bipectinate osphradium, with somewhat large anterior (right) filaments that gradually decrease towards posterior (left) in *Calyptraea*.

Satellite folds around osphradium are probably glandular and of unknown function. Similar folds are also (homoplastic) found in some cerithioideans and stromboideans (Simone, 2001, in press). However satellite folds were never observed in pectinate osphradia. An osphradium satellite fold of another hipponicid, *Hipponix australis* (Lamarck, 1819) was shown by Knudsen (1991, fig. 3b).

The osphradium of *Trichotropis*, although also of monopectinate condition, is singular in having triangular filaments attached to the osphradium ganglion, and also extending towards the right, attached to the adjacent mantle area. Something similar occurs in *Capulus*.

According to obtained tree, 3 equally parsimonious optimizations of the pectinate condition are possible: 1) a synapomorphy of the calyptraeoideans and independent reversions to ridge-like condition in *Vanikoro* and in hipponicids (node 6); 2) a synapomorphy of the ingroup, reversion in node 4, reappearing in calyptraeids (node 13); 3) independent (convergent) acquisitions of trichotropids (node 2), capulids and calyptraeids (node 13). The first hypothesis is preferred herein.

The several osphradium characters shown herein agree with the suggestion of high systematic value of this organ by Brown & Olivares (1996) for the calyptraeids.

36. Gill size: 0= about half of pallial cavity roof area; 1= very large (most of that area) (calyptraeids) (CI: 100; RI: 100).

37. Gill position: 0= longitudinal in pallial cavity; 1= transversal, part parallel to mantle border (all examined species) (CI: 100; RI: 100).

38. Gill anterior extremity form: 0= straight; 1= curved forwards and left (all examined species **except** *Trichotropis* spp and *Ca. sycophanta*) (CI: 100; RI: 100).

39. Gill anterior extremity location: 0= posterior to mantle border; 1= on mantle border (all examined species) (CI: 100; RI: 100).

40. Gill filament rods: 0= same size than membranous part of filaments; 1= extending little beyond membranous part of filaments (all species); 2= very long, two or three times longer than membranous part of filaments (calyptraeids) (CI: 100; RI: 100, additive).

The additive condition of this character is based on the ontogeny, observing the gill filaments that are formed in its anterior region. The not additive optimization nothing changes in the tree or in the indices.

41. Gill filaments: 0= free from each other; 1= connected with each other by cilia (calyptraeids) (CI: 100; RI: 100).

The gill of the calyptraeids is modified because of its additional filtration function, the modifications include elongation of the filaments and adaptations to they stay firmly in position (increase of rods, fixative cilia, etc.). The opposite is found in the hipponicids, which have proportionally small gills. On the other hand, some states in common are found in all ingroup species if compared with the normal gill fashion of the caenogastropods, such as the gill position and its anterior extremity (on the mantle border and turned forwards). Details on the structure and ciliation of gill filaments of *C. fornicata* is shown by Orton (1912, figs. 5-6).

42. Hypobranchial gland: 0= thick, large, with chambers and tall folds; 1= low, of almost uniform surface (all examined species); 2= very thin, inconspicuous (*B. aculeatus, Crepidula spp*, hipponicids **except** *Cheilea, Cp. sycophanta, S. calyptraeformis*) (CI: 40; RI: 66; additive).

Contrasting with the increased gill of the calyptraeids, their hypobranchial gland is reduced, it is at least detectable in some species, while in others it is inconspicuous. In the same way, the hipponicids also present the same tendency.

The additive optimization of the states of this character is due to suspicion they are part of a single evolutionary trend. If it is performed as not additive, the same tree is obtained, with same CI and steps, the RI changes to 62.

43. Endostyle: 0= absent; 1= present (calyptraeids) (CI: 100; RI: 100).

In the filter feeding *Trichotropis*, no endostyle was found, however a series of low, oblique glandular folds is present between the gill and the left margin of pallial cavity. These folds maybe can be homologue to endostyle.

44. Endostyle location: 0= absent; 1= ventral to ctenidial vein (calyptraeids); 2= between ctenidial vein and gill (*Ca. centralis*) (CI: 100; RI: 100; not additive).

The endostyle (name giving as an analogy with those of the Cephalochordata) is a glandular ridge in left margin of the gill, running parallel and close to ctenidial vein. A surprisingly similar endostyle is found in the other filter-feeding caenogastropods, as turritellids (Cerithioidea) and struthiolariids (Stromboidea). These multiple occurrence is regarded as convergence because of the extra necessity of mucus in the gill of those animals, which collect particles. Although this character was considered as non- additive, the disposition of its states in the tree shows that it may be additive. Using an additive optimization changes nothing in the tree or indices.

Circulatory system

45. Pericardium location: 0= anterior-left region of visceral mass; 1= exposed in pallial cavity roof, almost in its center (calyptraeids); 2= dorsal to posterior end of pallial cavity (hipponicids, capulid, *Vanikoro*) (CI: 100; RI: 100; not additive).

46. Auricle end: 0= in ventricle connection; 1= with a portion beyond (at right) ventricle connection as a bind-sac (calyptraeids) (CI: 100; RI: 100).

47. Auricle form: 0= somewhat spherical; 1= short, attached to anterior inner surface of pericardium (all species); 2= same, but very long, tubular (calyptraeids) (CI: 100; RI: 100, additive).

The uncommon form of the calyptraeid auricle, with a portion beyond the ventricle connection as a blind-sac, is also shown by Moritz (1938, fig. 5) for *C. adunca*. Kleinsteuber (1913) described other details of the circulatory system.

This character is considered as additive by the comparative method, because each state appears to be a modification of the preceding one. However, nothing changes in the results if the optimization is changed to not additive.

The expansion of the auricle beyond the ventricle and its connection to the anterior surface of the pericardium is possibly due to an aperture between auricle and nephridial gland, normally found in the higher caenogastropods. This type of aperture is difficult to see in the dissections, and serial sections of the region were not performed herein.

48. Posterior region of ctenidial vein between gill and auricle: 0= long; 1= very short (all examined species **except** *Trichotropis* spp.) (CI: 100; RI: 100).

49. Ctenidial vein connection with auricle: 0= in posterior end of gill; 1= sub-terminal in gill, with a portion of the ctenidial vein beyond this connection as a blind sac (hipponicids, capulid, *Vanikoro*) (CI: 50; RI: 88).

Maybe due to the modification of the body form of the ingroup species, the pericardium is also modified if compared with the normal fashion of the gastropods. In the calyptraeids the pericardium is very long and narrow, the ventricle remains in the center of the body (close to median line), far away from the gill's posterior end. Running the entirety of this distance is a very long and narrow auricle. Interestingly, the calyptraeid auricle has another uncommon character: a portion beyond ventricle connection as a blind sac.

Moreover, the pericardium of the hipponicids and capulids has also an uncommon location: dorsal to the gill's posterior end. This location is possibly due to the posterior compression of the visceral mass. The connection of the ctenidial vein with the auricle, which in the calyptraeids contours the posterior gill end, is unique in the hipponicids, vanikorids and capulids. In both, the connection is subterminal, i.e., at some distance of the posterior gill end, in a T-fashion. A short portion of the ctenidial vein is, then, a bind-tube, with an inverted blood circulation. This condition is clearer in *H. grayanus* and *Cheilea*.

50. Vessel in pallial roof insertion in left margin of kidney: 0= absent (or inconspicuous); 1= slightly perpendicular to kidney (*C.* aff. *plana*, *C. protea*, *C. fornicata*); 2= edging rectum (*C. argentina*) (CI: 100; RI: 100; not additive).

Excretory system

51. Kidney tissue: 0= massive; 1= two lobes (calyptraeids, trichotropids, *Cp. sycophanta*); 2= a chamber between visceral mass and first intestine loops (*H. grayanus*, *H. leptus*, *Cheilea*, *Vanikoro*, *Sabia*, *Malluvium*) (CI: 50; RI: 75, not additive).

52. Kidney form: 0= rhomboid; 1= dorso-ventrally flattened (*H. costellatus*, *H. subrufus*, *H. incurvus*); 2= slender and very long (*Crucibulum* spp.) (CI: 100; RI: 100; not additive).

53. Nephridial gland: 0= present; 1= reduced (calyptraeids, hipponicids) (CI: 100; RI: 100).

54. Nephrostome: 0= isolated in membrane between kidney and pallial cavity; 1= with adjacent inner glandular folds (*B. aculeatus*, *Vanikoro*); 2= far removed from renal chamber (*H. costellatus*, *H. subrufus*) (CI: 66; RI: 50; not additive).

The kidney of the ingroup species is small, almost reduced. It is still more reduced in the hipponicids, in which the kidney is only a small, flattened glandular mass in a flat, hollow chamber. The reduction in part precludes the characterization of the organ, but in the calyptraeids, the normal fashion of the caenogastropods is still noted (a pair of lobes, nephridial gland, etc.), the same does not occur in the species of the hipponicids. Anyway, the reduction *per se* is a valuable character.

Visceral mass

55. Size: 0= of moderate size (about 1/3 of animal volume); 1= small (calyptraeids **except** *T. trochiformis*, *Ca. calyptraeformis*) (CI: 100; RI: 100).

56. Form: 0= spiral; 1= triangular (turned posteriorly) (*B. aculeatus*, *Crepidula* spp.); 2= long and fusiform (*Crucibulum* spp.); 3= sac-like (hipponicids, capulid); 4= triangular (turned forward) (*Ca. centralis*, *S. calyptraeformis*, *T. trochiformis*) (CI: 80; RI: 90; not additive).

The visceral mass form and size are closely related with the morphological modification of the body plan of these animals. In the calyptraeids, the visceral mass moulds within (in *B. aculeatus*, *Crepidula* and *Calyptraea*) or around (in *Crucibulum*) the shell septum. In the other two families (state 3), the visceral mass is molded by the foot dorsal concavity, from which it is weakly attached.

57. Kidney and pericardium: 0= occupying most of visceral anterior edge; 1= occupying about half of visceral anterior edge (*Vanikoro*, hipponicids, calyptraeids) (CI: 100; RI: 100).

Digestive system

58. Modified m1: 0= absent; 1= m1a (towards anterior) (calyptraeids **except** *S. calyptraeformis*, *Cheilea*, *Sabia*, *Malluvium*, *Trichotropis* spp., *Capulus*); 2= m1a + m1b (this towards posterior) (*T. trochiformis*) (CI: 40; RI: 57, additive).

The m1b is a *T. trochiformis* autapomorphy. The additive optimization is merely because of the presence of the m1a in this species, however nothing changes if the character not coded as additive.

59. M2a: 0= absent; 1= present (calyptraeids **except** *S. calyptraeformis*) (CI: 100; RI: 100).

60. Mt: 0= absent; 1= present (all examined species **except** *Hipponix* spp) (CI: 50; RI: 80).

61. M3: 0= absent; 1= present (*Crucibulum* spp.) (CI:

100; RI: 100).

62. M4 form: 0= very broad, surrounding cartilages; 1= narrow, contouring cartilages posterior surface (calyptraeids) (CI: 100; RI: 100).

63. M4 insertion (beyond br): 0= only in "to" (tissue preceding exposed portion of radula); 1= also in subradular cartilage (calyptraeids, *Cheilea*, trichotropids, *Ca. sycophanta*) (CI: 33; RI: 75).

64. M5 insertion: 0= only in dorsal side of radula; 1= in lateral side of radula, encroaching both sides (dorsal and ventral) (calyptraeids, *Trichotropis* spp.) (CI: 50; RI: 90).

65. M7 origin: 0= of middle region of m4 median-ventral surface; 1= in anterior margin of m4 (hipponicids **except** *Cheilea*); 2= extremely narrow (*Trichotropis* spp.); 3= origin from bulged region of subradular membrane (br) (*Cheilea, Ca. sycophanta, Vanikoro*) (CI: 75; RI: 88, not additive).

66. M7 accessory muscles: 0= absent; 1= m7a (*B. aculeatus*); 2= m7b (in dorsal surface) (*Trichotropis* spp.) (CI: 100; RI: 100, not additive).

67. M6: 0= thick, 1= thin (calyptraeids) (CI: 100; RI: 100).

68. M8: 0= absent; 1= present (calyptraeids) (CI: 100; RI: 100).

69. M9: 0= absent; 1= present (calyptraeids) (CI: 100; RI: 100).

70. M10 size: 0= large; 1= small (hipponicids **except** *H. incurvus*); 2= absent (calyptraeids **except** *B. aculeatus, S. calyptraeformis*); 3= immersed in mj (trichotropids, *Vanikoro, Cp. sycophanta, S. calyptraeformis*) (CI: 50; RI: 75, not additive).

71. M12: 0= absent; 1= present (*C.* aff. *plana, C. protea, S. calyptraeformis*) (CI: 50; RI: 50).

72. M14: 0= absent; 1= lateral (*T. trochiformis, S. calyptraeformis*); 2= ventral (remainder calyptraeids, *Cheilea*) (CI: 100; RI: 100).

The odontophore is an important structure for comparative studies and for obtaining characters. As shown above, the odontophore muscle characters easily separate the calyptraeids from remaining groups. However, analyzing the position of the taxa on the cladogram, it is possible to suggest some evolutionary trends. The massive m4 pair, present in basal caenogastropods having dorsal and ventral branches surrounding the pair of odontophore cartilages, modified in the following aspects: 1) the pair of dorsal branches divided, a part give origin to pair m2a (in node 14), becoming a continuation of the m2; other part originated the pair m8 (in node 13); 2) the pair of ventral branches becoming attached directly to the subradular membrane, condition absent both basal caenogastropods and basal calyptraeoideans.

The m5 pair is inserted in a short portion of radular sac in basal caenogastropods, but in trichotropids and calyptraeids there is a modification to an ampler inserted condition, surrounding both sides of radular sac.

The m9 and the mt are new acquisitions of the calyptraeoideans, absent in some hipponicids (node 9 – a reversion).

The m14 pair is also a new feature of the calyptraeids. It is laterally located in both basal taxa (*S. calyptraeformis, Trochita*) and ventral in remaining taxa (after node 15). A surprisingly similar m14 occurs in *Cheilea*.

It is interesting to observe that some hipponicids reverted some odontophore muscles to a condition similar to those of basal caenogastropods, becoming similar to those. This in part can be explained by the tendency for reduction of this organ.

73. Rachidian basal-lateral cusp: 0= absent; 1= present (*Hipponix* spp.) (CI: 100; RI: 100).

74. Rachidian form: 0= almost a square; 1= long anteroposteriorly (calyptraeids); 2= broad (hipponicids, *Cp. sycophanta, Vanikoro*) ((CI: 100; RI: 100; not additive).

75. Rachidian central cusp: 0= clearly larger than neighbor cusps; 1= almost of same size than neighbor cusps (*Hipponix* spp, *Calyptraea centralis*) (CI: 50; RI: 80).

76. Lateral tooth width: 0= about same as rachidian; 1= more than twice rachidian (all species **except** trichotropids and *Cp. sycophanta*) (CI: 100; RI: 100).

77. Lateral tooth tip: 0= turned inwards; 1= turned forwards (*Hipponix* spp, *Malluvium*) (CI: 100; RI: 100).

78. Inner and outer marginal teeth tip: 0= blunt; 1= pointed (all species) (CI: 100; RI: 100).

79. Inner and outer marginal teeth tip: 0= with cusps;

1= without cusps (trichotropids) (CI: 100; RI: 100).

80. Inner and outer marginal teeth length: 0= little more than rachidian width; 1= more than twice rachidian width (all species **except** trichotropids, *Cp. sycophanta*); 2= more than 4 times rachidian width (*Hipponix* spp, *Malluvium*) (CI: 100; RI: 100; additive).

The additive optimization is based on the comparison among the states, appearing to be the same tendency of increment of the marginal teeth. However, the result is the same if the analysis is performed as not additive.

81. Inner and outer marginal teeth cusps: 0= in both sides of tip; 1= only in tip inner margin (calyptraeids **except** *S. calyptraeformis*) (CI: 100; RI: 100).

The polarization of the radular characters is mainly based on Cerithioidea, Hydrobioidea and Stromboidea features. The radula importance in calyptraeoidean comparative studies was explored by Bandel & Riedel (1994). Several features of radula were searched, but, except for those above, they are autapomorphic or inconclusive.

82. Salivary glands: 0= passing through nerve ring; 1= anterior to nerve ring (all examined species) (CI: 100; RI: 100).

83. Salivary glands form: 0= a single mass clustering around esophagus; 1= separated into two masses (all examined species **except** *H. costellatus* and *H. grayanus*) (CI: 33; RI: 0).

84. Salivary glands size: 0= large, occupying more than half of haemocoel volume; 1= very small (all examined species **except** *B. aculeatus*) (CI: 50; RI: 0).

The ingroup state, having salivary glands, that do not pass through the nerve ring, is extraordinary. This state is regarded as synapomorphy of the neogastropods. On the other hand, salivary glands anterior to nerve ring in the mesogastropod grade are rare, but have been observed in some Cerithioideans (Simone, 2001, a species of Pleuroceridae) and in the Strombidae (Simone, in press), as well as in all ingroup species, even those with very large glands (*B. aculeatus*). Possibly, the whole anterior condition of the ingroup salivary glands is due to the elongation of the anterior esophagus, the result of adaptations for protracting the snout (almost a true proboscis, see discussion above) and, additionally in the calyptraeids, the elongation of the neck.

Another clear tendency of the ingroup species is to reduce the salivary glands. Except in *B. aculeatus*, all remainder examined species have a pair of very small glands, generally not long enough to forming a mass clustering around esophagus. In *Trichotropis* the salivary glands are so small that are only visible in their posterior extremity, close to the posterior region of buccal mass, where a short portion detaches from local wall. Practically the entire salivary glands of this taxon are immerse in the dorsal wall of the buccal mass. The salivary gland of *H. leptus* is extremely reduced, almost absent, maybe due to buccal mass reduction.

85. Esophagus inner surface: 0= with folds and glands; 1= only with folds (all examined species **except** following); 2= smooth (*H. costellatus*, *Cheilea*); 3= with a pair of pouches (*Trichotropis* spp.) (CI: 75; RI: 50; not additive)

This character is better compared to the archaeogastropods, in which the esophagus is normally rich in glands and special chambers. However several basal caenogastropods have glandular ridges in the esophagus, which are regarded as plesiomorphic.

86. Ducts to digestive gland (in stomach): 0= 2 (or more) of equivalent size; 1= 2, posterior reduced (*Crepidula spp, Malluvium*); 2= 1 (*B. aculeatus, Ca. centralis, Crucibulum* spp., *Hipponix* spp., *Cheilea*) (CI: 40; RI: 75, not additive).

The plesiomorphic condition of the caenogastropod stomach is with a pair of ducts to the digestive gland. However reduction to a single duct and even reversion to a pair was observed (convergently) in the cerithioideans (Simone, 2001). The Californian *Crepidula adunca* also presents a pair of ducts to digestive gland (Moritz, 1938).

Although this character was analyzed as non- additive, an additive optimization is also intuitive, because the 3 states appear to be a single evolutionary trend. If this character is considered additive, the resultant tree is the same, but the number of steps changes from 5 to 7, and the indices to CI: 28, RI: 68.

87. Style sac and intestine: 0= amply connected with each other; 1= almost entirely separated (hipponicids **except** *H. leptus* and *Cheilea*, *Vanikoro*) (CI: 33; RI: 66).

The style sac amply connected to intestine is the plesiomorphic character, found in the archaeogastropods, basal caenogastropods and even in the other mollusc groups (i.e., Bivalvia). On the other hand, the tendency to separate both structures, until their complete separation (only communicated by stomach – this case is not found in the ingroup species, which have a very short portion still united), is found in the cerithioideans and in the stromboideans (Simone, 2001, in press). The Californian *Hipponix antiquatus* (L.) apparently have the style sac fused with the intestine (Yonge, 1953).

No examined specimens presented a crystalline style within style sac, however it was found in *C. adunca* (Moritz, 1938) and *H. antiquatus* (cf. Yonge, 1953). The absence in the examined specimens can be a fixation artifact.

88. Intestinal loops: 0= several; 1= few (up to three) (trichotropids, calyptraeids, *H. costellatus, H. subrufus*) (CI: 33; RI: 75).

Several intestinal loops are found, in general, in herbivorous and microphagous gastropods, and therefore in most archaeogastropods and some basal caenogastropods. It is regarded as plesiomorphic. Although the ingroup species have considerable intestine length, only basal hipponicids possesses a similar plesiomorphic, several-looped fashion.

89. Intestinal loop, "U"-shaped, preceding rectum, exposed in pallial cavity roof: 0= absent (or within visceral mass); 1= present (calyptraeids **except** *T. trochiformis, S. calyptraeformis*); 2= ample (*C. convexa*) (CI: 100; RI: 100; additive).

The described, U-shaped, intestinal loop is an interesting character of the calyptraeids, unique in being almost all exposed in pallial cavity roof. The posterior surface of its initial portion is connected to the kidney, but the intestine extends beyond the renal limit. In *C. convexa*, this intestinal loop is also developed, but weakly shorter and forming a more open angle (about 70-80º). *Trochita* and *Trichotropis* also possess the homologous region of the intestine, but part is immersed in intestinal tissue and part exposed in the pallial cavity. The different kind of intestinal loops among *Trochita, Calyptraea* and *Crepidula* was also pointed out by Kleinsteuber (1913, figs. T-V).

The additive optimization is merely suggestive, because the state 2 appears to be a modification of the state 1. However, nothing changes in the result if this character is considered not additive.

90. Intestinal loop anterior to kidney: 0= absent; 1= present (all species **except** trichotropids) (CI: 100; RI: 100).

In general, the intestine runs straightforward after kidney chamber (normal rectum), but in most ingroup species there are one or more loops anterior to kidney. This state, however, is apparently absent in *Hipponix australis* (Lamarck, 1819) (sic Knudsen, 1991, fig. 2).

91. Anus position in females: 0= close genital pore; 1= far from it (hipponicids, *S. calyptraeformis*) (CI: 50; RI: 87).

Genital system

Development

92. Reproduction type: 0= gonochoristic; 1= protandric hermaphroditism (all examined species **except** *C. protea*) (CI: 50; RI: 0).

As discussed previously the differences in development are the main character used for the concept on *C. protea* and *C.* aff. *plana* remains as separated species. This datum, as well the development of all ingroup species, merits further studies, because the available material is not adequate for this sort of evaluation. As stated above, several small specimens of calyptraeids have no penis, and probably evolve to female without the male phase. Anyway, the hermaphroditism is not the rule among the caenogastropods, and indubitably it is a derived condition.

Some studies on the development of calyptraeids, from eggs to female phase, are found in literature (Conklin, 1897; Gould, 1917 on *C.* aff. *plana*; Coe 1936, 1938a, 1948; Collin, 2000). The present data are based on these studies.

93. Spawning: 0= outside of body, in substrate; 1= in shell cavity, protected by neck ventral surface; (calyptraeids) 2= in shell cavity protected by and connected to propodium (hipponicids **except**, *Cheilea*) (CI: 100; RI: 100; not additive).

The ingroup species developed singular methods for brooding the egg capsules in two different ways protected by the mother shell. Several specimens were examined with the capsules still attached, but this character was not confirmed in all species. The states were inferred to all species (beyond those without examined brooding specimens) based on literature (e.g., Bandel, 1976) or due to the presence of the morphological structures females use for protecting the capsules,. All calyptraeid and hipponicid egg capsules seen in this study and shown in the literature (e.g., Hoagland, 1986: 177, fig. 5) are virtually identical in shape, looking like a "balloon". The development of the embryos, however, is quite variable, as some species present free swimming larva, while other are of direct development (Gallardo, 1977; Hoagland & Coe, 1982).

94. Gonad position in visceral mass: 0= along columellar surface; 1= concentrated in anterior and ventral regions (calyptraeids); 2= somewhat in center of ventral region (hipponicids); 3= without precise localization (*Capulus*) (CI: 100; RI: 100; not additive).

This character is also influenced by the modification of the body plan of these animals.

Male

95. Seminal vesicle: 0= in central-anterior region of visceral mass ventral surface; 1= in right-anterior extremity

of visceral mass (calyptraeids, *H. leptus*, *Cheilea*, *Sabia*); 2= absent (remainder hipponicids) (CI: 66; RI: 83; not additive).

The seminal vesicle is a differentiated, thick glandular region of the visceral vas deferens, present in most caenogastropods. In the ingroup species, the location of this structure is modified in the calyptraeids, while it is missing as differentiable organ in most hipponicids.

96. Penis origin: 0= by side or posterior to right tentacle; 1= ventral to it (hipponicids) (CI: 100; RI: 100).

Although no male of *Vanikoro* and *Capulus* was examined, the data by Berg (1896) and by Giese (1915) (respectively) show the normal origin of the penis behind right cephalic tentacle.

97. Penis with papilla on tip: 0= absent; 1= present (*B. aculeatus*, *C.* aff. *plana*, *C. protea*, *C. argentina*, *H. costellatus*, *H. subrufus*) (CI: 25; RI: 40).

The papilla of the hipponicids penis is quite variable among specimens of a single species. That of *H. costellatus* is absent in some specimens, however, perhaps due its fragility, it could be lost during fixation. The penis papilla of *H. subrufus*, on the other hand, is very large in some specimens, while not so large in others, but always present. The Californian *H. antiquatus* also possesses a papillate penis (Yonge, 1960, fig. 1) similar to that of *H. subrufus* and *H. leptus*. Brown & Olivares (1996) already suggested the presence of penis papillae as valuable systematic feature for the calyptraeids.

98. Distal end of penis sperm groove: 0= extends to distal tip of penis; 1= slight far from penis tip (*Cr. auricula*, *H. costellatus*, *H. subrufus*) (CI: 50; RI: 50).

99. Pallial vas deferens and penis duct: 0= opened (a groove); 1= closed (a tube) (*Cheilea*, *Vanikoro*) (CI: 50; RI: 0).

According to the tree, *Cheilea equestris* and *Vanikoro* (see also Berg, 1896) are convergent in the closure of the male pallial gonoducts, from a groove to a tube.

Female

100. Seminal receptacles in albumen gland: 0= absent; 1= present (all examined species **except** *H. costellatus*, *H. grayanus*, *H. leptus*, *Cheilea*, *Trichotropis* spp.); 2= reunited in a sac (*C. convexa*); 3= modified in irregular ridges (*T. trochiformis*) (CI: 50; RI: 50; not additive).

Gould (1917: 11) called the small vesicles seminal receptacles (nomenclature followed here), but they may represent additional secretory organs. Although considered apomorphic due to their absence in most of the outgroups, something similar is found in the xenophorids (Stromboidea) and in tonnids (Tonnoidea). The structures in tonnids are paired. The structure of *Trochita* is immersed in the albumen gland as a coiled glandular tube. It may be homologous to the others, but it was considered here as analogous.

101. Albumen gland location: 0= in pallial cavity, posterior to capsule gland; 1= edging visceral mass, at side of capsule gland (*B. aculeatus*, *Crepidula spp*, *Crucibulum spp.*) (CI: 100; RI: 100).

102. Glandular concavity in propodium base for capsules attachment: 0= absent; 1= present (hipponicids **except** *Cheilea*) (CI: 100; RI: 100).

Cheilea was the single hipponicid without this structure. The egg capsules are similar in form, but unlike those of the remaining members of the family, where the capsules stalks connected to the concavity, the *Cheilea* capsules are attached to the borders of the ventral calcareous plate (fig. 369).

103. Capsule gland: 0= continuation of pallial oviduct; 1= a blind sac (*B. aculeatus*, *Ca. centralis*, *Crucibulum* spp.); 2= similar, but with vaginal tube in its base (*Crepidula* spp.) (CI: 100; RI: 100; additive).

The additive optimization is based on the similarity between states 1 and 2, which appear to be a successive modification. However the results (tree and indices) are the same if this character is treated as additive.

104. Bursa copulatrix: 0= present; 1= missing (calyptraeids **except** *Cr. quiriquinae*, *Cp. sycophanta*, *Malluvium*, *T. borealis*) (CI: 20; RI: 63).

105. Vaginal tube: 0= very short (extending little beyond capsule gland); 1= very long (*Crepidula spp*, *Cr. quiriquinae*); 2= arched towards posterior (*S. calyptraeformis*) (CI: 66; RI: 80; not additive).

106. Genital pore: 0= a slit; 1= a small papilla (calyptraeids **except** *S. calyptraeformis*); 2= a tall papilla (*C.* aff. *plana*, *C. protea*, *C. convexa*, *C. fornicata*) (CI: 100; RI: 100; additive).

The pallial oviduct is normally a source of characters valuable for comparative study in caenogastropods, both in species and at higher levels. In the hipponicids, the pallial oviduct is large and different in each species. In the

calyptraeids it is very small and similar in some species. Except for the species listed above in the state 2, most calyptraeid pallial oviduct is unique in being "V"-shaped, with the female pore located at the vertex. In the species listed in state 2 the pallial oviduct is similar, but there is a long and slender vaginal tube beginning atthe base of the capsule gland. However, it is not difficult to realize that one may be derived from the other. Another apparent kind of modification of the pallial oviduct, closer to the basal condition, is present in *Crepidula walshi* Reeve (Yipp, 1983, fig. 4), this may represents another evolutionary branch for the genus. Examples of some calyptraeid pallial oviducts, and comparative comments, are also found in Kleinsteuber (1913, fig. W).

Some structures and glands are named herein based on their aspect and topology, but surely further studies are necessary to confirm their function. The pallial oviduct, as a whole, had been referred singly as "uterus" in ancient literature (e.g., Kleinsteuber, 1913; Gould, 1917), but the nomenclature has been uniform with more recent papers (e.g., Yipp, 1983) that includes histological studies. Hoagland (1986) performed a comparative study of calyptraeid anatomy and function of the pallial oviduct, and figured the structure of *Crepidula lessoni* (Broderip), *C.* cf *convexa* and *C. aculeata*. Although the pictures are too schematic to be used here in detail, the data are incorporated to present study. In that study, the albumen gland is called the posterior pallial oviduct, the capsule gland as medial pallial oviduct, and the vaginal tube as anterior one. The presence of the gonopericardial duct and several vesicular seminal receptacles is clear in all species.

The character 106 is considered to be additive because state 2 appears to be a modification (increasing) of state 1. However, nothing changes if it is considered as non-additive.

107. Closure of the pallial oviduct: 0= opened (a furrow); 1= closed (a tube) (all species) (CI: 100; RI: 100).

Central nervous system

108. Position: 0= just posterior to buccal mass; 1= very posterior, far removed from buccal mass (all examined species **except** *Trichotropis* spp.) (CI: 100; RI: 100).

109. Ganglia proportional size and location: 0= small, far from each other; 1= large, close with each other (calyptraeids, hipponicids) (CI: 100; RI: 100).

110. Buccal ganglia position: 0= close to median line; 1= lateral in odontophore, close to m2 insertion (hipponicids **except** *Cheilea* and *H. leptus*, *Trichotropis* spp., *Vanikoro*) (CI: 25; RI: 62).

111. Additional ventral connective between both parietal ganglia: 0= absent; 1= present (*Crucibulum auricula*) (CI: 100; RI: 100).

The available material was not good enough for detailed studies of the central nervous system, which in general needs special fixation. On the other hand, the structure is normally conservative at superfamily or family levels. However, some interesting aspects of the main ganglia were obtained and used herein. The buccal ganglia state is polarized based on basal caenogastropods, but a similar tendency for lateral located ganglia is also found in the cerithioideans (Simone, 2001).

Except for *Trichotropis*, the remaining ingroup species have a relatively concentrated nerve ring relatively with proportionally large ganglia, unexpected in sedentary animals. In part the microphagy, and consequently the limited necessity for esophagus expansion can explain this.

Details of the central nervous system, its main nerves and ganglia are found in Kleinsteuber (1913, figs. N, Q), Heath (1916), Moritz (1938, fig. 4) (these both for *C. adunca*); Graham (1954, fig. 4 for *Capulus ungaricus* and *C. fornicata*), from which the examined species are very similar.

Larval type

112. Echinospira larva: 0= absent; 1= present (capulids, trichotropids) (CI: 50; RI: 50).

Despite the importance (Collin, 1997a) for species-level systematics, no larval character was scored in present material, because of total impossibility. However, the echinospira larva was strongly recommended to be included in present study by Riedel (personal communication). For this inclusion, the data of Bandel & Riedel (1994) was used, who pointed out this kind of larva for the capulids and trichotropids.

According to the present study, 2 equal parsimonious optimizations are possible: 1) a calyptraeoidean synapomorphy with reversion in node 4; 2) convergence trichotropids and capulids. The second hypothesis is preferred here. Additional data on larval characters are found in Collin (1997b).

CLADISTIC ANALYSIS

Figure 436. Matrix of characters of the Calyptraeoidea sample studied herein, with 2 outgroups included in last rows. A basal caenogastropod sample, operationally an all-zero row, is omitted.

DISCUSSION OF THE CLADOGRAM AND THE TAXONOMY

	1		2		3		4		5		
	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345	6
Bacule	21112	11100	11010	11132	21111	11101	20?11	11112	11111	12100	10111	1
Cplana	21112	11100	11110	11132	11111	11101	21?21	11112	12111	12101	10101	1
Cprote	21112	11100	11110	11132	11111	11101	21?21	11112	12111	12101	10101	1
Carge	21112	11100	11010	11132	11111	11101	21?21	11112	12111	12102	10101	1
Cconve	21112	11100	11010	11102	11111	11101	21?22	11112	12111	12100	10101	1
Cforni	21112	11100	11110	11132	11111	11101	21?21	11112	12111	12101	10101	1
Calypt	22102	11100	11010	11031	11110	11101	20?21	11112	11121	12100	10101	4
Cruaur	23102	11200	11010	11132	11110	12111	20?11	11112	11111	12100	12101	2
Cruqui	23102	11200	11010	11132	11110	12111	20?11	11112	11111	12100	12101	2
Trochi	40101	11000	11010	11021	11110	11101	20?21	11112	11111	12100	10100	4
Scalyp	40101	11100	11010	11011	11111	11101	20?11	11112	12111	12100	10100	4
Hcoste	10102	12321	00002	12200	00110	00200	10100	01111	02002	01110	01120	3
Hsubru	10102	12331	00002	12200	00110	00200	10200	01111	02002	01110	01120	3
Hincur	30111	12322	00201	12200	00110	00200	10000	01111	02002	01110	01100	3
Hgray	10102	12331	00022	11200	10110	00200	10200	01111	02002	01110	20100	3
Hlept	10102	12331	00022	11200	10110	00200	10200	01111	02002	01110	20100	3
Sabia	10102	12320	00001	11200	10110	00200	10200	01111	02002	01110	20100	3
Malluv	30111	12320	00022	11200	10110	00200	10100	01111	02002	01110	20100	3
Cheile	24102	12020	00020	11100	10110	00200	10300	01111	01002	01110	20100	3
Capusy	10112	10310	00003	11200	10011	00001	10033	01011	02002	01110	10000	3
Tcanc	00100	00010	00003	11000	10000	00001	10033	01011	01000	01000	10000	0
Tborea	00100	00010	00003	11000	10000	00001	10033	01011	01000	01000	10000	0
Vanik	00100	02010	01320	11000	10010	00000	10000	01111	01002	01110	20010	0
Stromb	00000	00000	00000	01000	00000	00000	00000	00000	00000	00100	10000	0
Cyprae	00000	00000	00000	11000	00000	00001	00010	00000	00000	00110	10000	0

Figure 436. Matrix of characters of the Calyptraeoidea sample studied herein, with 2 outgroups included in last rows. A basal caenogastropod sample, operationally an all-zero row, is omitted.

	5 6		7		8		9		10		11	
	7890	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12
Bacule	1111	01110	11110	02010	10101	11101	20111	01111	01001	10110	11110	00
Cplana	1111	01110	01112	12010	10101	11111	10111	01111	01001	10211	21110	00
Cprote	1111	01110	01112	12010	10101	11111	10111	00111	01001	10211	21110	00
Carge	1111	01110	01112	02010	10101	11111	10111	01111	01001	10211	11110	00
Cconve	1111	01110	01112	02010	10101	11111	10121	01111	00002	10211	21110	00
Cforni	1111	01110	01112	02010	10101	11111	10111	01111	00001	10211	21110	00
Calypt	1111	01110	01112	02011	10101	11111	20111	01111	00001	00110	11110	00
Cruaur	1111	11110	01112	02010	10101	11111	20111	01111	00101	10110	11110	?0
Cruqui	1111	11110	01112	02010	10101	11111	20111	01111	0??01	10101	11110	10
Trochi	1211	01110	01112	01010	10101	11111	00101	0111?	0??03	00010	11110	00
Scalyp	1001	01110	01113	11010	10101	01111	00101	1111?	00?01	00002	01110	00
Hcoste	1000	00001	00001	00121	11102	01012	21101	11222	11100	01000	01111	00
Hsubru	1000	00001	00001	00121	11102	01111	21101	11222	11101	01000	01111	00
Hincur	1000	00001	00000	00121	11102	01111	21001	11222	1??01	01000	01111	00
Hgray	1000	00001	00001	00121	11102	01011	21001	11222	10000	01000	01111	00
Hlept	1000	00001	00001	00121	11102	01111	20001	11221	10000	01000	01110	00
Sabia	1101	00001	00003	00020	10101	01111	01001	11221	10001	01000	01111	00
Malluv	1101	00001	00001	00020	11102	01111	11001	11222	10?01	01010	01111	00
Cheile	1101	00103	00001	00020	10101	01112	20001	11021	10010	00000	01110	00
Capusy	0101	00103	00003	00020	00100	01111	00001	0103?	0?001	00010	01100	01
Tcanc	0101	00112	20003	00000	00110	01113	00100	01000	00000	00000	01001	01
Tborea	0101	00112	20003	00000	00110	01113	00100	01000	00000	00010	01001	01
Vanik	1001	00003	00003	00020	10101	01111	01001	0100?	0?011	00000	01101	00
Stromb	0000	00000	00000	00000	00100	00001	00100	00000	00000	00000	01000	00
Cyprae	0000	00000	00000	00000	00100	00000	00100	00000	00000	00000	01000	00

Abbreviations: **Bacule**, *Bostrycapulus aculeatus*; **Cplana**, *Crepidula* aff *plana*; **Cprote**, *C. protea*; **Carge**, *C. argentina*; **Cconve**, *C. convexa*; **Cforni**, *C. fornicata*; **Calypt**, *Calyptraea centralis*; **Cruaur**, *Crucibulum auricula*; **Cruqui**, *Crucibulum quiriquinae*; **Trochi**, *Trochita trochiformis*; **Scalyp**, *Sigapatella calyptraeformis*; **Hcoste**, *Hipponix costellatus*; **Hsubru**, *H. subrufus*; **Hincur**, *H. incurvus*; **Hgray**, *H. grayanus*; **Hlept**, *H. leptus*; **Sabia**, *Sabia conica*; **Malluv**, *Malluvium devotus*; **Cheile**, *Cheilea equestris*; **Capusy**, *Capulus sycophanta*, **Tcanc**, *Trichotropis cancellata*; **Tborea**, *T. borealis*; **Vanik**, *Vanikoro* sp.; **Stromb**, Stromboidea ground plan; **Cyprae**, Cypraeoidea ground plan.

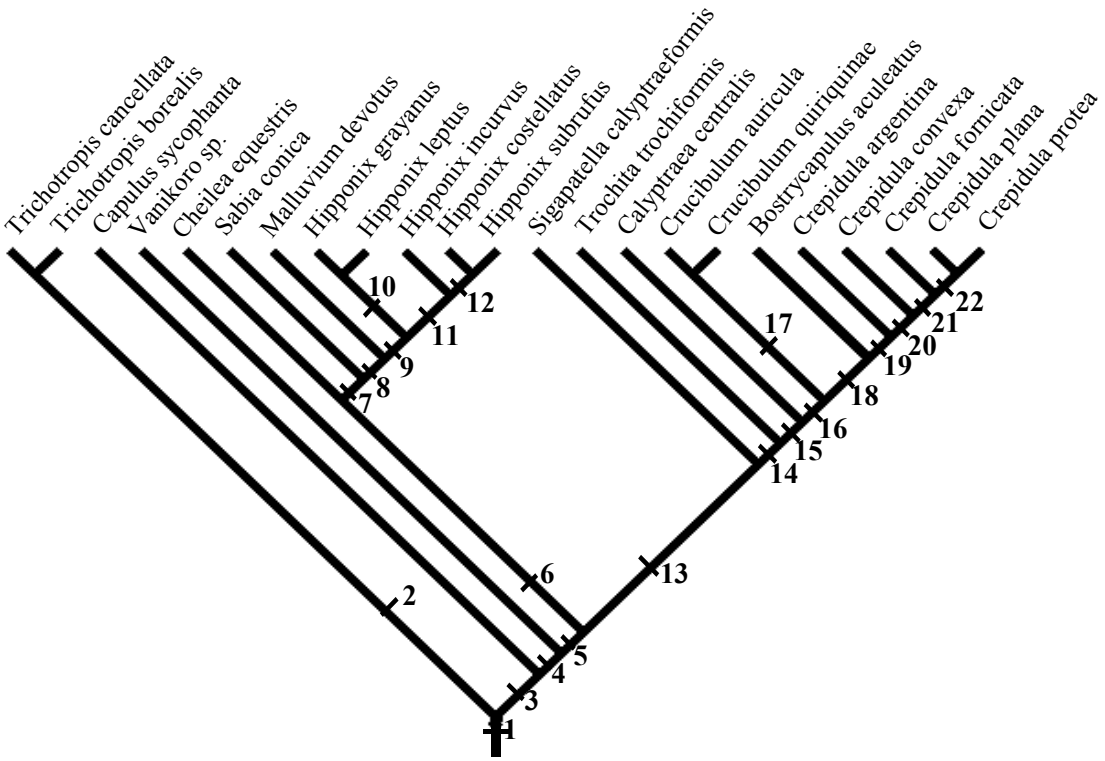


Figure 437: Single most parsimonious tree with numbered nodes. Length 267; CI 67; RI 88.

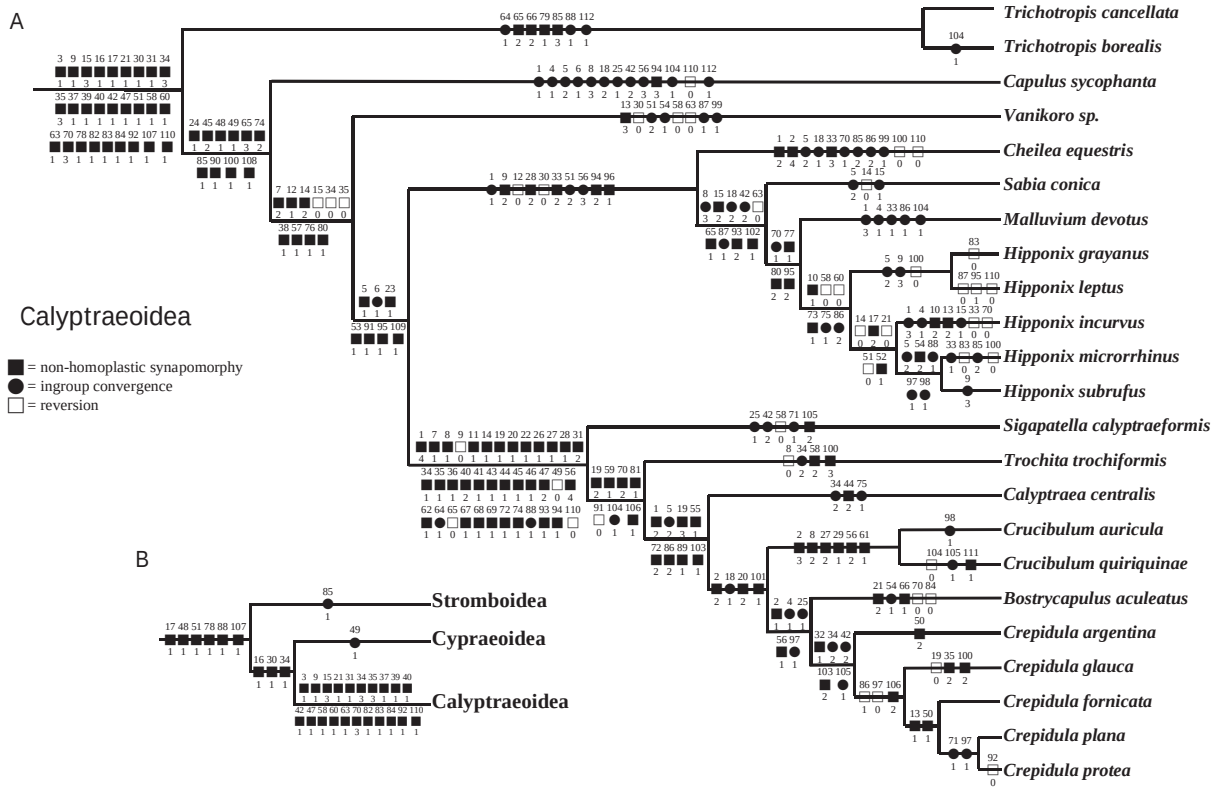


Figure 438: **A**, Single most parsimonious tree with the synapomorphies of each node shown. Length 265; CI 67; RI 88, archaeogastropods, Cerithioidea and Hydrobioidea as outgroups. **B**, same, with the addition of 2 outgroups as part of ingroup (Cypraeoidea and Stromboidea ground plans. Calyptraeoidea represent the tree A except the node # 1. Length 272; CI 65; RI 89. Black square = non homoplastic synapomorphy; black circle = ingroup convergence; white square = reversion; number upper = character; number below = state.

(Figs 436 - 438)

The Calyptraeoidea, Hipponicoidea and Capuloidea appear to be a single taxon – Calyptraeoidea – supported by 27 synapomorphies (node 1) if the outgroups were the archaeogastropods, Cerithioidean and Hydrobioidea (Fig. 438A); and 21 synapomorphies if the Stromboidea and the Cypraeoidea ground plans were included in the ingroup (Fig. 438B). Another analysis considering all characters as not additive was performed and the obtained tree is absolutely the same. The parameters are length: 265, CI: 67, RI: 87. According to P. Bouchet (personal communication), the name Calyptraeidae has priority over Crepidulidae (and respective superfamily names) based on the following: the name Crepidulidae was established (as Crepiduladae) by Fleming (1822: 494). The name Calyptraeidae was established (in the vernacular form "les Calyptacées") by Lamarck (1809: 321). Children (1823: 227) first latinized it (as Calyptraciana). The name Calyptraeidae was never credited to Children, but to Lamarck, having priority over Crepidulidae according to ICZN article 11.7.2. Calyptraeidae was first raised to superfamily (as Calyptraeacea) by Thiele (1925: 88) (name also mentioned by Troschel, 1861: 188), the same only happened to Crepidulidae (as Crepidulacea) in Abbott (1974: 138). Hipponicidae was introduced by Troschel, 1861 and Capulidae by Fleming, 1822. The presented result in part clarifies an apparent confusion refering to the inter-relationship of these taxa (see introduction) and gives a basis for understanding its identity.

The first branch of the Calyptraeoidea tree is the trichotropids (node 2), which share 7 synapomorphies. The basal position of the trichotropids was expected because of their shell shape and the presence of an operculum-. This position was also suggested by Hoagland (1977).

The following branch (node 3), supported by 10 synapomorphies, represents the remaining calyptraeids except the trichotropids. This node is marked by the beginning of shell modification, and adaptations of the inner anatomy reflecting shell modification, such as restriction of the pallial cavity by the mantle (character 24), the position of the reno-pericardial structures (chs. 45, 48), intestinal loops (ch. 90), position of nerve ring (ch. 108), etc.

Capulus sycophanta has 13 autapomorphies, most (11) being convergent states, mainly with the hipponicids. Several of these convergences (characters 1 to 18) are clearly due to patelliform, limpet shell shape adaptations, sometimes also shared even with outgroups limpet representatives (e.g., patellids, acmaeids, cocculinids), as, e.g., the horseshoe-shaped shell muscle.

The following branch (node 4), supported by 10 synapomorphies, is mainly characterized by the modification of the head-foot (chs. 7, 14). The *Vanikoro* sp, representing the family Vanikoridae Gray, 1840, is the sister-group of the hipponicids and calyptraeids (node 5), and in the present analysis it appears with 8 autapomorphies. Further comments on the family Vanikoridae are found in Warén & Bouchet (1988).

Node 5 unites the Hipponicidae and the Calyptraeidae supported by 7 synapomorphies. This group is mainly characterized by the reduction of the spire (ch. 5), of the operculum (ch. 6), and posterior position of the nerve ring (109).

Node 6 represents the family Hipponicidae, united by 10 synapomorphies, which includes *Cheilea* as the basal branch, followed by *Sabia*, and after that by *Malluvium*. The genus *Hipponix*, with Pacific and Atlantic representatives, is monophyletic, supported by 6 synapomorphies (node 9).

Node 13 representing the family Calyptraeidae is very well supported by 37 synapomorphies. *S. calyptraeformis* is the first branch of the calyptraeids, followed by *Trochita trochiformis* (node 14) and *Calyptraea centralis* (node 15). *S. calyptraeformis* has been considered to belong to both *Trochita* and *Calyptraea*, which, as commented in preceding sections, is not consistent with my results. This is the reason why I attributed it to *Sigapatella*-, opinion shared with other authors (e.g., Garrard, 1961; Macpherson & Gabriel, 1962; Wilson, 1993). Although, there are 5 species in the genus *Trochita* (Taylor & Smythe, 1985), which are united by shared plesiomorphies (see, e.g., data by Rehder, 1943), such as spiral shell. It is possible that the spiral shelled calyptraeids may represent paraphyletic grades of basal taxa. However, there is not enough anatomical information in the literature to resolve this question.

Node 16 groups the non-spiral shelled calyptraeids, supported by 4 synapomorphies. The *Crucibulum* is monophyletic, indicated by 6 synapomorphies, while its sister group is a clade with the species represented after node 18 (with 5 synapomorphies). This clade groups the previously considered *Crepidula* species. *B. aculeatus*, as mentioned in the description section, is separated from the *Crepidula* by its own characters and on the presence of an available genus name. The genus *Crepidula* (node 19) is supported by 5 synapomorphies.

The tree obtained in the present study is not to be regarded as "the phylogeny of the superfamily Calyptraeoidea", but as another step in that direction. The informations extracted from the tree mostly agree with the present knowledge and taxonomy of the group, but there are a few polemic points. The presented result is, however, considered enough for interpreting the heterogeneous sample as belonging to the same biological unit called Calyptraeoidea, with a group of defining characters known (node 1). This ground plan can be interpreted as definitive of the group and can be used to understand the relationships of the group with other closely related superfamilies.

Bremer support and Bootstrapping were used to de-

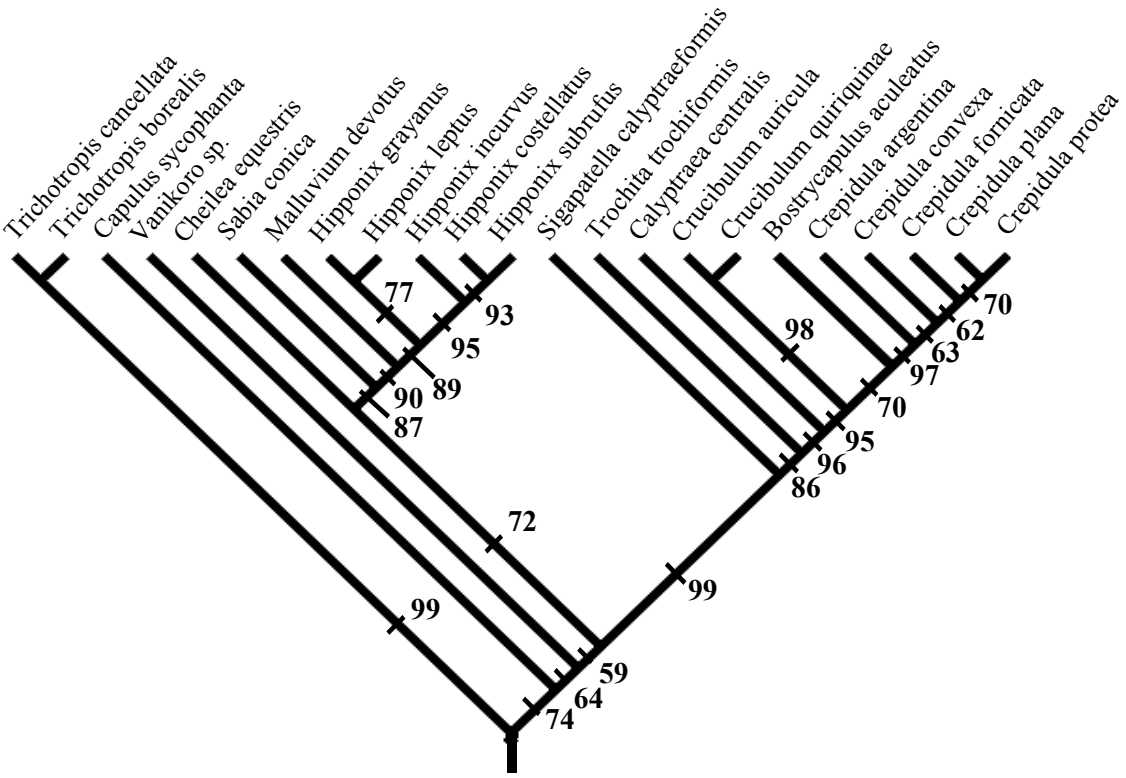


Fig. 439, obtained cladogram showing bootstrap support of each node, based on 500 replicates each with 10 random additions of a heuristic search.

termine how well supported the different nodes were. Only nodes 1 and 13 had a Bremer index of 1 while the other nodes all collapsed. This result is maybe due to the high degree of homoplasies and to the relatively few characters in the dataset. It is possible that the Bremer index is more suitable for molecular analyses that normally encompass several hundred characters. A more informative result was obtained from the bootstrap analysis: (Fig. 439). Any node with over 70% support is considered to be well-supported. In this point of view, most nodes of obtained cladogram are well supported, having only 3 nodes between 60 and 70% (nodes 4, 20 and 21).

CONCLUSIONS

The Calyptraeoidea is a monophyletic taxon and groups the families Trichotropidae, Capulidae, Vanikoridae, Hipponicidae and Calyptraeidae.

Its ground plan is known (node 1), and includes 21 synapomorphies.

Characters of all systems and organs are valuable for comparative studies and for phylogenetic analyses.

Some taxonomic changes were necessary for the taxonomy to reflect the possible phylogenetic relationships, such as to consider *Cheilea* a hipponicid, and the attribution of *Sigapatella* to *S. calyptraeformis*.

ACKNOWLEDGEMENTS

I am especially grateful to the professionals who send specimens from institutional collections, providing additional samples for this study, as: Winton Ponder and Alison Miller, AMS; Fabio Moretzsohn, University of Hawaii; James H. McLean and Lindsey T. Groves, LACM; Eliezer C. Rios and Iara Swoboda, MORG; Ana M. Vanin, IOUSP; John Taylor and Joan Pickering, BMNH; Paul Greenhall, USNM; Anders Warén and Karin Sindemark, SMNH; Guido Pastorino and Pablo Penchaszadeh, Argentina; Paula Mikkelsen and James Cordeiro, AMNH; Gary Rosenberg, ANSP; Henry M. Reiswig, RMM. For Gary Rosenberg, ANSP, for comments on taxonomy and for sending references. For Dr. José L. M. Leme for the guidance. For suggestions on the MS I thank and Paulino J. S. Souza Jr., MZSP. For sent data on the family names I thank P. Bouchet, MNHN, Paris. An special thank goes to Rachel Collins, Smithsonian Institution, by sent specimens and references, by careful corrections in the text, and suggestions of all kinds on the study, including the bootstrap analysis included herein. This study was developed as part of the post-graduation course of the Instituto de Biociências da USP, Zoology Dept., and was supported by governmental grant of FAPESP (Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo), proc. # 96/06756-2.

REFERENCES

Abbott, R.T. 1954. American seashells. D. Van Nostrand Company, Inc. Princenton, 541 pp + 32 pls.

Abbott, R.T. 1974. American Seashells, second edition. Van Nostrand Reinhold Company. New York, 663 pp. + 240pls.

Abbott, R.T. & Morris, P.A. 1995. A field guide to shells. Atlantic and Gulf coasts and the West Indies, Fourth edition. The Peterson Field Guide Series. Boston, 350 pp. + 74 pls.

Aguirre, M.L. 1993. Type specimens of quartenary marine gastropods from Argentina. Ameghiniana 30(1): 23-38.

Bandel, K. 1976. Observations on spawn, embryonic development and ecology of some Caribbean lower Mesogastropoda. Veliger 18(3): 249-271.

Bandel, K. 1991. Character of a microgastropod fauna from a carbonate sand of Cebu (Philippines). Mitteilungen aus dem Geologishes-Paläontologishes Instut der Universität Hamburg 71: 441-485.

Bandel, K. & Riedel, F. 1994. Classification of fossil and Recent Calyptraeoidea (Caenogastropoda) with a discussion on neomesogastropod phylogeny. Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen E 13: 329-367.

Beesley, P. L., Ross, G. J. B. & Wells A. 1998. Mollusca: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. CSIRO Publishing. Melbourne, 5(B): i-viii + 565-1234.

Berg, R. 1896. Beitrag zur Kenntniss der Gattungen *Natica* und *Onustus*. Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien 46: 200-212 + pls. 2-3.

Bremer, K. 1990. Combinable component consensus. Cladistics 6: 369-372.

Brown, D.I. & Olivares, C.A. 1996. A new species of *Crepidula* (Mollusca: Mesogastropoda: Calyptraeidae) from Chile: additional characters for the identification of eastern Pacific planar *Crepidula* group. Journal of Natural History 30: 1443-1458.

Calvo, I.S. 1987. Rádulas de gastrópodes marinhos brasileiros. Editora da FURG. Rio Grande, 201 pp.

Carpenter, P.P. 1856. Notes on the species of *Hipponyx* inhabiting the American coast, with descriptions of new species. Proceedings of the Zoological Society of London 24: 3-5.

Cauquoin, M. 1970. Mollusques prosobranches: Hipponicacea, Calyptraeacea, Strombacea et Naticacea. Campagne de la Calypso au large des côtes Atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962), 1(23). Annales de l'Institut Océanographique de Monaco 47: 137-143.

Children, J.G. 1822-1824. Lamarcks genera of shells, translated from French. Quarterly Journal of Sciences 15: 216-258.

Coe, W.R. 1936. Sexual phases in *Crepidula*. Journal of Experimental Zoology 72: 455-477.

Coe, W.R. 1938a. Influence of association on the sexual phases of gastropods having protandric consecutive sexuality. Biological Bulletin 75: 274-285.

Coe, W.R. 1938b. Conditions influencing change of sex in mollusks of the genus *Crepidula*. Journal of Experimental Zoology 77: 401-424.

Coe, W. R. 1942. The reproductive organs of the prosobranch mollusk *Crepidula onyx* and their transformation during the change from male to female phase. Journal of Morphology 70: 501-512.

Coe, W.R. 1948. Nutrition and sexuality in protandric gastropods of the genus *Crepidula*. Biological Bulletin 94(2): 158-160.

Collin, R. 1997a. Increasing effective malacological communication: a commentary on descriptions of molluscan development. Veliger 40(3): 276-277.

Collin, R. 1997b. Hydrophobic larval shells: another character for higher level systematics of gastropods. Journal of Molluscan Studies 63: 425-430.

Collin, R. 2000. Sex change, reproduction, and development of *Crepidula adunca* and *Crepidula lingulata* (Gastropoda: Calyptraeidae). Veliger 43(1): 24-33.

Collin, R. 2001. The effects of mode of development on phylogeography and population structure of North Atlantic *Crepidula* (Gastropoda: Calyptraeidae). Molecular Ecology 10: 2249-2262.

Collin, R. in press. Another last word on *Crepidula convexa* with a description of *C.* ___ (Gastropoda: Calyptraeidae) from the Gulf of Mexico and Southern Florida. Bulletin of Marine Science. (Manuscript sent by the author.)

Conklin. E.G. 1897. The embryology of *Crepidula*. *Journal of Mor*phology 13(1): 1-226.

Farris, J. S. 1988. Hennig86, version 1.5. Distributed by the author (computer program). Port Jeffersen Station, N.Y.

Fleming, J. 1822. The philosophy of Zoology. Edinburg, 2 vols.

Fretter, V. & Graham, A. 1962. British prosobranch molluscs, their functional anatomy and ecology. Ray Society. London, i-xvi + 755 pp.

Gallardo, C. 1977. *Crepidula philippiana* n. sp., nuevo gastropodo Calyptraeidae de Chile con especial referencia al patron de desarrollo. Studies on Neotropical Fauna and Environment 12(3): 177-185.

Garrard, T. 1961. Mollusca collected by M.V. "Challange" off the East Coast of Australia. Journal of Malacological Society of Australia 1(5): 2-38.

Gatliff, J.H. & Gabriel, C.J. 1913. Additions to the Catalogue of Marine Shells of Victoria. Proceedings of the Royal Society of Victoria 26(1): 71-87.

Giese. M. 1915. Der Genitalapparat vom *Calyptraea sinensis* Lin., *Crepidula unguiformis* Lam. und *Capulus hyngaricus* Lam. Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie 114: 196-231 + pls. 5-8.

Gmelin, J.F. 1791. Vermes mollusca et vermes testacea. IN Linné, C. Systema Naturae, ed. 13, vol 1(6): 3099-3752.

Gould, H.N. 1917. Studies on sex in the hermaphrodite mollusc *Crepidula plana*. Journal of Experimental Zoology 23(1): 1-69.

Graham, A. 1939. On the structure of the alimentary canal of style-bearing prosobranchs. Proceedings of the Zoological Society of London (B) 109: 75-112.

Graham, A. 1954. The anatomy of the prosobranch *Trichotropis borealis* Broderip & Sowerby, and the systematic position of the Capulidae. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 33: 129-144.

Gray, G. B. 1835. IN Sowerby, G. B. The conchological illustrations. London, i-iv + 200 pls.

Haller, B. 1892. Die morphologie der Prosobranchie. Morphologisches Jahrbuch 19: 553-591.

Heath, H. 1916. The nervous system of *Crepidula adunca* and its development. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 68: 479-485.

Hedley, C. 1902. Studies on Australian Mollusca. Part VII. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales 27: 596-619.

Hedley, C. 1904. Studies on Australian Mollusca. Part VIII. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales 28: 182-211.

Hedley, C. 1905. Mollusca from One Hundred and Eleven Fathoms, East of Cape Byron, New South Wales. Records of the Australian Museum 6: 41-54.

Hedley, C. 1907. The Results of Deep Sea Investigation in the Tasman Sea. Mollusca from Eighty Fathoms off Narrabeen. Records of the Australian Museum. 6: 283-304.

Hedley, C. 1913. Studies on Australian Mollusca. Pt 11. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales 38: 258-339.

Hedley, C. 1918. A checklist of the marine fauna of New South Wales. Part 1. Journal and Proceedings of the Royal Society of New South Wales 51: M1-M120.

Hedley, C. & May, W.L. 1908. Mollusca from one hundred fathoms, seven miles of Cape Pillar, Tasmania. Records of the Australian Museum 7: 108-125.

Hedley, C. & Petterd, W.P. 1906. Mollusca from Three Hundred Fathoms, off Sydney. Records of the Australian Museum 6: 211-225.

Hoagland, K.E. 1977. Systematic review of fossil and recent *Crepidula* and discussion of evolution of the Calyptraeidae. Malacologia 16(2): 353-420.

Hoagland, K.E. 1983a. Ecology and larval development of *Crepidula protea* (Prosobranchia: Calyptraeidae) from southern Brazil: a new type of egg capsule for the genus. Nautilus 97(3): 105-109.

Hoagland, K.E. 1983b. Notes on type specimens of *Crepidula* (Prosobranchia: Calyptraeidae) in the Muséum Nationa d'Histoire Naturelle, Paris. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 135: 1-8.

Hoagland, K.E. 1984. Use of molecular genetics to distinguish species of the gastropod genus *Crepidula* (Prosobranchia: Calyptraeidae). Malacologia 25(2): 607-628.

Hoagland, K.E. 1986. Patterns of encapsulation and brooding in the Calyptraeidae (Prosobranchia: Mesogastropoda). American Malacological Bulletin 4(2): 173-183.

Hoagland, K.E. & Coe, W.R. 1982. Larval development in *Crepidula maculosa* (Prosobranchia: Crepidulidae) from Florida. Nautilus 96(3): 122.

Ishiki, H. 1939. Histological studies on the sexual organs during sex changes of *Crepidula aculeata* and *Crepidula walshi*. Journal of Science, Hiroshima University ser. B-1, 6: 103-113.

Jong, K.M. & Coomans, H.E. 1988. Marine gastropods from Curaçao, Aruba and Bonaire. Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean islands 69: 1-261.

Keen, A.M. 1971. Sea shells of tropical West America, second edition. Stanford University press. Stanford, 1064 pp. + 22 pls.

Kleinsteuber, H. 1913. Die anatomie von *Trochita*, *Calyptraea* und *Janacus*. Zoolisches Jahrbuch Suppl. 13(4): 385-476 + pls. 20-21.

Knudsen, J. 1991. Observations on *Hipponix australis* (Lamarck, 1819) (Mollusca, Gastropoda, Prosobranchia) from the Albany area, Western Australia. IN Wells, F.E.; Walker, D.I.; Kirkman, H. & Lethbridge, R. [eds.]. Proceedings of the Third International Marine Biological Workshop: The marine flora and fauna of Albany, Western Australia. Australian Marine Science Association. Western Australia Museum. Perth, 2: 641-660.

Lamarck, J.B.P.A. 1809: Philosophie Zoologique. Paris, vol. 1, i-xxv + 428 pp.

Lamarck, J.B.P.A. 1819. Histoire Naturelle des Animaux sans Vertèbres (2nd edn). Paris, vol. 6(1): 343 pp.

Lamarck, M. C. 1822. Histoire naturelle des animaux sans vertebres. Paris, vol. 7: 1-440.

Laws, H.M. 1970. Reproductive biology and shell site preference in *Hipponix conicus* (Schumacher). Veliger 13(2): 115-121.

Leal, J.H. 1991. Marine prosobranch gastropods from Oceanic Islands off Brazil, species composition and biogeography. Universal Book Services, Dr. W. Backhuys. Oegstgeest, 419 pp.

Lopes, H.S. & Alvarenga, M. 1955. Contribuição ao conhecimento dos moluscos da Ilha Fernando de Noronha - Brasil. Boletim do Instituto Oceanográfico 6(1-2): 157-190.

Ludbrook, N.H. 1957. The molluscan fauna of the Pliocene strata underlying the Adelaide Plains. IV - Gastropoda (Turritellidae to Struthiolariidae). Transactions of the Royal Society of South Australia 80: 17-58 + pls 1-4.

Mackintosh, N.A. 1925. The crystalline style in gastropods. Quarterly Journal of Microscopical Science 69: 317-342.

Macpherson, J.H. & Gabriel C.J. 1962. Marine Molluscs of Victoria. Melbourne University Press and National Museum of Victoria. Melbourne, i-xv, 475 pp.

Matthews, H.R. & Kempf, M., 1970. Moluscos marinhos do norte e nordeste do Brasil. II. Moluscos do Arquipélago de Fernando de Noronha (com algumas referências ao Atol das Rocas). Arquivos de Ciências do Mar 10(1): 1-53.

May, W. L. 1921. A checklist of the Mollusca of Tasmania. Government Printer. Hobart, pp. 1-114.

May, W.L. 1923. An Illustrated Index of Tasmanian Shells: with 47 plates and 1052 species. John Vail. Government Printer. Hobart, 99 pp.

McLean, J.H. & Andrade V., H. 1982. Large archibenthal gastropods of central Chile: collections from an expedition of the R/V Anton Bruun and the Chilean Shrimp Fishery. Contributions in Science 342: 1-20.

McMichael, D.F. 1960. *Shells of the Australian Sea-Shore.* Jacaranda Press. Brisbane, 127 pp., 287 figs.

Menke, K.T. 1853. Kritische Anzeige. Zeitschrift für Malakozoologie 10: 113-117.

Merlano, J.M.D. & Hegedus, M.P. 1994. Moluscos del Caribe colombiano. Colciencias, Fundacion Natura Colombia. Bogota, 291 pp + 74 pls.

Moritz, C. E. 1938. The anatomy of the Gasteropod *Crepidula adunca* Sowerby. University of California Publications in Zoology 43: 83-91.

Moritz, C. E. 1939. Organogenesis in the gasteropod *Crepidula adunca* Sowerby. University of California Publications in Zoology 43: 217-248.

Morris, P.A. 1952. A field guide to shells of the Pacific coast and Hawaii. Houghton Mifflin Company. Boston, 220 pp.

Oliveira, M.P., Rezende, G.J.R. & Castro, G.A. 1981. Catálogo dos moluscos da Universidade Federal de Juiz de Fora. MEC, UFJF. Juiz de Fora, 520 pp.

Olsson, A.A. & Harbison, A. 1953. Pliocene Mollusca of Southern Florida. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Monographs 8: 1-457 + 65 pls.

Orbigny, A. 1834-1847. Voyage dans l'Amérique Méridionale, 5(3): mollusqués. Paris, 758 pp + 85 pls.

Orton, J.H. 1912. The mode of feeding in *Crepidula*, with an account of the current-producing mechanism in the mantle cavity. Journal of the Marine Biological Association 9: 444-478.

Orton, J.H. 1922. Occurrence of a crystalline style in the American limpet (*Crepidula fornicata*) and its allies. Nature 110: 149.

Owen, R. 1835. On the anatomy of the Calyptraeidae. Transactions of the Zoological Society of London 1: 207-212 + pl. 30.

Penchaszadeh, P.E. 1985 (1984). Direct development in *Crucibulum marense* Weisbord, 1962. (Gastropoda; Calyptraeidae) from Golfo Trieste, Venezuela. Journal of Molluscan Studies 50(3): 237-238.

Pernet, B. & Kohn, A.J. 1998. Size-related obligate and facultative parasitism in the marine gastropod *Trichotropis cancellata* Biological Bulletin 195: 349-356.

Pinna, M.C.C. 1996. A phylogenetic analysis of the Asian catfish families Sisoridae, Akysidae, and Amblycipitidae, with a hypothesis on the relationships of the Neotropical Aspredinidae (Teleostei, Ostariophysi). Fielci Zoology (new series) 84: 1-83.

Poppe, G.T. & Goto, Y. 1991. European Seashells. Verlag Christa Hemmen. Wiesbaden, Vol 1, 352 pp.

Pritchard, G. B. & Gatliff, J. H. 1900. Catalogue of the Marine Shells of Victoria. Part III. Proceedings of the Royal Society of Victoria 12(2): 170-205.

Quoy, J. M. C. & Gaimard, J. P. 1835. Voyage de découvertes de l'Astrolabe, exécuté par ordre du Roi, pendant les années 1826-1829, sous le commandement de M. J. Dumont d'Urville. Paris, pp. 367-954, atlas, 107 pls.

Ramos, T. C. 1997. Tree Gardner, version 2.2. Distributed by the author (computer program). São Paulo.

Récluz, M.C.A. 1845. Monographie du genre *Natica*. Magazin de Zoologie, ser.2, 7: 1-72 + pls. 117-135.

Rehder, H.A. 1943. The molluscan genus *Trochita* Schumacher with a note on *Bicatillus* Swainson. Proceedings of the Biological Society of Washington 56: 41-46.

Rios, E.C. 1970. Coastal Brazilian seashells. Fundação Cidade do Rio Grande. Rio Grande, 255 pp. + 4 maps + 60 pls.

Rios, E.C. 1975. Brazilian marine mollusks iconography. Fundação Cidade do Rio Grande. Rio Grande, 331 pp. + 91 pls.

Rios, E.C. 1985. Seashells of Brazil. Fundação Cidade do Rio Grande. Rio Grande, 328 pp. + 102 pls.

Rios, E.C. 1994. Seashells of Brazil, second edition. Fundação Universidade do Rio Grande. Rio Grande, 368 pp. + 113 pls.

Rosenberg, G. 1996. Malacolog 2.01. <gopher:// erato.acnatsci.org: 70/11/.wasp>. Academy of Natural Sciences, Philadelphia.

Schumacher, H. C. F. 1817. Essai d'une nouveau système des habitations des vers testacés. Schultz. Copenhagen, i-iv + 287 pp + 22 pls.

Simone, L.R.L. 1995a. Anatomical study on *Tonna galea* (Linné, 1758) and *Tonna maculosa* (Dillwin, 1817) (Mesogastropoda, Tonnoidea, Tonnidae) from Brazilian region. Malacologia 37(11): 23-32.

Simone, L.R.L. 1995b. *Thala crassa* new species of Costellariidae (Gastropoda, Muricoidea) from the Southern Coast of Brazil. Bulletin of Marine Science 56(3): 805-812.

Simone, L.R.L. 1995c. A new *Amphithalamus* Carpenter,1864 species (Gastropoda, Rissoidea, Barleeidae) from the Brazilian coast. Journal of Conchology 35: 329-333.

Simone, L.R.L. 1996a. Anatomy and systematics of *Buccinanops gradatus* (Deshayes, 1844) and *Buccinanops moniliferus* (Kiener, 1834) (Neogastropoda, Muricoidea) from the Southeastern coast of Brazil. Malacologia 38(1-2): 87-102.

Simone, L.R.L. 1996b. *Addisonia enodis*, a new species of Addisoniidae (Mollusca, Archaeogastropoda) from the Southern Brazilian coast. Bulletin of Marine Science 58(3): 775-785.

Simone, L.R.L. 1997. Morphology of the Western Atlantic Haliotidae (Gastropoda, Vetigastropoda) with description of a new species from Brazil. Malacologia 39(1-2): 59-75.

Simone, L.R.L. 1998. Morphological study on *Littorina flava* (King & Broderip) from Brazil (Caenogastropoda, Littorinidae). Revista Brasileira de Zoologia 15(4): 875-887.

Simone, L.R.L. 1999. Comparative morphology and systematics of Brazilian Terebridae (Mollusca, Gastropoda, Conoidea), with descriptions of three new species. Zoosystema 21(2): 199-248.

Simone, L.R.L. 2001. Phylogenetic analyses of Cerithioidea (Mollusca, Caenogastropoda) based on comparative morphology. Arquivos de Zoologia (São Paulo) 36(2): 147-263.

Simone, L.R.L. in press. Morphological comparative study of representatives of the three families of Stromboidea and the Xenophoroidea (Mollusca, Caenogastropoda), with accounts on their phylogeny. Arquivos de Zoologia.

Simone, L.R.L. submitted. Morphology and phylogeny of the Cypraeoidea (Mollusca, Caenogastropoda). Fapesp book.

Simone, L.R.L & Moracchioli, N. 1994. Hydrobiidade (Gastropoda: Hydrobioidea) from the Ribeira valley, S.E. Brazil, with descriptions of two new caverniculous species. Journal of Molluscan Studies 60 (4): 445-459.

Simone, L.R.L., Pastorino, G. & Penchaszadeh, P. E. 2000. *Crepidula argentina* (Gastropoda: Calyptraeidae), a new species from the littoral of Argentina. Nautilus 114(4): 127-141.

Smith, E.A. 1915. British Antarctic ("Terra Nova") Expedition, 1910; Natural History Report, Mollusca Part 1 - Gastropoda Prosobranchia, Scaphopoda and Pelecypoda. Zoology 2(4): 61-112, pls 1, 2.

Sowerby, G.B. 1835. [Characters of and observations on new genera and species of Mollusca and Conchifera collected by Mr. Cuming] Genus *Hipponyx*. Proceedings of the Zoological Society of London 3: 4-5.

Tate, R. & May, W. L. 1901. A revised census of the marine Mollusca of Tasmania. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales 26(3): 344-471.

Taylor, J.D. & Miller, J.A. 1989. The morphology of the osphradium in relation to feeding habits in meso- and neogastropods. Journal of Molluscan Studies 55: 227-237.

Taylor, J.D. & Smythe, K. 1985. A new species of *Trochita* (Gastropoda: Calyptraeidae) from Oman: a relict distribution and association with upwelling areas. Journal of Conchology 32: 39-48.

Tenison-Woods, J.E. 1879. Census; with brief descriptions of the marine shells of Tasmania and the adjacent islands. Proceedings of the Royal Society of Tasmania 1877: 26-57.

Thiele, J. 1925. Gastropoden der Deutschen Tiefsee-Expedition II. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition 17(2): 36-282.

Thiele, J. 1930. Die Fauna Südest Australiens. Gastropoda und Bivalvia. Fauna Südwest-Australie 9(8): 580-589.

Troschel, F.H. 1861. Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der Mollusken während des Jahres 1860. Archiv für Naturgeschichte 27(2): 159-214.

Vaught, K.C. 1989. A classification of the living Mollusca. Abbott, R.T. & Boss, K.J. [eds.]. American Malacologists, Inc. Melbourne, 189 pp.

Vermeij, E.G. 1972. Endemism and environment: some shore molluscs of the tropical Atlantic. *The* American Naturalist 106(947): 89-101.

Véliz, D., Guisado, C. & Winkler, F.M. 2001. Morphological, reproductive, and genetic variability among three populations of *Crucibulum quiriquinae* (Gastropoda: Calyptraeidae) in northern Chile. Marine Biology 139: 527-534.

Warén, A. & Bouchet, P. 1988. A new species of Vanikoridae from the Western Mediterranean, with remarks of the Northeast Atlantic species of the family. Bolletino Malacologico 24(5-8): 73-100.

Warmke, G.L. & Abbott, R.T. 1961. Caribbean seashells. Dover Publication, Inc. New York, 348pp.

Wells, F.E. & Bryce, C.W. 1985. Seashells of Western Australia. Western Australian., Western Australia Museum. Perth, 207 pp.

Werner, B. 1951. Über die Bedeutung der Wasserstromerzeugung und Wasserstromfiltrabunden für die Nahrungsaufnahme de Ortsgebunden Meeresschnecke *Crepidula fornicata* L. (Gastropoda: Prosobranchia). Zoologischer Anzeiger 146: 97-113.

Werner, B. 1953. Über den Nahrungserwerb der Calyptraeidae (Gastropoda Prosobranchia) Morphologie, Histologie and Funktion der am Nahrungserwerb beteiligten Organe. Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchunger 4(3): 260-315.

Werner, B. 1955. Über die Anatomie, die Entwicklung und Biologie des Veliger und der Veliconcha von *Crepidula fornicata* L. (Gastropoda, Prosobranchia). Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchunger 5(2): 169-217.

Werner, B. & Grell, K. G. 1950. Die amerikanishe Pantoffelschnecke, *Crepidula fornicata* L. Fisher, Jena, 24 pp.

Wilson, B. 1993. Australian Marine Shells. Prosobranch Gastropods (1st edn). Odyssey Publishing. Kallaroo (WA), vol. 1 pp. 1-408.

Yipp. M.W. 1983. The anatomy of the organs of reproduction of *Crepidula walshi* (Mollusca: Gastropoda). IN Morton, B. & Dudgeon, D. [eds.]. Proceedings of the Second International Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China. Hong Kong University Press. Hong Kong, pp. 243-256.

Yeates, D. 1992. Why remove autapomorphies? *Cladistics* 8: 387-389.

Yonge, C.M. 1953. Observations on *Hipponix antiquatus* (Linnaeus). Proceedings of the California Academy of Science 28(1): 1-24.

Yonge, C.M. 1960. Further observations on *Hipponix antiquatus* with notes on North Pacific pulmonate limpets. Proceedings of the California Academy of Sciences 31(5): 111-119.

Yonge, C.M. 1962. On the biology of the mesogastropod *Trichotropis cancellata* Hinds, a benthic indicator species. Biological Bulletin 122(1): 160-181.

Title:Comparative morphological study and phylogeny of representatives of the Superfamily Calyptraeoidea.

Author: Luiz Ricardo L. Simone

Biota Neotropica, v2, (número2): 2002

http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN01602022002

Received: 07/01/2002
Published: 08/17/2002
ISSN 1676-0611

LEVANTAMENTO DAS CARGAS ORGÂNICAS LANÇADAS NOS RIOS DO ESTADO DE SÃO PAULO

Luiz Antonio Martinelli[1], Alexandre Marco da Silva[1], Plínio Barbosa de Camargo[1], Luiz Roberto Moretti[2], Andréa CristinaTomazelli[1,4], Daniela Mariano Lopes da Silva[1], Evandro Gaiad Fischer [3], Kathia Cristhina Sonoda[1], Marcos S. M. B. Salomão[1]

Biota Neotropica Volume (2) -http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN01502022002

Recebido em 22/05/2002
Revisado em 12/08/2002
Publicado em 22/08/2002

[1]Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Av. Centenário 303, 13416-000, Piracicaba-SP. E-mail: zebu@cena.usp.br
[2] Departamento de Águas e Energia Elétrica do Estado de São Paulo e Comitê de Bacias Hidrográficas dos Rios Piracicaba, Capivari e Jundiaí.
[3]CETESB
[4]Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, USP

Abstract

Based on population data provided by the 2000 IBGE census, the volume of domestic sewage, the volume of treated sewage, the potential and remnant domestic sewage loads and the equivalent carbon and nitrogen loads were estimated for each one of the 645 counties of the São Paulo State and for the catchments of the rivers Piracicaba, Mogi-Guaçu, Turvo, Peixe, Aguapeí, São José dos Dourados, Itapetininga, Apiaí, Taquari, and Paranapanema. In order to estimate these parameters the existence of sewage collecting system, and the existence of any kind of sewage treatment in each county of the State were taken into account. The database generated in this study may be found at www.cena.usp.br/biota. Despite of the historical attempts of the São Paulo State government in treating sewage, only 17% of the sewage volume produced in the State has some type of treatment before it is launched to rivers. Consequently, the load of untreated sewage is indeed very large. This input of extra organic matter causes severe alterations in water bodies. Among the catchments we have analyzed the Piracicaba River basin is the most affected by domestic sewage, followed by Mogi-Guaçu and Turvo basins. On the other hand, the basins of the rivers Itapeteninga, Apiaí, Taquari and Paranapanema are the least affected.

Key Words: rivers, watersheds, pollution, sewage, organic load.

Resumo

Os parâmetros: volume de esgoto gerado, volume de esgoto tratado, cargas poluidoras domiciliar potencial e remanescente, cargas equivalentes de carbono e nitrogênio foram estimados neste estudo a partir dos dados populacionais do censo 2000 do IBGE para todos os municípios do Estado de São Paulo bem como as bacias hidrográficas dos rios Piracicaba, Mogi-Guaçu, Turvo, Peixe, Aguapeí, São José dos Dourados, Itapetininga, Apiaí, Taquari e Paranapanema,. Para essas estimativas foram levados em consideração o nível de atendimento das populações pela existência de redes coletoras de esgoto e a existência ou não de algum tipo de tratamento de esgoto em cada município do Estado. Todas essas estimativas encontram-se disponíveis em www.cena.usp.br/biota. Apesar da preocupação histórica do Governo Paulista com saneamento básico, somente 17% do esgoto gerado no Estado sofre algum tipo de tratamento prévio. Portanto, a carga domiciliar remanescente é extremamente elevada. Esse aporte extra de matéria orgânica causa mudanças profundas nos corpos hídricos receptores. Dentre as bacias hidrográficas acima citadas, a bacia do rio Piracicaba é a mais severamente afetada por despejos de esgoto doméstico, seguida pelas bacias dos rios Mogi e Turvo. Por outro lado, as bacias do Alto Paranapanema (Itapeteninga, Apiaí, Taquari e Paranapanema) são as menos afetadas.

Palavras-chave: rios, bacias hidrográficas, poluição, esgoto, cargas orgânicas.

1. Introdução

Um dos maiores problemas ambientais do Brasil é a grande carga de esgoto lançada aos corpos hídricos sem um prévio tratamento adequado. Dos 9.948 distritos pesquisados pelo IBGE, somente 1.383 (14%) têm algum tipo de tratamento para esgoto domiciliar (www.ibge.gov.br). No Estado de São Paulo, em meados do século XIX, o governo da província de São Paulo demonstrava preocupação com o saneamento básico. Aquele governo inaugurou o primeiro distrito de esgoto em 1883, no bairro da Luz, quando a cidade de São Paulo tinha somente cerca de 20.000 habitantes (www.recursoshidricos.sp.gov.br). Atualmente, o governo paulista reconhece que "o ambiente salubre, indispensável à segurança sanitária e à melhoria da qualidade de vida, é direito de todos, impondo-se ao Poder Público e à coletividade o dever de assegurá-lo" (www.recursoshidricos.sp.gov.br). Mais de um século após a inauguração do 1º distrito de esgoto, em 1992, promulgou-se a lei 7.750, que dispõe sobre a política estadual de saneamento de São Paulo, porém ainda hoje vivemos uma situação grave quanto ao tratamento de esgoto doméstico no Estado.

O aporte adicional de matéria orgânica propiciado pelos esgotos modifica o funcionamento básico dos sistemas aquáticos, interferindo na flora e na fauna local (VanderPeek & VanGaans, 1997; Dauba et al., 1997; Noppe et al., 1999; Goni-Urriza et al., 1999; Wass & Leeks, 1999; Naden & Cooper, 1999; Koning & Ross, 1999). Vários estudos realizados na bacia do rio Piracicaba demonstram que a concentração e a variação de gases biogênicos, como oxigênio dissolvido e gás carbônico livre, é totalmente modificada pela carga de esgoto (Martinelli et al., 1999a; Ballester et al., 1999; Daniel et al., 2002). Além dos gases, a distribuição do carbono orgânico dissolvido e particulado também é alterada, aumentando as concentrações dessas formas de carbono e de nitrogênio particulado e inorgânico dissolvido (Martinelli et al., 1999b; Krusche et al., no prelo). Como nitrogênio é um nutriente limitante, esse aporte extra pode causar sérios problemas de eutrofização em reservatórios, como pode ser observado no reservatório de Salto Grande, em Americana (www.cetesb.sp.gov.br). Essas modificações têm o potencial de alterar a distribuição das espécies animais e vegetais e, conseqüentemente, interferir na biodiversidade local. Por exemplo, foi observada uma mudança acentuada na população de macroinvertebrados bentônicos nas áreas mais afetadas da bacia do rio Piracicaba em comparação às áreas mais preservadas (Ometto et al., 2001). Outro fator relevante ligado ao saneamento básico é a saúde pública (www.sabesp.com.br). Para ilustrar a idéia da relevância desse setor, cerca de 70 a 80% dos leitos hospitalares nos países desenvolvidos são ocupados por pacientes com doenças veiculadas pela água (Wurzel, 1993). Benicio & Monteiro (2000) atribuíram a melhoria no suprimento de água, como sendo uma das principais causas do decréscimo de casos de diarréia entre crianças na cidade de São Paulo.

Pelos motivos acima citados, é de suma importância que se conheçam as cargas poluidoras de origem doméstica no Estado de São Paulo. No entanto, somente mais recentemente, os Comitês de Bacias Hidrográficas do Estado de São Paulo realizaram levantamentos precisos sobre as cargas poluidoras de origem doméstica nas Unidades Hidrográficas de Gerenciamentos dos Recursos Hídricos do Estado de São Paulo. Os resultados estão nos Relatórios Iniciais de Situação, denominados Relatórios Zero. Apesar da importância desses relatórios, as informações sobre cada município encontram-se dispersas em cerca de 22 relatórios, os quais nem sempre se encontram em um formato digital prontamente utilizável (pdf), tornando seu manuseio e mesmo a utilização dos dados uma tarefa extremamente árdua. A CETESB, por meio do Relatório de Qualidade das Águas Interiores do Estado de São Paulo ano 2000 (www.cetesb.sp.gov.br) também estimou as cargas poluidoras de origem doméstica para cada município do Estado. Estes municípios foram agrupados conforme as Unidades Hidrográficas de Gerenciamentos dos Recursos Hídricos do Estado de São Paulo. Da mesma forma, esse documento encontra-se disponível num formato digital (pdf) de difícil manuseio e utilização dos dados. Além disso, o documento não especifica como foram feitas as estimativas de carga poluidora, tornando difícil a interpretação. O banco de dados proveniente deste levantamento será de fácil acesso e, também, auxiliará na correlação entre os fatores bióticos e abióticos, levando a um melhor entendimento das alterações ocorridas nos *habitats* e, conseqüentemente, nas comunidades aquáticas.

Sendo assim, o objetivo desse estudo é estimar, a partir de dados populacionais, a carga poluidora doméstica dos 645 municípios que compõem o Estado de São Paulo e, em seguida agrupá-los de tal modo que permitam o cálculo da carga poluidora doméstica das seguintes bacias hidrográficas do Estado: Alto Paranapanema, Aguapeí, Peixe, São José dos Dourados e Turvo. Essas bacias foram selecionadas por serem consideradas regiões importantes quanto à biodiversidade aquática no Estado de São Paulo segundo o programa BIOTA-FAPESP. Além dessas bacias, foram também estimadas as cargas para as bacias dos rios Mogi-Guaçu e Piracicaba. Estas duas bacias recebem uma carga poluidora alta, menor somente que a região metropolitana da cidade de São Paulo.

2. Material e Métodos

A menor unidade territorial de análise considerada neste estudo foi o município, uma vez que os dados sobre população encontravam-se disponíveis somente nesse nível de organização territorial. Os seguintes parâmetros foram retirados da Fundação Seade (www.seade.gov.br): número de habitantes no ano 2000 (P), população urbana no ano 2000 (PU), área do município (A), percentual de esgoto tratado no ano de 1997 (ET), percentual da população do município que foi atendida pela rede sanitária no ano de 1991 (RE). Uma exceção notável nesse procedimento foi feita para o Município de São Paulo. Devido à sua grande população, esse município tem um peso importante em relação ao restante do Estado.

Provavelmente por engano, no banco de dados do SEADE, o percentual de esgoto tratado no ano de 1997 era de 100%. Por acharmos muito elevada essa cifra, fizemos várias consultas e chegamos à conclusão que o percentual de esgoto tratado nesse Município foi de no máximo 10%, valor que foi adotado nesse estudo. Em seguida, conferimos, através de consultas, a percentagem de esgoto tratado dos 20 municípios mais poluidores, tentando evitar enganos como o constatado para o Município de São Paulo.

Com os parâmetros citados acima foram calculadas as seguintes variáveis:

Taxa de urbanização (%) Indica o percentual da população que vive em centros urbanos em relação à população total do município. Foi obtida pela seguinte equação:

$$TU(\%) = \frac{PU}{P} \cdot 100 \quad (1)$$

Densidade demográfica (habitantes.km^{-2}) – Indica o número de habitantes do município pela unidade de área. Foi obtido pela seguinte equação:

$$D = \frac{P}{A} \quad (2)$$

Volume de esgoto gerado (m^3.dia^{-1}) – É o volume de esgoto gerado por habitante por dia. Foi obtido pela seguinte equação:

$$VE = PU \cdot \frac{RE}{100} \cdot f1 \quad (3)$$

onde: *f1* é a produção média diária de esgoto por habitante (0,180 m^3/dia).

Volume de esgoto tratado (m^3.dia^{-1}) – É o volume de esgoto gerado que sofre algum tipo de tratamento. Foi obtido pela seguinte equação:

$$VET = VE \cdot \frac{ET}{100} \quad (4)$$

Volume de esgoto não tratado (m^3.dia^{-1}) – É o volume de esgoto gerado que não é tratado. Foi obtido pela seguinte equação:

$$VENT = VE - VET \quad (5)$$

Carga poluidora domiciliar potencial (kgDBO.dia^{-1}) – É a carga de esgoto doméstico gerada pelos habitantes. Classicamente é expressa em massa de DBO pela unidade de tempo. DBO é a abreviatura de demanda biológica de oxigênio e representa a atividade metabólica requerida para mineralizar uma carga orgânica. Em outras palavras, é a quantidade de oxigênio utilizada para mineralizar uma certa carga orgânica. Desse modo é proporcional a quantidade de carbono orgânico que é lançada em um corpo receptor:

$$CPDP = P \cdot RE \cdot f2 \quad (6)$$

onde: *f2* é a produção média diária de esgoto por habitante, expressa em DBO (0,054 kg de DBO.dia^{-1}.habitante^{-1}).

Carga poluidora domiciliar remanescente (kgDBO.dia^{-1}) – É a carga de esgoto que efetivamente foi lançada em algum corpo hídrico. Portanto, é a diferença entre a carga poluidora potencial e a carga que foi tratada. Foi obtida pela seguinte equação:

$$CPDR = CPDP \cdot (1 - \frac{ET}{100}) \cdot \frac{ef}{100} \quad (7)$$

onde: *ef* é a eficiência do sistema de tratamento de esgoto empregado. A seguintes eficiências foram consideradas: lagoa de estabilização – 80%, lagoa facultativa - 80%, lagoa anaeróbica - 85%, fossa-filtro - 70% e gradeamento primário - 5%.

Carga equivalente de carbono (kgC.dia^{-1}) – É a carga poluidora domiciliar remanescente expressa em massa de carbono em vez de massa de DBO. A conversão de DBO para carbono foi feita utilizando-se seguinte equação, proposta por Fadini & Jardim (Fadini & Jardim, dados não publicados):

$$CEC = 0{,}402 \cdot CPDR \quad (8)$$

Carga equivalente de nitrogênio (kgN.dia^{-1}) – É a carga de nitrogênio gerada por habitante por dia. Segundo Meybeck (1982), cada habitante gera em média 3,3 kgN.dia^{-1}. Foi obtida pela seguinte equação:

$$CEN = PU \cdot (1 - \frac{ET}{100}) \cdot 3{,}3 \quad (9)$$

O agrupamento dos municípios por bacia foi feito a partir das informações obtidas nos Relatórios Zero. Para efeito de estimativa de cargas orgânicas domiciliares foi consultado nos respectivos Relatórios Zero o corpo hídrico e, consequentemente, a bacia hidrográfica que cada sede de município lançava seus esgotos. A somatória da carga de cada município que compunha uma determinada bacia hidrográfica constituiu-se na carga total daquela determinada bacia. Nesse estudo, foram consideradas as seguintes bacias hidrográficas: Alto Paranapanema, subdividida nas bacias dos rios Itapetininga, Paranapanema, Apiaí-Guaçu e Taquari, além das bacias dos rios do Peixe, Aguapeí, São José dos Dourados, Turvo, Mogi-Guaçu e Piracicaba (Fig. 1).

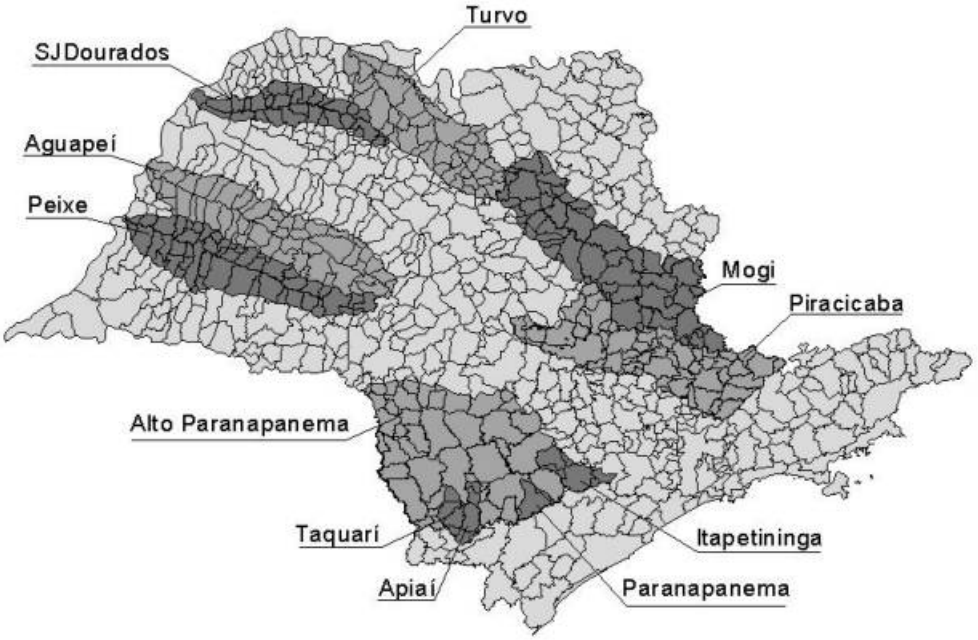


Figura 1. *Localização das áreas de estudo (bacias hidrográficas) no estado de São Paulo.*

Os mapas mostrados no presente trabalho foram gerados a partir de duas principais fontes de informação: o banco de dados do Seade (www.seade.gov.br) e a malha digital municipal do Brasil (IBGE, 2000). O mapa do Estado de São Paulo, formado por 645 municípios, foi separado do mapa municipal do Brasil através do uso do software Arcview 3.1 (ESRI, 1996). Com a planilha de dados já elaborada, procedeu-se a adição desta planilha eletrônica junto ao arquivo digital da malha municipal do Brasil, por meio do software Arcview (comando "join tables"). O Arcview permite a manipulação da legenda, bem como a reordenação dos dados conforme os objetivos de elaboração dos mapas. Sendo assim, após essa etapa, procedeu-se a manipulação dos dados para obter-se os mapas de interesse. A delimitação da área de drenagem de cada uma das bacias estudadas também foi feita através do uso do Arcview. Utilizando-se imagens de satélite georreferenciadas como imagem de fundo, analisou-se os divisores de água ao longo de cada bacia e realizou-se a digitalização de cada polígono. Posteriormente, criou-se o "layer" referente à área de drenagem da bacia. Este procedimento foi adotado para cada uma das bacias estudadas no presente trabalho. Em seguida, fez-se a intersecção entre os "layers" da malha municipal do Estado de São Paulo e cada uma das bacias, a fim de gerar um novo arquivo que corresponde à malha municipal que está inserida exatamente dentro da bacia de drenagem.

2.1. Incertezas associadas às estimativas

A maioria dos parâmetros estimados nesse estudo foi baseada em dados de censos demográficos. Portanto, existem erros inerentes a tais estimativas. Os dados de nível de atendimento de rede coletora de esgoto são referentes ao ano de 1991. Portanto, são dados relativamente antigos que, em alguns casos, já foram modificados. O ideal seria uma consulta a cada um dos 645 municípios do Estado, o que seria uma tarefa para os organismos estaduais e federais, fugindo assim do escopo desse trabalho. Para o cálculo de volume de esgoto e para as cargas domiciliares utilizam-se constantes que multiplicadas pelo número de habitantes resultam nos parâmetros mencionados. Portanto, as constantes são valores médios que não levam em conta, por exemplo, particularidades regionais. Outra fonte de incerteza é o tipo de tratamento de esgoto que cada município emprega e qual a eficiência de cada tipo de tratamento. Seria inviável buscar esse tipo de informação em cada município que têm algum tipo de tratamento de esgoto. Portanto, foram empregadas eficiências médias encontradas na literatura.

Quanto ao trabalho de agrupamento dos municípios

por bacias hidrográficas, a maior fonte de incerteza foi quanto àqueles municípios que lançam seus esgotos em duas bacias distintas. É extremamente difícil saber o percentual de lançamento em cada bacia. Na maioria das vezes foram consultados os Relatórios Zero e em alguns casos, como o de Campinas, o Departamento de Águas e Energia Elétrica do Estado de São Paulo (DAEE). Outro aspecto importante é o não georeferenciamento dos pontos de lançamento de esgoto domiciliar. Apenas sabemos que uma determinada cidade lança uma certa quantidade de esgoto, mas não temos a longitude e a latitude do ponto de lançamento. Esse fato faz com que nossos mapas sejam apresentados em nível de município e não em relação a uma determinada coordenada geográfica.

3. Resultados

3.1. O Estado de São Paulo

O Estado de São Paulo com área de aproximadamente 250 mil km^2 totalizava uma população de cerca de 37 milhões de habitantes no ano 2000 (www.seade.gov.br). Quanto à área ocupada pelos municípios paulistas, a maioria deles (65%) fica entre 100 e 500 km^2. Somente 10% dos municípios têm áreas menores que 100 km^2 e, somente 6%, maiores que 1000 km^2 (Fig. 2). Quase a metade dos municípios paulistas têm uma população menor que 10 mil habitantes e cerca de 80% dos municípios têm uma população maior que 50 mil habitantes (Fig. 3). Os municípios com maior população concentram-se na parte leste do Estado, especialmente na região sudeste (Fig. 3a). A maioria dos municípios (70%) tem densidades populacionais variando entre 10 e 100 hab.km^2. Somente 6% tem uma densidade populacional menor que 10 hab.km^{-2} e somente 25% acima de 100 hab.km^{-2} (Fig. 4). As maiores densidades populacionais foram observadas nos municípios de maior população e também se concentram na região sudeste do Estado (Fig. 3b). Finalmente, a maioria da população concentra-se em centros urbanos. Somente cerca de 20% dos municípios têm uma taxa de urbanização menor que 70%. Conseqüentemente, 80% dos municípios têm uma taxa de urbanização acima de 70%, sendo que em 32% dos municípios a taxa de urbanização é maior que 90% (Fig. 5). A taxa de urbanização de todo o Estado de São Paulo é de cerca de 93% (www.seade.gov.br). Novamente, os municípios com maiores taxas de urbanização concentram-se na porção leste do Estado, especialmente na região sudeste (Fig. 3c).

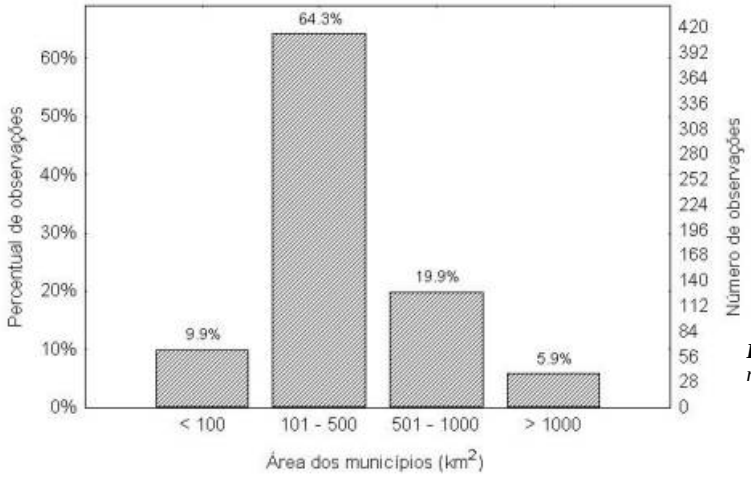


***Figura 2**. Relação percentual das áreas ocupadas pelos municípios.*

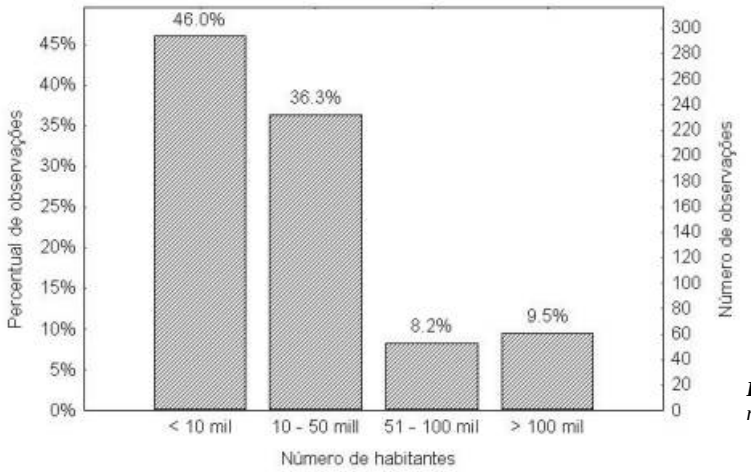


***Figura 3**. Relação percentual do número de habitantes dos municípios*

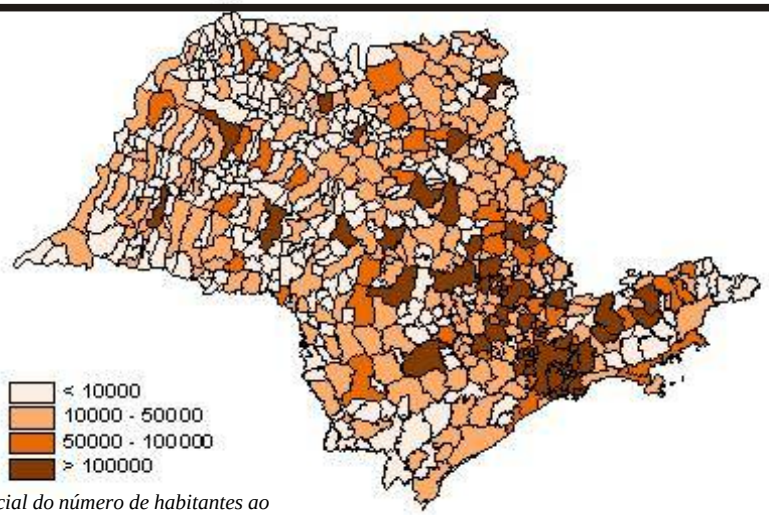


***Figura 3a**. Distribuição espacial do número de habitantes ao longo do estado de São Paulo.*

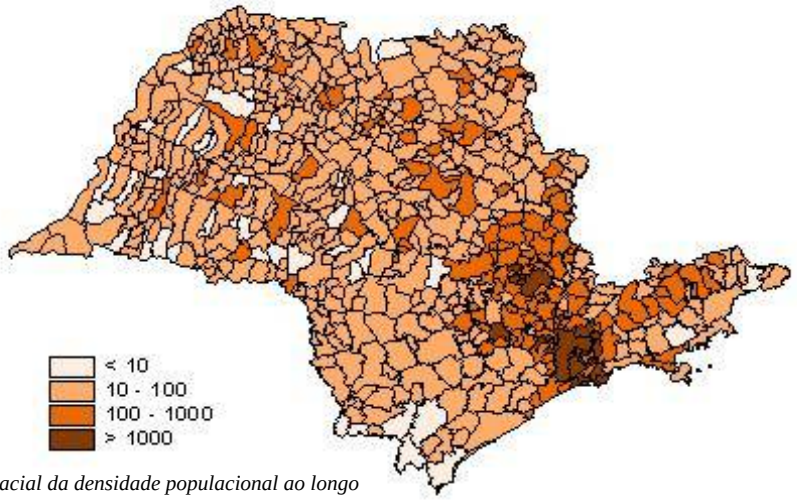


***Figura 3b.** Distribuição espacial da densidade populacional ao longo do estado de São Paulo.*

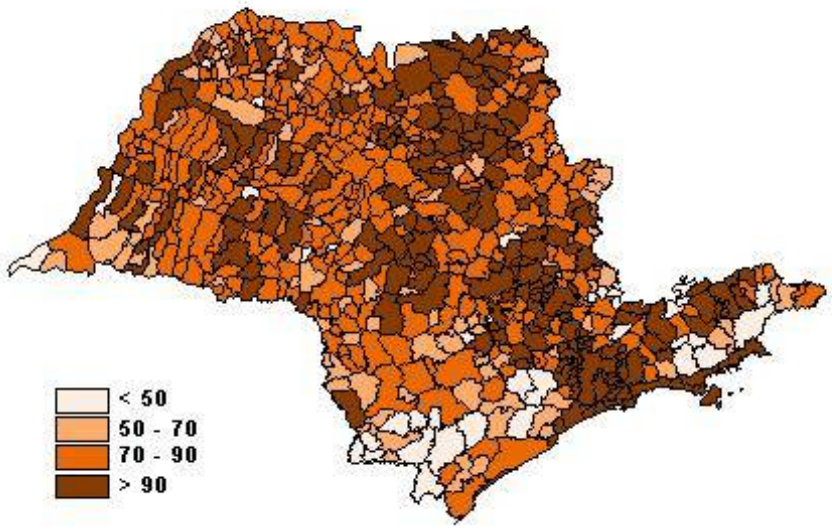


***Figura 3c**. Distribuição espacial da taxa de urbanização nos municípios ao longo do estado de São Paulo.*

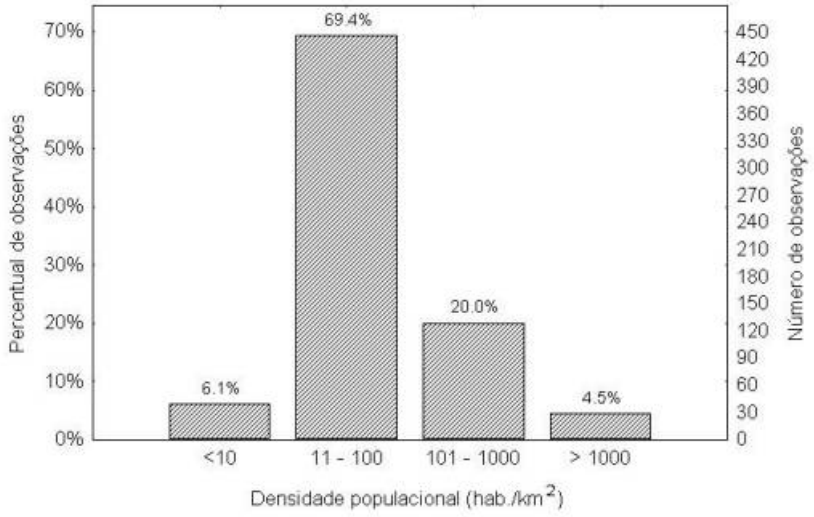


Figura 4. *Relação percentual da densidade populacional dos municípios.*

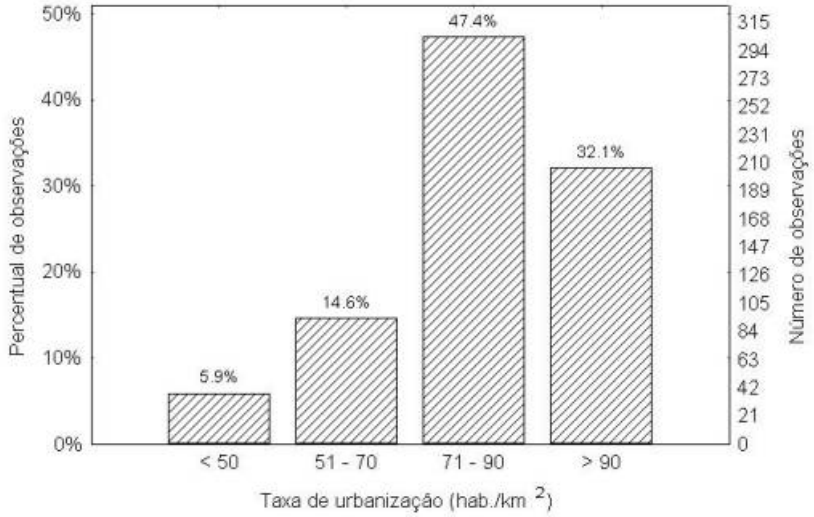


Figura 5. *Relação percentual da taxa de urbanização dos municípios*

A percentagem de atendimento, ou seja, a percentagem da população urbana que é servida com rede de esgoto é bastante significativa (Fig. 6). Aproximadamente 50% dos municípios do Estado têm um nível de atendimento acima de 90%, sendo que para todo o Estado, este é de aproximadamente 80%. Os municípios com maiores níveis de atendimento concentram-se particularmente na região nordeste do Estado (Fig. 7a). Por outro lado, em cerca de 40% dos municípios do Estado não há nenhum tratamento prévio do esgoto e, em quase 50%, mais de 90% da carga de esgoto doméstico é tratada (Fig. 8). Dos municípios que tratam 100% de seus esgotos domésticos, cerca de 70% são pequenos municípios com uma população menor que 10 mil habitantes (Fig. 9). Somente 3% dos municípios com uma população maior que 100 mil habitantes tratam integralmente seus esgotos. Duas regiões do Estado se destacam quanto à percentagem de esgoto tratado: a região oeste e a região sul sudeste (Fig. 7b).

Em termos de volume de esgoto, considerando-se todo o Estado, são gerados quase cinco milhões de m^3, sendo que somente a metade sofre algum tipo de tratamento. Em função da população, o total potencial de carga poluidora domiciliar do Estado de São Paulo é de 1,5 milhões $kgDBO.dia^{-1}$. Dentre os municípios, somente 16% geram uma carga domiciliar potencial menor que 100 $kgDBO.dia^{-1}$ (Fig. 10). Mais da metade dos municípios geram uma carga entre 100 e 1000 $kgDBO.dia^{-1}$ e cerca de 30% geram uma carga acima de 1000 $kgDBO.dia^{-1}$. A carga domiciliar potencial concentra-se principalmente na região de maior população, uma vez que a sua estimativa é baseada principalmente no número de habitantes (Fig. 7c). Como cerca de 17% do total de volume de esgoto doméstico do Estado de São Paulo sofre algum tipo de tratamento, o total da carga domiciliar remanescente foi cerca de 1,24 milhões de $kgDBO.dia^{-1}$, sendo que em cerca de 40% dos municípios a carga remanescente foi menor que 100

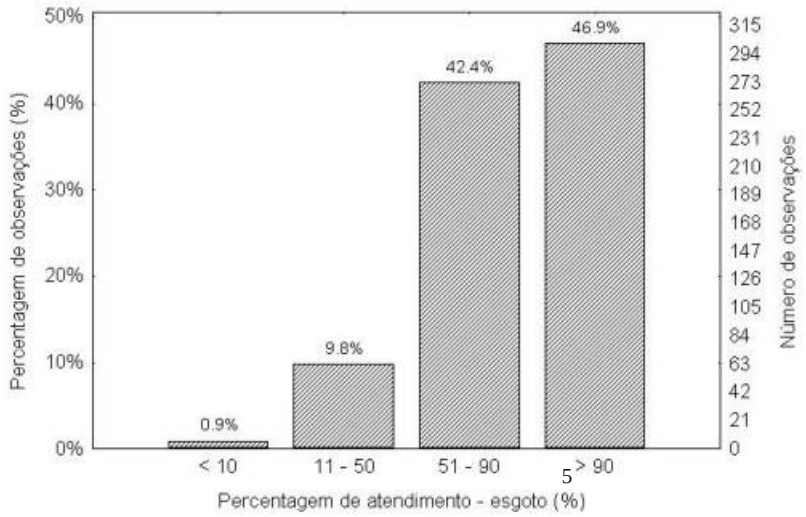


***Figura 6**. Relação percentual da população que é servida com rede de esgoto nos municípios*

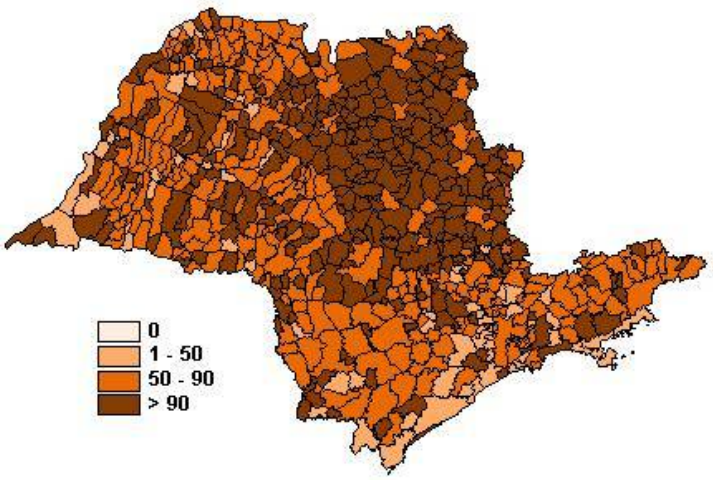


***Figura 7a.** Distribuição espacial da população que é servida com rede de esgoto nos municípios.*

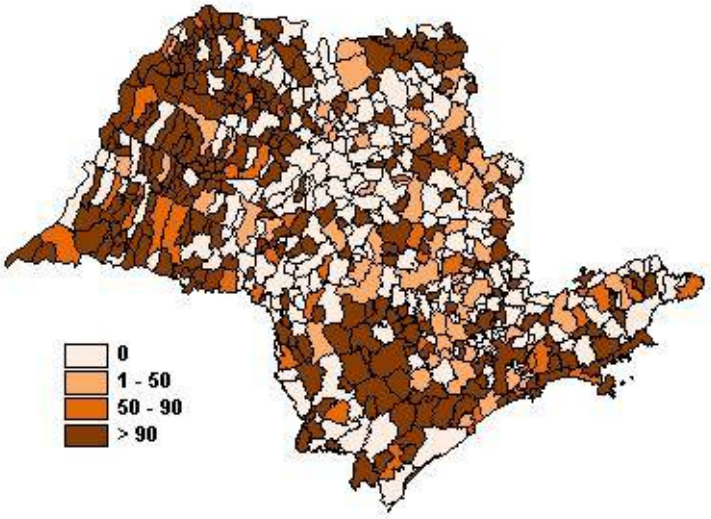


***Figura 7b**. Distribuição espacial da porcentagem de esgoto tratado nos municípios.*

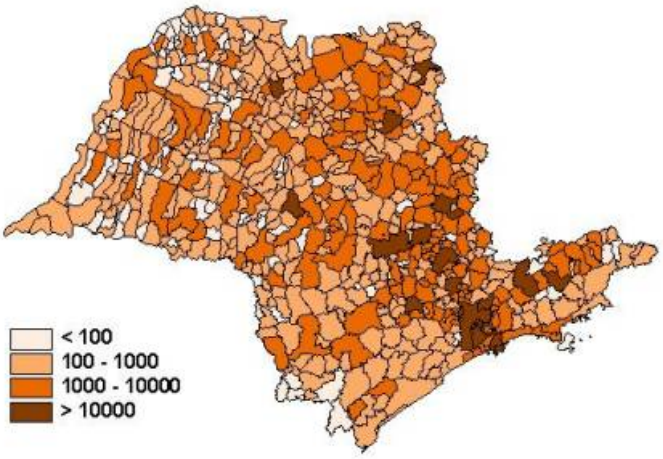


***Figura 7c**. Distribuição espacial da carga poluidora domiciliar potencial nos municípios*

Carga domiciliar remanescente (kgDBO/dia)

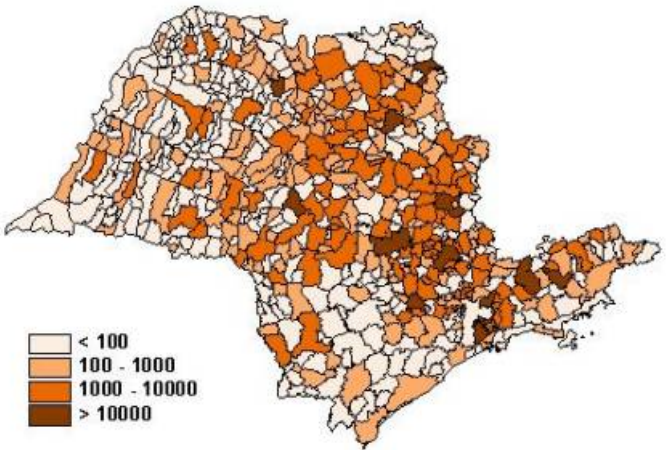


***Figura 7d.** Distribuição espacial da carga poluidora domiciliar remanescente nos municípios.*

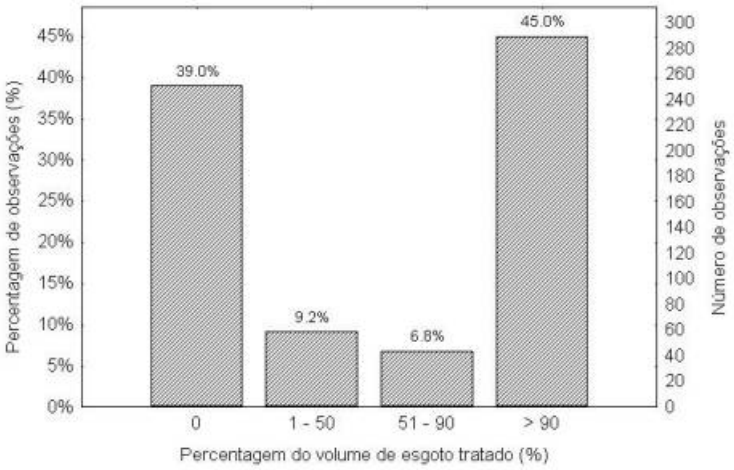


***Figura 8**. Relação percentual do volume de esgoto tratado nos municípios.*

kgDBO.dia^{-1} e em 38% variou de 101 a 1000 kgDBO.dia^{-1} (Fig. 11). Cerca de 20% dos municípios possuem uma carga acima de 1000 kgDBO.dia-1. Somente 30 municípios são responsáveis por cerca de 78% da carga domiciliar remanescente em todo o Estado (Fig. 12). A carga domiciliar remanescente leva em conta o percentual de esgoto tratado. Como os municípios mais populosos do Estado tratam um baixo volume de seus esgotos, a carga remanescente também concentra-se nos municípios mais populosos, os quais concentram-se na região leste do Estado, especialmente próximos à cidade de Piracicaba e ao longo do vale do rio Paraíba (Fig. 7d). Como a carga equivalente de carbono é convertida por uma equação de reta da carga domiciliar poluidora remanescente, a freqüência dos valores foi muito similar entre as mesmas (Figs. 13 e 13a). Cerca de 90% dos municípios apresentaram uma carga de carbono menor que 1000 kgC.dia^{-1}. A carga equivalente de nitrogênio também teve uma distribuição semelhante às outras duas cargas discutidas anteriormente (Figs. 14 e 14a). Da mesma forma, a grande maioria dos municípios teve carga menor que 1000 kgN.dia^{-1}.

3.2. As bacias hidrográficas

Os dados foram agrupados por bacias hidrográficas, que por sua vez foram selecionadas de acordo com o interesse científico que temos nessas bacias. A bacia do rio Piracicaba é a mais populosa, com aproximadamente 3,4 milhões de habitantes e, a menos populosa, é a do Paranapanema (Tab. 1). As bacias do Piracicaba, Mogi-Guaçu, Turvo e Peixe têm uma taxa de urbanização acima de 90%, similar à do Estado de São Paulo. Enquanto as sub-bacias do Alto Paranapanema - Apiaí, Itapetininga, Paranapanema e Taquari - têm as menores taxas de urbanização, variando de 64% a 82% (Tab. 1). Intermediariamente, as bacias do Aguapeí e São José dos Dourados, têm uma taxa de urbanização de 89% e 85%, respectivamente. A maior densidade demográfica foi observada na bacia do rio Piracicaba, 341 hab/km^2, correspondente a cerca de duas vezes a densidade média do Estado de São Paulo (Tab. 1) As densidades demográficas das bacias do Mogi, Peixe e Turvo foram cerca de 3 vezes menores que as da bacia do rio Piracicaba (Tab. 1). Os restantes das bacias, especialmente as sub-bacias do Alto Paranapanema (Tab. 1), têm densidades ainda menores que

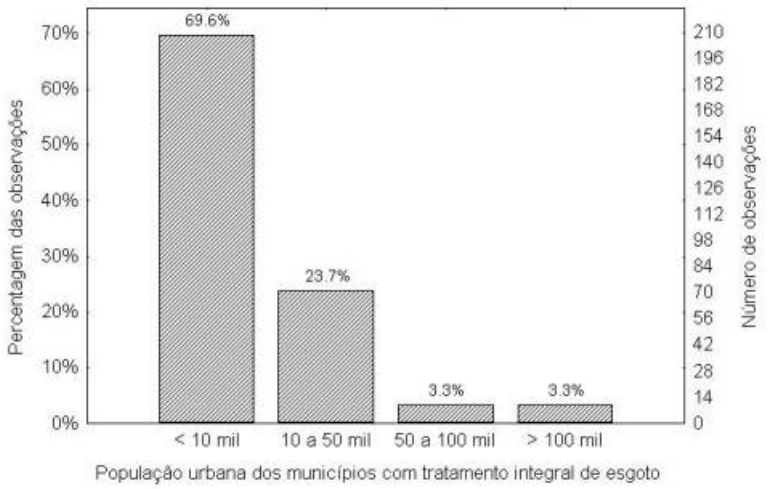


***Figura 9**. Relação percentual dos municípios que possuem tratamento integral de esgoto.*

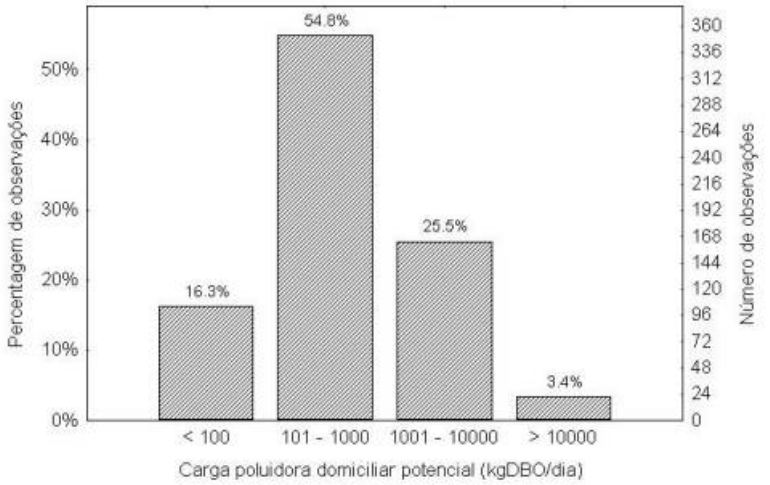


***Figura 10**. Relação percentual da carga poluidora domiciliar potencial nos municípios.*

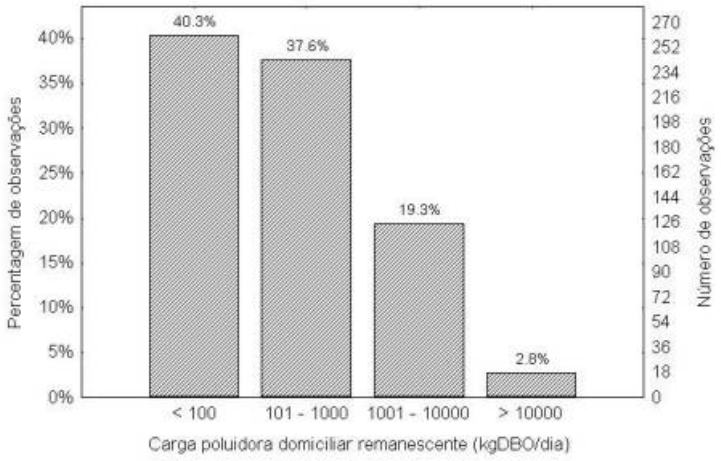


Figura 11. *Relação percentual da carga poluidora domiciliar remanescente nos municípios.*

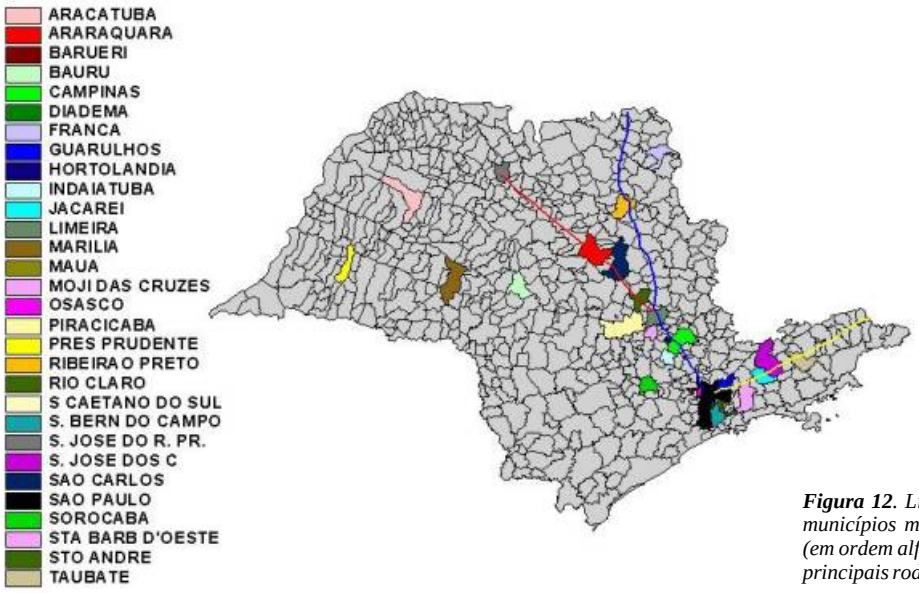


Figura 12. *Listagem e respectiva localização dos 30 municípios mais poluidores do estado de São Paulo (em ordem alfabética) e também disposição de três das principais rodovias que cortam o estado.*

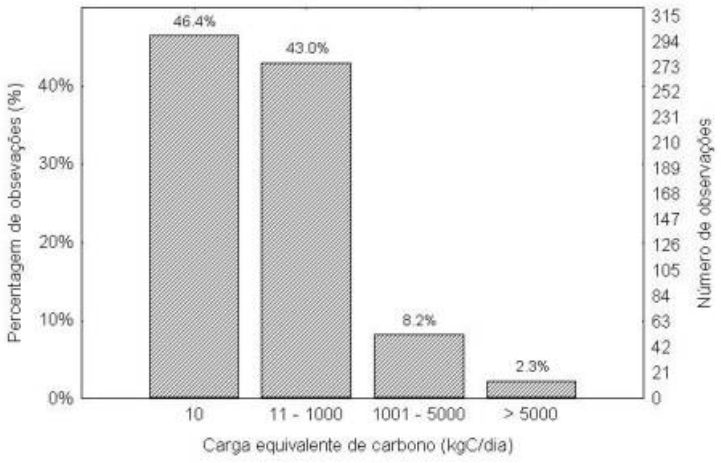


Figura 13. *Relação percentual da carga equivalente de carbono nos municípios.*

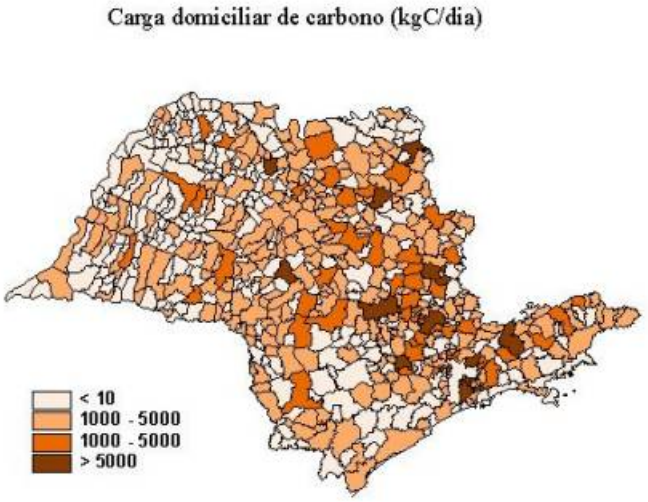


Figura 13a. *Distribuição espacial da carga domiciliar de carbono nos municípios*

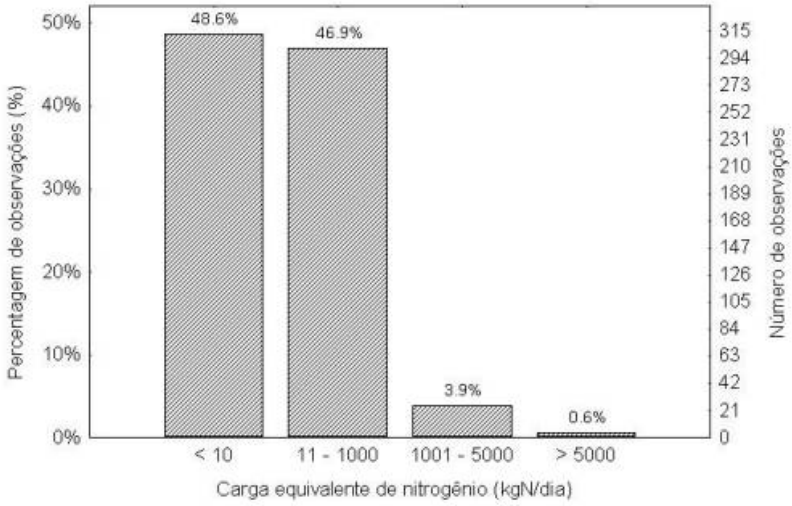


Figura 14. *Relação percentual da carga equivalente de nitrogênio nos municípios.*

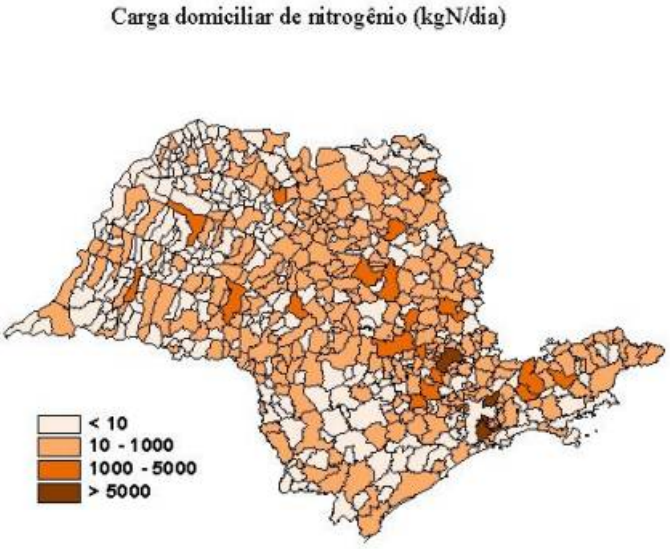


Figura 14a. *Distribuição espacial da carga domiciliar de nitrogênio nos municípios*

as do Piracicaba. O nível de atendimento, ou seja, o percentual de residências servidos com rede coletora de esgoto, assim como em todo o Estado (média de 80%), é bastante elevado (Tab.1). O menor nível de atendimento foi observado na bacia do rio Taquari, com apenas 53%. Todas as outras bacias têm um atendimento igual ou superior a 80%, com exceção da bacia do rio Apiaí, com atendimento de 75%. Por outro lado, a porcentagem de esgoto tratado é, em modo geral, muito baixa, especialmente nas bacias mais populosas, como a do Piracicaba e Mogi (Tab. 1). Conseqüentemente, esse fato, aliado ao elevado número de habitantes, faz com que a carga domiciliar potencial seja próxima da remanescente e especialmente alta na bacia do Piracicaba, sendo seguida pelas bacias do Mogi e do Turvo (Tab. 1). Seguem-se a essas bacias, as bacias dos rios do Peixe e Aguapeí e, com cargas bem menores, as demais bacias (Tab.1).

A carga equivalente de carbono pode ser comparada com a carga de carbono orgânico dissolvido do rio principal de cada bacia em seu ponto mais a jusante possível. Com dados obtidos junto ao projeto BIOTA/FAPESP (proc. 99/05279-4) e utilizando-se as descargas médias fornecidas pelo DAEE, foram calculadas as cargas de carbono orgânico dissolvido no rio principal (carga fluvial) das bacias em estudo (Tab. 1). Nas bacias dos rios Piracicaba e Turvo, a carga domiciliar remanescente já atingiu cerca da metade da carga fluvial (Tab. 1). Nas bacias dos rios Mogi, Peixe, Apiaí e Taquari, a carga domiciliar variou de 20% a 30% da carga fluvial (Tab.1). Por outro lado, na bacia do rio Paranapanema a carga domiciliar chegou somente a 2% da carga fluvial, enquanto que nas bacias do Itapetininga, Aguapeí e São José dos Dourados a carga domiciliar variou entre 10% e 15% da carga fluvial (Tab. 1).

	Piracicaba	Mogi	Turvo	Peixe	Aguapeí	SJDourados	Itapetininga	Apiaí	Taquari	Paranapanema	ESP
Número de habitantes	3.406.561	1.283.114	869.857	791.262	587.425	206.056	179.568	145.731	111.224	77.427	36.909.200
População Urbana	3.222.223	1.167.129	796.511	725.402	523.471	175.856	146.873	93.216	73.685	54.468	34.472.706
Taxa de urbanização	95	91	92	92	89	85	82	64	66	70	93
Área (km^2)	11.538	13.314	11.497	12.976	12.235	5.785	3.384	4.424	2.943	2.551	248.600
Densidade demográfica ($hab.km^{-2}$)	341	96	84	110	74	61	58	34	38	31	148
Percentagem de esgoto tratado (%)	12	20	18	29	36	63	86	22	11	97	17
Cobertura da rede sanitária (%)	84	96	93	80	84	80	81	75	53	80	80
Volume de esgoto gerado ($m^3.dia^{-1}$)	384.818	200.681	145.860	72.760	53.335	25.315	21.473	12.635	10.621	7.878	4.979.884
Volume de esgoto tratado ($m^3.dia^{-1}$)	37.825	32.070	20.817	16.780	15.392	12.797	14.838	2.174	974	5.994	835.538
Carga poluidora domiciliar potencial ($kgDBO.dia^{-1}$)	134.493	60.204	40.108	21.828	15.555	7.595	6.442	3.790	3.186	2.363	1.493.965
Carga poluidora domiciliar remanescente ($kgDBO.dia^{-1}$)	121.947	50.584	34.563	16.794	10.937	3.756	1.991	3.138	2.894	565	1.243.304
Participação em relação ao Estado (%)	9.8	4.1	2.8	1.4	0.9	0.3	0.2	0.3	0.2	0.05	100.0
Carga equivalente remanescente de carbono ($kgC.dia^{-1}$)	49.023	20.335	13.824	6.751	4.397	1.510	800	1.262	1.163	227	366.796
Carga equivalente remanescente de N ($kgN.dia^{-1}$)	21.957	8.066	6.019	3.989	2.884	468	147	498	472	11	152.766
Descarga média no ponto mais a jusante da bacia ($m^3.s^{-1}$)	142.00	266.00	99.92	75.76	87.12	30.75	20.15	13.09	10.30	20.20	
Carga COD no ponto mais a jusante da bacia ($kgC.dia^{-1}$)	88.425	75.449	30.548	31.598	36.246	9.782	7.629	4.067	3.375	11.806	
IQA no ponto mais a jusante da bacia	40	62	66	59	68	67			53	78	

***Tabela 1**. Parâmetros agrupados por bacias hidrográficas abordadas nesse estudo. Dados de descarga foram obtidos junto à base de dados do DAEE (www.daee.sp.gov.br) e são valores médios referentes as séries históricas de cada ponto de medida. O IQA é o índice de qualidade de água para o ano 2000 estimado pela CETESB (www.cetesb.sp.gov.br) e representa a média das coletas feitas pela CETESB nos meses de fevereiro, abril, junho, agosto, outubro e dezembro. A carga de COD refere-se à carga de carbono orgânico dissolvido e foi obtida pelo produto da descarga média pela concentração média de COD obtida por Martinelli (dados não publicados) nos mesmos pontos em que foram medidas as descargas durante o ano de 2001 (coletas mensais).*

4. Discussão

4.1. Comparações com outras estimativas

Além das estimativas de carga poluidora domiciliar feitas nesse estudo, duas outras estimativas similares foram feitas pelo Sistema Integrado de Gerenciamento de Recursos Hídricos do Estado de São Paulo (SIGRH), baseando-se em informações obtidas nos Relatórios Zero de cada Unidade Hidrográfica de Gerenciamento de Recursos Hídricos e na CETESB (Tab. 2). A estimativa neste estudo foi realizada considerando-se a bacia hidrográfica, enquanto que, as duas estimativas citadas anteriormente, consideraram as Unidades Hidrográficas de Gerenciamento de Recursos Hídricos do Estado de São Paulo (www.sigrh.sp.gov). Essas Unidades geralmente são maiores que as bacias hidrográficas. Assim, por exemplo, a Unidade 5 engloba não somente a bacia do rio Piracicaba, mas também as bacias dos rios Capivari e Jundiaí. A Unidade 15 engloba a bacia do rio Turvo e alguns outros pequenos rios que deságuam no rio Grande. Enquanto nesse estudo as bacias dos rios Itapetininga, Apiaí, Taquari e Paranapanema foram tratados separadamente, o SIGRH considera todos esses rios como parte da Unidade 14, denominada Alto Paranapanema. Em outras Unidades, a área da bacia é próxima ou igual à área da Unidade, como é o caso das bacias do Mogi, Peixe, Aguapeí e São José dos Dourados. Nas quatro bacias citadas, as estimativas potencial e remanescente foram similares entre as três

	Potencial (KgDBO.dia^{-1})			Remanescente (KgDBO.dia^{-1})		
	Este estudo	SIGRH	CETESB			
Piracicaba	134.493	194.73	219.922	121.947	172.728	190.097
Mogi	60.204	58.49	63.636	50.584	52.376	52.957
Turvo	40.108	50.703	54.805	34.563	42.184	47.006
Peixe	21.828	18.723	20.029	16.794	13.481	14.280
Aguapeí	15.554	15.076	16.086	10.937	9.482	9.098
SJDourados	7.594	9.273	9.818	3.756	4.044	5.274
Itapetininga	6.441			1.991		
Apiaí	3.790			3.138		
Taquari	3.186			2.894		
Paranapanema	2.363			565		
Estado de São Paulo	1.493.965	1.713.190	384.296	1.243.303	1.290.582	318.712

***Tabela 2**. Comparação da carga poluidora domiciliar potencial e remanescente estimada nesse estudo, pelo Sistema Integrado de Gerenciamento Hidrológico da Secretaria de Recursos Hídricos do Estado de São Paulo (www.sigrh.sp.gov.br) e pela CETESB (www.cetesb.br).*

fontes de estimativa (Tab. 2). A maior diferença foi encontrada na bacia do rio São José dos Dourados, onde a estimativa feita nesse estudo foi sempre menor que as estimativas feitas pelo SIGRH e pela CETESB (Tab. 2). Talvez essa diferença seja pela não inclusão, nas nossas estimativas, dos municípios localizados na região noroeste da Unidade, os quais não pertencem à bacia hidrográfica do São José dos Dourados, mas sim à bacia do ribeirão Ponte Pensa. Em outras bacias, onde a área da Unidade é maior que a área da bacia, as estimativas feitas nesse estudo foram, obviamente, sempre menores que as estimativas feitas pelas outras duas fontes (Tab. 2). Apesar de algumas estimativas terem sido similares entre si, não foram exatamente iguais (Tab. 2). Provavelmente, essas diferenças estejam relacionadas, principalmente, ao volume de esgoto que é efetivamente tratado, ao tamanho da população servida com rede de esgoto e, finalmente, à eficiência adotada para cada tipo de tratamento de esgoto.

A recém lançada Pesquisa Nacional de Saneamento Básico 2000, representa outra fonte de informações sobre saneamento (www.ibge.gov.br). Dois parâmetros importantes levantados por essa fonte foram o volume de esgoto coletado pela rede e o volume de esgoto tratado em cada município. Essas informações foram obtidas por meio de questionários enviados às instituições responsáveis por esses serviços nos municípios (www.ibge.gov.br). No formulário denominado "bloco 05", ítem 05, encontra-se a seguinte pergunta: "qual o volume de esgoto coletado pela rede no distrito em m^3.dia^{-1}?". No "bloco 06", ítem 01 pergunta-se sobre a existência de tratamento de esgoto. Em caso afirmativo, no ítem 02 encontra-se a seguinte pergunta: "qual o volume de esgoto tratado no distrito em m^3.s^{-1}?". Lembrando que a menor unidade territorial utilizada pelo IBGE é o distrito e a soma de um ou mais distritos formam o município. A estimativa do volume de esgoto coletado feita nesse estudo foi semelhante àquela feita pelo IBGE. Nesse estudo estimamos um total coletado de 3.983.907 m^3.dia^{-1}, sendo esse número obtido pelo produto do total de esgoto gerado no Estado (4.979.884 m^3.dia^{-1}) pela percentagem média que é coletada no Estado (80%) (Tab.1). A a estimativa do IBGE foi de 4.558.345 m^3.dia^{-1}. Por outro lado, a estimativa de volume de esgoto tratado, feita pelo IBGE, alcançou cerca de 40% do esgoto gerado, enquanto, nesse estudo, a percentual de esgoto tratado no Estado não passou de 17%. Torna-se difícil explicar essa discrepância. Como nosso dado sobre percentual de esgoto tratado refere-se ao ano de 1997 e o levantamento do IBGE refere-se ao ano 2000, provavelmente houve uma melhora muito significativa no volume de esgoto tratado no Estado de São Paulo, passando de 17% para 40% em apenas 3 anos. Por outro lado, basta um município populoso super estimar o volume de esgoto tratado para aumentar de maneira desproporcional o volume de esgoto tratado. Por exemplo, para o munícipio de São Paulo, o mais populoso do Estado, adotamos um percentual de tratamento de esgoto de 10%, enquanto no levantamento feito pelo IBGE, comparando-se o volume de esgoto coletado e tratado, chega-se a um percentual de tratamento próximo a 65% (www.ibge.gov.br).

4.2. Os municípios mais poluidores do Estado de São Paulo

Apesar da preocupação histórica do governo paulista com saneamento básico, chegamos ao século XXI com graves problemas. Por um lado, praticamente 76% de todo esgoto domiciliar gerado no Estado é recolhido por redes de esgoto. Por outro lado, somente cerca de 17% do volume

gerado no Estado sofre algum tipo de tratamento. Considerando-se a população total de cada município (rural + urbana), o percentual de esgoto tratado cai para 15%. Como uma pequena parte do esgoto produzido é tratado, a carga poluidora remanescente é próxima da carga poluidora potencial e ambas são uma função direta do número de habitantes que vivem principalmente nos grandes centros urbanos. Assim, não é surpreendente que somente 30 municípios (Fig. 12), os quais congregam 58% da população do Estado, são responsáveis por cerca de 70% da carga domiciliar poluidora remanescente. Somente a região da Grande São Paulo congrega nove municípios, responsáveis por 48% da carga remanescente de todo o Estado. Uma segunda região preocupante é a Unidade Hidrográfica de Gerenciamento Piracicaba, Capivari e Jundiaí, onde estão sete dos 30 municípios mais poluidores do Estado. Desses 30 municípios, a menor população encontra-se em Itu com cerca de 135.000 habitantes e a maior em São Paulo, em torno de 10 milhões de habitantes. No entanto, a maioria dos municípios (60%) tem uma população menor que 320 mil habitantes e 80% têm uma população menor que 500 mil habitantes. É interessante notar que os municípios mais poluidores se congregam ou ao redor do município de São Paulo ou ao longo de uma importante rodovia do Estado. Por exemplo, os municípios de Jacareí, São José dos Campos e Taubaté situam-se ao longo da BR-116, ou via Dutra. Já os municípios de Campinas, Hortolândia, Santa Bárbara d'Oeste, Limeira e Ribeirão Preto ficam na região da Rodovia Anhanguera. Ao longo da Rodovia Washington Luís situam-se os municípios de Rio Claro, São Carlos, Araraquara e São José do Rio Preto. Finalmente, Bauru e Araçatuba situam-se ao longo da Rodovia Marechal Rondon. Outra característica interessante desse conjunto de municípios, é que os mesmos são responsáveis por quase 80% do ICMS[1] arrecadado em 1999 gerado pelo Estado de São Paulo. Dos 30 municípios, 23 foram classificados pelo IPRS de 1997 (Índice Paulista de Responsabilidade Social) índice composto a partir de indicadores de riqueza, longevidade e escolaridade (efinição dada pelo SEADE: www.seade.gov.br). Nos municípios pertencentes ao Grupo 1, denominados "municípios-pólo". Nestes, a longevidade média é ligeiramente superior à média do Estado e os níveis médios de riqueza e escolaridade são superiores aos estaduais. Em todo o Estado, 83 municípios foram classificados dessa forma, sendo que desse total, 23 são os maiores poluidores. Portanto, apesar de serem considerados "desenvolvidos" pelos órgãos estaduais, o saneamento básico nesses municípios ainda é realmente precário; talvez porque saneamento básico não faça parte da definição de "desenvolvimento". O fato de termos encontrado uma correlação altamente significativa entre a carga poluidora domiciliar remanescente e o ICMS dos municípios ($r = 0.80$, $P<0,01$) e também entre o volume de esgoto não tratado e o mesmo ICMS ($r = 0,80$, $P<0,01$), atesta que a riqueza gerada não é de forma alguma aplicada em saneamento. Dos 30 municípios considerados nessa análise, 25 deles (cerca de 85%) tratam menos de 5% do volume do esgoto que geram.

4.3. A carga de esgoto e processos biogeoquímicos

Vários estudos têm demonstrado que existem correlações significativas entre o uso do solo e a composição química dos rios (Peierls et al., 1991; Hunsaker & Levine, 1995; Puckett, 1995; Howarth et al., 1996 e Allan et al., 1997), e mesmo entre o uso do solo e componentes bióticos (Allan & Flecker, 1993; Richards et al., 1996 e Ometto et al., 2000). Nos estudos realizados em países mais desenvolvidos, as correlações mais significativas foram estabelecidas entre, por exemplo, o tamanho das áreas cultivadas de uma determinada bacia e a composição química dos rios (Jordan et al., 1997). Por outro lado, no nosso meio, onde a maioria do esgoto doméstico não é tratado, as correlações mais significativas foram encontradas entre a área urbanizada da bacia ou a carga de DBO, e a composição química dos rios (Ometto et al., 2000; Krusche et al., no prelo e Daniel et al., 2002). Essas correlações são importantes, uma vez que atestam que eventos ocorridos nas bacias de drenagem afetam diretamente os rios. Baseando-se nessa premissa, testamos correlações (correlação de Pearson) entre indicadores de poluição, como a percentagem de esgoto tratado, o volume de esgoto não tratado e a carga poluidora domiciliar remanescente, e também a média do Índice de Qualidade de Água (IQA) para o ano 2000 dos pontos mais a jusante de cada bacia estudada (www.cetesb.sp.gov.br) (Tab. 1). Houve uma correlação direta entre o percentual de esgoto tratado e o IQA ($r = 0,76$, $P<0,01$), ou seja, quanto maior o volume de esgoto que é tratado, melhor é a qualidade da água avaliada pelo IQA. Por outro lado, houve uma correlação inversa entre o volume de esgoto não tratado e o IQA ($r = -0,72$, $P<0,01$). Conforme aumenta o volume de esgoto sem tratamento, há um decréscimo na qualidade da água. O mesmo tipo de correlação inversa foi encontrado entre a carga poluidora domiciliar remanescente e o IQA ($r = -0,73$**). Portanto, com o aumento da carga de esgoto há uma progressiva deterioração da qualidade de água. A significância dessas correlações não deixa de ser surpreendente, considerando-se que o IQA é um índice obtido a partir de nove parâmetros relacionados à qualidade de água, com ênfase em abastecimento público, e as limitações das nossas estimativas (ver item Incertezas associadas as estimativas). Uma vez demonstrado que os lançamentos de esgoto nos rios do Estado de São Paulo afetam diretamente a qualidade de água, no próximo

[1] - Imposto sobre Circulação de Mercadorias e Serviços - Tributo estadual incidente nas operações de circulação de mercadorias e sobre as prestações de serviços de transporte interestadual e intermunicipal, nas comunicações e na distribuição de energia elétrica, inclusive quando estas operações e prestações de serviço se iniciem no exterior. Definição dada pelo SEADE www.seade.gov.br

parágrafo serão discutidos processos ou parâmetros específicos que podem ser alterados por essa atividade.

Em termos biológicos, a carga de esgoto lançada nos rios significa uma entrada extra de matéria orgânica que passa a ser prontamente decomposta. No processo dessa decomposição a distribuição de elementos-chave como carbono e nitrogênio são totalmente alterados (Martinelli et al., 1999a; Ometto et al., 2000; Daniel et al., 2002). Na bacia do rio Piracicaba a distribuição de vários nutrientes e suas diferentes formas foram sensivelmente modificadas pela carga de esgoto. Os corpos hídricos mais afetados foram os pequenos rios que recebem grande parte da carga de esgoto (Daniel et al., 2002). Por exemplo, a concentração média de carbono orgânico dissolvido no ribeirão do Tatu chegou a 47,7 mg/L e no ribeirão do Enxofre a 21,2 mg/L. Essas são concentrações altíssimas quando comparadas com as concentrações encontradas em riachos que não recebem carga de esgoto (2 a 3 mg/L) (Daniel et al., 2002). Nos rios de maior porte, o aumento na concentração de carbono orgânico dissolvido (COD) não foi tão elevado nos trechos mais poluídos. Mas mesmo assim, a concentração média de COD no rio Piracicaba na cidade de mesmo nome foi de 5,0 mg/L contra 2,7 mg/L no rio Atibaia em local próximo de suas cabeceiras (Daniel et al., 2002). Esse aumento abrupto na concentração de carbono leva conseqüentemente a um aumento nas taxas de respiração, com conseqüente consumo de oxigênio dissolvido e liberação de carbono inorgânico dissolvido (Ballester et al., 1999). A concentração média de CID no ribeirão do enxofre chegou a quase 165 mg/L contra 15 a 20 mg/L nos locais menos poluídos (Daniel et al., 2002). No rio Piracicaba, no seu trecho mais poluído, essa concentração chegou a 35 mg/L contra 15 mg/L, valor observado nos trechos menos poluídos do rio Atibaia (Ballester et al., 1999). As implicações do decréscimo da concentração de oxigênio dissolvido na sobrevivência de organismos aquáticos são amplamente conhecidas (Ometto et al., 2000). Nos trechos mais poluídos dos ribeirões e rios, a concentração média oscilou entre 2 a 3 mg/L, sendo que no período de estiagem a concentração de oxigênio dissolvido freqüentemente caía a zero (Daniel et al., 2002). Como conseqüência, nos trechos mais poluídos, predomina na maior parte do tempo, condições de anaerobiose, enquanto nos rios menos poluídos a matéria orgânica é decomposta na presença de oxigênio (Martinelli et al., 1999b). Além da alteração na concentração de oxigênio dissolvido, as variações na concentração desse elemento com a hidrógrafa também foram evidentes. Nos rios que não recebem carga significativa de esgoto, as maiores concentrações são observadas no período de estiagem, quando o aporte de sedimentos é menor e a penetração de luz e produtividade primária são maiores. Na época de cheia, com o maior aporte de sólidos aos rios, a entrada de luz decresce, seguido do decréscimo na produtividade. Conseqüentemente, a concentração de oxigênio dissolvido também decresce. Por outro lado, nos rios que recebem uma carga elevada de esgoto, durante a estiagem a quantidade de água para diluição do esgoto é menor, conseqüentemente mais oxigênio é consumido durante o processo de decomposição, com conseqüente decréscimo na sua concentração. Na época cheia, apesar da carga maior de sólidos, há uma quantidade maior de água disponível para diluição da carga de esgoto, conseqüentemente, a concentração de oxigênio dissolvido sobe.

Por ser um nutriente altamente limitante, alterações na distribuição e concentração de nitrogênio têm implicações importantes na distribuição dos organismos aquáticos. Nos trechos mais poluídos dos rios da bacia do Piracicaba foi detectado um aumento nas várias formas do nitrogênio. Na forma inorgânica, apesar de a concentração de nitrato também aumentar, os maiores aumentos foram observados na concentração de amônio, que entra nos rios carreado pelo esgoto urbano (Martinelli et al., 1999a). Como nos trechos mais poluídos a concentração de oxigênio dissolvido é muito baixa, não há oxidação do amônio para nitrato, propiciando o acúmulo de amônio no meio. Na forma particulada, foi também notado um sensível aumento na proporção relativa de nitrogênio no material em suspensão nos rios mais poluídos da bacia do rio Piracicaba (Krusche et al., no prelo).

Além de carbono, o esgoto urbano é reconhecidamente fonte de patógenos (Higuti et al., 1998 e Donnison & Ross, 1999), drogas (Ternes, 1998 e Ono et al., 2000) e metais pesados (Sanudo-Wilhelmy & Gill, 1999). Cabe ressaltar que as concentrações de cádmio e chumbo foram sensivelmente mais elevadas nos tecidos de moluscos capturados nos rios Piracicaba e Mogi-Guaçu em comparação às concentrações medidas em espécimens provenientes de uma área controle, livre de contaminação (Tomazelli et al., no prelo).

5. Conclusões

Somente cerca de 17% do esgoto doméstico que é produzido no Estado de São Paulo é tratado, o restante é, na maioria das vezes, lançado nos rios sem tratamento prévio. Mediante esse quadro, não deixa de ser surpreendente o fato de 65% dos pontos onde foram medidos o IQA, possuírem qualidade da água boa para abastecimento público, em 17% dos pontos a qualidade foi considerada ótima e, em 11% foi considerada aceitável, segundo o Relatório de Qualidade das Águas Interiores do Estado de São Paulo ano 2000, produzido pela CETESB (www.cetesb.com.br). Por outro lado, em somente 6% dos postos, a água foi considerada ruim e em somente 1% foi considerada péssima. As piores condições foram encontradas na região da Grande São Paulo e nas bacias dos rios Piracicaba, Capivari e Jundiaí. As prováveis causas desse aparente paradoxo são: (i) a concentração das populações em determinadas áreas do Estado, como já discutido anteriormente; (ii) o poder de depuração dos rios, que ainda foi pouco avaliado em nosso Estado e, finalmente, (iii) a maioria dos lançamentos de esgoto no Estado não acontece nos rios de porte médio, onde se concentra a maioria das medidas feitas pela CETESB, mas

sim em ribeirões, que na maioria das vezes não são monitorados, mas são muito afetados pela carga de esgoto (Daniel et al., 2002).

Caso a combinação de dois fatores (crescimento populacional e falta de tratamento de esgoto) persista, no futuro vamos assistir a um agravamento progressivo das condições de nossos rios e provavelmente a seguinte meta proposta pelo Estado não será atingida. "O ambiente salubre, indispensável à segurança sanitária e à melhoria da qualidade de vida, é direito de todos, impondo-se ao Poder Público e à coletividade o dever de assegurá-lo" (www.recursoshidricos.sp.gov.br).

Referências Bibliográficas

ALLAN J.D. & FLECKER A.S.1993. Biodiversity conservation in running waters. Bioscience, 43 (1): 32-43.

ALLAN J.D.; ERICKSON D.L. & FAY J. 1997. The influence of catchment land use on stream integrity across multiple spatial scales. Freshwater Biology 37 (1): 149-161.

BALLESTER, M.V.; MARTINELLI, L.A.; KRUSCHE, A.V.; VICTORIA, R.L.; BERNARDES, M. & CAMARGO, P.B. 1999. Effects of increasing organic matter loading on the dissolved O_2, free dissolved CO_2 and respiration rates in the Piracicaba river basin, southeast Brazil. Water Research 33(9): 2119-2129.

BENICIO, M.H.D. & MONTEIRO, C.A. 2000. Secular trends in child diarrhea in São Paulo city, Brazil (1984-1986). Revista de Saúde Pública, 34 (6): 83-90.

DANIEL M.H.B.; MONTEBELO, A.A.; BERNARDES, M.C.; OMETTO, J.P.H.B.; CAMARGO, P.B.; KRUSCHE, A.V.; BALLESTER, M.V.; VICTORIA, R.L. & MARTINELLI, L.A. Effects of Urban Sewage on Dissolved Oxygen, Dissolved Inorganic and Organic Carbon, and Electrical Conductivity of Small Streams along a Gradient of Urbanization in the Piracicaba River Basin. Water, Air and Soil Pollution 136: 189 - 206.

DAUBA F.; LEK S.; MASTRORILLO S.; COPP, G.H. 1997. Long-term recovery of macrobenthos and fish assemblages after water pollution abatement measures in the River Petite Baise (France). Archives of Environmental Contamination and Toxicology 33 (3): 277-285.

DONNISON A.M. & ROSS C.M. 1999. Animal and human faecal pollution in New Zealand rivers. New Zealand Journal of Marine Freshwater 33 (1): 119-128.

E.S.R.I. (Environmental Systems Research Institute). Arcview GIS The Geographic Information System for Everyone. Version 3.1. 1996. 350 p.

GONI-URRIZA, M.; CAPDEPUY, M.; RAYMOND, N., QUENTIN, C. & CAUMETTE, P. 1999. Impact of an urban effluent on the bacterial community structure in the Arga River (Spain), with special reference to culturable Gram-negative rods. Canadian Journal of Microbiology 45 (10): 826-832.

HIGUTI, I.H.; MACENA, I.R.; MASUNARI, S.; BRANCO, M.D.; BLASKOWISKI, M.M.M. & DO NASCIMENTO, A.J. 1998. Occurrence of coliforms in water samples of the Pereque and Penedo rivers in Parana, Brazil. Brazilian Archives of Biology and Technology 41 (4): 417-421.

HOWARTH, R.W.; BILLEN, G.; SWANEY, D.; TOWNSEND, A.; JAWORSKI, N.; LAJTHA, K.; DOWNING, J.A.; ELMGREN, R.; CARACO, N.; JORDAN, T.; BERENDESE, F.; FRENEY, J.; KUDEYAROV, V.; MURDOCH, P. & ZHAO-LIANG, Z. 1996. Regional nitrogen budgets and riverine N&P fluxes for the drainages to the North Atlantic Ocean: Natural and human influences. Biogeochemistry, 35 (1): 75-139.

HUNSAKER, C.T. & LEVINE, D.A. 1995. Hierarchical approaches to the study of water-quality in rivers. Bioscience, 45 (3): 193-203.

I.B.G.E. (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). 2000. Base de informações municipais. 2ed. CD-rom.

JORDAN, T.E.; CORRELL, D.L. & WELLER, D.E. 1997. Effects of agriculture on discharges of nutrients from coastal plain watersheds of Chesapeake Bay. Journal of Environmental Quality 26 (3): 836-848.

KONING, N. & ROOS, J.C. 1999. The continued influence of organic pollution on the water quality of the turbid Modder River. Water SA, 25 (3): 285-292.

KRUSCHE, A.V., MARTINELLI, L.A.; VICTORIA, R.L. ET AL. Composition of particulate organic matter in a disturbed basin of southeast Brazil (Piracicaba River Basin). (no prelo).

MARTINELLI, L.A.; KRUSCHE, A.V.; VICTORIA, R.L.; CAMARGO, P.B.; BERNARDES, M.; FERRAZ, E.S.; MORAES, J.M. & BALLESTER, M.V. 1999a. Effects of sewage on the chemical composition of Piracicaba river, Brazil. Water, Air, and Soil Pollution, 110 (1/2): 67-79.

MARTINELLI, L.A.; BALLESTER, M.V.V.; KRUSCHE, A.V.; VICTORIA, R.L.; CAMARGO, P.B.; BERNARDES, M. & OMETTO, J.P.H.B. 1999b. Landcover changes and ^{13}C composition of riverine particulate organic matter in the Piracicaba river basin (Southeast region of Brazil). Limnology and Oceanography, 44**(**7): 1826-1833.

MEYBECK, M. 1982. Carbon, nitrogen, and phosphorus transport by world rivers. American Journal of Science 282 (4): 401-450.

NADEN, P.S. & COOPER, D.M. 1999. Development of a sediment delivery model for application in large river basins. Hydrologycal Process, 13 (7): 1011-1034.

NOPE, K.; PRYGIEL, J.; COSTE, M. & LEPETRE, A. 1999, Journal of Freshwater Ecology 14, 161.

OMETO, J.P.H.B.; MARTINELLI, L.A.; BALLESTER, M.V.; GESSNER, A.; KRUSCHE, A.V.; VICTORIA, R.L. & WILLIAMS, M. 2000. Effects of land use on water chemistry and macroinvertebrates in two

streams of the Piracicaba river basin, south-east Brazil. Freshwater Biology 44: 327-337.

OMETTO ET AL.; GESSNER, A.; MARTINELLI, L.A.; CAMARGO, P.B.; BERNARDES, M.C. 2001. Macroinvertebrates community distribution in two sub tropical watersheds, southern Brazil. Hydrobiologia (no prelo).

ONO, Y.; SOMIYA, I. & ODA, Y. 2000. Identification of a carcinogenic heterocyclic amine in river water. Water Research 34 (3): 890-894.

PEIERLS, B.L.; CARACO, N.F.; PACE, M.L. & COLE, J. 1991. Human influence on river nitrogen. Nature, 350 (6317): 386-387.

Titulo: Levantamento das cargas orgânicas lançadas nos rios do Estado de São Paulo

Autores: Luiz Antonio Martinelli *(et al)*

Biota Neotropica, Vol. 2(número 2): 2002
Http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN01502022002

Recebido em 22/05/2002
Revisado em 12/08/2002
Publicado em 22/08/2002

ISSN 1676-0603

ON THE OCCURRENCE OF SCYPHOZOAN EPHYRAE (CNIDARIA, SCYPHOZOA, SEMAEOSTOMEAE AND RHIZOSTOMEAE) IN THE SOUTHEASTERN BRAZILIAN COAST

Valquiria Baddini Tronolone[1,2](correspondence author; autor para correspondência); André Carrara Morandini[2] and Alvaro Esteves Migotto[1,2]

Biota Neotropica v2 (n2) – http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN02102022002

Date Received 07/04/2002

Revised 08/03/2002

Accepted 10/02/2002

[1] Centro de Biologia Marinha, Universidade de São Paulo, Caixa Postal 83, 11600-970, São Sebastião, SP, Brasil.
Tel.:+55-12-38627149 Fax: +55-12-4626646

[2] Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Caixa Postal 11461, 05422-970, São Paulo, SP, Brasil.
Tel.:+55-11-30917619 Fax: +55-11-30917513

e-mails: valbadtr@usp.br, acmorand@usp.br, aemigott@usp.br

Abstract – The occurrence of ephyrae of the scyphozoan orders Semaeostomeae and Rhizostomeae is reported for the first time for the Brazilian coast. The specimens, caught in plankton tows in the São Sebastião Channel and the Cananéia lagoon estuarine system, are: *Chrysaora lactea* (Semaeostomeae), *Phyllorhiza punctata* (Rhizostomeae), and an unidentified species of *Pelagia* (Semaeostomeae). A table with all species of scyphozoan with the known life cycle is provided.

Palavras-chave : *Scyphozoa, Semaeostomeae, Rhizostomeae, ephyra, life cycle, Brazil.*

Resumo – A ocorrência de éfiras de cifozoários das ordens Semaeostomeae e Rhizostomeae é registrada pela primeira vez para a costa brasileira. Os espécimes, coletados com arrastos de plâncton no Canal de São Sebastião e no Sistema estuarino-lagunar de Cananéia, são: *Chrysaora lactea* (Semaeostomeae), *Phyllorhiza punctata* (Rhizostomeae), e uma espécie não identificada de *Pelagia* (Semaeostomeae). Uma tabela, com todas as espécies de cifozoários com ciclo de vida conhecido, é apresentada.

Palavras-chave : *Scyphozoa, Semaeostomeae, Rhizostomeae, éfira, ciclo de vida, Brasil.*

Introduction

The class Scyphozoa is defined, besides other features, by the process of strobilation (Schuchert, 1993), *i.e.* successive vegetative (asexual reproduction) cutting-off of a sequence of new individuals (ephyrae) from one end of a parent benthic polyp (scyphistomae) (Mianzan & Cornelius, 1999: 525, the text in parenthesis was added). These disks (ephyrae) are the young (immature) free-swimming stages of the scyphozoans (Stachowitsch, 1992). Strobilation can be divided into monodisc (one disc produced at a certain time) or polydisc (more than one disc produced at a certain time) (Arai, 1997).

In the life cycle of *Stylocoronella riedli* and *S. variabilis* (members of the order Stauromedusae), the interstitial polyp metamorphoses into a medusa (see Kikinger & Salvini-Plawen, 1995), thus not presenting an ephyra stage. Collins (2002) proposed that the Stauromedusae be separated from the other Scyphozoa, due to the absence of the strobilation process and, consequently, not producing ephyrae. The absence of strobilation and ephyrae, plus the presence of a claustrum led several authors to the conclusion that the Stauromedusae are closely related to the class Cubozoa (cf. Haeckel, 1880; Uchida, 1929; one topology found by Collins, 2002).

Some scyphomedusae present a holopelagic life cycle (absence of the polyp stage, and thus, of strobilation), *e.g.*, the semaeostome *Pelagia noctiluca* (see Rottini Sandrini & Avian, 1983) and the coronate *Periphylla periphylla* (see Jarms *et al.*, 1999).

Besides the general morphological similarity of the ephyra stage of most species, which makes their specific identification difficult, there are few life cycle studies of Scyphozoa, that include detailed accounts of this planktonic stage, to rely on. Out of *ca*. 200 species of scyphozoans (Mianzan & Cornelius, 1999), only about 42 species (almost a quarter of those known) had their life cycles described (see Table 1 in Results and Discussion). Russell (1970) provided a comparative plate of the ephyra stages of the British species. Even among the works devoted to the life cycle of scyphozoan species, only a few [*e.g.*, Silveira & Morandini (1997) and Jarms (2001), for Coronatae; Avian (1986) and Pitt (2000), for Rhizostomeae; Calder (1972) and Gershwin & Collins (2002), for Semaeostomeae] included descriptions of ephyrae. For some species, information concerning life cycle stages is scattered throughout the literature, included in systematic or faunistc reports among descriptions of other species, or referring to one or another stage only.

None of the 23 scyphozoans recorded for Brazil (see Migotto *et al.*, 2002) refer to ephyrae collected in nature. Despite their efforts, Silveira & Morandini (1998) could not find the ephyra and medusa of the coronate *Linuche unguiculata*, a species associated with a calcareous substrate and abundant in the region of São Sebastião. Goy (1979) mentioned the presence of young specimens of *Chrysaora lactea* (as *C. hysoscella*) on the coast of Uruguay, and young *Aurelia aurita* on the coast of Bahia State (Brazil).

This work reports and describes three different ephyrae found on the southeastern coast of Brazil. A table covering the knowledge from literature and our own experiences in life cycles of Scyphozoa (except Stauromedusae) is provided.

Material and Methods

Specimens came from two localities on the coast of São Paulo State, southeastern Brazil: the São Sebastião Channel (23ºS – 45ºW) (SSC) and the Cananéia lagoon estuarine system (25ºS – 48ºW) (CES) (see Figure 1).

In the SSC, two ephyrae were collected with vertical plankton tows (300 and 500 µm mesh sizes; maximum depth 40 m) in August and October 1999, and reared in the laboratory until the first signs of gonadal tissue were detected. The ephyrae were isolated in glass containers filled with filtered seawater (changed daily) and kept in a constant temperature chamber at 20-21ºC. The medusae were fed daily with *Artemia* sp. nauplii, besides other planktonic organisms (especially copepods) and small pieces of muscle and gonads of mussels (*Perna perna*).

In the CES, ephyrae were collected with horizontal (0.5 m below surface) and vertical (maximum depth 12 m) plankton tows (500 and 200 µm mesh sizes) in April 2001, and January and February 2002. The ephyrae were transferred to culture dishes, kept in a constant temperature chamber at 22ºC and reared as described by Jarms *et al.* (*in press*). Mature medusae of *Chrysaora lactea* collected at CES and reared in "planktonkreisel" (according to Greve, 1968) produced planulae that settled on the "planktonkreisel" walls and originated scyphistomae; these were transferred to culture dishes, there producing ephyrae.

Fixed and live specimens were photographed under a stereomicroscope; the live ones were relaxed in a mixture of 1:1 of seawater and 7.5% $MgCl_2$ solution before being photographed. When the specimens from the SSC attained a size larger than 15 mm in diameter they were also periodically photographed, without being anaesthetized, in an aquarium using a 35mm camera and a flashgun.

Class	Order	Species	Reference
SCYPHOZOA	CORONATAE	*Atorella japonica*	Kawaguti & Matsuno 1981
		Atorella vanhoeffeni	Werner 1966
		Linuche unguiculata	Ortiz-Corp's *et al*. 1987
		Nausithoe aurea	Silveira & Morandini 1997
		Nausithoe eumedusoides	Werner 1974
		Nausithoe globifera	Jarms 1997
		Nausithoe hagenbecki	Jarms 2001
		Nausithoe maculata	Jarms 1990
		Nausithoe marginata	Jarms 1990
		Nausithoe planulophora	Werner & Hentschel 1983
		Nausithoe punctata	Werner 1979
		Nausithoe racemosa	Komai & Tokuoka 1939
		Nausithoe thieli	Jarms 1990
		Nausithoe werneri	Jarms 1990
		Periphylla periphylla	Jarms *et al*. 1999
		Thecoscyphus zibrowii	Sötje & Jarms 1999
	SEMAEOSTOMEAE	*Aurelia aurita*	Lucas 2001
		Aurelia labiata	Gershwin 2001
		Chrysaora achlyos	*Gershwin & Collins 2002
		Chrysaora colorata	Gershwin & Collins 2002
		Chrysaora fuscescens	*Gershwin & Collins 2002
		Chrysaora hysoscella	*Delap 1901
		Chrysaora melanaster	Kakinuma 1967
		Chrysaora quinquecirrha	Littleford 1939; Calder 1972
		Cyanea capillata	*Gröndahl 1988
		Cyanea lamarckii	*Gröndahl 1988
		Pelagia noctiluca	Goette 1893; Russell 1970
		Phacellophora camtschatica	*Wrobel & Mills 1998 (picture of the polyp stage, p.22)
		Sanderia malayensis	Uchida & Sugiura 1978
		Stygiomedusa fabulosa	Russel & Rees 1960
	RHIZOSTOMEAE	*Cassiopea andromeda*	Gohar & Eisawy 1960
		Cassiopea xamachana	Bigelow 1900
		Catostylus mosaicus	Pitt 2000
		Cephea cephea	*Sugiura 1966
		Cotylorhiza tuberculata	Kikinger 1992
		Mastigias papua	Uchida 1926
		Phyllorhiza punctata	Lange & Kaiser 1995
		Rhizostoma pulmo	*Paspaleff 1938
		Rhopilema esculenta	Ding & Chen 1981
		Rhopilema nomadica	Lotan *et al*. 1992
		Rhopilema verrilli	Calder 1973
		Stomolophus meleagris	Calder 1982

Table 1. *Scyphozoan species with known life cycles (except Stauromedusae), adapted from several sources. The most recent references or those with the most complete description regarding their life cycle were included. A reference which mentions one or another stage was included and marked with an "*****".*

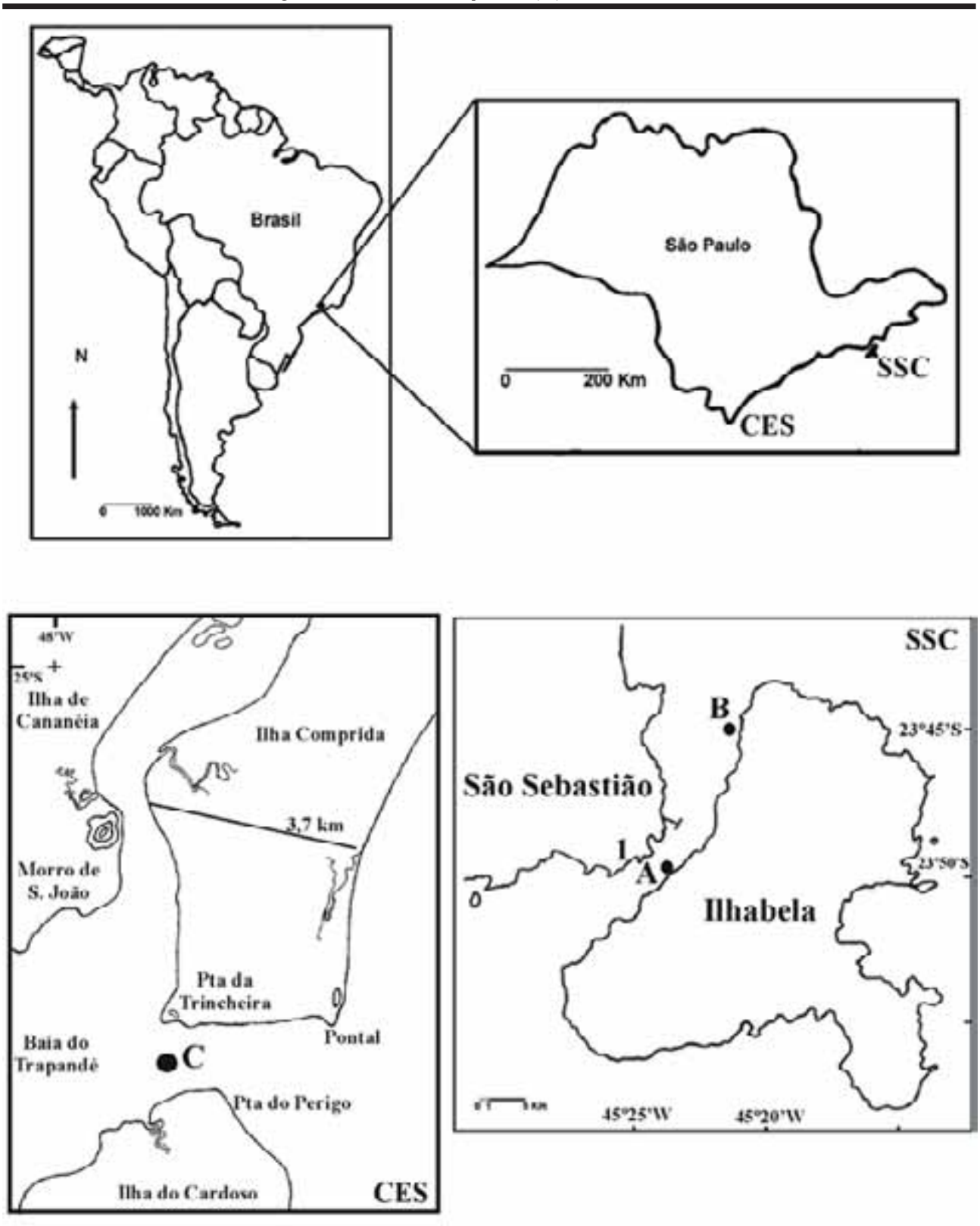


Figure 1. *Map showing the collecting areas: CES = Cananéia lagoon estuarine system; SSC = São Sebastião Channel; 1= Centro de Biologia Marinha laboratory (CEBIMar-USP); A= collection of* Chrysaora lactea *(23º49.89S-045º25.36W); B= collection of* Pelagia *(23º44.85S-045º20.92W); C = collection of* Phyllorhiza punctata.

Results and Discussion

Known life cycle

A review of scyphozoan literature was performed to build up a list with all scyphozoan species (except for the order Stauromedusae) in which the life cycle is known. This list is presented here as Table 1. We tried to provide the most complete or the most recent reference for each species. But, for some of them there is little information on life cycle stages, and we decided to include references which mentioned one or another stage (these are marked with a "*****" in the table). As mentioned in the Introduction, life cycles have been described of only about 42 species, this means almost a quarter of the known scyphozoan species. The order with more species with known life cycles is Coronatae (16 spp.), followed by Semaeostomeae (14 spp.), the last being Rhizostomeae (12 spp.).

Order Rhizostomeae

Phyllorhiza punctata von Lendenfeld, 1884

Seven specimens (Figure 2), found in the waters of CES (salinity 20-24‰; temperature 28ºC) measuring 1.5-2.5 mm in diameter when collected, were reared for 54 days. Their tissues were filled with zooxanthellae, and they presented 8 lobes with rounded lappets and 4 gastric filaments; some specimens had small warts on the exumbrella. By the 7th day (Figure 3), the marginal lappets started to grow between the lobes, and the manubrium became more elongated. By the 10th day the oral arms showed the first signs of oral tentacles and began to bifurcate. On the 40th day the mouth closed and the exumbrellar warts were more conspicuous.

These ephyrae were identified as *Phyllorhiza punctata* by the presence of zooxanthellae and the white warts on the exumbrella. In the same period that the studied specimens were found, large medusae were also present in the area. Ephyrae obtained from laboratory cultures measured 1.5 mm when detached from the scyphistomae, suggesting that the specimens collected in the plankton tows had been newly released. Although recent articles (Garcia, 1990; Rippingale & Kelly, 1995) mention the occurrence of the ephyrae stage of *P. punctata*, until now there is no morphological description of it in the literature. D'Ambra *et al*. (2001) commented on the flow and prey capture of young *P. punctata* (1.4-7.4 cm in diameter).

Order Semaeostomeae

Chrysaora lactea Eschscholtz, 1829

One ephyra (Figure 4a) was found in SSC (salinity: 34‰; temperature 20.8ºC), and reared for 38 days. When collected it had a transparent body, was 1.2 mm in diameter, had a manubrium with red pigment spots, pointed lappets (3 lappets were probably damaged during collecting, regenerated during the first week), and nematocyst clusters at the base of each marginal lappet (*i.e.*, in the typical *Chrysaora*-pattern, cf. Russell, 1970; Gershwin & Collins, 2002). From days 10-19 the beginning of the 8 marginal tentacles were noted, and from days 20-29 the pigmentation of the manubrium became pale and smaller (Figure 5). From days 30-37, 5-9 gastric filaments were observed in each quadrant. At the 38th day the young medusa reached a diameter of 2 cm and the manubrium a length of 4 cm (Figure 6). At this stage, secondary tentacle buds were observed growing from below the lappets (Figure 7), totaling 24 tentacles.

The number of tentacles and the nematocyst clusters arranged in a pattern are diagnostic characters of *Chrysaora*; as the only species of the genus that occurs on the Brazilian coast is *Chrysaora lactea*, the specimen is identified as that. With this, secondary tentacles arising below the marginal lappets are diagnostic characters of *C. lactea*. The ephyrae obtained in the laboratory from mature medusae of *C. lactea* collected at CES were identical to the nature-collected specimen, except for the lack of pigmentation (Figure 4b). Calder (1972) noted that ephyra of *C. quinquecirrha* obtained from scyphistomae raised in the laboratory had no pigmentation. Little information on the biology of the species exists. Mianzan (1989a, 1989b) mentioned that some ephyrae of *C. lactea* were collected in plankton tows along the Argentinean coast.

Pelagia Péron & Lesueur, 1810

One ephyra (Figure 8), found in the waters of SSC (salinity: 34-36‰; temperature: 20.5ºC), had a diameter of 2.4 mm when collected. It was reared for 76 days. In the laboratory, from days 1-19, it acquired 2 gastric filaments, 4 milky spots on the stomach, red pigment on the manubrium and nematocyst clusters around the central disk. From days 20-39, 2 marginal tentacles and 4-5 gastric filaments on each quadrant developed, the manubrium attained a length of 4.3 mm, and warts on the umbrella and manubrium (Figure 9) were visible; at the same time the milky spots on the stomach disappeared. From days 40-70 many gastric filaments (up to 10 in each quadrant) were observed in each quadrant, the number of warts increasing. On the 76th day, the young medusa was 3 cm in diameter, the manubrium was 5.3 cm long, there were 8 tentacles and the beginning of the gonads was noted.

The long rearing period (compared to the *Chrysaora* ephyra) and the appearance of gonadal tissue indicate that the specimen had achieved the maximum number of tentacles (totaling 8). The presence of 8 marginal tentacles is diagnostic for the genus *Pelagia*. Nevertheless, specific identification was hindered due to the small size of the medusa. For the Brazilian coast, the species *Pelagia noctiluca* (Forskål, 1775) is reported off the Pernambuco and Santa Catarina states (Migotto *et al*., 2002).

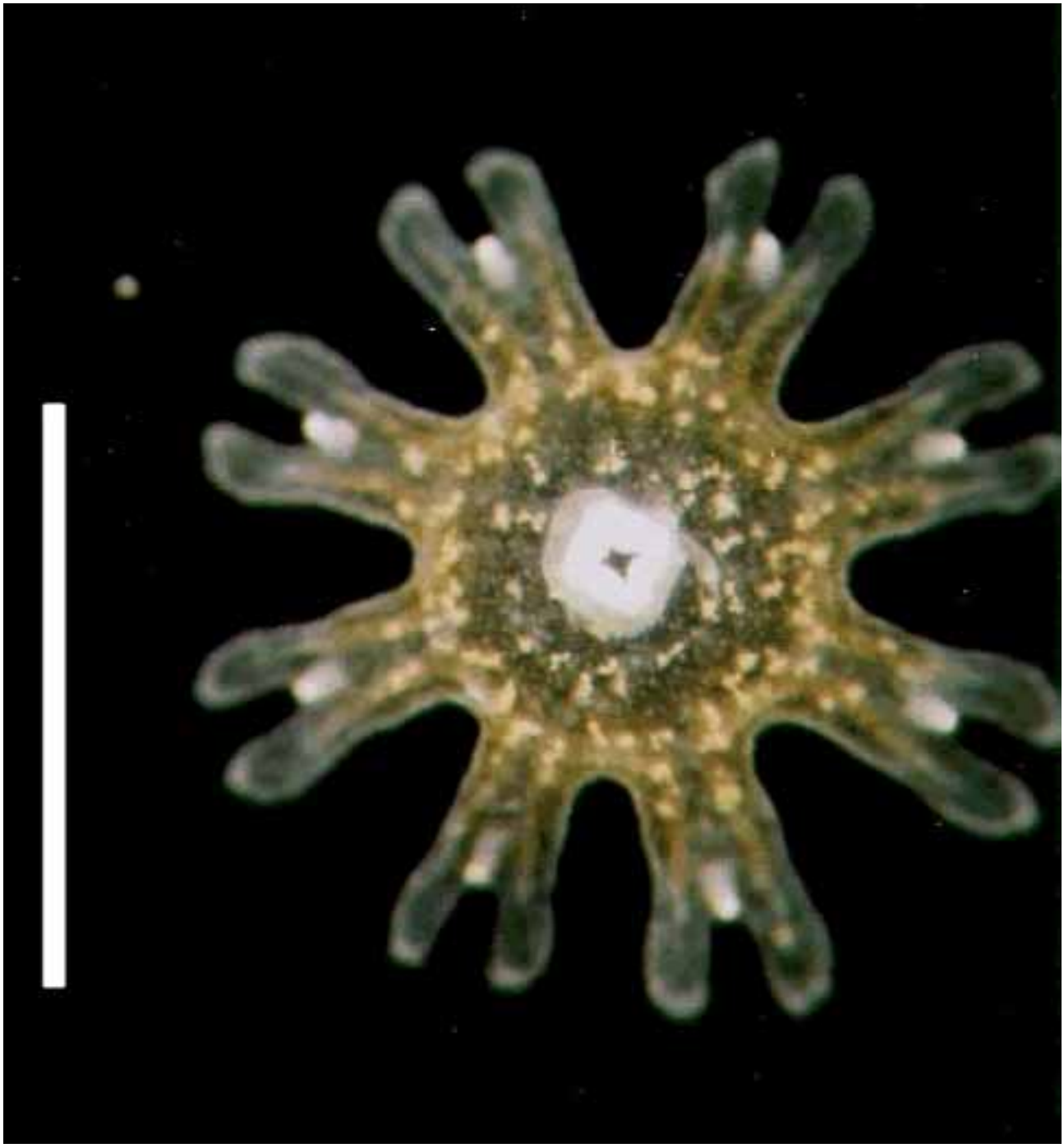


Figure 2. *Oral view of ephyra of* Phyllorhiza punctata *von Lendenfeld, 1884, collected in the Cananéia lagoon estuarine system in January 2002, two days after collecting. Note the zooxanthellae and rounded lappets. Scale bar = 1 mm.*



Figure 3. *Oral view of ephyra of* Phyllorhiza punctata *von Lendenfeld, 1884, collected in the Cananéia lagoon estuarine system in April 2001, seven days after collecting. Note the zooxanthellae, the beginning of lappet formation and the exumbrellar warts. Scale bar = 1 mm*

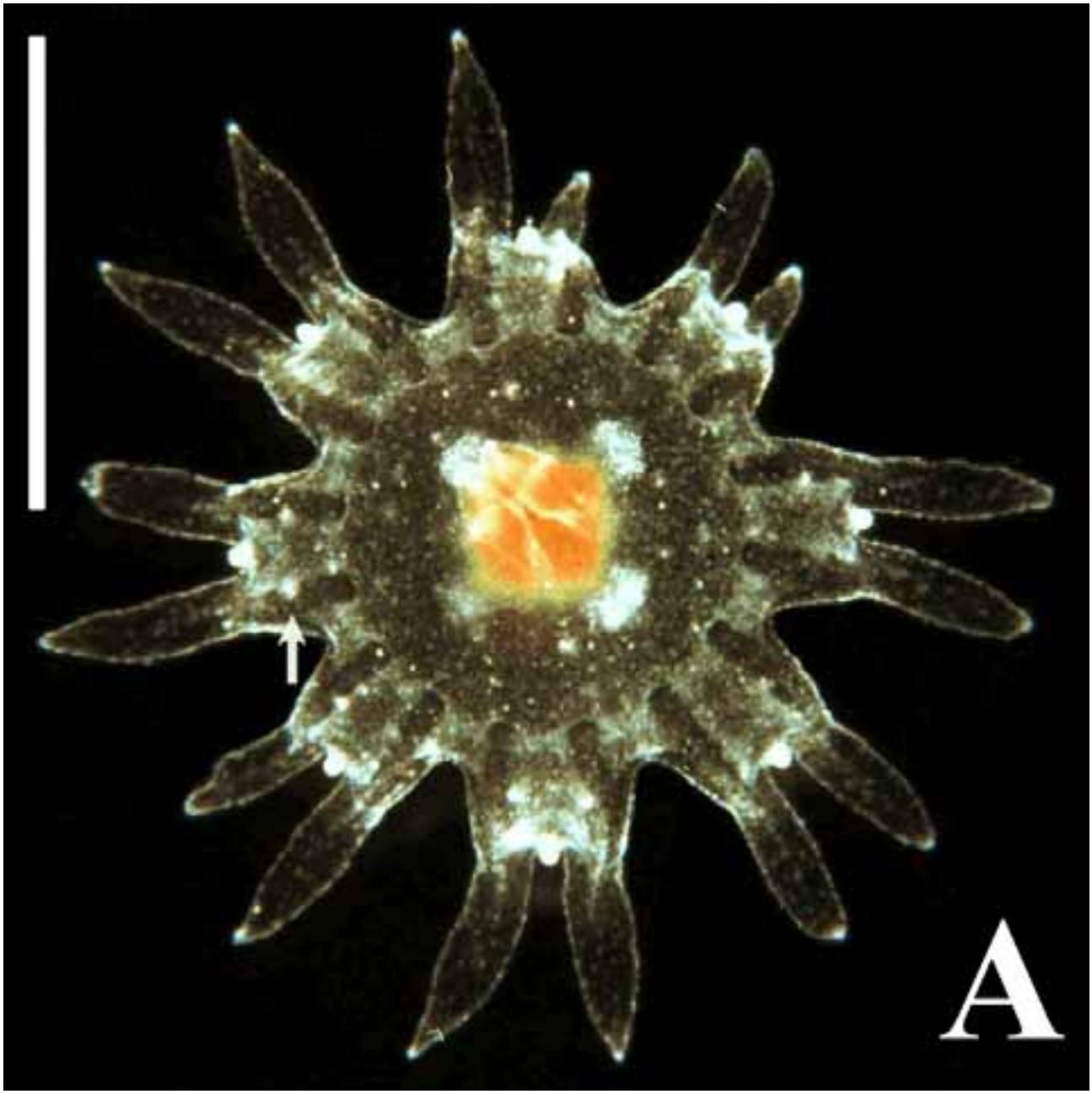


Figure 4. A. *Oral view of ephyra of* Chrysaora lactea *Eschscholtz, 1829, collected in the São Sebastião Channel in August 1999, two days after collecting. Note the red pigment on the manubrium, the nematocyst clusters (arrows) and the pointed lappets. Scale bar = 1 mm.* ***B.*** *Oral view of just released ephyra of* Chrysaora lactea *Eschscholtz, 1829, from laboratory cultures. Note the absence of pigmentation, and the nematocyst clusters (arrows). Scale bar = 1 mm*

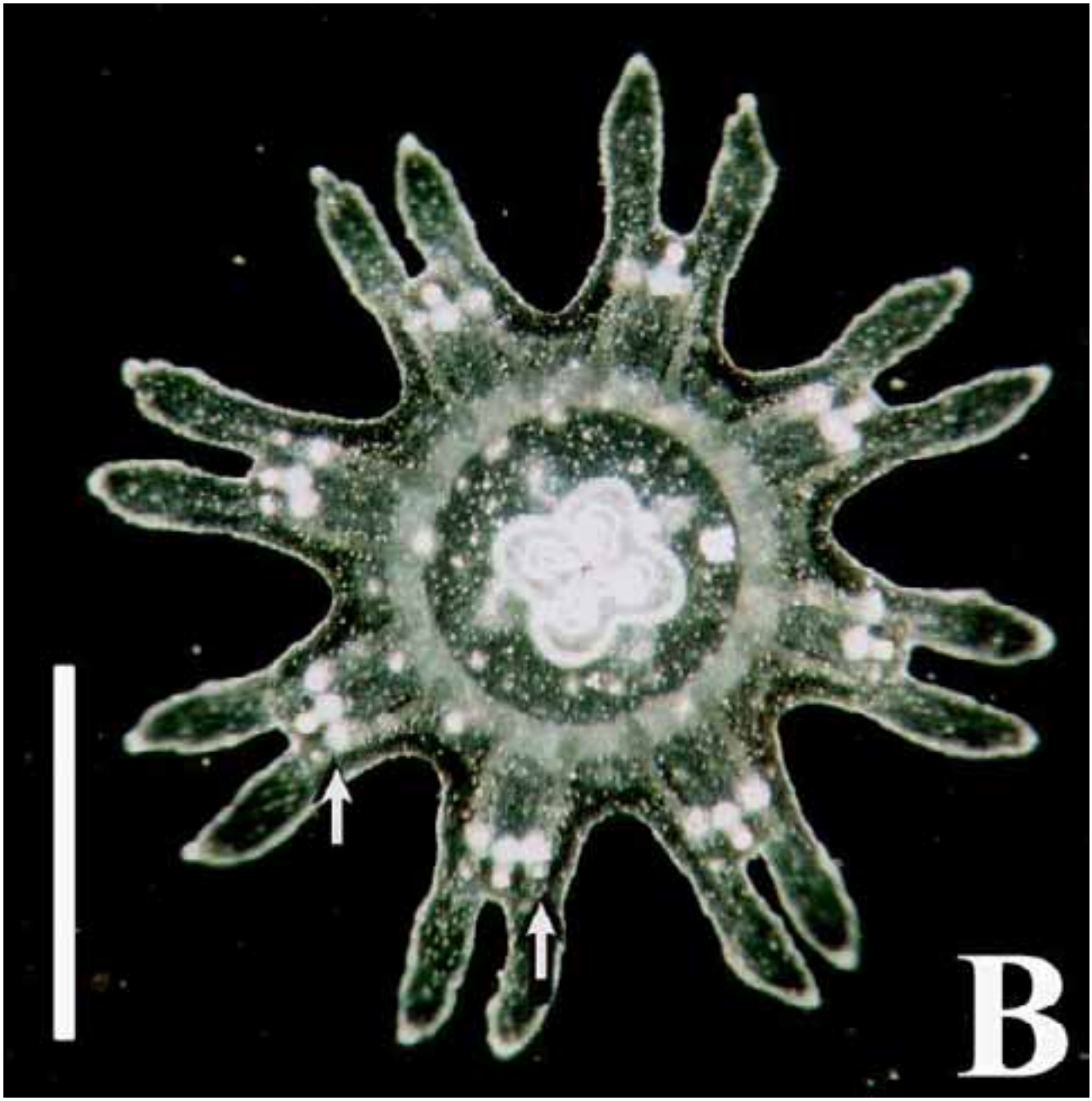


Figure 4. A. *Oral view of ephyra of* Chrysaora lactea *Eschscholtz, 1829, collected in the São Sebastião Channel in August 1999, two days after collecting. Note the red pigment on the manubrium, the nematocyst clusters (arrows) and the pointed lappets. Scale bar = 1 mm.* ***B.*** *Oral view of just released ephyra of* Chrysaora lactea *Eschscholtz, 1829, from laboratory cultures. Note the absence of pigmentation, and the nematocyst clusters (arrows). Scale bar = 1 mm*



Figure 5. Oral view of ephyra of *Chrysaora lactea* Eschscholtz, 1829, collected in the São Sebastião Channel in August 1999, 26 days after collecting. Note the absence of red pigment on the manubrium and the already developed primary tentacles. Scale bar = 2 mm.



Figure 6. *Lateral view of young medusa of* Chrysaora lactea *Eschscholtz, 1829, collected in the São Sebastião Channel in August 1999, 32 days after collecting. Note the elongated manubrium, , there was food in the manubrium and stomach. Scale bar = 1 cm.*

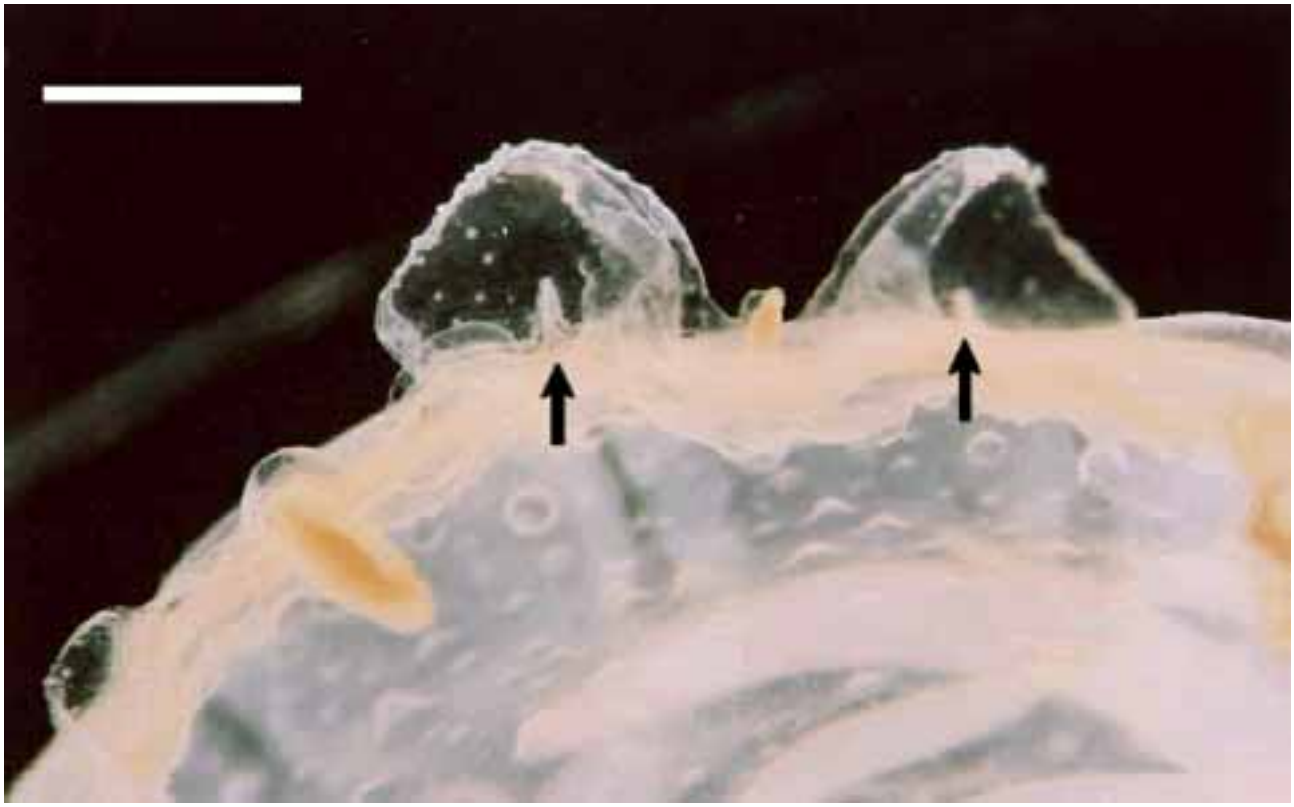


Figure 7. *Detail of umbrella margin of preserved young medusa of* Chrysaora lactea *Eschscholtz, 1829, collected in the São Sebastião Channel in August 1999, 38 days after collecting. Note the small secondary tentacles arising from below the marginal lappets (arrows). Scale bar = 2.5 mm.*



Figure 8. *Lateral view of ephyra, upstroke, of* Pelagia *Péron & Lesueur, 1810, collected in the São Sebastião Channel in October 1999, nine days after collecting. Note pointed lappets. Scale bar = 2 mm.*

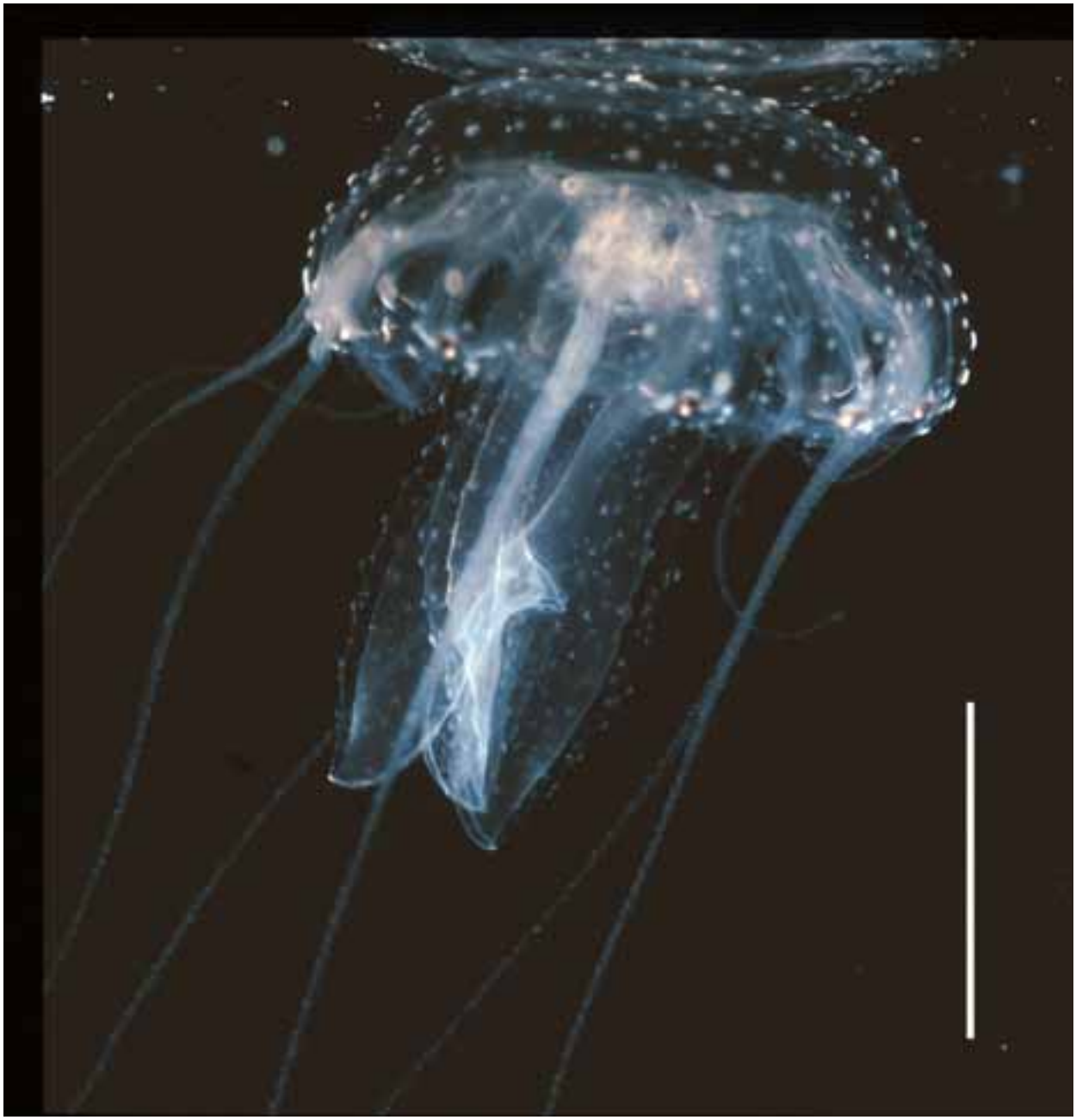


Figure 9. *Lateral view of a young medusa of* Pelagia *Péron & Lesueur, 1810, collected in the São Sebastião Channel in October 1999, 35 days after collecting. Note the warts on the umbrella and manubrium. Scale bar = 3 mm.*



Figure 10. *Lateral view of a young medusa of* Pelagia *Péron & Lesueur, 1810, sampled in the São Sebastião Channel in October 1999, 71 days after collecting. Note the elongated manubrium. Scale bar = 2 cm.*

Acknowledgements

We are grateful to Dr Fábio L. da Silveira (IB-USP, Brazil) for assistance and the critical reading of the manuscript. We also thank the Departamento de Zoologia (IB-USP), Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo (IO-USP), and Centro de Biologia Marinha (CEBIMar-USP) for providing collecting and logistic support. Dr. H.W. Mianzan (INIDEP, Argentina) and MSc. A. Lindner (Duke University, USA) provided important literature. VBT and AEM had financial support from the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) and from CAPES/DS/PROAP. ACM received financial support from the Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP 99/05374-7).

References

ARAI, M.N., 1997. A Functional Biology of Scyphozoa. Chapman & Hall, London, 316 p.

AVIAN, M., 1986. Biological cycle of *Cotylorhiza tubercolata* (Macri 1778): morphological aspects of the development from ephyra to young medusa. Nova Thalassia, 8(suppl.2): 47-58.

BIGELOW, R.P., 1900. The anatomy and development of *Cassiopea xamachana*. Mem. Boston Soc. Nat. Hist., 5: 193-237.

CALDER, D.R., 1972. Development of the sea nettle *Chrysaora quinquecirrha* (Scyphozoa, Semaeostomeae). Ches. Sci., 13: 40-44.

CALDER, D.R., 1973. Laboratory observations on the life history of *Rhopilema verrilli* (Scyphozoa: Rhizostomeae). Mar. Biol., 21: 109-114.

CALDER, D.R., 1982. Life history of the cannonball jellyfish, *Stomolophus meleagris* L. Agassiz, 1860 (Scyphozoa, Rhizostomida). Biol. Bull., 162: 149-162.

COLLINS, A.G., 2002. Phylogeny of Medusozoa and the evolution of cnidarian life cycles. J. Evol. Biol., 15: 418-432.

D'AMBRA, I.; J.H. COSTELLO & F. BENTIVEGNA, 2001. Flow and prey capture by the scyphomedusa *Phyllorhiza punctata* von Lendenfeld, 1884. Hydrobiologia, 451 (Dev. Hydrobiol. 155): 223-227.

DELAP, M.J., 1901. Notes on the rearing of *Chrysaora isosceles* in an aquarium. Ir. Nat., 10: 25-28.

DING, G. & J. CHEN, 1981. The life history of *Rhopilema esculenta* Kishinouye. J. Fish. China, 5: 93-104. [In Chinese]

GARCÍA, J.R., 1990. Population dynamics and production of *Phyllorhiza punctata* (Cnidaria: Scyphozoa) in Laguna Joyuda, Puerto Rico. Mar. Ecol. Prog. Ser., 64: 243-251.

GERSHWIN, L., 2001. Systematics and biogeography of the jellyfish *Aurelia labiata* (Cnidaria: Scyphozoa). Biol. Bull., 201: 104-119.

GERSHWIN, L. & A.G. COLLINS, 2002. A preliminary phylogeny of Pelagiidae (Cnidaria, Scyphozoa), with new observations of *Chrysaora colorata* comb. nov. J. Nat. Hist., 36(2): 127-148.

GOETTE, A., 1893. Vergleichende Entwicklungsgeschichte von *Pelagia noctiluca* Pér. Z. wiss. Zool., 55: 645-695.

GOHAR, H.A.F. & A.M. EISAWY, 1960. The development of *Cassiopea andromeda*. Publ. Mar. Biol. Sta., Al-Ghardaqa, 11: 148-190.

GOY, J. 1979. Campagne de la Calypso au large des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud (1961-1962) - 35. Méduses. Rés. scient. Camp. *Calypso*, 11: 263-296.

GREVE, W., 1968. The "planktonkreisel", a new device for culturing zooplankton. Mar. Biol., 1: 201-203.

GRÖNDAHL, F., 1988. A comparative ecological study on the scyphozoans *Aurelia aurita*, *Cyanea capillata* and *C. lamarckii* in the Gullmar Fjord, western Sweden, 1982 to 1986. Mar. Biol., 97: 541-550.

HAECKEL, E. 1880. Das system der medusen. I, 2: System der Acraspeden. Zweite Hälfte des Systems der Medusen. Gustav Fischer, Jena, 361-672.

JARMS, G., 1990. Neubeschreibung dreier Arten der Gattung *Nausithoe* (Coronata, Scyphozoa) sowie Wiederbeschreibung der Art *Nausithoe marginata* Kölliker, 1853. Mitt. hamb. zool. Mus. Inst., 87: 7-39.

JARMS, G., 1997. The polyps of Coronatae (Scyphozoa), a review and some new results. *In*: den HARTOG, J.C. (ed.), Proceedings of the 6th International Conference on Coelenterate Biology, 1995. Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden, p. 271-278.

JARMS, G., 2001. The life cycle of *Nausithoe hagenbecki* sp. nov. (Scyphozoa, Coronatae). Mitt. hamb. zool. Mus. Inst., 98: 13-22.

JARMS, G.; U. BÅMSTEDT; H. TIEMANN; M.B. MARTINUSSEN & J.H. FOSSÅ, 1999. The holopelagic life cycle of the deep-sea medusa *Periphylla periphylla* (Scyphozoa, Coronatae). Sarsia, 84: 55-65.

JARMS, G.; A.C. MORANDINI & F.L. da SILVEIRA, *in press*. Methods and experiences with cultivating polyps and medusae of Coronatae (Cnidaria, Scyphozoa) with a review of important characters. Helgol. Mar. Res.

KAKINUMA, Y., 1967. Development of a scyphozoan, *Dactylometra pacifica* Goette. Bull. Mar. Biol. Sta. Asamushi, 13: 29-32.

KAWAGUTI, S. & A. MATSUNO, 1981. A new species of the Coronatae, Scyphozoa, from the Japan Sea; *Atorella japonica* n.sp. Bull. Kawasaki Paramed. coll., 1: 15-21.

KIKINGER, R., 1992. *Cotylorhiza tuberculata* (Cnidaria: Scyphozoa) - life history of a stationary population. P.S.Z.N. I: Mar. Ecol., 13(4): 333-362.

KIKINGER, R. & L. von SALVINI-PLAWEN, 1995. Development from polyp to stauromedusa in *Stylocoronella* (Cnidaria: Scyphozoa). J. mar. biol. Ass. U. K., 75: 899-912.

KOMAI, T. & Y. TOKUOKA, 1939. Further observations on the strobilation of *Stephanoscyphus*. Mem. Coll. Sci., Kyoto Imp. Univ., ser. B, 15(2): 127-133.

LANGE, J. & R. KAISER, 1995. The maintenance of pelagic jellyfish in the Zoo-Aquarium Berlin. Int. Zoo Yb., 34: 59-64.

LITTLEFORD, R.A., 1939. The life cycle of *Dactylometra quinquecirrha*. L. Agassiz in the Chesapeake Bay. Biol. Bull., 77: 368-381.

LOTAN, A.; R. BEN-HILLEL & Y. LOYA, 1992. Life cycle of *Rhopilema nomadica*: a new immigrant scyphomedusan in the Mediterranean. Mar. Biol., 112: 237-242.

LUCAS, C.H., 2001. Reproduction and life history strategies of the common jellyfish, *Aurelia aurita*, in relation to its ambient environment. Hydrobiologia, 451 (Dev. Hydrob. 155): 229-246.

MIANZAN, H.W., 1989a. Las medusas Scyphozoa de la Bahía Blanca, Argentina. Bolm Inst. oceanogr., 37(1): 29-32.

MIANZAN, H.W., 1989b. Sistematica y zoogeografía de Scyphomedusae en aguas neriticas argentinas. Invest. Mar. CICIMAR, 4(1): 15-34.

MIANZAN, H.W. & P.F.S. CORNELIUS, 1999. Cubomedusae and Scyphomedusae. *In*: D. BOLTOVSKOY (ed.), South Atlantic Zooplankton, Vol. I. Blackhuys Publishers, Leiden, 513-559 pp.

MIGOTTO, A.E.; A.C. MARQUES; A.C. MORANDINI & F.L. da SILVEIRA, 2002. Checklist of the Cnidaria Medusozoa of Brazil. Biota Neotropica, 2(1), 30p.

ORTIZ-CORP'S, E.; C.E. CUTRESS & B.M. CUTRESS, 1987. Life history of the coronate scyphozoan *Linuche unguiculata* (Swartz, 1788). Carib. J. Sci., 23: 432-443.

PASPALEFF, B.W., 1938. Über die Entwicklung von Rhizostoma pulmo Agass. Arb. biol. Meeresst Varna, 7: 1-17.

PITT, K.A., 2000. Life history and settlement preferences of the edible jellyfish *Catostylus mosaicus* (Scyphozoa: Rhizostomeae). Mar. Biol., 136: 269-279.

RIPPINGALE, R.J. & S.J. KELLY, 1995. Reproduction and survival of *Phyllorhiza punctata* (Cnidaria: Rhizostomeae) in a seasonally fluctuating salinity regime in western Australia. Mar. Freshw. Res., 46: 1145-1151.

ROTTINI SANDRINI, L. & M. AVIAN, 1983. Biological cycle of *Pelagia noctiluca*: morphological aspects of the development from planula to ephyra. Mar. Biol., 74: 169-174.

RUSSELL, F.S., 1970. The medusae of the British Isles II. Pelagic Scyphozoa with a supplement to the first volume on hydromedusae. Cambridge University Press, Cambridge, 284 pp.

RUSSELL, F.S. & W.J. REES, 1960. The viviparous scyphomedusa *Stygiomedusa fabulosa* Russell. J. mar. biol. Ass. U. K., 39: 303-322.

SCHUCHERT, P., 1993. Phylogenetic analysis of the Cnidaria. Z. zool. syst. evolutionsforsch., 31: 161-173.

SILVEIRA, F.L. da & A.C. MORANDINI, 1997. *Nausithoe aurea* n. sp. (Scyphozoa, Coronatae, Nausithoidae), a species with two pathways of reproduction after strobilation: sexual and asexual. Contr. Zool., 66(4): 235-246.

SILVEIRA, F.L. da & A.C. MORANDINI, 1998. Asexual reproduction in *Linuche unguiculata* (Swartz, 1788) (Scyphozoa: Coronatae) by planuloid formation through strobilation and segmentation. Proc. biol. Soc. Wash., 111(4): 781-794.

SÖTJE, I. & G. JARMS, 1999. Detailed description of *Thecoscyphus zibrowii* Werner, 1984 (Scyphozoa, Coronatae) with remarks on the life cycle. Mitt. hamb. zool. Mus. Inst., 96: 5-13.

STACHOWITSCH, M., 1992. The invertebrates. An illustrated glossary. New York, Wiley. [Scyphozoa: 19-24 + one unnumbered plate.]

SUGIURA, Y., 1966. On the life history of rhizostome medusae. IV. *Cephea cephea*. Embryologia, 9: 105-122.

UCHIDA, T., 1926. The anatomy and development of a rhizostome medusa, *Mastigias papua* L.Agassiz, with observations on the phylogeny of Rhizostomae. J. Fac. Sci., Imp. Univ. Tokyo, Sec. VI – Zool., 1(1): 45-95.

UCHIDA, T., 1929. Studies on the Stauromedusae and Cubomedusae, with special reference to their metamorphosis. Jap. J. Zool., 2(2): 103-193.

UCHIDA, T. & Y. SUGIURA, 1978. On the polyp of the scyphomedusa, *Sanderia malayensis* and its reproduction. J. Fac. Sci., Hokkaido Univ. (Zool.), 21, 279–286.

WERNER, B., 1966. *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) und seine direkte Abstammung von den fossilen Conulata. Helgoländer wiss. Meeresunters., 13: 317-347.

WERNER, B., 1974. *Stephanoscyphus eumedusoides* n. spec. (Scyphozoa, Coronatae) ein Höhlenpolyp mit einem neuen Entwicklungsmodus. Helgoländer wiss. Meeresunters., 26: 434-463.

WERNER, B., 1979. Coloniality in the Scyphozoa: Cnidaria. *In*: D. LARWOOD & B.R. ROSEN (eds.), Biology and systematics of colonial organisms, Academic Press, London, 81-103 pp.

WERNER, B. & J. HENTSCHEL, 1983. Apogamous life cycle of *Stephanoscyphus planulophorus*. Mar. Biol., 74: 301-304.

WROBEL, D. & C.E. MILLS, 1998. Pacific coast pelagic invertebrates. A guide to the common gelatinous animals. Sea Challengers & Monterrey Bay Aquarium, Monterrey, 108 p.

Title: On the occurrence of scyphozoan ephyrae (Cnidaria, Scyphozoa, Semaeostomeae and Rhizostomeae) in the southeastern Brazilian coast

Authors: Valquiria Baddini Tronolone, André Carrara Morandini,, Alvaro Esteves Migotto

Biota Neotropica, Vol. 2 (number 2): 2002
http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN02102022002

Date Received 07/04/2002
Revised 08/03/2002
Accepted 10/02/2002

ISSN 1676-0611

EXPERIMENTS IN NATURE AND LABORATORY OBSERVATIONS WITH *NAUSITHOE AUREA* (SCYPHOZOA: CORONATAE) SUPPORT THE CONCEPT OF PERENNATION BY TISSUE SAVING AND CONFIRM DORMANCY

Fábio Lang da Silveira[1] (correspondence author; correspondência para), Gerhard Jarms[2] & André Carrara Morandini[1]

Biota Neotropica v2 (n2) – http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN02202022002

Date Received 07/19/2002

Revised 09/23/2002

Accepted 10/02/2002

[1] Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Caixa Postal 11461, 05422-970, São Paulo, SP, Brasil.
Tel.:+55-11-30917619 Fax: +55-11-30917513
[2] Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Universität Hamburg, Martin-Luther-King Platz 3, 20146 Hamburg, Germany,
Tel.: +49-40-428382086 Fax: +49-40-428382086
e-mails: fldsilve@usp.br, Gerhard.Jarms@zoologie.uni-hamburg.de, acmorand@usp.br

Abstract

Stephanocyphistomae of *Nausithoe aurea* from São Paulo State, Brazil (in subtropical western South Atlantic waters), were relocated with their substrata in nature to study their survivorship under *control* and and *experimental* series — *i.e.* the polyps in the original orientation and inverted, and in each series exposed and buried polyps. We found that *N. aurea* survives over 13 months in nature, between 1/3 – 1/4 of 268 stephanoscyphistomae as normal feeding polyps, by segmentation produces planuloids and rejuvenates the polyps — an additional explanation for clustering of the solitary stephanocyphistomae. Dormant living tissues within the periderm of the tube were considered resting stages. The results support the concept that coronates in general have the capacity to save all living tissue and transform it to the energy saving sessile stage — the perennial polyp.

Key-words: *Cnidaria, Scyphozoa, Nausithoe aurea, perennation, resting stages, Brazil.*

Resumo

Estefanocifístomas de *Nausithoe aurea* no Estado de São Paulo, Brasil (em águas subtropicais do Atlântico Sul ocidental), foram realocados com os seus substratos na natureza para estudar a sobrevivência em séries *controle* e *experimental* — isto é, os pólipos na posição original e invertidos e em cada série pólipos expostos e enterrados. Verificamos que *N. aurea* sobrevive por 13 meses na natureza, entre 1/3 – 1/4 de 268 estefanocifístomas como pólipos normais capazes de alimentação, por segmentação produz planulóides e rejuvenesce o pólipo — uma explicação adicional para a ocorrência agregada dos estefanocifístomas solitários. Tecidos vivos dormentes dentro da periderme do tubo foram considerados como estágios de quietação. Os resultados reforçam a idéia de que os coronados em geral têm a capacidade de conservar todo o tecido vivo e de transformá-lo durante o estágio séssil mais econômico energeticamente – o pólipo perene.

Palavras-chave: *Cnidaria, Scyphozoa, Nausithoe aurea, perenização, estágios de quietação, Brasil.*

Introduction

At present the life cycles of 16 species of Coronatae are known, the variations range from typical metagenesis by strobilation (polyp > strobilation > detached ephyrae > adult medusae > planulae) to the suppression of the stephanoscyphistomae or the medusae. These life cycles are:

- complete metagenesis: *Atorella japonica* (see Kawaguti & Matsuno, 1981), *Atorella vanhoeffeni* (see Werner, 1966), *Nausithoe hagenbecki* (see Jarms, 2001), *Nausithoe punctata* (see Werner, 1973) and *Nausithoe werneri* (see Jarms, 1990);

- complete metagenesis combined with abbreviated metagenesis and/or 'segmentation': *Nausithoe aurea* (see Silveira & Morandini, 1997) *Linuche unguiculata* (see Silveira & Morandini 1998a);

- metagenesis combined with abbreviated life cycle ('tissue balls'): *Nausithoe globifera*, *Nausithoe maculata*, *Nausithoe marginata*, and *Nausithoe thieli* (Jarms 1997);

- reduced metagenesis (medusoids): *Nausithoe eumedusoides* (see Werner, 1974) and *Nausithoe racemosa* (see Komai, 1936);

- reduced metagenesis (planuloids): *Nausithoe planulophora* (see Werner, 1971);

- without metagenesis (without polyps and planulae): *Periphylla periphylla* (see Jarms *et al*., 1999);

- without metagenesis (parthenogenesis): *Thecoscyphus zibrowii* (see Sötje & Jarms, 1999).

Morandini (1999) and Morandini & Silveira (2001a) reviewed the history of knowledge about stephanoscyphistomae of Coronatae in Brazil. Morandini & Silveira (2001a) complemented the diagnostic features for *Nausithoe aurea* Silveira & Morandini, 1997, and showed that the species occurs north of its type locality in Brazil, and Morandini & Silveira (2001b) described the gametogenesis of the species. Jarms *et al.* (2002) studied preserved deep-water polyps of the families Atorellidae and Nausithoidae from the Brazilian coast. Furthermore, Silveira & Morandini (1998a and b) have described segmentation and dormancy *sensu* Cáceres (1997: 372), *i.e.* the occurrence of resting stages, in the species *Linuche unguiculata* (Swartz, 1788).

The present study on the survivorship of *Nausithoe aurea* in nature, under control and experimental relocate circumstances, was undertaken over a 13 months period. Observations were based on just sampled material from the relocation site in southeast Brazil and following cultures of the stephanoscyphistomae. We wanted to know how *N. aurea* survives under unstable conditions and and whether the flexibility in its life cycle and whether the flexibility in its life cycle might be an advantage (or adaptation) for living in a frequently changing environment.

Material and Methods

To initiate our study, on July 18, 2000, seven fragments of dead stony coral *Mussismilia hispida* (Verrill, 1902) (Scleractinia, Mussidae) were sampled at 2-6 m depth by SCUBA diving, in the São Sebastião Channel (23°50'S – 45°25'W), on Praia Grande reef, Ilhabela County, SP. We searched for the polyps on the calcareous substrata with the aid of a stereomicroscope at Centro de Biologia Marinha da Universidade de São Paulo (CEBIMar USP). Two sets of *Nausithoe aurea*, each with six stephanoscyphistomae, were obtained from the exposed surface and from the buried surface of two calcareous debris. They were transferred into and maintained in cell culture dishes (60 mm x 15 mm) containing about 100 ml of filtered seawater. We had made the first cultivation under controlled room temperature, 21.0°C, from July 19 to 27, 2000 at CEBIMar. On July 27 the specimens were transferred, each in a small airtight flask (70 ml) and air-conditioned car, to the Zoology Department (IB USP), in São Paulo, SP, and reared inside an incubator (FANEM© 347-CDG) at 22 ± 1°C (6/18 hours light/dark) until August 7. After the third day of examinations, at two day intervals, a few recently hatched nauplii (24-48 hours) of *Artemia* sp. were added to the culture dishes for a period of 24 hours. The filtered seawater in the culture dishes – provided by CEBIMar USP and stored inside a dark incubator at 22 ± 1°C, was changed every day. By day ten of the observations, gentle rubbing with a delicate brush cleaned each polyp.

From the same reef, at Ilhabela, July 19, 2000, fifty-eight fragments of dead stony coral *M. hispida* were sampled at 2-6 m depth by SCUBA diving. The calcareous debris were stored in large tanks with running seawater. In the laboratory of CEBIMar USP, we searched for the stephanoscyphistomae, with the aid of a stereomicroscope, on the exposedJuly 19, 2000, as well as on the buried surfaces of the calcareous substratum, to find at least six polyps of *N. aurea*. By July 24, 2000, we had set aside forty-eight fragments of dead stony coral (always *M. hispida*). A long screw (15 cm) (Fig. 1) was applied to each calcareous segment. On July 25 to 27, 2000, the fragments were transplanted to the field at the base of a high and nearly vertical rockwall at Jarobá Point (23°49'39.6''S – 45°25'20''W), 6 m depth, by SCUBA diving (a site within the protected rocky coast of CEBIMar). Two contiguous rows of twenty-four calcareous fragments each were laid on the sand bottom – the "experimental" and the "control" series. The *control* series was: the surfaces of twenty four fragments, respectively, twelve exposed and twelve buried, were laid to maintain their original position. The *experimental* series was: the surfaces of twenty four fragments, respectively, twelve exposed and twelve buried, were laid inverted. The initial set of twelve exposed and buried stephanoscyphistomae we considered to pertain to the controls.



Figure 1. *Photography (26.X.2000, at CEBIMar USP) of four calcareous fragments just sampled from Jarobá Point and to each fragment a long screw had been applied as a mark (Ruler: 20 cm).*

A	B	C
18/VII/2000 (initial observations)	20	18.8 °C
24/VIII/2000	20	18.3 °C
25/IX/2000	20	19.1 °C
26/X/2000	15	20.6 °C
12/XI/2000	20	21.3 °C
18/XII/2000	20	22.0 °C
22/I/2001	15	25.0 °C
22/II/2001	20*	25.7 °C
29/III/2001	20	23.7 °C
02/V/2001	20	23.9 °C
27/V/2001	15	
02/VIII/2001	20	20.7 °C

*****We had observed the modifications of one exposed polyp, in the *control* series, for 33 days.

Table 1. *Dates in which (A) calcareous fragments with stephanoscyphistomae of* Nausithoe aurea *were retrieved from the sea and (B) days of observations in the laboratory; (C) monthly average of surface water temperature at CEBIMar.* ***Note:*** *average of surface water temperature for June and July 2001 was, respectively, 20.4 and 19.5 ºC.*

Almost at monthly intervals, over thirteen months and by SCUBA diving, four transplanted coral fragments (two controls and two experiments, respectively, one exposed and one buried from each series), were retrieved from the sea, submersed in a large tank, gently washed with a constant flow of sea-water to remove the excess of sand so as to facilitate the finding of the polyps, twenty four stephanoscyphistomae were isolated in the laboratory. The polyps were kept, either in CEBIMar for the first five days (except for February 2001 with longer stay at CEBIMar), transferred to Zoology Department (as mentioned above) and observed for 15 – 20 days (Table 1).

Results

In this work we observed a total number of 268 stephanoscyphistomae, 141 and 127, respectively, from the *control* and *experimental* series. The following aspects were observed: (a) presence of particles closing the periderm tube; (b) particles pushed out of the periderm tube by the scyphistoma; (c) contracted living tissues within the periderm tube, but not contracting further upon gentle squeezing with delicate forceps; (d) contracted living tissues within the periderm tube, but still contracting further upon gentle squeezing with delicate forceps; (e) contracted living tissues within the periderm tube, but oral disk with recognizable tentacles; (f) expanded polyp and oral disc with ***n*** tentacles; (g) polyp with a simple column, *i.e.* without mesenteries or oral disc and tentacles; (h) polyp column with mesenteries, but without oral disc and tentacles; (i) strobilation and closed periderm operculum; (j) ephyrae; (k) half opened operculum; (l) removed operculum; (m) segmentation *sensu* Silveira & Morandini (1998a); (n) planuloids (originated by strobilation or segmentation) within the periderm tube; (o) planuloid inside the polyp column; (p) free planuloids (see Plate I).

The majority of the stephanoscyphistomae did not present any perceptible amount of zooxanthellae, except for the finding of 4 polyps with much zooxanthellae in the gastrodermis (2 polyps from the *exposed-control* different series and 2 polyps from the *exposed* and *buried-experimental* single series). Two calcareous substrata retrieved from the sea on March 29, 2001, showed, on one, the overgrowth by the sponge *Cliona* aff. *dioryssa* De Laubenfels, 1950 and on the other the growth of coralline incrusting algae responsible for the absence of 3 and 5 stephanoscyphistomae, respectively, for the *buried-control* and *exposed-experimental* series. Two polyps died during our observations: one in the *buried-experimental* series from the sample on January 22, 2001, due to a large injury at the periderm pedal disk, at day 10 of cultivation; one in the *buried-control* series from the sample February 22, 2001, attacked by an unidentified ciliate protist (fast multiplying within the periderm tube), at day 8 of cultivation.

Apart from expected observations we could obtain with traditional rearing experiments in the laboratory,for *Nausithoe aurea* we found some different aspects as a) the rejection mechanism of particles within the periderm tube, b) segmentation and c) dormancy. During the rejection of particles within the periderm tube the stephanoscyphistoma pushed it by stretching column, this requiring that part of the particles (when there were plenty) or all (when there are few) be ingested by the distal region of the column and later spit out through the tube aperture. Segmentation was usually with the production of a periderm operculum and rarely under a plug of particles in the tube aperture, as Silveira & Morandini (1998a) had described for the colonial coronate *Linuche unguiculata*. Often after segmentation, part of the resulting planuloids remained inside the gastrovascular cavity of the regenerating stephanoscyphistoma and, either left the polyp, with the opening of the operculum, or were resorbed (Figs 2 and 3). Segmentation may perhaps occur by an initial transverse fission halfway along the column of a normal polyp, and the closing of the tube with an operculum (Fig. 4). After segmentation, with the opening of the operculum the residual tissues under it, and not in the form of planuloids, are ingested by the stephanoscyphistoma (Fig. 5). We recognized dormancy as an undifferentiated polyp column, which could stay inside a blocked tube over a longer period.

For a summary analysis of our results, in terms of a general picture of the aspects related to the closing of the periderm tube, either by particles (mainly sand grains), by an operculum or particles + operculum, we combined all data in Table 2 for the *control* series and in Table 3 for the *experimental* series. In these tables we grouped our observations considering: a) the expected (= known) aspects of the biology of *N. aurea*, *i.e.* strobilation producing detached ephyrae or planuloids and/or regeneration of a normal feeding polyp (*sensu* Silveira & Morandini, 1997: 242, Tab. VI; 237; 244); b) the different (= novel) aspects of the biology of *N. aurea*, *i.e.* a segmentation or dormancy mechanism as observed for the colonial *L. unguiculata* (*sensu* Silveira & Morandini, 1998a and b). In the tables we note whether the results refer to the *exposed* or *buried* stephanoscyphistomae.

The occurrence of an oral disc and mesenteries was observed in 37 (26.24%) and 31 (32.3%) stephanoscyphistomae just sampled and during cultivation, respectively, from the *control* and *experimental* series.

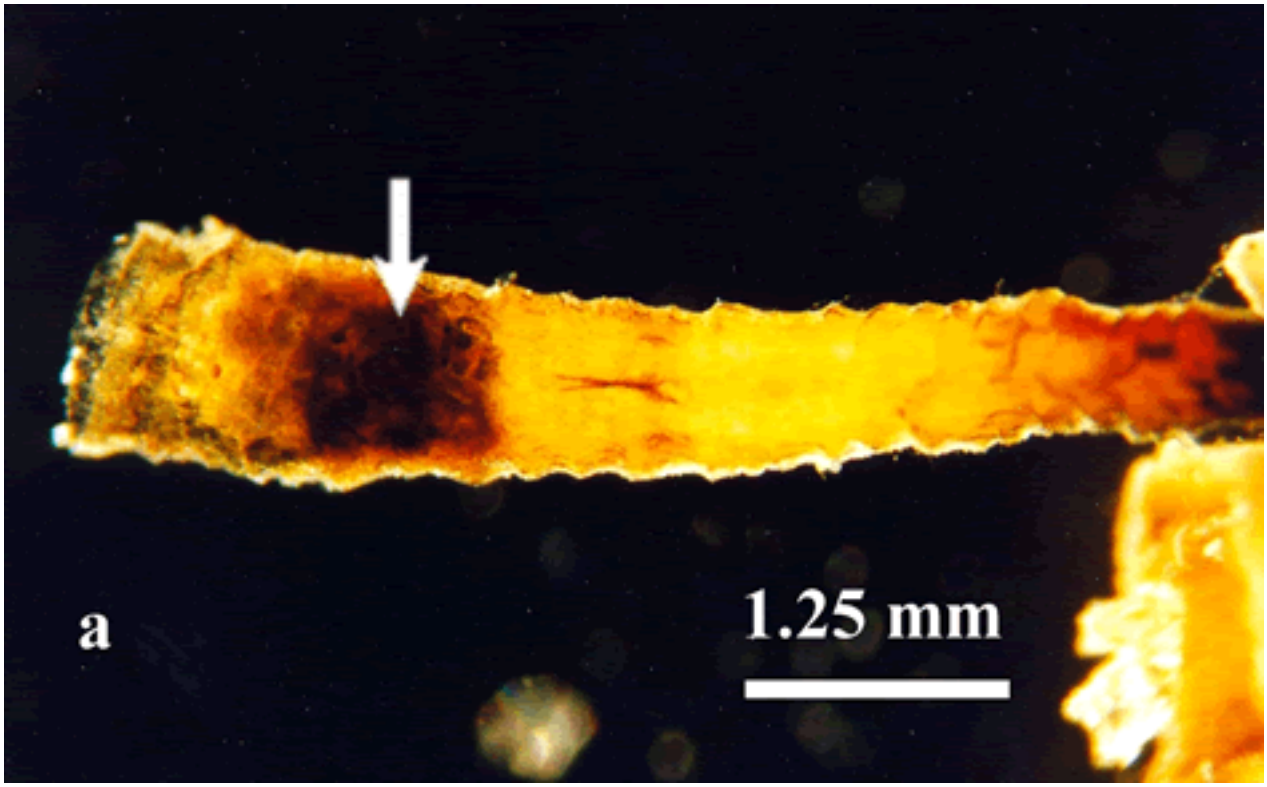


Plate I. *Observed aspects of individual stephanoschyphistomae: (a) presence of particles closing the periderm tube (arrow);*

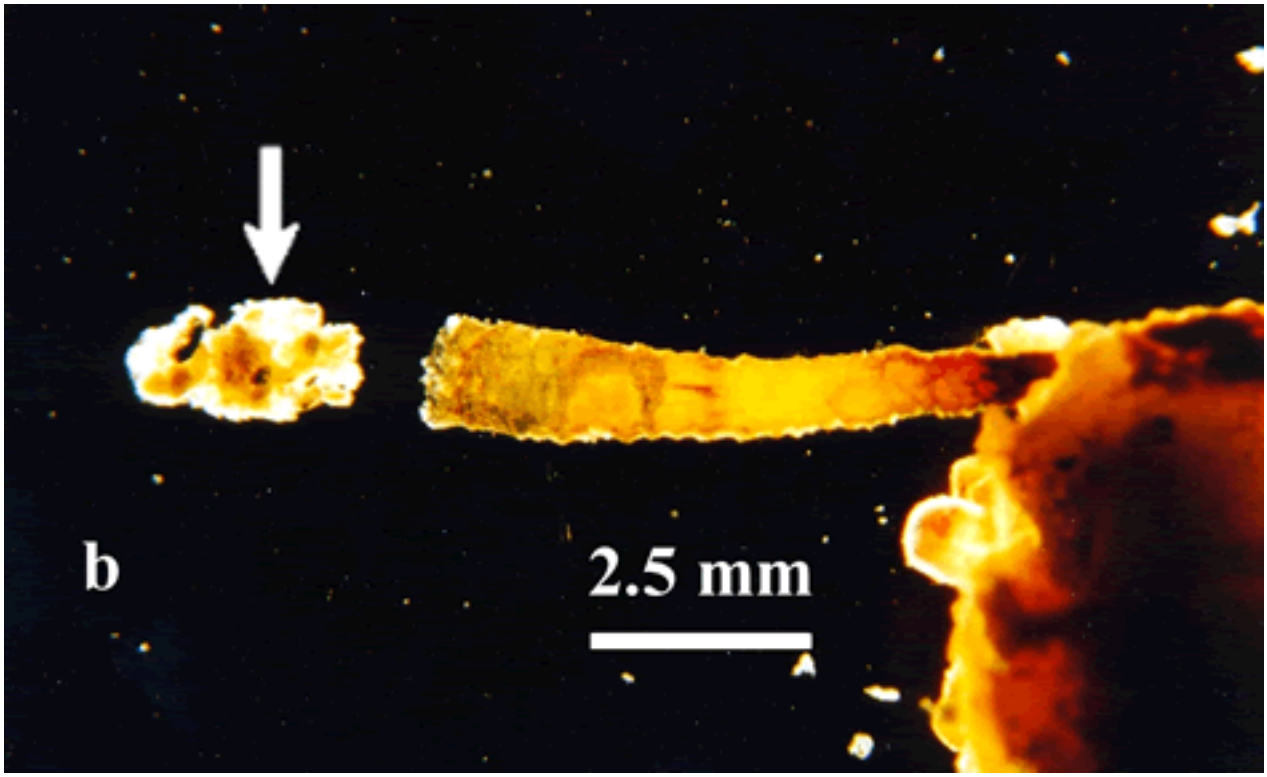


Plate I. *Observed aspects of individual stephanoschyphistomae: (b) particles pushed out of the periderm tube by the polyp (arrow);*

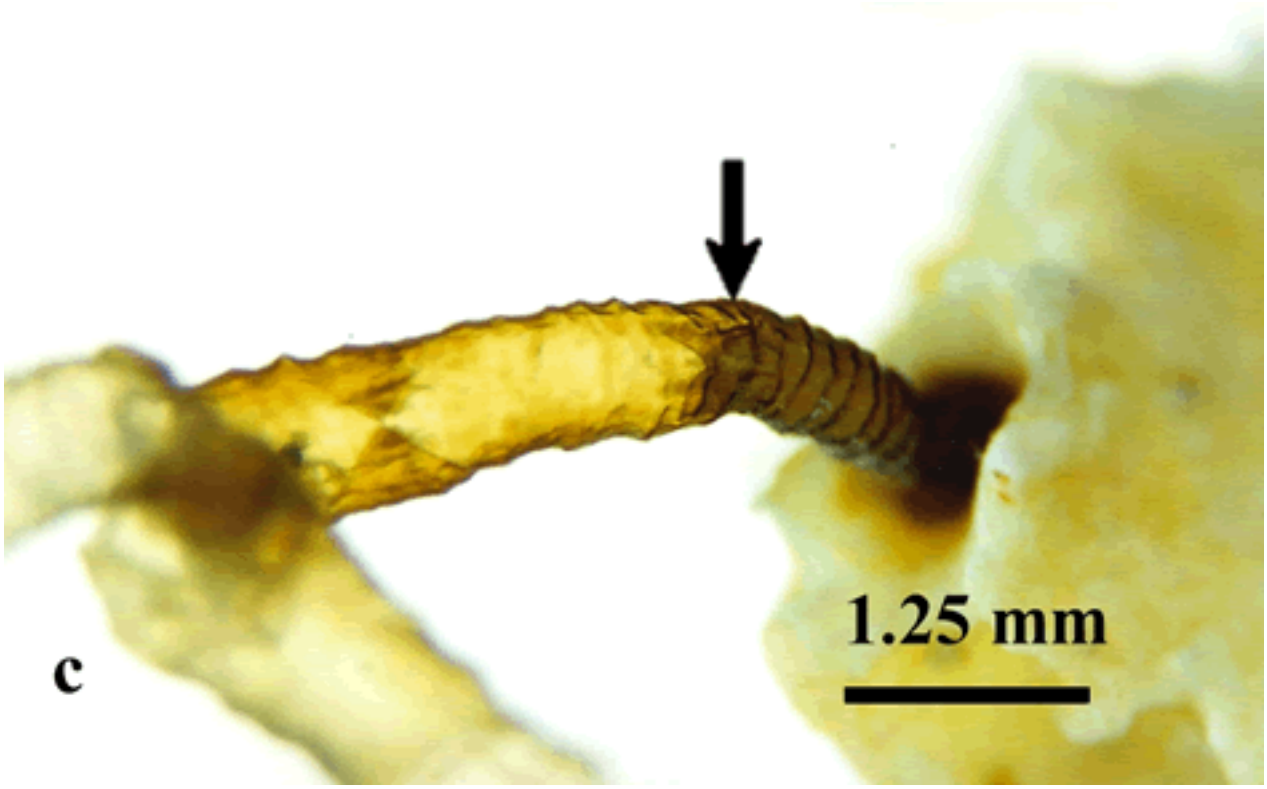


Plate I. *Observed aspects of individual stephanoschyphistomae: (c) contracted living tissues within the periderm tube, but not contracting further upon gentle squeeze with delicate forceps;*

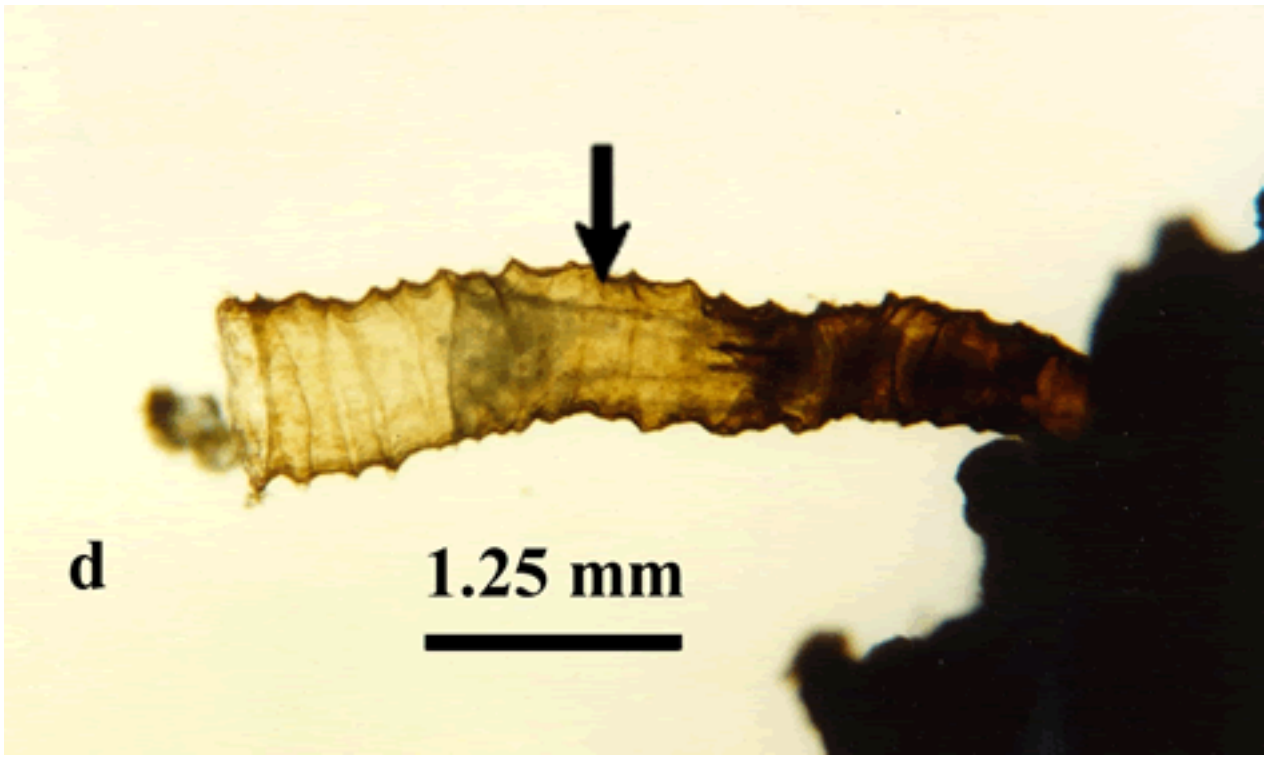


Plate I. *Observed aspects of individual stephanoschyphistomae: (d) contracted living tissues within the periderm tube, but still contracting further upon gentle squeeze with delicate forceps;*

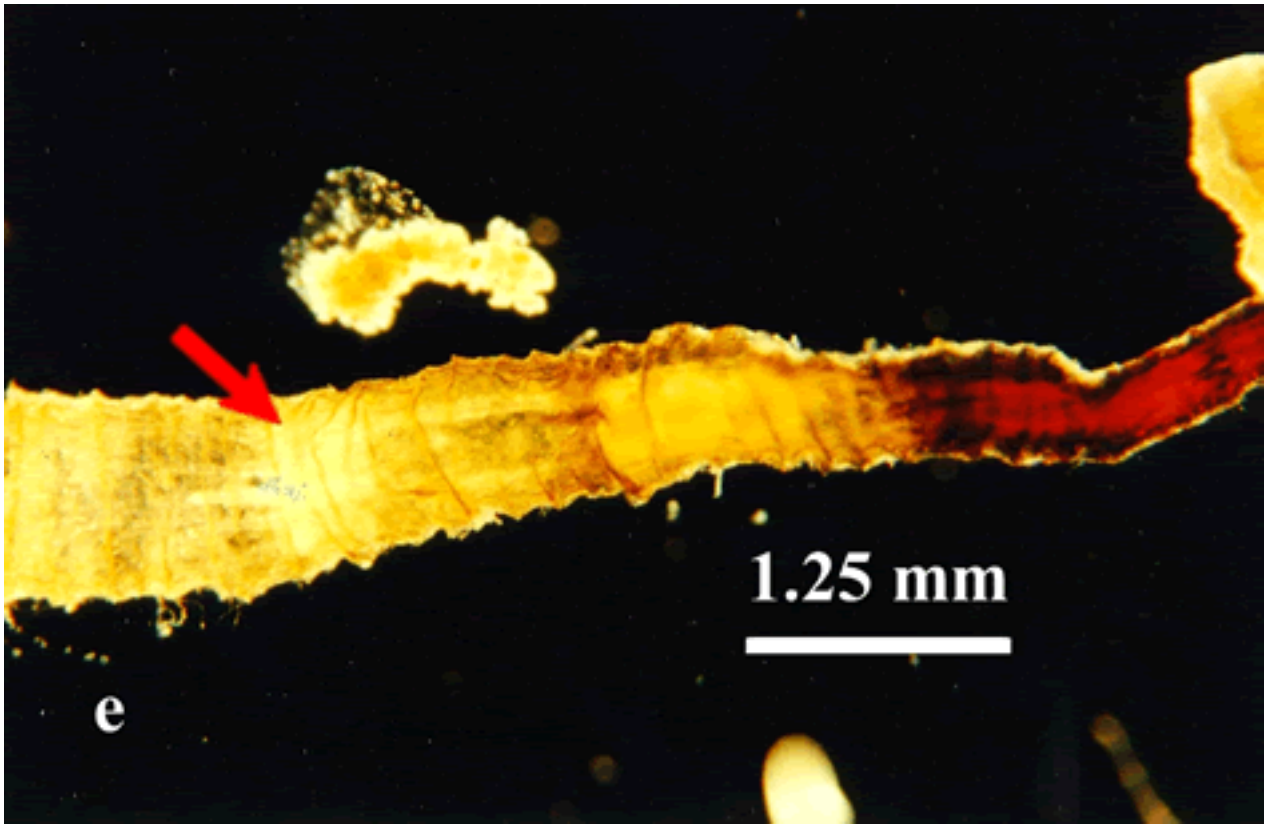


Plate I. *Observed aspects of individual stephanoschyphistomae: (e) contracted living tissues within the periderm tube, but oral disk with recognizable tentacles;*

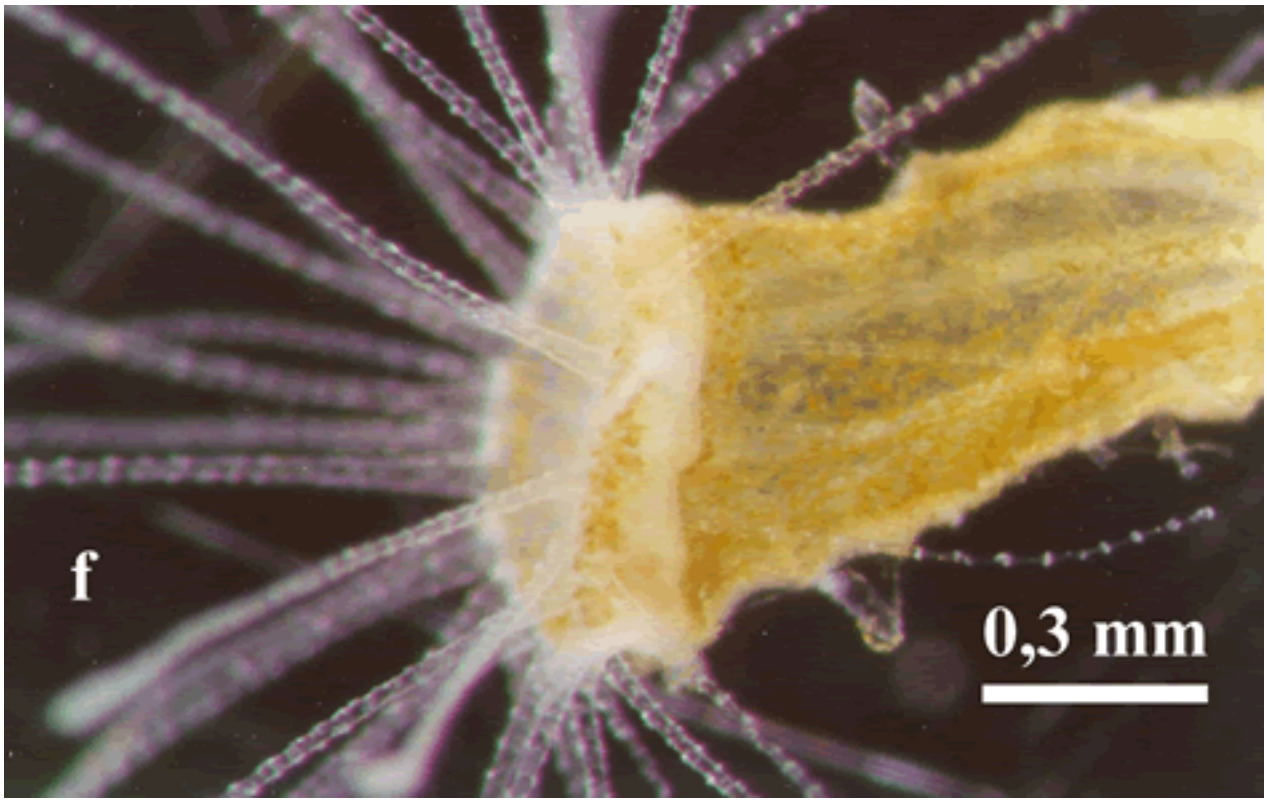


Plate I. *Observed aspects of individual stephanoschyphistomae: (f) expanded polyp and oral disc with* **n** *tentacles; (g) polyp with simple column,* i.e. *without mesenteries or oral disc with tentacles (arrow points to particles);*



Plate I. *Observed aspects of individual stephanoschyphistomae: (g) polyp with simple column,* i.e. *without mesenteries or oral disc with tentacles (arrow points to particles);*

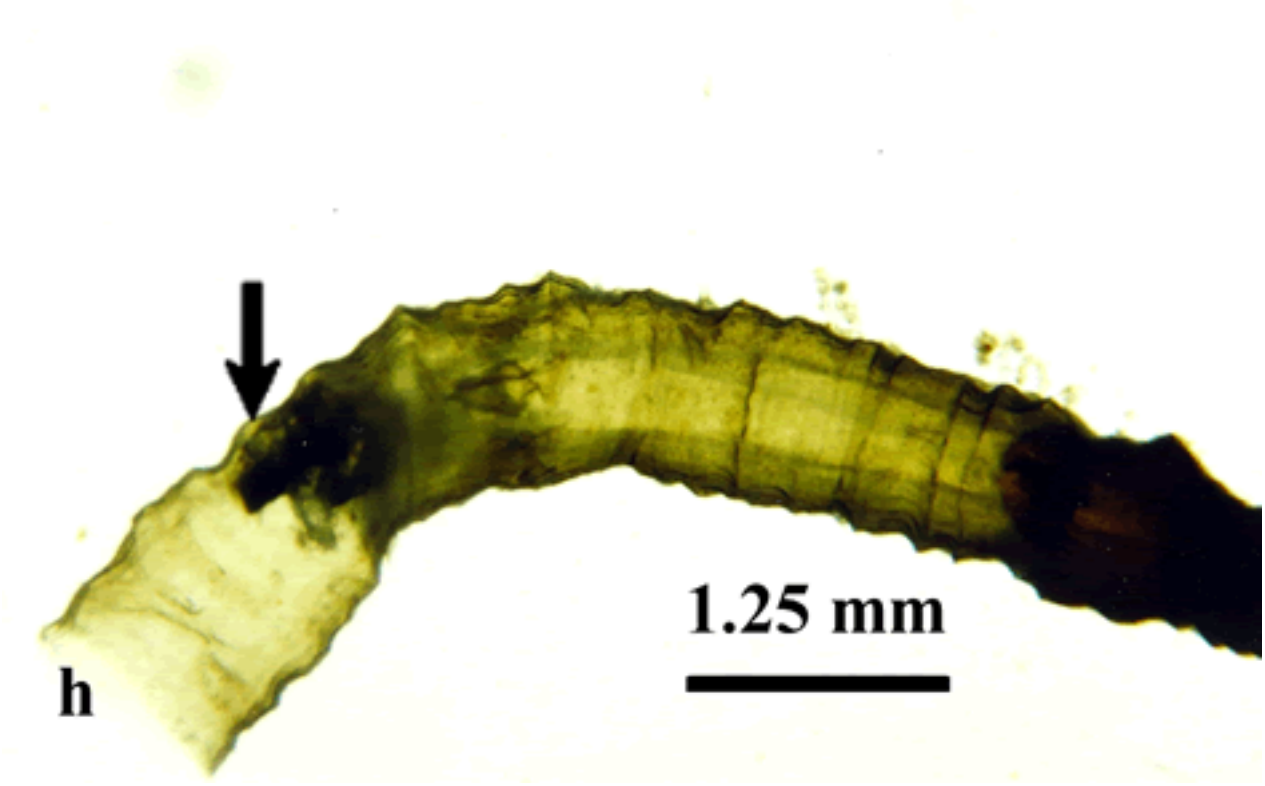


Plate I. *Observed aspects of individual stephanoschyphistomae: (h) polyp column with mesenteries, but without oral disc with tentacles (arrow points to particles);*

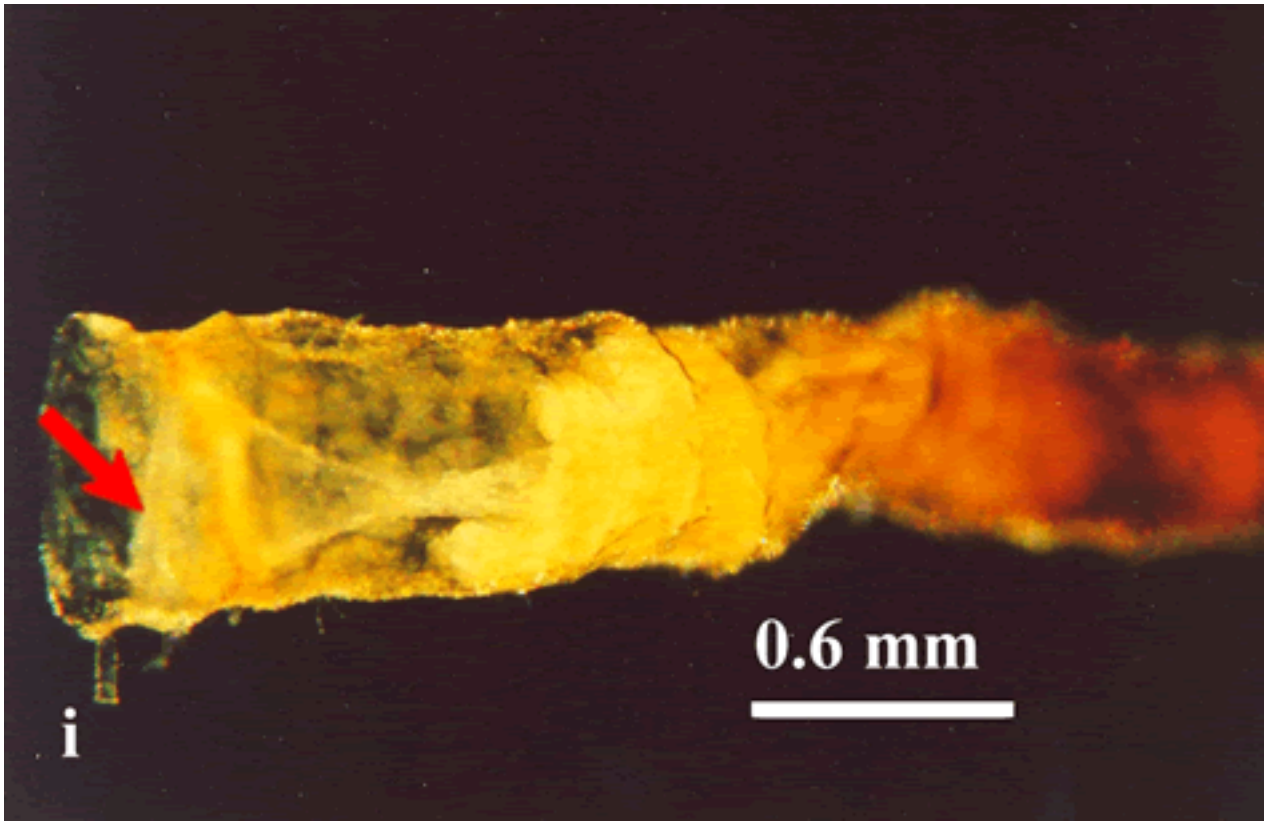


Plate I. *Observed aspects of individual stephanoschyphistomae: (i) strobilation under closed periderm operculum (arrow) (note conical head);*

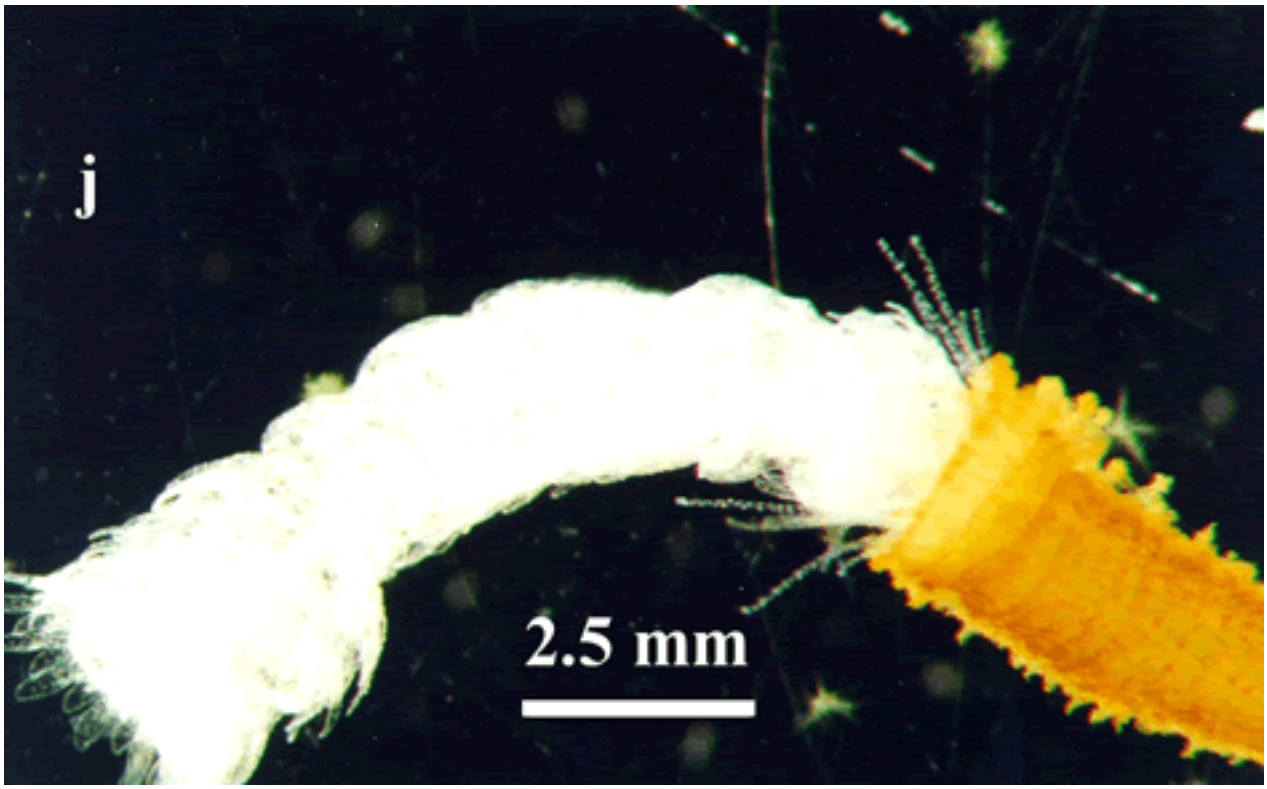


Plate I. *Observed aspects of individual stephanoschyphistomae: (j) chain of ephyrae;*

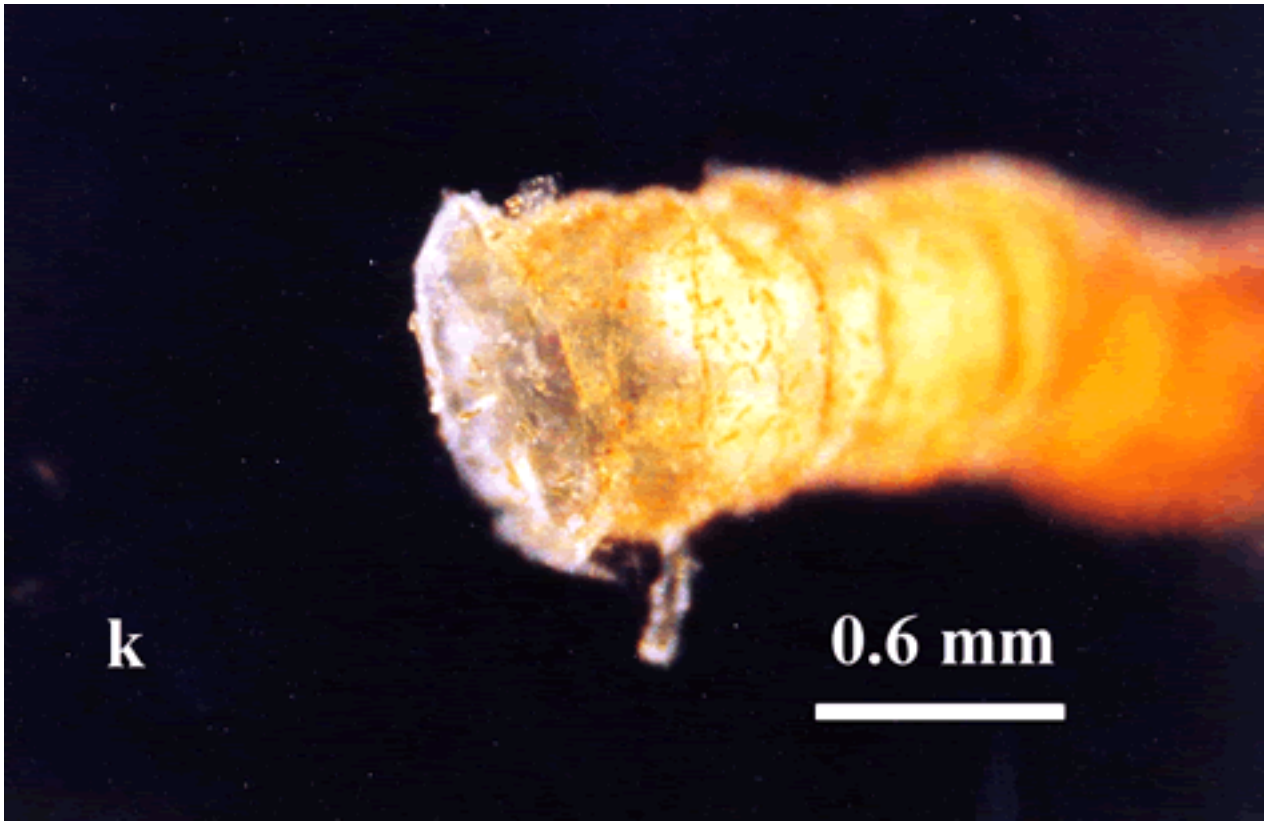


Plate I. *Observed aspects of individual stephanoschyphistomae: (k) half opened operculum (arrow);*

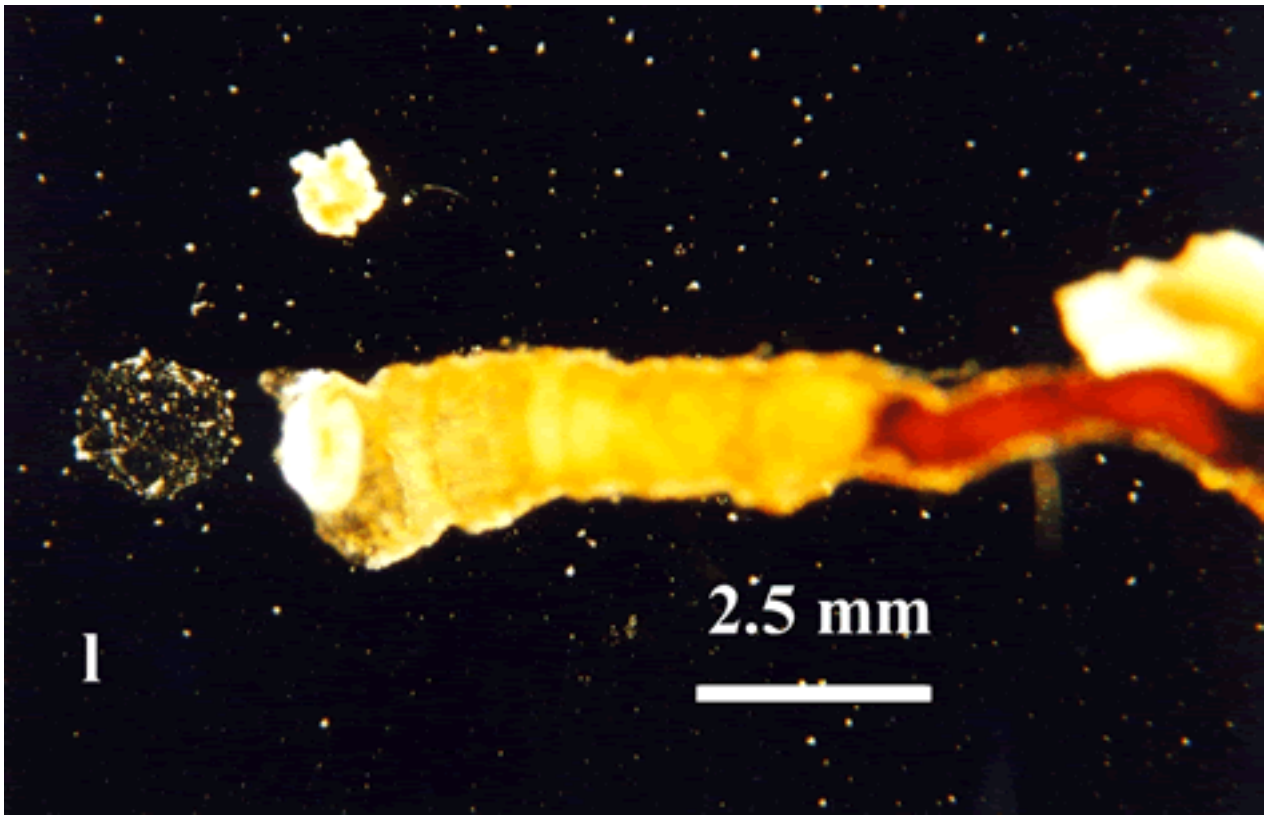


Plate I. *Observed aspects of individual stephanoschyphistomae: (l) removed operculum;*

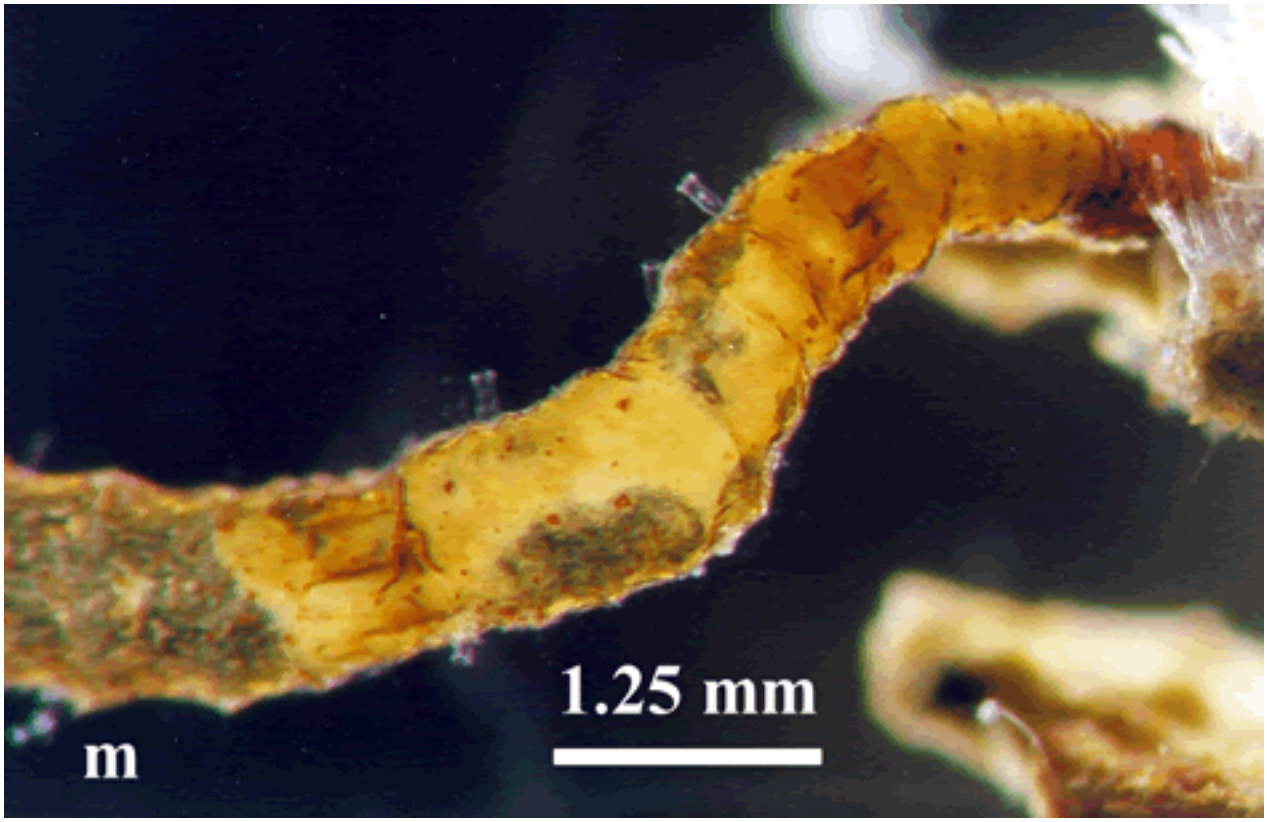


Plate I. *Observed aspects of individual stephanoschyphistomae: (m) segmentation;*

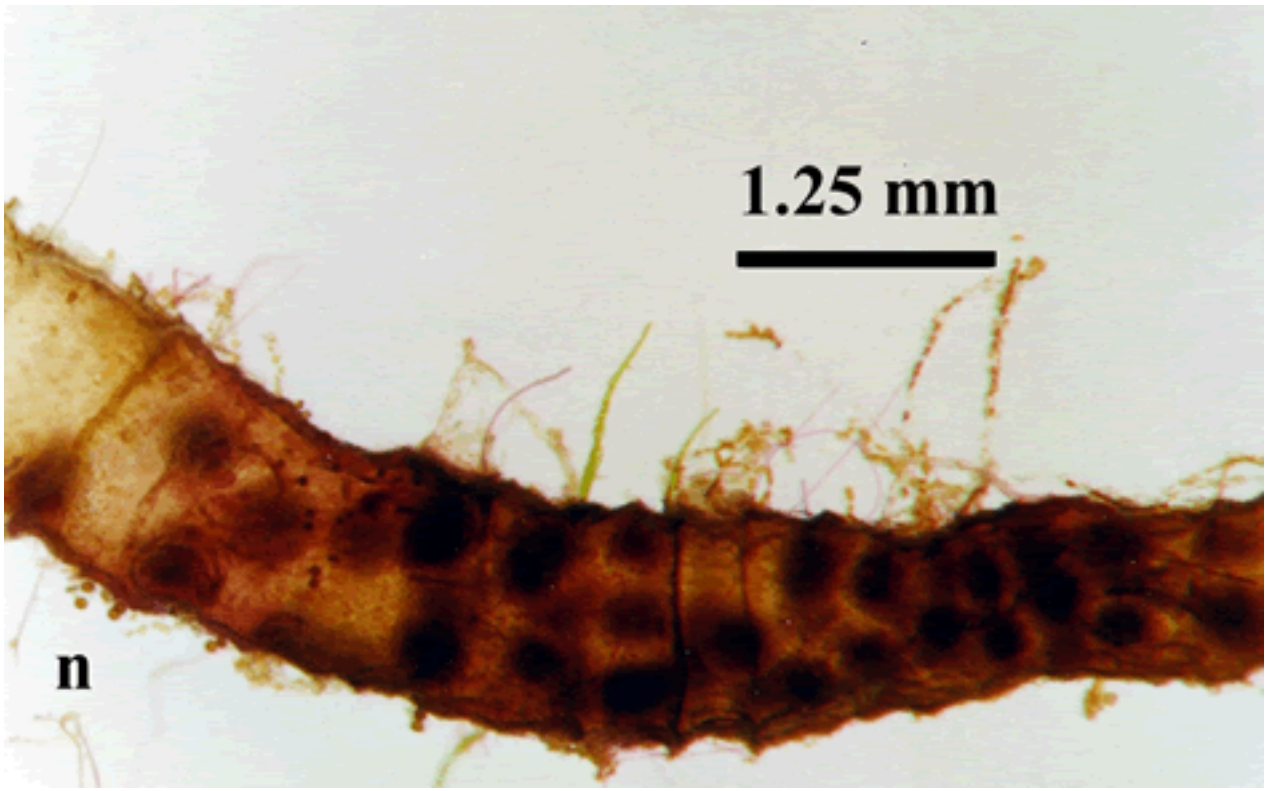


Plate I. *Observed aspects of individual stephanoschyphistomae: (n) planuloids (originated by strobilation or fragmentation) within periderm tube;*

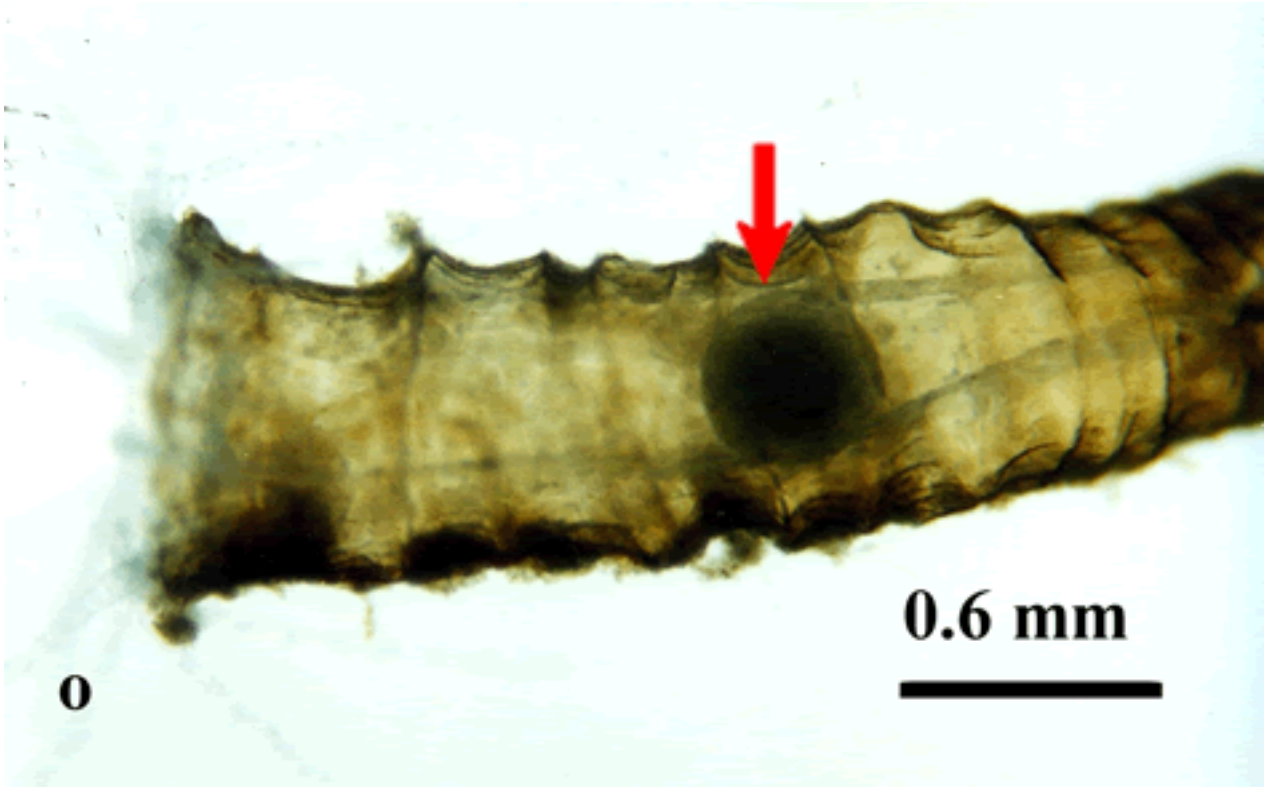


Plate I. *Observed aspects of individual stephanoschyphistomae: (o) planuloid inside polyp column (arrow);*

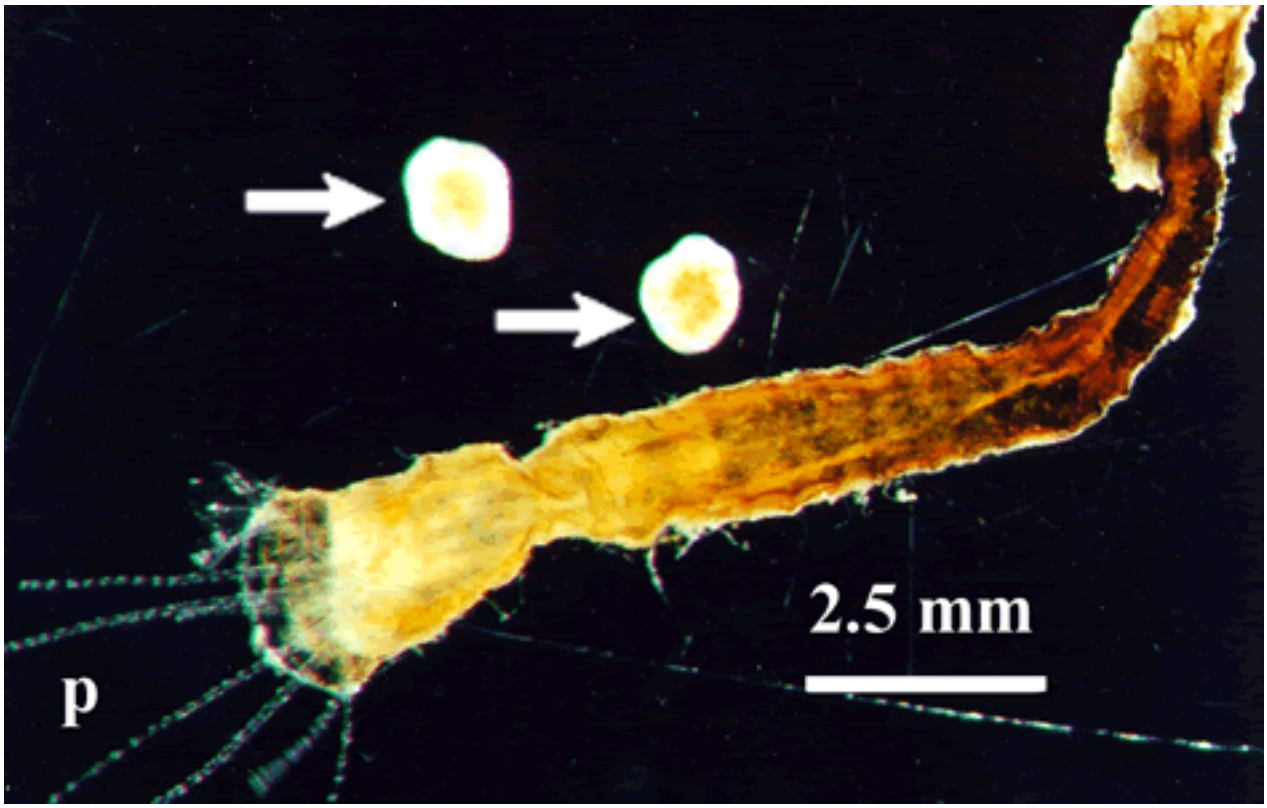


Plate I. *Observed aspects of individual stephanoschyphistomae: (p) free planuloids (arrows).*

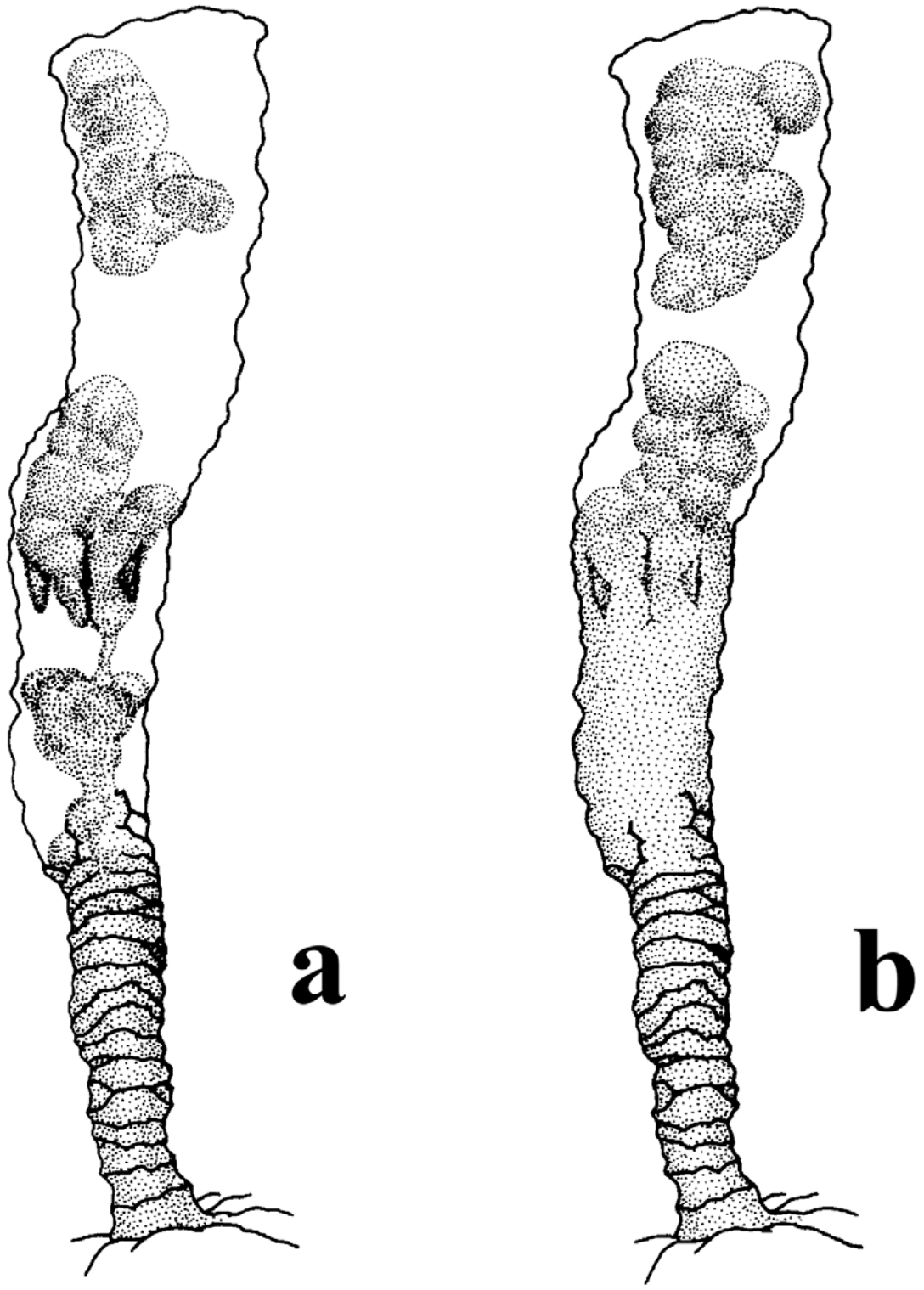


Figure 2. *Stephanoscyphistoma of* Nausithoe aurea *undergoing segmentation (with thin operculum since sampling), regenerating column and retaining planuloids inside the gastrovascular cavity (buried polyp,* experiment *series). a – Later segmentation stage with planuloid formation and the distal ones almost distinct (24.II.01); b – Remaining basal tissues stretch by fusion of less defined planuloids to regenerate the column and distal planuloids separate (25.II.01);*

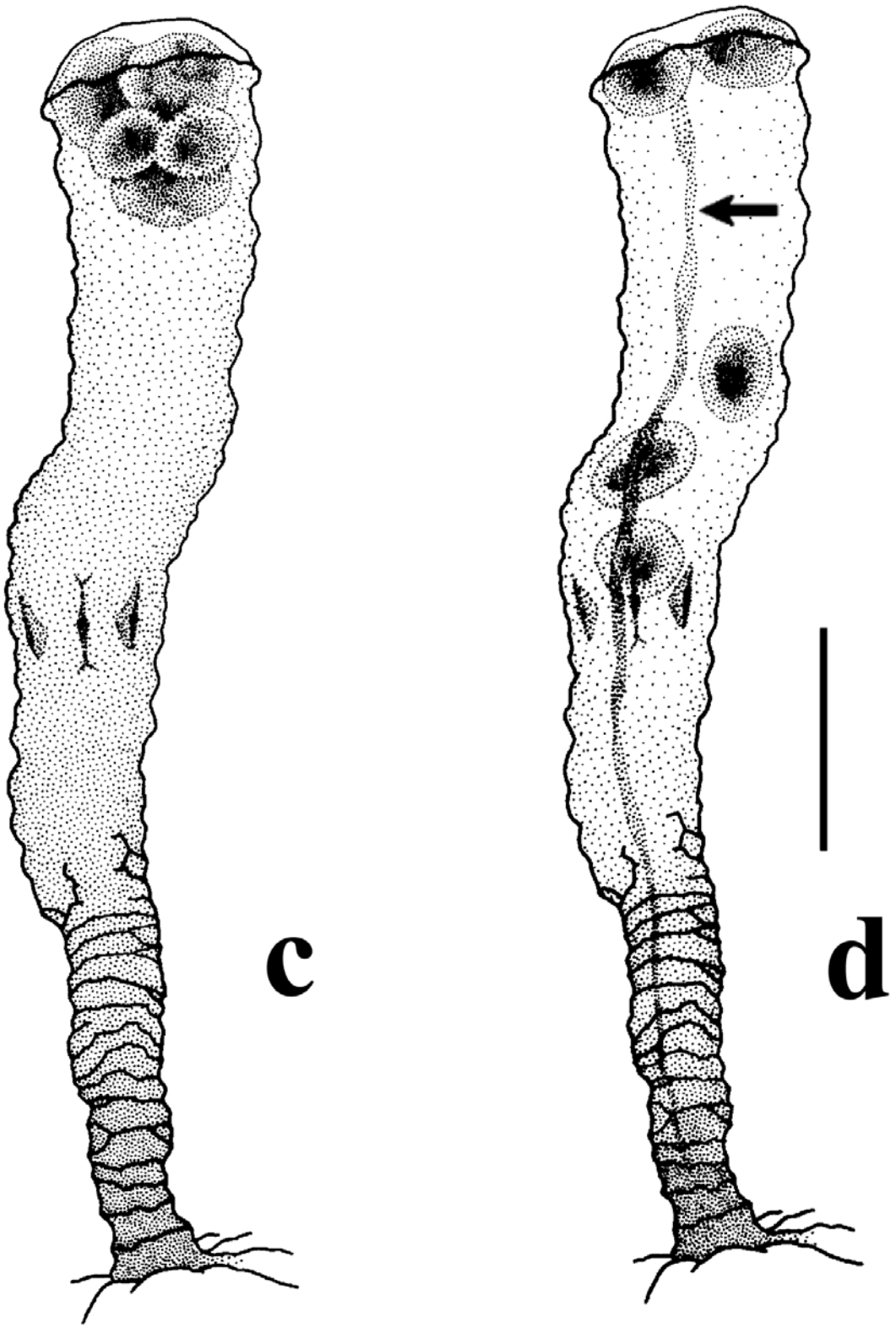


Figure 2. *Stephanoscyphistoma of* Nausithoe aurea *undergoing segmentation (with thin operculum since sampling), regenerating column and retaining planuloids inside the gastrovascular cavity (buried polyp,* experiment *series). c – Simple regenerated column without the mesenteries, planuloids are distinct and mobile inside the gastrovascular cavity and operculum bulges (27.II.01); d - Regeneration of mesenteries along column (arrow), individual planuloids move inside the gastrovascular cavity and more become distinct under the bulged operculum (03.III.01). Scale: 0.6 mm.*

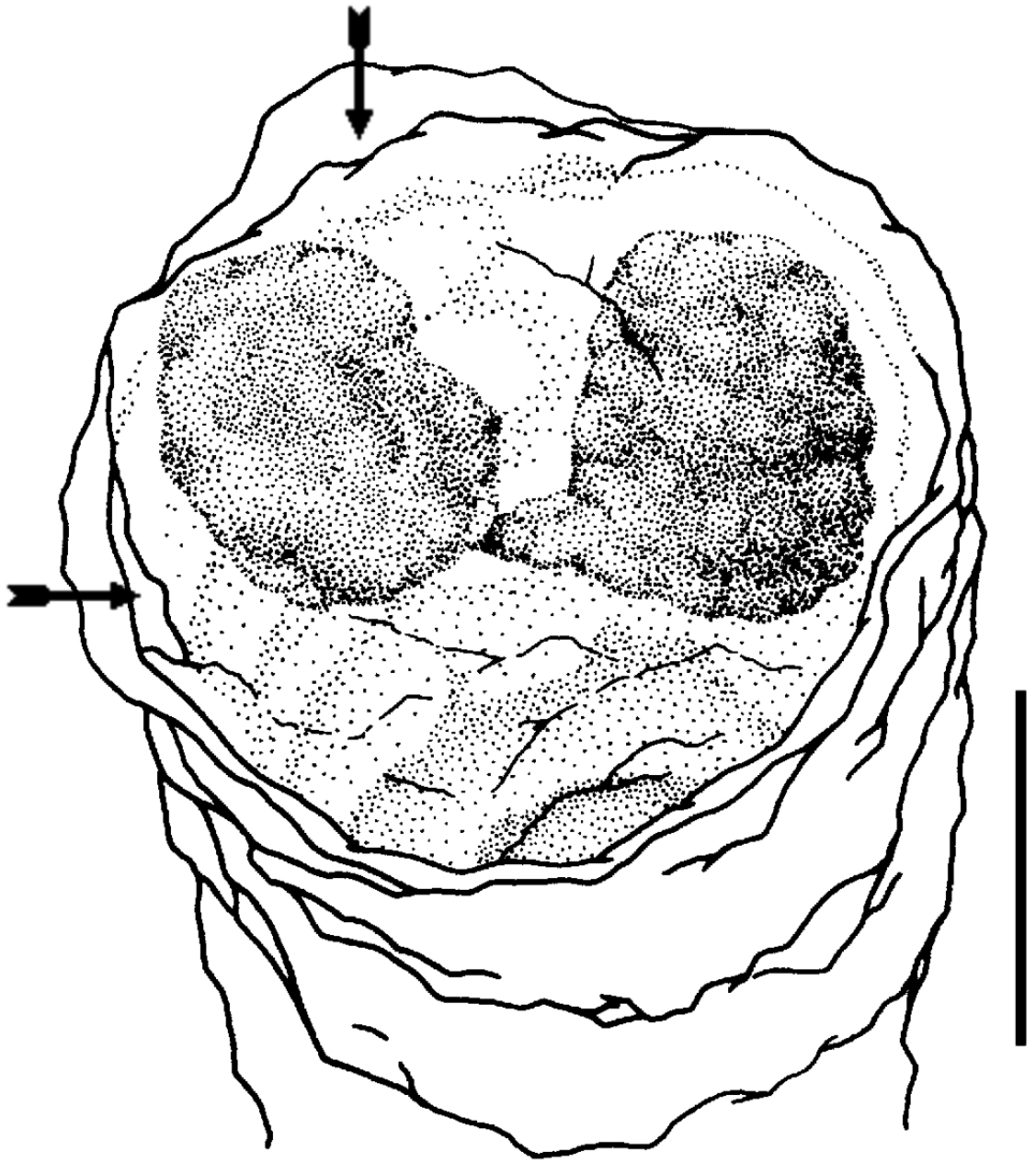


Figure 3*. Stephanoscyphistoma periderm tube of* Nausithoe aurea*, distal end with operculum partially opened (arrows) (6 planuloids had already escaped through the aperture), and with remaining planuloids still becoming distinct (buried polyp,* experiment *series) (10.III.01). Scale: 0.3 mm.*

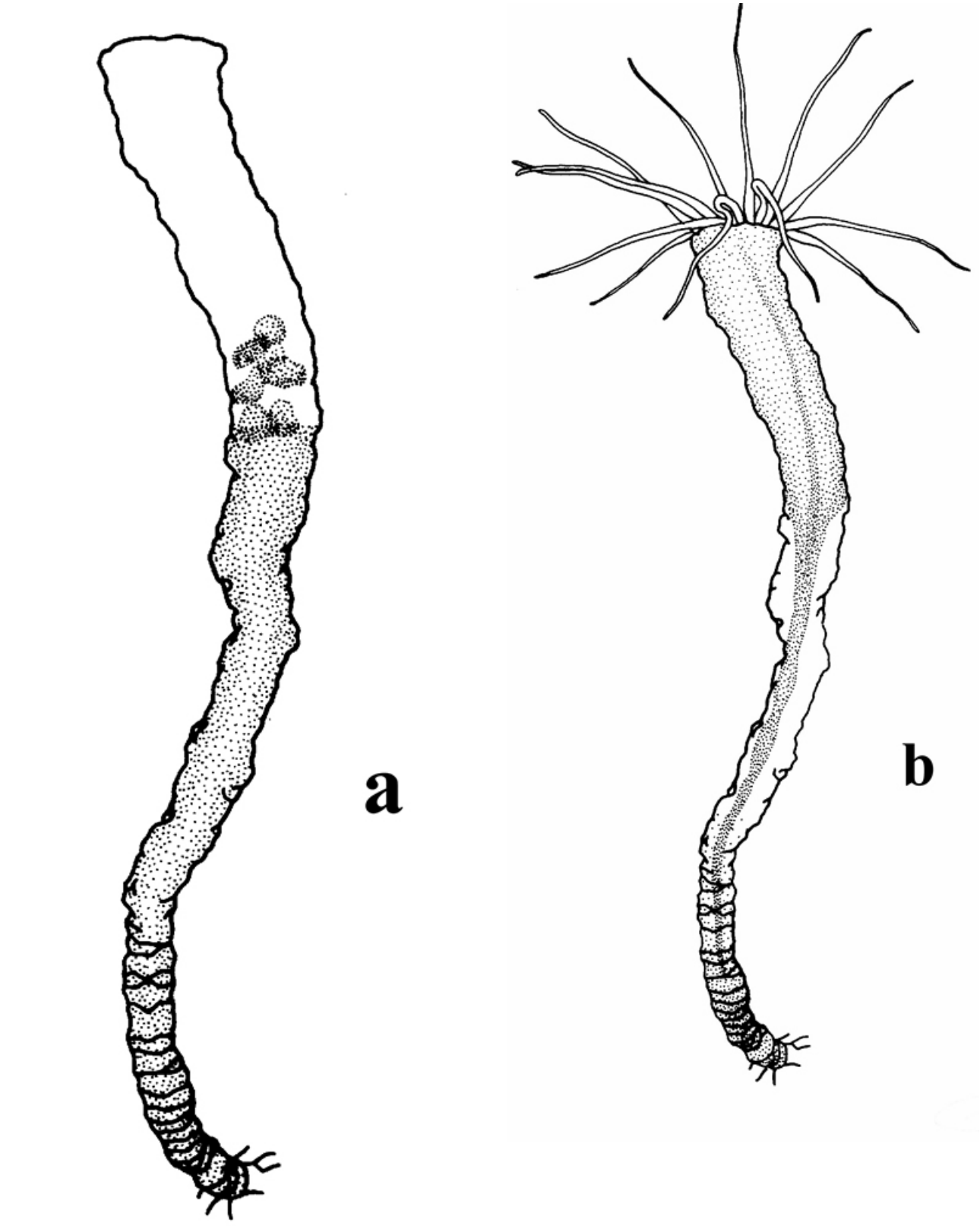


Figure 4. *Stephanoscyphistoma of* Nausithoe aurea *undergoing initial strobilation or segmentation after expulsion of particles, accidental removal of operculum, total regeneration, transverse fission, and alternative segmentation inside the periderm tube closed with an operculum (exposed polyp,* control *series). a – Stretching of simple polyp column to push particles out of the periderm tube (23.II.01); b – Early regeneration of oral disc after accidental removal of operculum – note the slender column representing stretched condition of the polyp (28.II.01).*

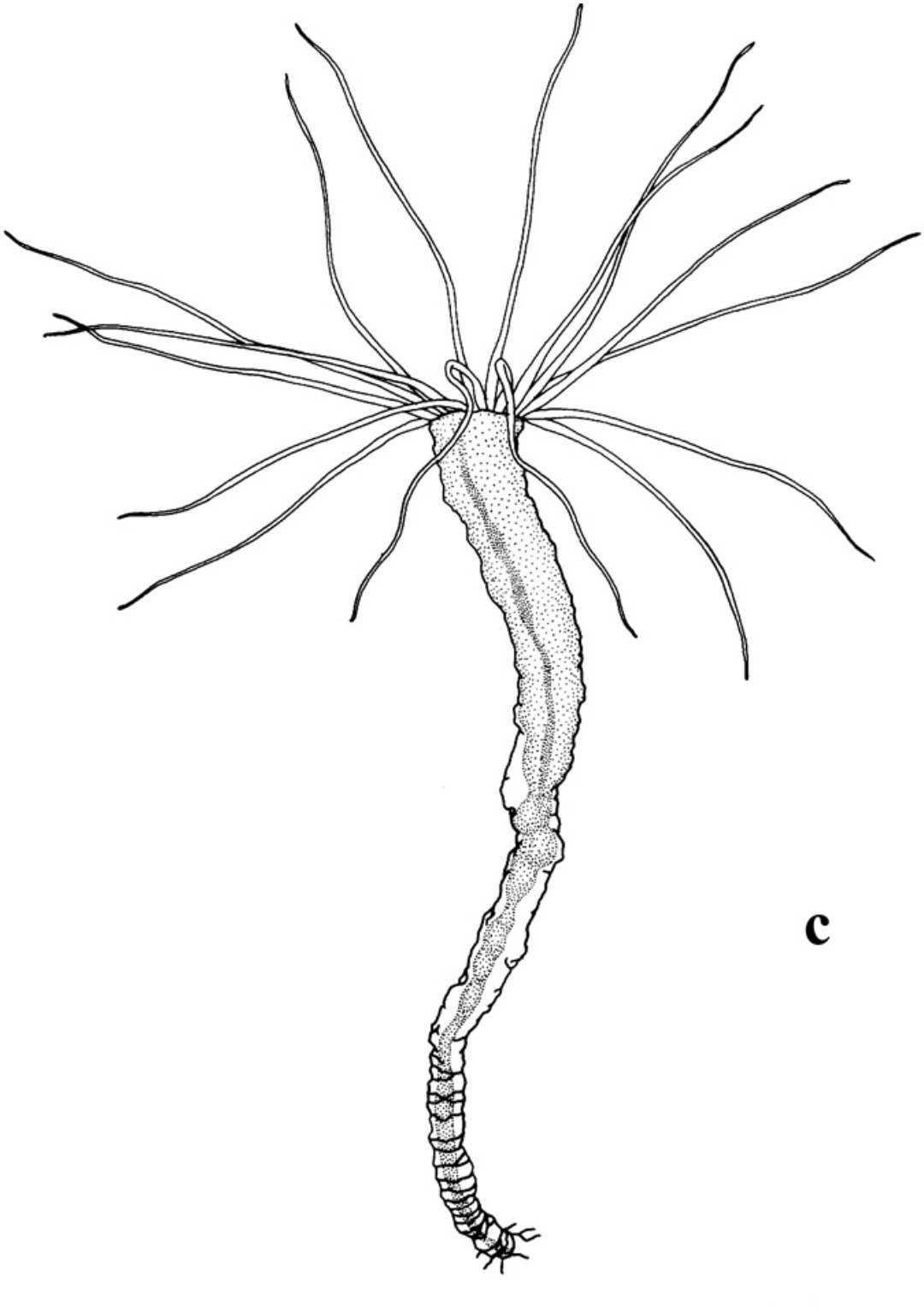


Figure 4. *Stephanoscyphistoma of* Nausithoe aurea *undergoing initial strobilation or segmentation after expulsion of particles, accidental removal of operculum, total regeneration, transverse fission, and alternative segmentation inside the periderm tube closed with an operculum (exposed polyp,* control *series). c – Multiple constrictions along the basal tissues and a strong knot halfway the polyp column (03/03/01);*

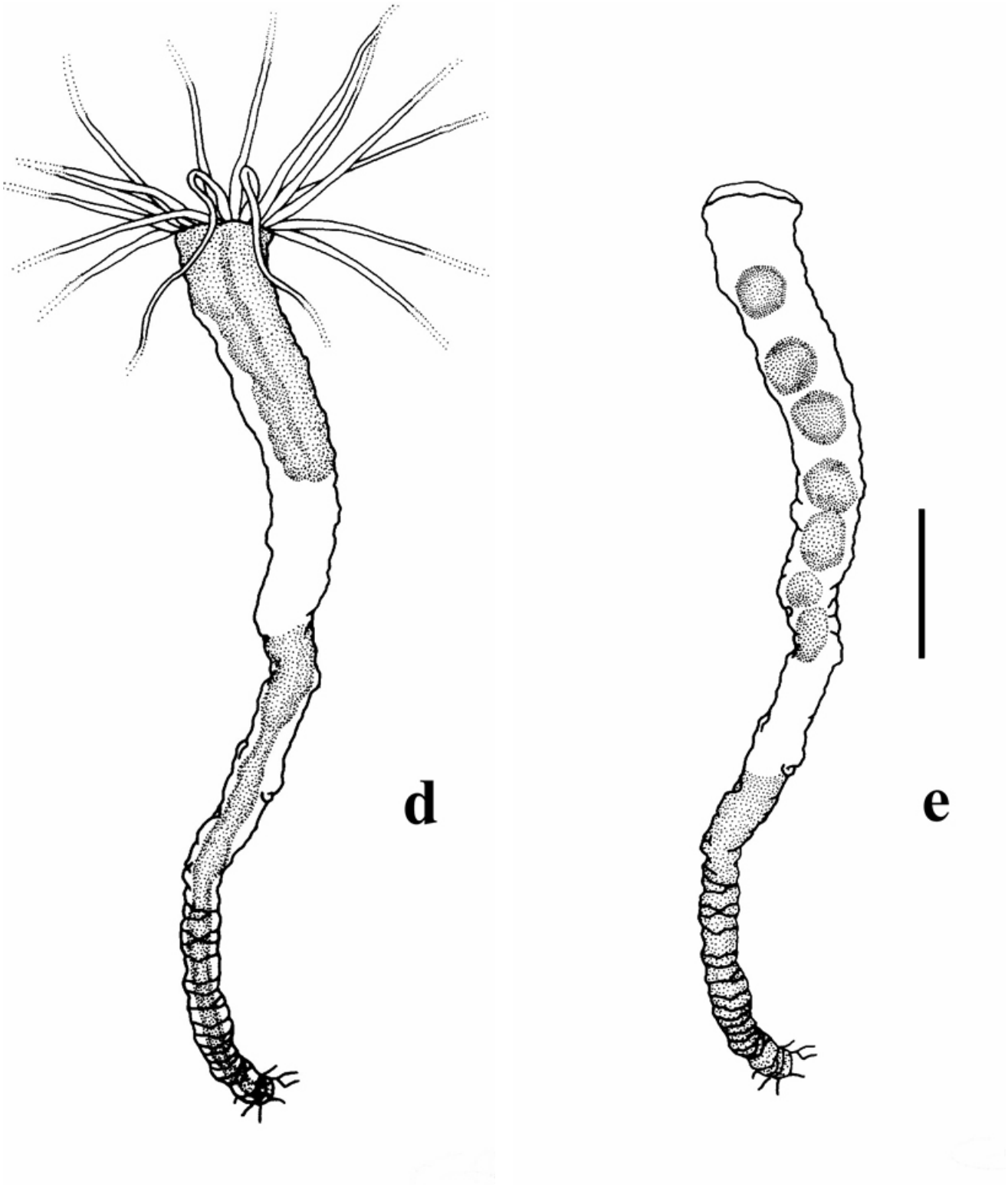


Figure 4. *Stephanoscyphistoma of* Nausithoe aurea *undergoing initial strobilation or segmentation after expulsion of particles, accidental removal of operculum, total regeneration, transverse fission, and alternative segmentation inside the periderm tube closed with an operculum (exposed polyp,* control *series). d – Active feeding 'head' in distal part and simplified basal tissues of divided column (12.III.01). e – Operculum and many planuloids inside the periderm tube resulted from segmentation of distal part of severed column (26.III.01). Scale: 0.6 mm.*

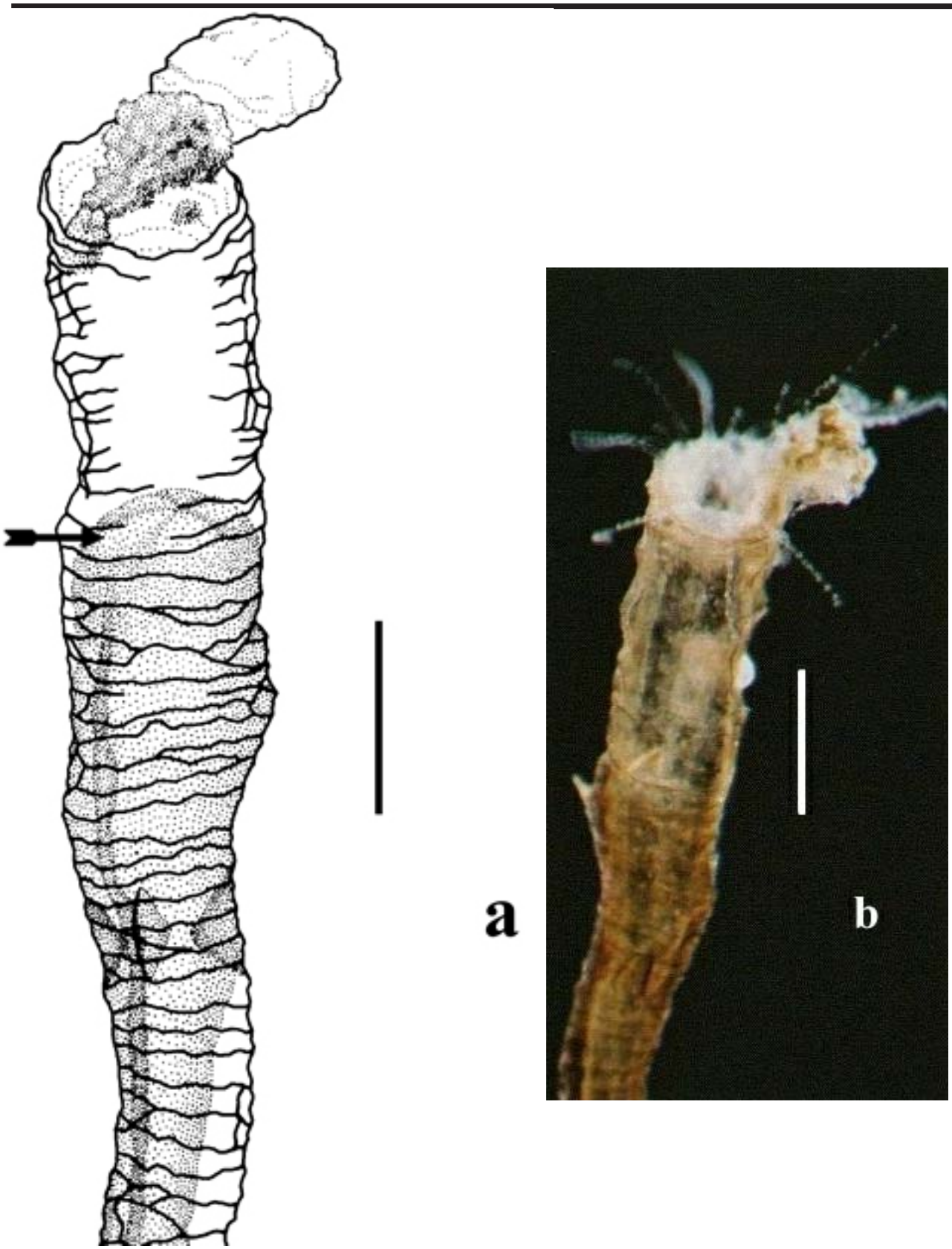


Figure 5. *Stephanoscyphistoma of* Nausithoe aurea *opening the operculum after segmentation and ingesting residual tissues following regeneration of the oral disc (buried polyp,* experiment *series). a – Contraction of the column without oral disc with tentacles (arrow), upon stimulation with a forceps, to show residual tissues on the margin of the periderm tube aperture (07.VIII.01). b – Oral disc with 13 short tentacles and polyp ingests the residual tissues (08.VIII.01). Scales: 0.3 mm*

	EXPECTED			NOVEL	
	Part.	Oper.	Part. + Oper.	Part.	Oper.
Jul 00 - 12p		4 (Ex.)	1 (Ex.)		5S (2Ex. 3Br.)
Aug-Sep 00 - 12p		3 (2Ex. 1 Br.)			
Sep-Oct 00 -12p	2 (1Ex. 1Br.)	1 (Br.) 5 (2Ex. 3Br.)	1 (Ex.)		1S (Br.)
Oct-Nov 00 - 12p	2 (1Ex. 1Br.)	2 (1Ex. 1Br.)			2S (Ex.)
Nov-Dec 00 - 12p	5 (Br.)	4 (1Ex. 3Br.)			2S (1Ex. 1Br.)
Dec 00-Jan 01 - 12p	4 (1Ex. 3Br.)	3 (1Ex. 2Br.)		1S (Ex.)	1D (Ex.) 2S (Br.)
Jan-Feb 01 - 12p	3 (Br.)	2 (1Ex. 1Br.) 5 (3Ex. 2Br.)			2S (1Ex. 1Br.)
Feb-Mar 01 - 12p	1 (Br.)	2 (Br.) 2 (1Ex. 1Br.)	3 (2Ex. 1Br.)		2S (1Ex. 1Br.)
Mar-Apr 01 - 9p	1 (Br.)	2 (Ex.)			1S (Ex.) 2S (1Ex. 1Br.)
May 01 - 12p		5 (Br.) 2 (Ex.)	1 (Ex.)	1D (Br.)	
May-Jun 01 - 12p	2 (Br.)	2 (Br.) 5 (3Ex. 2Br.)			
Aug 01 - 12p	3 (2Ex. 1Br.)	2 (Br.)	1 (Br.)		1S (Ex.)

Table 2: *Observations within the* control *series of the* ***expected*** *and* ***novel*** *aspects (dormancy or segmentation) for the biology* Nausithoe aurea *related to the possibilities that the periderm tubes were closed by particles (Part.), or by an operculum (Oper.), or by particles and operculum (Part. + Oper.).* ***Abbreviations****: Br. = buried scyphistoma; D = dormancy; Ex. = exposed scyphistoma;* np = number *of polyps under observation; S = segmentation. Underlined = observed under laboratory conditions.*

	EXPECTED			NOVEL	
	Part.	Oper.	Part. + Oper.	Part.	Oper.
Aug-Sep 00 - 12p	1 (Ex.)	3 (Ex.)	1 (Ex.)		1S (Ex.)
Sep-Oct 00 - 12p	4 (1Ex., 3Br.)	2 (Br.) 2 (Br.)			3S (2Ex. 1Br.)
Oct-Nov 00 - 12p	1 (Ex.)				1D (Br.)
Nov-Dec 00 - 12p	5 (1Ex., 4Br.)	4 (2Ex. 2Br.)		1D (Br.)	1S (Ex.)
Dec 00-Jan 01 - 12p	5 (Br.)	1 (Ex.) 3 (2Ex. 1 Br.)			
Jan-Feb 01 - 12p	3 (Br.)	6 (4Ex. 2Br.)			1D (Br.)
Feb-Mar 01 - 12p	3 (2Ex., 1Br.)	1 (Br.) 2 (Br.)			1S (Br.) 2S (Ex.)
Mar-Apr 01 - 7p	3 (2Ex. 1Br.)			2S (Br.)	1S (Br.) 2S (Br.)
May 01 - 12p	3 (1Ex. 2Br.)		1 (Br.)	1S(Br.) 3D(1Ex. 2Br.)	1D (Ex.)
May-Jun 01 - 12p	5 (Br.)	2 (Ex.) 1 (Ex.)	1 (Br.)		
Aug 01 - 12p	5 (Ex.)	3 (Ex.)	1 (Ex.)	1D (Br.)	1S (Ex.) 1S (Ex.)

Table 3: *Observations within the* experimental *series of the* ***expected*** *and* ***novel*** *aspects (dormancy or segmentation) for the biology* Nausithoe aurea *related to the possibilities that the periderm tubes were closed by particles (Part.), or by an operculum (Oper.), or by particles and operculum (Part. + Oper.).* ***Abbreviations****: Br. = buried scyphistoma; D = dormancy; Ex. = exposed scyphistoma;* np = number *of polyps under observation; S = segmentation. Underlined = observed under laboratory conditions.*

Examining Table 2, the polyps that showed expected aspects for the biology of *N. aurea*, we noticed that: 2 (1.41%) with particles — 1 buried in dormancy and 1 exposed in segmentation; 21 (14.8%) with an operculum, but 19 (13.47%) produced this in the laboratory and only 2 (1.41%) exposed presented it when sampled — 1 in dormancy and 1 in segmentation; NONE with particles + operculum. For these polyps the operculum had been correlated with segmentation.

Examining Table 3, the stephanoscyphistomae which showed expected aspects of the biology of *N. aurea*, we notice: 38(29.92%) with particles inside the tube — 14 (11.02%) exposed and 24 (18.89%) buried; 30 (23.62%)with an operculum, although 21 (16.53%) produced this in the laboratory and only 9 (7.08%) presented it when sampled; only 4 (3.15%) with particles + operculum. For all these polyps, the operculum had been correlated with strobilation. Among the polyps that showed novel aspects for the biology of *N. aurea*, we noticed: 8 (6.29%) with particles — 5 in dormancy (1 exposed and 4 buried) and 3 buried in segmentation; 16 (12.59%) with an operculum, although 10 (7.87%) produced in the laboratory and 6 (4.72%) presented it when sampled (2 exposed and 4 buried) — 3 in dormancy and 3 in segmentation; NONE with particles + operculum. For these polyps the operculum had been correlated with segmentation.

Discussion

The fact that between 1/4 - 1/3 of all the stephanoscyphistomae under observation had oral discs and mesenteries suggests that in nature the condition of feeding polyps must prevail against every other described situations respectively at any time. All polyps were cultivated under controlled homogeneous conditions and subjected to the same feeding regime, a favorable condition to induce strobilation for *Nausithoe aurea*. Nevertheless, we believe that the amount and the quality of food given to the stephanoscyphistomae did not reach a sufficient level to induce massive strobilation, even if this had far exceeded available food in nature. Werner (1979) had anticipated that for solitary coronates the surplus of energy stored by the polyps results in consecutive strobilation if there is not an annual regulation of species in waters with a high summer-winter range of temperature. Additionally, Morandini (1999) observed that cultivating 23 stephanoscyphistomae for 92 days, fed at 48 h intervals with the homogenate of the gonad of the clam *Perna perna* (Linnaeus, 1767), 22 of them strobilated and 1 remained in the normal feeding condition; 17 stephanoscyphistomae strobilated during the first 25 days of cultivation; 3, 11 and 8 polyps strobilated, respectively, three, two and one time.

Survivorship of individual polyps of *N. aurea* over one year is the first record for any Coronatae polyp in nature. The scyphistomae of Coronatae are known to show perennation under laboratory conditions (see Ortiz-Corp's et al., 1987; Jarms, 1997; Silveira & Morandini, 1998a). The longest documented period of survival in the laboratory is 37 years(*Atorella vanhoeffeni*), the stephanoscyphistoma still being alive and strobilating regularly (Jarms *pers. obser.* following initial culture observations by the late Dr. B. Werner). We think that stephanoscyphistomae, like the other polyps of Scyphozoa, are potentially immortal. Nevertheless, we observed that the fast growth of two encrusting organisms — sponge and coralline algae, resulted in death of some stephanoscyphistomae. We believe it to have been just by chance the time in which we made these combined observations and consider them separate events. Nevertheless, we believe that in environments with a high abundance of overgrowing or encrusting species, at least, solitary polyps cannot survive. This restricts the habitats also of *N. aurea*. In laboratory, without other animals or plants in the cultures, polyps of coronates grow continuously and there is no genetically defined maximum length. They only die if they are not able to reach a certain height in the tube after strobilation to get enough food, this being mostly the rim of the tube.

For the scyphistomae that showed expected aspects for the biology of the species we notice, comparatively, for the *control* and *experimental* series (deducing from Tables 2 and 3) that: 1) polyp tubes with particles occurred in higher frequency among the *experimental* series (29.92%) in relation to the *control* series (16.31%) and, for both, among the buried scyphistomae. We assume a greater probability for particles to occur inside the tubes of buried scyphistomae. Thus, in the *experimental* series the exposed scyphistomae are more likely to have particles inside their tubes; 2) scyphistomae with operculum occurred in higher frequency among the control series (36.17%) in relation to the *experimental* series (23.62%), but for both and in relative proportions (72.54% x 70%) the operculum was produced in the laboratory and during strobilation; 3) scyphistomae with particles + operculum occurred in small numbers in both series. Therefore, it is suggested that the production of the operculum is under the control of the intrinsic regulative mechanism that causes strobilation, mainly the surplus of food.

For the scyphistomae that showed novel aspects for the biology of the species, *i.e.* dormancy and segmentation, we notice, comparatively, for the *control* and *experimental* series (deducing from Tables 2 and 3) that: 1) polyp tubes with particles occurred in higher frequency among the *experimental* series (6.29%), mainly buried polyps, in relation to the *control* series (1.41%), a likely feature as discussed above. In the control series, dormancy occurred either among buried as well as exposed polyps, 1:1. In the *experimental* series, we observed that dormancy and segmentation occurred, respectively, for 4 and 3 buried stephanoscyphistomae, while only 1 exposed polyp showed

dormancy. We believe that these findings suggest that these phenomena are more likely to happen among buried scyphistomae; 2) stephanoscyphistomae with operculum occurred in slightest higher frequency among the *control* series (14.89%) in relation to the *experimental* series (12.59%), but for both, they occurred in the laboratory in higher relative proportions among the *control* series compared with the *experimental* series (90.47% x 62.5%). We observed that for the *control* series the production of the operculum in the laboratory has always been correlated with segmentation in 9 exposed and 10 buried scyphistomae, a close ratio of 1:1 operculated polyps just sampled, respectively, in dormancy and segmentation. We observed that for the *experimental* series the production of the operculum in the laboratory has always been correlated with segmentation in 7 exposed and 3 buried scyphistomae, a close ratio of some 2:1 polyps just sampled, respectively, in segmentation (1 exposed and 2 buried polyps) and dormancy (1 exposed and 2 buried polyps); 3) We did not observe any polyp with particles + operculum in segmentation or dormancy. In this series the production of an operculum is related to segmentation and dormancy. So this again suggests that segmentation must be derived from normal strobilation.

The description of the reduced metagenesis, caused by unfavorable conditions in the planktonic stage in some species of the Nausithoidae (Jarms, 1997), gave rise to the idea that coronates in general have the capacity to save all living tissue, and transform it to the energy saving sessile stage — the polyp. Observations that polyps can survive up to three years without food, but under the cover of a periderm operculum, enforce this hypothesis (Jarms *unpubl. data*). The results of this paper strongly support this concept. Obviously, *N. aurea* is able to react with transformation of the phenotype if ecological impacts do so require. Regulation mechanisms are still unknown.

Silveira & Morandini (1998a) defined segmentation in *Linuche unguiculata* as a mechanism leading to rejuvenation of the polyps and production of planuloids. The segmentation observed for *N. aurea* is similar, and is also a further argument to support planuloid formation as an explanation for polyp-stage philopatry (Silveira & Morandini, 1997). The differences noticed are inpart due to the further development of planuloids. Distinct mobile planuloids have been seen inside the gastrovascular cavity of feeding scyphistomae of *L. unguiculata*, but there was no evidence that they were re-absorbed as they could easily get out (Silveira & Morandini *unpubl. data*). Distinct mobile planuloids were seldom seen after segmentation in *L.unguiculata*, and and whenever present seemed to be dispersive stages of asexual reproduction and propagation (Silveira & Morandini, 1998a). Often, we had observed distinct mobile planuloids inside the gastrovascular cavity of regenerating polyps of *N. aurea*, following segmentation, and these were in part entirely re-absorbed. Morandini (1999: Tabs III-X) has noticed planuloids inside 13 scyphistomae that strobilated and produced planuloids, and that in 8 of these a few planuloids were entirely re-absorbed. Additionally, we noticed that the regenerating oral disc of the scyphistoma, after segmentation and opening of the operculum, ingests residual tissues. By inadvertent removal of the operculum, we observed a polyp of *N. aurea* beginning segmentation that quickly regenerated the oral disc, with many long tentacles, but with a very slender and stretched column. The stephanoscyphistoma started segmentation by first dividing the column in half and later producing distinct planuloids inside an operculated tube. We suggest that the transverse fission observed in the scyphistoma was determined by the incapacity of the slender column to convey food for absorption in the basal part as observed for *Nausithoe planulophora* and *Thecoscyphus zibrowii* by Bumann & Jarms (1997).

Silveira & Morandini (1998b) compared the transformation of polyp tissues inside two closed periderm tubes of *L. unguiculata* cysts, and to dormancy according to Cáceres (1997). We also compared the quiescent tissues of *N. aurea* inside closed tubes with cysts just sampled towards the end of the period of our observations. The significance of our findings goes together with the discussion in Silveira & Morandini (1998b) that for the Scyphozoa, mainly resting stages are reported as podocysts, or, eventually, planulocysts. Nevertheless, we point out that for *N. aurea*, dormancy seems to be related not only with operculate polyp, but alternatively with periderm tube plugged with fine and firmed particles from the surrounding sediments.

A recent study on the evolution of Cnidaria life cycles, using data from the small sub-unit of of the ribosome to derive a phylogenetic hypothesis for "Medusozoa", suggests that Coronatae is the sister group of "semaeostomes + rhizostomes" (Collins, 2002), a probable relationship also supported by some morphological characters — the lappets, and the process of strobilation. Silveira and Morandini (1998a) have presented the hypothesis for *L. unguiculata* that segmentation was an advanced trait derived from a peculiar strobilation, with the addition of the operculum, although there is no operculum, either of tissue or periderm, during strobilation of the species. The observation of segmentation in an operculated strobilating species as *N. aurea* supports the idea of linking this asexual phenomenon with strobilation.

The ability of the scyphistomae of *N. aurea*, even simplified polyps in regeneration, to push particles out of their tubes, was related with their capacity of ingesting the particles. This was a direct observation that the regenerating column possesses an opening analogous with the mouth, even though the oral disc had still not differentiated. Holst (2002) has shown by experiments that *N. aurea* is able to remove 50% of sediment, stones as well as parts of mollusk shells, out of its tube after two days and and 75% after four

days. If there are too many stones on the top of the soft body these are partly ingested. The stretching polyp pushes out the free particles, and the ingested ones are later spat out, while transported by ciliary currents. If there is too much pressure on the tube aperture from a more overlying sediment, the polyps can ingest some particles but are not able to push out either the ingested or the rest – the tube staying blocked. We believe this is the reason for shedding an operculum and undergoing dormancy.

With the results of our experiments in nature, combined with those following cultivation, we were able to show that the plasticity of the life cycle enables *N. aurea* to survive under changing conditions in the São Sebastião Channel. The trend to save all living tissue is attested by the possibility of a modification among normal metagenesis with ephyrae, the development of planuloids, and the transformation of polyp tissue by segmentation. If all these strategies fail, *N. aurea* can even undergo dormancy for a longer time.

Acknowledgements

This work was supported by Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP 99/12433-0) and CAPES/USP PROAP/2000. ACM received financial support from FAPESP (97/03325-3, 97/08137-0 and 99/05374-7). We thank an anonymous reviewer from FAPESP for suggestions to improve the experimental design at the start of the work and for later comments on the project. We are indebted to MSc Helena Krieg Boscolo for help in the fieldwork and to Dr. Márcio Custódio (CEBIMar USP) for the identification of the sponge. We thank CEBIMar USP for providing the required facilities to obtain and examine the material throughout the work.

References

BUMANN, D. & G. JARMS, 1997. Localization of digestion activities in polyps of *Nausithoe planulophora* and *Thecoscyphus zibrowii* (Coronatae, Scyphozoa, Cnidaria). Helgoländer Meeresunter., 51: 477-485.

CÁCERES, C.E., 1997. Dormancy in invertebrates. Invert. Biol., 116(4): 371-383.

COLLINS, A.G., 2002. Phylogeny of the Medusozoa and the evolution of cnidarian life cycles. J. Evol. Biol., 15: 418-432.

HOLST, S. 2002. Können Polypen der Coronatae (Cnidaria, Scyphozoa) Fremdkörper aus ihren Röhren entfernen?. Diplomarbeit, Zoologisches Institut und Museum, Fachbereich Biologie der Universität Hamburg, Hamburg, 99p.

JARMS, G., 1990. Neubeschreibung dreier Arten der Gattung *Nausithoe* (Coronata, Scyphozoa) sowie Wiederbeschreibung der Art *Nausithoe marginata* Kölliker, 1853. Mitt. hamb. zool. Mus. Inst., 87: 7-39.

JARMS, G., 1997. The polyps of Coronatae (Scyphozoa), a review and some new results. *In*: den HARTOG, J.C. (ed.), Proceedings of the 6th International Conference on Coelenterate Biology 1995. Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden, p. 271-278.

JARMS, G., 2001. The life cycle of *Nausithoe hagenbecki* sp. nov. (Scyphozoa, Coronatae). Mitt. hamb. zool. Mus. Inst., 98: 13-22.

JARMS, G.; U. BÅMSTEDT; H. TIEMANN; M.B. MARTINUSSEN & J.H. FOSSÅ, 1999. The holopelagic life cycle of the deep-sea medusa *Periphylla periphylla* (Scyphozoa, Coronatae). Sarsia, 84: 55-65.

JARMS, G.; A.C. MORANDINI & F.L. da SILVEIRA, 2002. Polyps of the families Atorellidae and Nausithoidae (Scyphozoa: Coronatae). Biota Neotropica, 2(1): 11p.

KAWAGUTI, S. & A. MATSUNO, 1981. A new species of the Coronatae, Scyphozoa, from the Japan sea; *Atorella japonica* n. sp. Bull. Kawasaki Parmed. Coll., 1: 15-21.

KOMAI, T., 1936 On another form of *Stephanoscyphus* found in the waters of Japan. Mem. Coll. Sci. Kyoto (Ser. B), 11(3): 175-83.

MORANDINI, A.C., 1999. Gametogênese e desenvolvimento embrionário de *Nausithoe aurea* (Scyphozoa, Coronatae) do Canal de São Sebastião – SP. MSc Dissertation, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. i-iv, 136 p.

MORANDINI, A.C. & F.L. da SILVEIRA, 2001a. New observations and new record of *Nausithoe aurea* (Scyphozoa, Coronatae). Pap. Av. Zool., 41(27): 519-527.

MORANDINI, A.C. & F.L. da SILVEIRA, 2001b. Sexual reproduction of *Nausithoe aurea* (Scyphozoa, Coronatae). Gametogenesis, egg release, embryonic development, and gastrulation. Sci. Mar., 65(2): 139-149.

ORTIZ-CORP'S, E.; C.E. CUTRESS & B.M. CUTRESS, 1987. Life history of the coronate scyphozoan *Linuche unguiculata* (

KOMAI, T., 1936 On another form of *Stephanoscyphus* found in the waters of Japan. Mem. Coll. Sci. Kyoto (Ser. B), 11(3): 175-83.

MORANDINI, A.C., 1999. Gametogênese e desenvolvimento embrionário de *Nausithoe aurea* (Scyphozoa, Coronatae) do Canal de São Sebastião – SP. MSc Dissertation, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. i-iv, 136 p.

MORANDINI, A.C. & F.L. da SILVEIRA, 2001a. New observations and new record of *Nausithoe aurea* (Scyphozoa, Coronatae). Pap. Av. Zool., 41(27): 519-527.

MORANDINI, A.C. & F.L. da SILVEIRA, 2001b. Sexual reproduction of *Nausithoe aurea* (Scyphozoa, Coronatae). Gametogenesis, egg release, embryonic development, and gastrulation. Sci. Mar., 65(2): 139-149.

ORTIZ-CORP'S, E.; C.E. CUTRESS & B.M. CUTRESS, 1987. Life history of the coronate scyphozoan *Linuche unguiculata* (Swartz, 1788). Carib. Jour. Sci., 23: 432-443.

SILVEIRA, F.L. da. & A.C. MORANDINI, 1997. *Nausithoe aurea* n. sp. (Scyphozoa: Coronatae: Nausithoidae), a species with two pathways of reproduction after strobilation: sexual and asexual. Cont. Zool., 66(4): 235-246.

SILVEIRA, F.L. da. & A.C. MORANDINI, 1998a. Asexual reproduction in *Linuche unguiculata* (Swartz, 1788) (Scyphozoa: Coronatae) by planuloid formation through strobilation and segmentation. Proc. biol. Soc. Wash., 111(4): 781-794.

SILVEIRA, F.L. da. & A.C. MORANDINI, 1998b. New observations on dormancy mechanisms in *Linuche unguiculata* (Swartz, 1788) (Scyphozoa: Coronatae). Bol. Mus. Nac., N.S., Zool., 393: 1-7.

SÖTJE, I. & G. JARMS, 1999. Description of *Thecoscyphus zibrowii* Werner, 1984 (Scyphozoa, Coronatae) with remarks on the ontogeny. Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst., 96:5-13.

WERNER, B. 1966. *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) und seine direkte Abstammung von den fossilen Conulata. Helgoländer wiss. Meeresunters., 13: 317-347.

WERNER, B., 1971. *Stephanoscyphus planulophorus* n.spec., eine neuer Scyphopolyp mit einem neun Entwichlungsmodus. Helgoländer wiss. Meeresunters., 22: 120-140.

WERNER, B., 1973. New investigations on systematics and evolution of the class Scyphozoa and the Phylum Cnidaria. Publs Seto mar. biol. Lab., 20: 35-61.

WERNER, B. 1974. *Stephanoscyphus eumedusoides* n. sp. (Syphozoa, Coronatae), ein Höhlenpolyp mit einem neuen Entwicklungsmodus. Helgoländer wiss.Meeresunters., 26: 434-463.

WERNER, B. 1979. Coloniality in the Scyphozoa: Cnidaria. *In*: LARWOOD, G. & B.R. ROSEN (eds.), Biology and systematics of colonial organisms. Academic Press, London, p. 81-103.

Title: Experiments in nature and laboratory observations with *Nausithoe aurea* (SCYPHOZOA: CORONATAE) support the concept of perennation by tissue saving and confirm dormancy

Authors: Fábio Lang da Silveira, Gerhard Jarms, André Carrara Morandini

Biota Neotropica, Vol. 2 (number 2): 2003
http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN02202022002

Date Received 07/19/2002 - Revised 09/23/2002
Accepted 10/02/2002

ISSN 1676-0611

FEEDING ECOLOGY OF THE MANED WOLF, *CHRYSOCYON BRACHYURUS* (ILLIGER, 1815) (MAMMALIA: CANIDAE), IN THE ECOLOGICAL STATION OF ITIRAPINA, SÃO PAULO STATE, BRAZIL.

Adriana de Arruda Bueno, Sonia Cristina da Silva Belentani & José Carlos Motta-Junior

Biota Neotropica v2 (n2) – http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN01802022002

Date Received 07/07/2002

Revised 08/26/2002

Accepted 09/23/2002

Laboratório de Ecologia Trófica, Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, 05508-900, São Paulo, SP, Brazil

All correspondence to Adriana A. Bueno, e-mail: abueno@ib.usp.br

Abstract – The feeding ecology of the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) was studied from 1998 to 2002 in the Ecological Station of Itirapina, São Paulo State, southeastern Brazil, including estimates of prey number and biomass consumption. A total of 325 faecal samples was collected in the area. The species is omnivorous, with a broad diet including 68 species or morphospecies of fruits and animals. Armadillos (Dasypodidae), wolf's fruit (*Solanum lycocarpum*) and small mammals (mostly *Clyomys bishopi*) were the bulk of the diet, comprising 72.8 % of the total estimated biomass consumed (185,323.4 g). In terms of frequency of occurrence, on the other hand, only small mammals and other miscellaneous fruits yielded 43.4 % of the total occurrences (N = 1,054). Animal prey ranging from 0.01 and 0.1 Kg were the most captured category, resulting in 44.2 % of 507 captured animals. The maned wolf seems to be seasonally opportunistic, at least for fruits and insects, as indicated by the variation of the consumption of these items along the year. The higher consumption of fruits and animals characteristic of savannah can be an important factor to consider in future management plans for the species.

Key words: *Chrysocyon brachyurus*, maned wolf, savannah, grassland, feeding ecology, diet, Brazil.

Resumo – A dieta do lobo-guará (*Chrysocyon brachyurus*) foi estudada entre 1998 e 2002 na Estação Ecológica de Itirapina, Estado de São Paulo, incluindo estimativas de número de presas e biomassa ingerida. Um total de 325 amostras fecais foi coletado na área de estudo. A espécie pode ser considerada onívora, com uma dieta variada incluindo 68 espécies ou morfo-espécies de frutos e animais. Os tatus (Dasypodidae), fruta-de-lobo (*Solanum lycocarpum*) e pequenos mamíferos (principalmente *Clyomys bishopi*) constituíram a base da dieta, com 72,8% do total de biomassa consumida (185.323,4 g). Por outro lado, em termos de freqüência de ocorrência, apenas os pequenos mamíferos e outros frutos compreenderam 43,4% do total de ocorrências (N = 1.054). Presas animais entre 0,01 e 0,1 Kg foram as mais consumidas, representando 44,2 % do total de 507 indivíduos capturados. O lobo-guará apresenta oportunismo sazonal pelo menos para frutos e insetos, a julgar pela variação no consumo desses itens nas diferentes estações do ano. O alto consumo de frutos e animais provenientes do cerrado deve ser levado em conta em planos futuros de manejo da espécie.

Palavras-chave: *Chrysocyon brachyurus*, lobo-guará, cerrado, campo, ecologia alimentar, dieta, Brasil.

Introduction

The maned wolf (Fig. 1), *Chrysocyon brachyurus* (Illiger, 1815), is the largest (20 to 26 Kg) canid of the South American continent. It inhabits mostly savannah-like and grasslands habitats in central South America, including all Paraguay, north-eastern Argentina, north-western Uruguay, south-eastern Peru, large parts of central-east Bolivia and central-south Brazil (Langguth 1975, Dietz 1985, Mones & Olazarri 1990, Nowak 1999). The species is included in the IUCN Red List as a "lower risk – near threatened" species (Hilton-Taylor 2000) whereas in the Brazilian official list it is considered threatened (Bernardes et al. 1990).

The maned wolf is a solitary animal, except in the breeding season, being active mainly in the crepuscular-nocturnal period. Its home range varies from 21.7 to 115.0 Km^2 (Dietz 1984, 1985, Carvalho & Vasconcellos 1995, Rodrigues et al. 1998). It is omnivorous, consuming similar proportions of fruits, mostly wolf´s fruit (*Solanum lycocarpum*) and small vertebrates (Dietz 1984, Motta-Junior et al. 1996, Aragona & Setz 2001, Motta-Junior & Martins 2002, Jácomo 1999). Medel & Jaksic (1988) and Motta-Junior et al. (1996) pointed out that quantitative studies about the diet of the maned wolf are lacking. Only a few studies, dealing with minimum number of individuals, provided estimates of biomass ingested (e.g., Motta-Junior et al. 1996, Motta-Junior 2000).

The objective of the present study was to quantify the maned wolf´s diet as expressed by: frequency of occurrence as a percentage of total occurrences (Dietz 1984), the minimum number of consumed individuals (Emmons 1987), and the estimated biomass ingested (Emmons 1987, Motta-Junior et al. 1996). We also investigated if there was any seasonality in the consumption of major groups of food items. Additionally, aspects of prey size distribution and the importance of savannah-like habitats as a source of food for the maned wolf were considered.



*Figure 1. The maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*).© J. C. Motta-Junior.*

Material and Methods

Fieldwork was conducted from January 1998 to May 2002 in the 2,300 ha Ecological Station of Itirapina (ESI, 22º15' S; 47º49' W) and adjacent areas, São Paulo State, Brazil. The climate is rainy/tropical, with two distinct seasons (Köppen´s Cwa). The mean annual rainfall is 1,388.7 mm, defining a wet season from October to March (105 to 311 mm monthly), and a dry season from April to September (18 to 85 mm) (RIPASA S/A Meteorological Office, Fazenda Seriema, Brotas, SP). The elevation ranges from 705 m to 750 m (SEMA 2000). The ESI protects one of the last remnants of natural cerrado (mostly as savannahs and grasslands) in São Paulo State. The vegetation includes grassland ("campo limpo"), grassland savannah ("campo sujo", see Fig. 2, and "campo cerrado"), and savannah ("cerrado") (see Coutinho 1978). Marshes and gallery forests are also found in the area (Mantovani 1987). Plantations of *Pinus* sp., *Eucalyptus* sp. and *Citrus* sp., besides pastures surround the ESI.



Figure 2. Grassland savannah ("campo sujo") at ESI.© J. C. Motta-Junior.

Roads and trails were walked and driven bimonthly from 1998 to July 1999 and once a month for the rest of the study period to search for faecal samples of maned wolf. The samples were then taken to the laboratory and washed in water through a fine (1 mm) mesh screen (Emmons 1987) or in a washing machine (e.g., Springer & Smith 1981, Uresk & Sharps 1986). Afterwards, they were oven-dried (at 50ºC) during 24-48 hours, stored, and later individually examined.

Remains of teeth, bones, fur, bills, feathers, scales, exoskeletons, and seeds were identified by comparison with a reference collection of the study site available at the Laboratório de Ecologia Trófica (Dep. Ecologia, IB/USP, São Paulo). Specialists from museum and herbaria collections were also consulted for the different groups of prey. The remains of body parts were used to count the minimum number of individual animals consumed (Emmons 1987). The

prey biomass consumption was estimated by counting the number of individuals in the faeces and then multiplying this number by the mean body mass of each prey species at the study site (Emmons 1987, Motta-Junior et al. 1996). Body masses of snakes were estimated by the width of the larger ventral scales found in faeces, which was applied in a regression equation (see Appendix). We assumed complete ingestion of prey when teeth, claws and bones of all parts of the skeleton were found in the faeces, including larger prey as armadillos (Motta-Junior et al. 1996). The average number of seeds and mass per fruit species was compared with the number of seeds in faeces to estimate the number of fruits and their biomass ingested by the maned wolf (e.g., Castro et al. 1994). Prey and fruit mass was obtained in the field with spring scales (1 g). Chi-square goodness-of-fit tests were employed to test for seasonality in the consumption of major food items (see Dietz 1984).

The habitat of each plant and animal consumed was identified by personal observation or literature in order to evaluate the dependence of the maned wolf on savannah species (cf. Motta et al. 1996).

Results and Discussion

Approximately two to four maned wolves, possibly two couples, were utilising the study area as part of their home ranges, as indicated by sightings and indirect evidence such as faeces and tracks during fieldwork.

A total of 325 faeces were collected (193 and 132 from the dry and wet seasons, respectively), yielding 1,054 occurrences of 68 identified prey and fruit items (see Appendix). We believe our sample is representative of the maned wolf´s diet in the study site, since 95% of all items were already found among the first 200 faeces. No new food item was added after the analysis of the 305th faeces.

Twenty-four (35.3%) items were plant material and 44 (64.7%) were animal material (see Appendix). By frequency of occurrence, the wolf consumed plant and animal items in similar proportions (49.3% and 50.7%, respectively; Table 1). Even though the sample portraits the diet of a few individuals, these results are in the range shown in other studies (Dietz 1984, Motta-Junior et al. 1996, Motta-Junior 2000, Aragona & Setz 2001), which also described a typically omnivorous diet for this canid. The most consumed items in our study (Table 1) were rodents (22.5%) and miscellaneous fruits (20.6%). In contrast, according to the biomass ingested, the most important items were armadillos (36.2%) and wolf´s fruits (19.6%) (Figs. 3 and 4, respectively) (Table 1). Although the most abundant armadillo species at ESI were *Cabassous unicinctus* and *Euphractus sexcinctus* (Bonato 2002), the maned wolf consumed mainly *Dasypus* spp. (see Appendix). It is possible that the low incidence of *C. unicinctus* in the wolf´s diet is due to its primarily diurnal habits (Bonato 2002) and its fast-digging ability (Redford 1994). The lack or low consumption of the diurnal-nocturnal *E. sexcinctus* (Bonato 2002) noted at ESI (this study) and reported for other areas (Motta-Junior et al. 1996, Motta-Junior 2000, Belentani 2001) may be explained by an escape strategy that includes mainly running and secondarily digging (Redford 1994). On the other hand, *Dasypus* spp. (Fig. 3) is commonly reported in the maned wolf's faeces, even though they were not frequently found at ESI (Bonato 2002), suggesting higher vulnerability to predation or selection by the wolf.



*Figure 3. The nine-banded armadillo (*Dasypus novemcinctus*). © J. C. Motta-Junior.*



*Figure 4. The wolf´s fruit (*Solanum lycocarpum*).© J. C. Motta-Junior.*

The maned wolf´s diet varied seasonally. While wolf´s fruit ($c^2 = 23.3$; $p<0.001$) and grass leaves ($c^2 = 7.8$; $p<0.005$) were consumed mainly during the dry season, other fruits ($c^2 = 47.2$; $p<0.001$) and insects/arthropods ($c^2 = 6.9$; $p<0.01$) were consumed mainly during the wet season (Fig. 5). Although the availability of food resources was not assessed in the study site, other researchers in Brazilian savannahs reported that fruits and insects are more abundant in the wet season (Dietz 1984, Motta-Junior 2000, Belentani 2001). Thus, the maned wolf appeared to feed opportunistically on these groups also in the study area. The maned wolf seemed to switch from the wolf´s fruits to other wild fruits, with fruit in general present in the diet along the whole year (Fig. 5). This fact was also reported by Motta-Junior (2000). The high consumption of grass leaves (12.0% of total oc-

currences), mainly during the dry season, may have a beneficial effect in the digestion process (Dietz 1984), though they were not significant in the biomass analysis (Table 1). All other items were consumed in similar proportion in both seasons (Fig. 5).

In spite of its large body size, the maned wolf consumed mainly small vertebrates between 0.01 and 0.1 kg (44.2% of a total number of 507 individuals), represented mostly by small mammals, which accounted for the bulk of the animal prey (Fig. 6A). This apparent preference for smaller prey could be a result of its solitary hunting strategy and/or due to the most common prey size found in the study site (J. A. Simonetti, pers. comm.). However, the most consumed rodent was *Clyomys bishopi* (277.3 g). This spiny rat (Fig. 7) is reported to be one of the most abundant small mammals in the ESI (Vieira 1997, A. A. Bueno & S. C. S. Belentani, unpublished data), and this may explain the high consumption. Predation on this species by wolves was lower in areas where it was less abundant (Carvalho 1976, Bueno & Motta-Junior, submitted). On the other hand, vertebrates, mostly armadillos, weighing between 1.0 and 10.0 kg yielded 59.0% from a total of 126,383.4 g (Fig. 6B). The high biomass proportion of armadillos in the maned wolf's diet has already been found in other studies (Motta-Junior et al. 1996, Belentani 2001, Bueno & Motta-Junior, submitted).

Savannah destruction due to farming practices seems to be one of the main causes for the decline of maned wolf populations (Dias 1994, Silva 1994). Road mortality may also be another important cause of non-natural death (Rodrigues et al. 1998), although this has not yet been systematically studied.

Considering only identified items, for which it was possible to determinate their habitats, the animal prey and fruits found in the faeces showed that grasslands and savannahs were the major source of food for this canid, regardless of the level of analysis (Table 2). Despite the use of areas with high degree of disturbance around the ESI, our results indicated that the wolves were foraging mainly in the savannah and grassland remnants. These findings

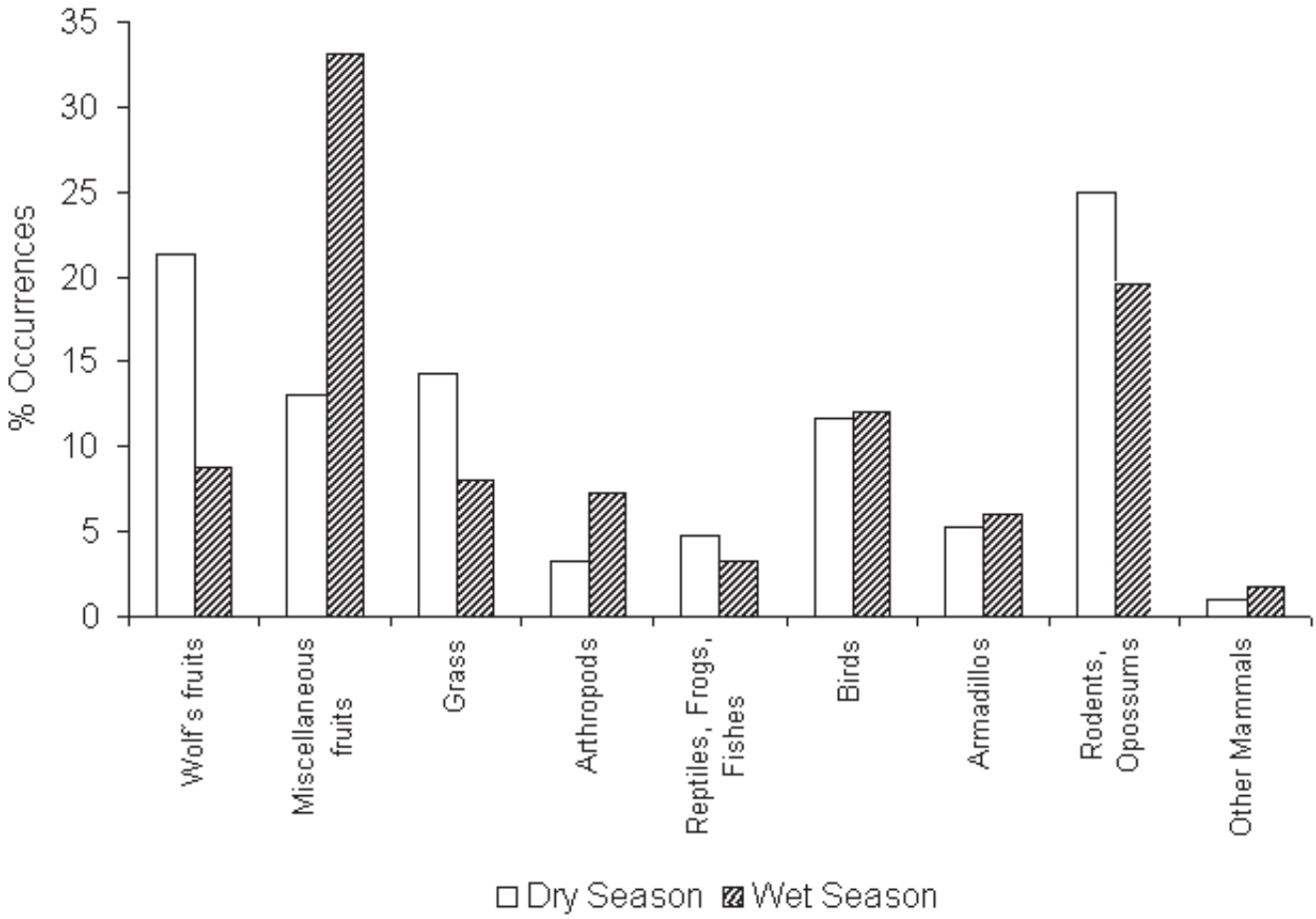


Figure 5. Seasonality in the consumption of major food item groups in the maned wolf's diet by frequency of occurrence, Ecological Station of Itirapina, southeastern Brazil. Values are percentages from 656 occurrences in the dry season and 398 occurrences in the wet season.

Food items	Occurrence	Number	Biomass
Wolf's fruit (*Solanum lycocarpum*)	16.6		19.6
Miscellaneous fruits	20.6		12.1
Grains	0.1		tr
Grasses and leaves	12.0		0.1
Subtotal Plants	**49.3**		**31.8**
Insects and other arthropods	4.8	17.9	tr
Fishes	0.4	0.8	0.5
Frogs	0.3	0.6	tr
Snakes	3.5	5.7	1.0
Lizards	0.2	0.4	tr
Birds	11.9	17.9	4.9
Opossums	0.3	0.4	0.8
Armadillos	5.5	8.1	36.2
Rodents	22.5	45.8	16.2
Rabbits	1.0	1.8	4.5
Other mammals	0.3	0.6	4.0
Subtotal Animals	**50.7**	**100.0**	**68.2**
Total (occurrence, number, biomass)	**1,054**	**507**	**185,323.4**

Note: tr – traces, values below 0.05%.

Table 1. Occurrence, number of animal prey and biomass of major groups of food items in the diet of the maned wolf at ESI. Values are percentages. The number of individual fruits consumed was not considered here because of difficulties for comparisons with that of animals. The total value for biomass is in grams.

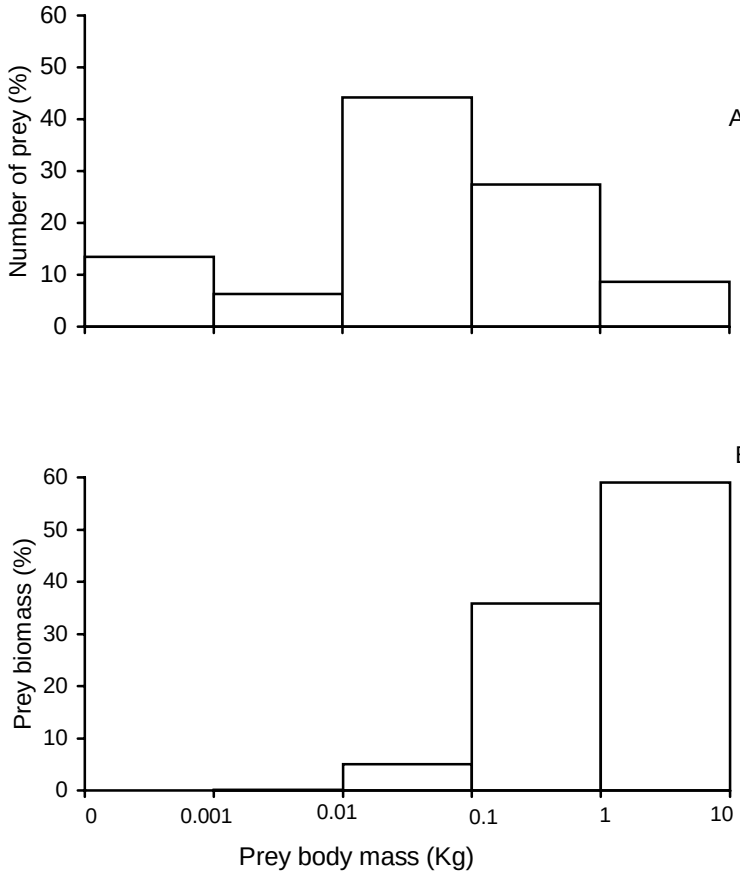


Figure 6. Proportions of number of individuals (A) and biomass (B) of prey represented in faeces, as a function of prey body weight class, in the EIS, southeastern Brazil. Values are percentages from 507 prey individuals and 126,38 Kg of total animal biomass.



Figure 7. The spiny rat Clyomys bishopi*. © J. C. Motta-Junior.*

Habitat	Number of species	Occurrences	Number of individuals	Biomass
Savannah and Grassland	24 (35.3)	506 (48.0)	214 (42.2)	80,164.5 (43.3)
Savannah and Gallery forest	9 (13.2)	122 (11.6)	49 (9.7)	76,428.9 (41.2)
Disturbed	5 (7.4)	44 (4.2)	13 (2.6)	1,456.7(0.8)
Unknown	30 (44.1)	382 (36.2)	230 (45.4)	27,273.3 (14,7)
TOTAL	**68 (100.0)**	**1054 (100.0)**	**507 (100.0)**	**185,323.4 (100.0)**

Table 2. Distribution of prey and fruits found in faeces of the maned wolf by habitat. Data computed from Appendix. Values in parenthesis are percentages.

are in accordance with those from studies in south-eastern and central Brazil (Motta-Junior et al. 1996, Belentani 2001, Bueno & Motta-Junior, submitted), emphasising the high value of savannah and grasslands for the survival of the maned wolf.

Acknowledgements

We thank to Roberto M. Shimizu for reviewing an earlier version of the manuscript. Denise Zanchetta and Instituto Florestal de São Paulo provided facilities at the ESI. Alexandre Tozetti helped with collection of some faeces. Márcio R. C. Martins aided with identification of reptiles and Julio A. Lombardi identified some fruits. Alexandre Percequillo identified some small mammals. FAPESP (Process 00/12339-2) and CAPES provided financial support. This is the publication number 12 of the project "Ecology of the cerrados of Itirapina".

References

ARAGONA M. & SETZ, E.Z.F. 2001. Diet of the maned wolf, *Chrysocyon brachyurus* (Mammalia: Canidae), during wet and dry seasons at Ibitipoca State Park, Brazil. J. Zool. Lond. 254:131-136.

BELENTANI, S.C.S. 2001. Ecologia alimentar do Lobo-guará, *Chrysocyon brachyurus* (Mammalia: Canidae), no Parque Florestal Salto e Ponte, município de Prata, MG. MSc. Dissertation, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.

BERNARDES, A.T., MACHADO, A.B.M. & RYLANDS, A.B. 1990. Fauna brasileira ameaçada de extinção. Fundação Biodiversitas/IBAMA, Belo Horizonte.

BONATO, V. 2002. Ecologia e história natural de tatus do cerrado de Itirapina, São Paulo (Xenarthra: Dasypodidae). MSc. Dissertation, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, SP.

BUENO, A.A. & MOTTA-JUNIOR, J.C. (submitted). Quantitative studies on the diet of the maned wolf, *Chrysocyon brachyurus* (Carnivora: Canidae), in South-east Brazil. Rev. Biol. Trop.

CARVALHO, C.T. 1976. Aspectos faunísticos do cerrado: o lobo-guará (Mammalia, Canidae). Bol. Téc. I. F., S. Paulo 21:1-18.

CARVALHO, C.T. & VASCONCELLOS, L.E.M. 1995. Disease, food and reproduction of the maned wolf *Chrysocyon brachyurus* (Illiger) (Carnivora, Canidae) in southeast Brazil. Revta. Bras. Zool. 12(3):627-640.

CASTRO, S.A., SILVA, S.I., MESERVE, P.L., GUTIERREZ, J.R., CONTRERAS, L.C. & JAKSIC, F.M. 1994. Frugivoría y dispersión de semillas de pimiento (*Schinus molle*) por el zorro culpeo (*Pseudalopex culpaeus*) en el Parque Nacional Fray Jorge (IV Región, Chile). Rev. Chil. Hist. Nat. 67:169-176.

COUTINHO, L.M. 1978. O conceito de Cerrado. Rev. Bras. Bot. 1:17-23.

DIAS, B. 1994. Conservação da natureza no cerrado brasileiro. In Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas (M. N. Pinto, Ed.). 2nd edn. Editora Universidade de Brasília, Brasília, p. 607-663.

DIETZ, J.M. 1984. Ecology and social organization of the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*). Smithsonian Contrib. Zool. 392:1-51.

DIETZ, J.M. 1985. *Chrysocyon brachyurus*. Mammalian Species 234:1-4.

EISENBERG, J.F. & REDFORD, K.H. 1999. Mammals of the Neotropics. The central neotropics. v. 3. University of Chicago Press, Chicago.

EMMONS, L.H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. Behav. Ecol. Sociobiol. 20:271-283.

HILTON-TAYLOR, C. (compiler) 2000. 2000 IUCN Red List

of Threatened Species. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.

JÁCOMO, A. T. A. 1999. *Nicho alimentar do lobo-guará (Chrysocyon brachyurus Illiger, 1811) no Parque Nacional das Emas - GO*. MSc. thesis, Universidade Federal de Goiás, Goiania, Brazil.

LANGGUTH, A. 1975. Ecology and evolution in the South American canids. In The wild canids: their systematics, behavioral ecology and evolution (M.W. Fox, ed.). Van Nostrand Reinhold Co, New York, p.192-206.

MANTOVANI, W. 1987. Análise florística e fitossociológica do estrato herbáceo-subarbustivo do cerrado na reserva biológica de Guaçu e Itirapina. PhD. Thesis, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.

MEDEL, R.G. & JAKSIC, F.M. 1988. Ecología de los cánidos sudamericanos: una revisión. Rev. Chil. Hist. Nat. 61:67-79.

MENDONÇA, R.C., FELFILI, J.M., WALTER, B.M.I., SILVA JUNIOR, M.C.S., REZENDE, A.V., FILGUEIRAS, T.S & NOGUEIRA, P.E. 1998. Flora vascular do cerrado. In Cerrado: ambiente e flora (S.M. Sano, & S. P. Almeida, eds.). EMBRAPA, Planaltina, p. 289-556.

MONES, A. & OLAZARRI, J. 1990. Confirmación de la existencia de *Chrysocyon brachyurus* (Illiger) en el Uruguay (Mammalia: Carnivora: Canidae). Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo 174(7):1-6.

MOTTA JUNIOR, J.C. 2000. Variação temporal e seleção de presas na dieta do lobo-guará, *Chrysocyon brachyurus* (Mammalia: Canidae), na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP. In Estudos integrados em ecossistemas. Estação Ecológica de Jataí (J.E. Santos & J.S.R. Pires, eds.). v.1. Rima Editora. São Carlos, p.331-346.

MOTTA-JUNIOR, J.C. & MARTINS, K. 2002. The frugivorous diet of the maned wolf, *Chrysocyon brachyurus*, in Brazil: ecology and conservation**.** In Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation (D. J. Levey, W. R Silva & M. Galetti, eds.). CABI Publishing, Wallingford, Oxfordshire, p.291-303.

MOTTA-JUNIOR, J.C., TALAMONI, S.A., LOMBARDI, J.A. & SIMOKOMAKI, K. 1996. Diet of the maned wolf, *Chrysocyon brachyurus*, in central Brazil. J. Zool., Lond. 240:277-284.

NOWAK, R.M. 1999. Walker´s mammals of the world. v.2. 6th edition. The John Hopkins University Press, Baltimore and London.

REDFORD, K.H. 1994. The Edentates of the Cerrado. Edentata 1(1):4-10.

RODRIGUES, F.H.G., HASS, A., LACERDA, A.C.R. & GRANDO, R.L.S.C. 1998. Biologia e conservação do lobo-guará na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Anais do Seminário "Pesquisa em Unidades de Conservação" 1:28-42.

SÃO PAULO 1994. IF - Série Registros Instituto Florestal, São Paulo. Ed. Especial, no. 12.

SEMA (SECRETARIA DE ESTADO DO MEIO AMBIENTE) 2000. Atlas das unidades de conservação ambiental do Estado de São Paulo. São Paulo: Secretaria de Estado do Meio Ambiente.

SILVA, J.A.S. 1994. Lobo-guará. In Livro vermelho dos mamíferos brasileiros ameaçados de extinção. (G.A.B. Fonseca, A.B., Rylands, C.R.M. Costa, R.B. Machado, & Y.L.R. Leite, eds.). Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte, p.281-288.

SPRINGER, J.T. & SMITH, J.S. 1981. Summer food habits of coyotes in Central Wyoming. Great Basin Naturalist 41(4):449-456.

URESK, D. & SHARPS, J.C. 1986. Denning habitat and diet of the swift fox in Western South Dakota. Great Basin Naturalist 46(2):249-253.

VIEIRA, M.V. 1997. Dynamics of a rodent assemblage in a cerrado of southeast Brazil. Rev. Brasil. Biol. 57(1):99-107.

APPENDIX. List of plant and animal items found in the maned wolf's diet at ESI. Numerical data are respectively mean weight (g) of one fruit or individual animal in parentheses; occurrence; number of individual prey for animals; estimated biomass (g) in brackets; and preferred habitat. Abbreviations for habitat: SG - savannah and grassland, FS - gallery forest and savannah/grassland, DT - disturbed, UN - unknown.

Fruits

Alibertia sp.[a] - (6.9); 6; [421.5]; SG
Anacardium cf. *humile* - (30.0); 1; [30.0]; SG
Andira cf. *humilis* - (20.0); 1; [20.0]; SG
Annona cf. *crassiflora*[a] - (1,021.0); 1; [263.6]; SG
Annona sp. - (136.4); 15; [821.0]; UN
Bromelia anthiacantha - (19.0); 30; [3,081.8]; SG
Campomanesia pubescens[a] - (2.0); 62; [666.0]; SG
Citrus sp.[a] - (128.5); 25; [9,137.5]; DT
Couepia cf. *grandiflora*[a] - (13.2); 1; [48.0]; FS
Duguetia furfuracea[a] - (75.8); 4; [65.5]; SG
Mangifera indica - (200.0); 1; [200.0]; DT
Melancium campestre[a] - (65.4); 4; [19.4]; SG
Psidium guajava - (46.3); 11; [817.6]; FS
Psidium cf. *cinereum* - (4.8); 20; [3,137.8]; SG
Peritassa campestris - (18.3); 10; [1,466.8]; SG

Pouteria torta[a] - (15.0); 5; [854.8]; SG
Pouteria cf. *ramiflora*[a] - (14.0); 2; [136.0]; FS
Solanum lycocarpum - (370.0); 175; [36,356.8]; SG
Solanum sp. - (2.4); 1; [22.5]; DT
Syagrus romanzofiana[a] - (5.2); 5; [968.8]; FS
Syagrus cf. *petrea* - (4.7); 10; [267.6]; SG
Unidentified Palmae - (4.0); 2; [17.0]; UN

Grains
Phaseolus vulgaris - (0.5); 1; [7.0]; DT

Grasses
Poaceae and Cyperaceae[b] - 126; [113.0]; UN

Insects and Arthropods
Araneae - (1.0); 1; 1; [1.0]; UN
Termitidae - (0.08); 1; 5; [0.4]; UN
Blattidae/*Parahormetica* sp. - (1.8); 7; 6; [10.8]; UN
Acridoidea - (1.5); 2; 2; [3.0]; UN
Tettigoniidae/Copiphorinae - (1.0); 2; 3; [3.0]; UN
Gryllidae - (0.9); 1; 1; [0.9]; UN
Orthoptera unidentified - (1.0); 6; 6; [6.0]; UN
Carabidae *Calosoma* sp. - (0.7); 1; 1; [0.7]; UN
Scarabaeidae/*Dichotomius* sp. - (1.0); 1; 1; [1.0]; UN
Scarabaeidae/*Bothynus* sp. - (2.0); 6; 12; [24.0]; UN
Scarabaeidae/*Phanaeus* sp. - (4.0); 1; 1; [4.0]; UN
Scarabaeidae unidentified - (2.0); 1; 1; [2.0]; UN
Coleoptera unidentified - (1.0); 8; 8; [8.0]; UN
Vespidae - (0.02); 5; 36; [0.5]; UN
Unidentified insects - (1.0); 8; 7; [7.0]; UN

Fishes
Unidentified Fish - (250.0); 4; 4; [1,000.0]; UN

Frogs
Unidentified frogs[c] - (13.8); 3; 3; [41.4]; UN
Lizards
Gymnopthalmidae[c] - (2.0); 1; 1; [2.0]; SG
Unidentified small lizard[c] - (7.5); 1; 1; [7.5]; UN

Snakes
Unidentified snakes - ([d]); 36; 29; [1,710.5]; UN

Birds
Rynchotus rufescens - (870.0); 1; 1; [870.0]; SG
Tinamidae unidentified - (206.3); 4; 3; [619.0]; SG
Mycropygia schomburgkii - (32.0); 4; 3; [96.0]; SG
Gallus gallus[e] - (400.0); 16; 13; [5200.0]; DT
Volatina jacarina - (10.0); 4; 4; [40.0]; SG
Unidentified Emberizidae - (15.0); 4; 4; [60.0]; UN
Eggs - (10.0); 4; 3; [30.0]; UN
Unidentified small Passerines - (15.0); 23; 18; [270.0]; UN
Unidentified small birds - (30.0); 53; 36; [1,080.0]; UN
Unidentified medium birds - (100.0); 9; 4; [400.0]; UN
Unidentified large birds - (200.0); 3; 2; [400.0]; UN

Mammals
Cabassous unicinctus - (2,950.0); 3; 3; [8,850.0]; SG
Dasypus cf. *novemcinctus* - (1,787.5); 42; 25; [44,687.5]; FS
Dasypus cf. *septemcinctus*[e] - (1,045.0); 13; 13; [13,585.0]; FS
Didelphis albiventris - (720.9); 3; 2; [1,441.8]; FS
Bolomys lasiurus - (42.4); 6; 19; [805.6]; SG
Calomys tener - (14.3); 32; 62; [114.4]; SG
Oryzomys cf. *subflavus* - (74.4); 4; 4; [297.6]; SG
Clyomys bishopi - (277.3); 111; 78; [21,629.4]; SG
Oligoryzomys nigripes - (17.2); 7; 11; [189.2]; SG
Cavia aperea - (390.0); 34; 26; [6,340.0]; FS
Unidentified small rodents[e] - (20.0); 45; 32; [640.0]; UN
Sylvilagus brasiliensis - (933.8); 11; 9; [8,404.2]; FS
Unidentified medium mammal - (2,500.0); 3; 3; [7,500.0]; UN

Citations: All weights are from field data except where indicated:

([a]) Motta-Junior & Martins (2002); ([b]) net weight of ingested grass was estimated by previous known net and dry mass of samples from the field; ([c]) Marcio R. C. Martins, pers. comm.; ([d]) the larger width of ventral scale from faeces was measured and applied as the independent variable (X) to the regression equation: $\log Y = 2.669 \log X - 1{,}540$, where Y is the dependent variable body mass ($R^2 = 0.999$; $p < 0.0001$; N = 5 snakes collected in the area); ([e]) Motta-Junior et al. (1996). References consulted for prey and plant habitats were: Mendonça et al. (1998) and Motta-Junior & Martins (2002) for fruits; Márcio R. C. Martins (pers. comm.) for reptiles; Motta-Junior et al. (1996) for birds; Redford (1994) and Bonato (2002) for armadillos; Eisenberg & Redford (1999) and Motta-Junior et al. (1996) for other mammals.

Título: FEEDING ECOLOGY OF THE MANED WOLF, *CHRYSOCYON BRACHYURUS* (ILLIGER, 1815) (MAMMALIA: CANIDAE), IN THE ECOLOGICAL STATION OF ITIRAPINA, SÃO PAULO STATE, BRAZIL.

Authors: Adriana de Arruda Bueno, Sonia Cristina da Silva Belentani & José Carlos Motta-Junior

Biota Neotropica, Vol. 2, number 2: 2003
http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN01802022002
ISSN 1676-0611
Date Received 07/07/2002 - Revised 08/26/2002 - Accepted 09/23/2002

AS BRÂNQUIAS DOS GÊNEROS DE LEPTOPHLEBIIDAE (INSECTA: EPHEMEROPTERA) OCORRENTES NO ESTADO DO RIO DE JANEIRO

ON THE GILLS OF GENERA OF LEPTOPHLEBIIDAE (INSECTA: EPHEMEROPTERA) RECORDED FROM RIO DE JANEIRO STATE, BRAZIL

Elidiomar Ribeiro Da-Silva[1]; Frederico Falcão Salles[2]; Marcelo da Silva Baptista [2]

Recebido em 17/06/2002 - Revisado em 19/07/2002 - Publicado em 01/08/2002

[1]Laboratório de Insetos Aquáticos (LABIAQUA), Departamento de Ciências Naturais, ECB, Universidade do Rio de Janeiro (www.unirio.br) , CEP 20211-040, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.
[2]Museu de Entomologia, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal de Viçosa (www.ufv.br), CEP 36571-000, Viçosa, Minas Gerais, Brasil.
Correspondência para: E.R. Da-Silva. E-mail: labiaqua@unirio.br

Abstract

The gills of the leptophlebiid genera *Askola*, *Farrodes*, *Hagenulopsis*, *Hermanella*, *Hylister*, *Leentvaaria*, *Needhamella*, *Perissophlebiodes*, *Massartella*, *Miroculis*, *Thraulodes*, *Traverella*, and *Ulmeritoides* are described and figured.

Key Words: leptophlebiid mayflies, Atalophlebiinae, neotropics, identification, nymphs.

Resumo

As brânquias das ninfas dos gêneros *Askola*, *Farrodes*, *Hagenulopsis*, *Hermanella*, *Hylister*, *Leentvaaria*, *Needhamella*, *Perissophlebiodes*, *Massartella*, *Miroculis*, *Thraulodes*, *Traverella* e *Ulmeritoides* (Leptophlebiidae) são descritas e ilustradas.

Palavras-chave: Leptophlebiidae, Atalophlebiinae, neotrópico, identificação, ninfas.

1. Introdução

A família Leptophlebiidae (Ephemeroptera: Leptophlebioidea) apresenta ampla distribuição geográfica, atingindo sua máxima diversidade no Hemisfério Sul. Grupo relativamente isolado, que retém uma série de caracteres considerados primitivos (Edmunds Jr et al. 1976), a família é um dos elementos dominantes da efemeropterofauna dos pequenos rios neotropicais, com mais de cinqüenta gêneros descritos para a região, todos pertencentes à subfamília Atalophlebiinae.

A identificação dos gêneros de Leptophlebiidae com ocorrência registrada na América do Sul é ainda complicada, apesar da existência de boas chaves taxonômicas para o grupo (**e.g.** Domínguez et al. 1992; Domínguez et al. 2001), uma vez que essas são carentes em ilustrações.

Dentre os caracteres mais úteis na identificação dos táxons no estágio ninfal, destaca-se a morfologia das brânquias abdominais, cuja diversificação não encontra paralelo em nenhuma outra família de Ephemeroptera. Somente para efeito de comparação, na família Baetidae (também bastante numerosa e diversificada no Neotrópico) praticamente todos os gêneros descritos apresentam o mesmo tipo morfológico de brânquia (**cf.** Edmunds Jr et al. 1976).

Com base em exemplares procedentes de diversas localidades do Estado do Rio de Janeiro, foi possível a elaboração de um catálogo com os tipos de brânquias dos treze gêneros de Leptophlebiidae que ocorrem na região. Tal catálogo pode vir a se constituir em eficiente ferramenta para estudos de cunho ecológico ou faunístico, facilitando a identificação precisa dos gêneros registrados para os corpos de água fluminenses.

2. Material e Métodos

A descrição morfológica dos padrões branquiais foi, na sua maior parte, baseada em exemplares depositados na Coleção Entomológica do Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro (DZRJ), Rio de Janeiro, RJ (exceto quando apontado no texto). Tal material foi coletado por meio de peneiras e puçás diversos, fixado e conservado em álcool etílico a 80%. A maior parte dos exemplares estudados é proveniente de áreas remanescentes de Mata Atlântica do Estado do Rio de Janeiro.

Foram utilizados no presente estudo exemplares procedentes dos seguintes municípios fluminenses (localidades entre parênteses ou colchetes): Angra dos Reis [Bracuí, Caputera, Ilha Grande (Abraão, Dois Rios, Palmas, Praia Preta)], Cachoeiras de Macacu (Duas Pontes, Japuíba, Santa Mônica), Comendador Levy Gasparian (Mont Serrat), Guapimirim (Parque Nacional da Serra dos Órgãos), Itatiaia (Fazenda Aleluia, Mauá, Parque Nacional do Itatiaia), Japeri (Santana), Macaé (Sana), Magé (Citrolândia), Mangaratiba (Fazenda Batatal, Reserva Ecológica Rio das Pedras), Maricá (Ubatiba), Miguel Pereira (Conrado), Nova Friburgo (Alto do Cascatinha, Caledônia, Cardinot, Cascatinha, Lumiar, Mury, Reserva Ecológica Macaé de Cima, São Pedro da Serra), Parati (Estrada Parati-Cunha, Estrada Parati-Ubatuba), Petrópolis (Correias, Sítio Ribeirão), Piraí (Rio Piraí), Rio de Janeiro (Maria da Graça, Parque Nacional da Tijuca, Reserva Três Rios, Serra do Mendanha), Teresópolis (Fazenda Vale da Revolta, Granja Guarani, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Represa Guinle, Serrinha, Subaio, Vieira).

3. Resultados

3.1 Gênero *Askola* Peters, 1969

Espécie estudada: *A. froehlichi* Peters, 1969 - brânquias arredondadas a ovaladas, com delgadas projeções divergentes, formando uma franja apical; traquéias bem ramificadas, com alguns ramos prolongando-se pelas franjas (Fig. 1).

3.2 Gênero *Farrodes* Peters, 1971

Espécies estudadas: *Farrodes carioca* Domínguez, Molineri & Peters, 1996, *Farrodes* spp. - brânquias lanceoladas, com traquéias relativamente largas (Fig. 2).

3.3 Gênero *Hagenulopsis* Ulmer, 1920

Espécie estudada: *Hagenulopsis* sp. - brânquias filiformes, divergindo um pouco além da base (Fig. 3).

3.4 Gênero *Hermanella* Needham & Murphy, 1924

Espécie estudada: *Hermanella* sp. - brânquias fusiformes, com uma pequena projeção digitiforme partindo de uma reentrância apical; traquéias discretas (Fig. 4).

3.5 Gênero *Hylister* Domínguez & Flowers, 1989

Espécie estudada: *H. plaumanni* Domínguez & Flowers, 1989 - brânquias alargadas, truncadas apicalmente, com 3 a 10 projeções digitiformes distais (Fig. 5).

3.6 Gênero *Leentvaaria* Demoulin, 1966

Espécie estudada: *Leentvaaria* sp. - brânquias lanceoladas, com tronco traqueal principal largo e bem marcado (Fig. 6).

3.7 Gênero *Massartella* Lestage, 1930

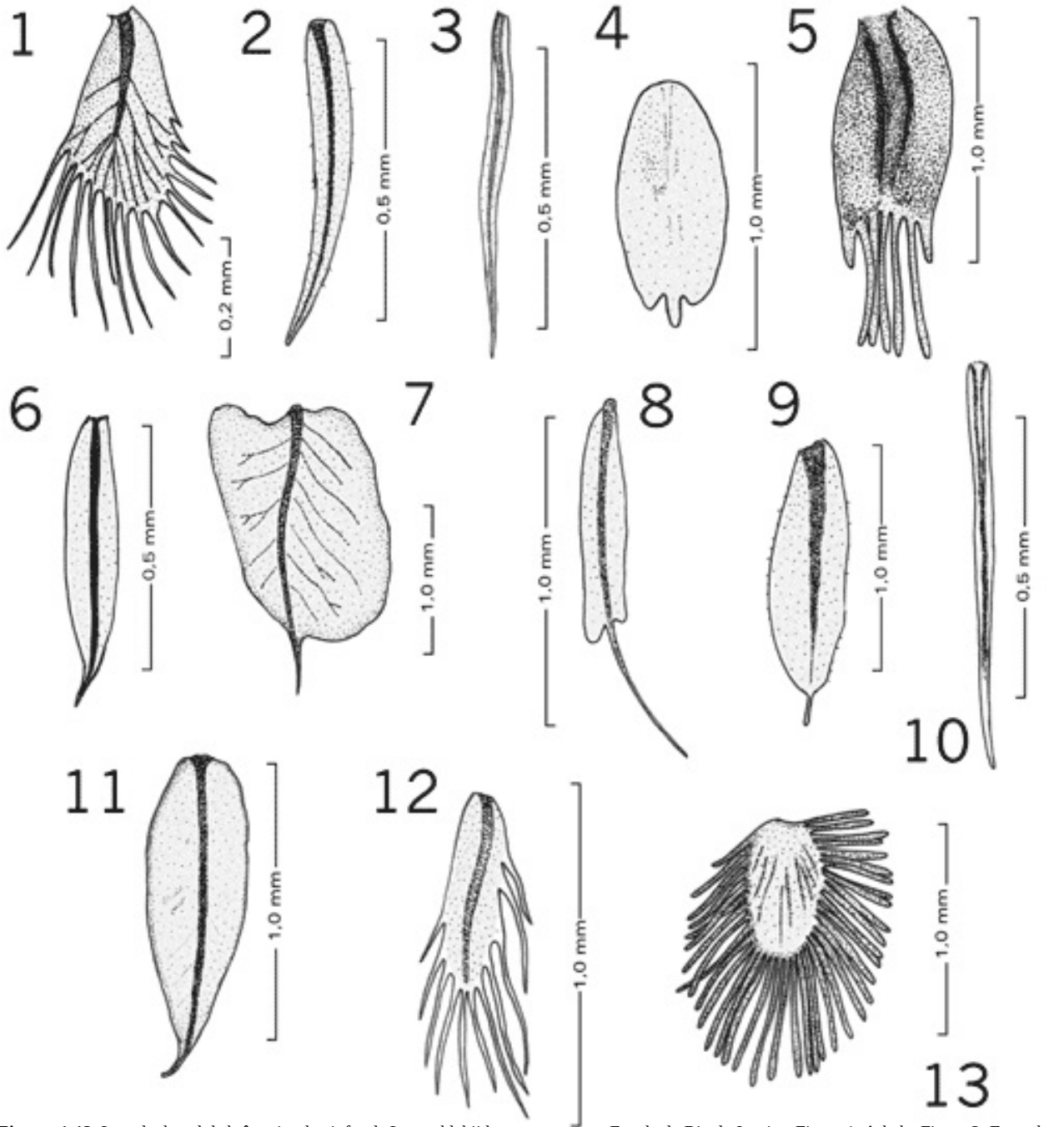
Espécies estudadas: *M. alegrettae* Ulmer, 1920, *M. brieni* (Lestage, 1924), *Massartella* spp. - brânquias ovaladas a subquadrangulares, podendo apresentar uma delgada projeção apical; tronco traqueal ramificado, não retilíneo, tornando a lamela assimétrica (Fig. 7).

3.8 Gênero *Miroculis* Edmunds Jr, 1963

Espécies estudadas: *M. froehlichi* Savage & Peters, 1983, *Miroculis* spp. - brânquias lanceoladas, com duas expansões laterais hialinas, que se estendem da base até pouco mais da metade do comprimento branquial (Fig. 8).

3.9 Gênero *Needhamella* Domínguez & Flowers, 1989

Espécie estudada: *Needhamella* sp. - brânquias elípticas e alongadas, com uma pequena projeção digitiforme apical; ramificações das traquéias pouco visíveis (Fig. 9).



Figuras 1-13: Lamela dorsal de brânquias de ninfas de Leptophlebiidae ocorrentes no Estado do Rio de Janeiro: Figura 1, *Askola*. Figura 2, *Farrodes.* Figura 3, *Hagenulopsis*. Figura 4, *Hermanella*. Figura 5, *Hylister*. Figura 6, *Leentvaaria*. Figura 7, *Massartella*. Figura 8, *Miroculis.* Figura 9, *Needhamella*. Figura 10, *Perissophlebiodes* (adaptado de Savage 1982). Figura 11, *Thraulodes*. Figura 12, *Traverella.* Figura 13, *Ulmeritoides*.

3.10 Gênero *Perissophlebiodes* Savage, 1983
Segundo a descrição de *P. flinti* (Savage, 1982), de Savage (1982) - brânquias filiformes, longas, retilíneas e muito delgadas (Fig. 10).

3.11 Gênero *Thraulodes* Ulmer, 1920
Espécies estudadas: *T. itatiajanus* Traver & Edmunds Jr, 1967, *Thraulodes* spp. - brânquias fusiformes a lanceoladas, mais afiladas apicalmente; traquéias geralmente bem marcadas e ramificadas (Fig. 11).

3.12 Gênero *Traverella* Edmunds Jr, 1948
Espécie estudada: *Traverella* sp. - brânquias ovaladas, com franjas concentradas na metade apical (Fig. 12).

3.13 Gênero *Ulmeritoides* Traver, 1959
Espécie estudada: *Ulmeritoides* sp. - brânquias arredondadas, com margens inteiramente franjadas; traquéias pouco visíveis (Fig. 13).

4. Discussão

Dos mais de cinqüenta gêneros de Leptophlebiidae com ocorrência neotropical (**cf.** Savage 1987, Domínguez et al. 2001), 22 estão atualmente registrados para o Brasil: *Askola*, *Farrodes*, *Fittkaulus* Savage & Peters, 1978, *Hagenulopsis*, *Hermanella*, *Hermanellopsis* Demoulin, 1955, *Homothraulus* Demoulin, 1955, *Hydrosmilodon* Flowers & Domínguez, 1992, *Hylister*, *Leentvaaria*, *Massartella*, *Melanemerella* Ulmer, 1920, *Microphlebia* Savage & Peters, 1983, *Miroculis*, *Needhamella*, *Paramaka* Savage & Domínguez, 1992, *Perissophlebiodes*, *Simothraulopsis* Demoulin, 1966, *Thraulodes*, *Traverella*, *Ulmeritoides* e *Ulmeritus* Traver, 1956 (Da-Silva 2002).

Por sua vez, o Estado do Rio de Janeiro tem registrada a ocorrência de treze gêneros (*Farrodes*, *Hagenulopsis*, *Hermanella*, *Hylister*, *Massartella*, *Perissophlebiodes*, *Thraulodes*, *Askola*, *Leentvaaria*, *Miroculis*, *Needhamella*, *Traverella* e *Ulmeritoides*), sendo que os seis últimos foram registrados recentemente (Da-Silva 1997, 2002). A despeito de suas dimensões (apenas 44.268 km^2, ou seja, 0,52% do território nacional), o Rio de Janeiro é o estado brasileiro com o maior número de gêneros de Leptophlebiidae registrados, seguido por Santa Catarina (dez gêneros), Paraná (oito gêneros), Pará (sete gêneros), Amazonas, Minas Gerais e São Paulo (seis gêneros cada). Por regiões, Sudeste, Sul, Norte, Centro-Oeste e Nordeste apresentam, respectivamente, quatorze, treze, dez, três e dois gêneros de Leptophlebiidae registrados.

Dos gêneros de Leptophlebiidae ocorrentes no Estado do Rio de Janeiro, seis (*Hermanella*, *Hylister*, *Massartella*, *Miroculis*, *Needhamella* e *Thraulodes*) têm brânquias absolutamente conspícuas, facilmente identificáveis. Outros três, *Askola*, *Traverella* e *Ulmeritoides*, apresentam brânquias com margens franjadas, o que pode confundi-las, embora uma observação mais cuidadosa deixe claro suas principais diferenças.

Os gêneros *Farrodes*, *Leentvaaria*, *Perissophlebiodes* e *Hagenulopsis* têm brânquias semelhantes (alongadas e delgadas), sendo difícil a sua distinção. Segundo a descrição de Savage (1982), as brânquias de *Perissophlebiodes* são mais delgadas e proporcionalmente mais longas. E a distinção entre os demais deve ser confirmada por outros caracteres, como a ausência de pterotecas posteriores em *Hagenulopsis* e a largura maior ou igual do labro em relação à cabeça em *Leentvaaria* (Da-Silva 2002). Cumpre realçar que as expansões laterais das brânquias de *Miroculis* (presentes em todas as espécies obtidas do Rio de Janeiro) não são facilmente visualizadas, posto que são hialinas, o que pode fazer com que o observador menos atento venha a confundi-las com as de outros gêneros.

5. Referências bibliográficas

DA-SILVA, E.R. 1997. New and additional records of Leptophlebiidae (Ephemeroptera) from Rio de Janeiro State, Brazil. Revta Biol.Trop. 44(3)/45(1):684-685.

DA-SILVA, E.R. 2002. Leptophlebiidae (Insecta: Ephemeroptera) ocorrentes no Estado do Rio de Janeiro: taxonomia e caracterização biológica das ninfas. Tese de doutorado. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Rio de Janeiro.

DOMÍNGUEZ, E.; HUBBARD, M. D.; PESCADOR, M. L. & MOLINERI, C. 2001. Ephemeroptera. p. 17-53. In Guia para la determination de los artrópodos bentónicos sudamericanos (H. R. Fernandez & E. Domínguez, eds.). Editorial Universitária de Tucumán, Tucumán, p. 17-53.

DOMÍNGUEZ, E., HUBBARD, M.D., PESCADOR, M.L. & MOLINERI, C. 2001. Checklist of the Ephemeroptera of South America (edition date 14 October 2001). URL http://www.famu.org/mayfly/sacat.html.

DOMÍNGUEZ, E.; HUBBARD, M. D. & PETERS, W. L. 1992. Clave para ninfas y adultos de las familias y generos de Ephemeroptera (Insecta) sudamericanos. Series Biología Acuática vol. 6. Instituto de Limnologia "Dr. Raul A. Ringuelet", La Plata.

EDMUNDS JR, G.F., JENSEN, S.L. & BERNER, L. 1976. The mayflies of North and Central America. University of Minnesota Press, Minneapolis.

SAVAGE, H.M. 1982. A curious new genus and species of Atalophlebiinae (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) from the southern coastal mountains of Brazil. Stud.Neotr.Fauna Environ. 17:209-217.

SAVAGE, H.M. 1987. Biogeographic classification of the Neotropical Leptophlebiidae (Ephemeroptera) based uppon geological centers of ancestral origin and ecology. Stud.Neotr.Fauna Environ. 22(4):199-222.;

Título: As brânquias dos gêneros de Leptophlebiidae (Insecta: Ephemeroptera) ocorrentes no Estado do Rio de Janeiro

Autores: Da-Silva, E. R.; Salles, F. F.; Baptista, M. S.

Biota Neotropica, Vol. 2, number 2 , 2002

BN00401122001

ISSN 1676-0611

Recebido em 17/06/2002 - Revisado em 19/07/2002 - Publicado em 01/08/2002

TAXAS DE CRUZAMENTO EM UMA POPULAÇÃO NATURAL DE *CRYPTOCARYA MOSCHATA* NEES (LAURACEAE)

***Pedro Luís Rodrigues de Moraes*[1,2] *& Reinaldo Monteiro*[3]**

Biota Neotropica v2 (n2) – http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN01102022002

Recebido em 12/04/2002

Revisado em 09/07/2002

Publicado em 07/08/2002

[1] Bolsa CAPES, parte da tese de Doutoramento

[2] Laboratório de Melhoramento de Plantas, CENA-USP, Caixa Postal 96, 13400-970, Piracicaba, SP, Brasil; Autor para correspondência: E-mail: plmoraes@cena.usp.br

[3] Departamento de Botânica, IB, UNESP, Caixa Postal 199, 13506-900, Rio Claro, SP, Brasil

Abstract – [Outcrossing rates of a natural population of *Cryptocarya moschata* Nees (Lauraceae)]. The mating system of the canopy Brazilian Atlantic rain forest tree *Cryptocarya moschata* was studied at Parque Estadual Carlos Botelho, São Miguel Arcanjo, São Paulo, Brazil. Outcrossing rates were determined through electrophoretic allozyme markers from seedlings germinated of seed cohorts collected from 35 trees. An indirect estimate of the outcrossing rate at equilibrium gave a mean of $\hat{t}_{eq} = 0.51$. Direct single locus and multilocus outcrossing rate estimates were $\hat{t}_s = 0.725 \pm 0.041$ and $\hat{t}_m = 0.884 \pm 0.034$, respectively, indicating a predominant outcrossing mating system. Individual trees outcrossing rates ranged from 27 to 100 ($\overline{x} = 87.8$) percent, from $\hat{t}_m$ calculated by holding the population pollen allele frequency constant for each family. From Ritland's "sibling-pair" model (correlated mating model), correlation of selfing ($\hat{r}_s$) and correlation of outcrossing paternity ($\hat{r}_p$) were 35.7% and 99.0%, respectively. These results corroborate the fact that there is variation in selfing rates among different trees, but it may also have indicated that when there is inbreeding, most seeds in the trees are likely to be full-sibs.

Key words *- allozymes, Lauraceae, mating system, Neotropics, Cryptocarya, Atlantic rain forest, Brazil*

Resumo – [Taxas de cruzamento em uma população natural de *Cryptocarya moschata* Nees (Lauraceae)]. O sistema de cruzamento da espécie arbórea de dossel da Mata Atlântica brasileira, *Cryptocarya moschata*, foi estudado a partir de material proveniente do Parque Estadual Carlos Botelho, São Miguel Arcanjo, São Paulo, Brasil. As taxas de cruzamento foram determinadas através de marcadores alozímicos obtidos de plântulas germinadas de coortes de sementes coletadas de 35 árvores. O valor médio da taxa de cruzamento de equilíbrio (estimador indireto) foi $\hat{t}_{eq} = 0{,}51$. As estimativas das taxas de cruzamento uniloco e multilocos (estimadores diretos) foram $\hat{t}_s = 0{,}725 \pm 0{,}041$ e $\hat{t}_m = 0{,}884 \pm 0{,}034$, respectivamente, indicando um sistema de cruzamento predominantemente alogâmico. As taxas de cruzamento de árvores individuais variaram de 27 a 100 ($\overline{x} = 87{,}8$) porcento, a partir de $\hat{t}_m$ calculado com as freqüências gênicas de pólen mantidas constantes ao nível populacional. A partir do modelo de "par de irmãos" (modelo de cruzamento correlacionado) de Ritland, a correlação entre duas progênies irmãs oriundas de autofecundação ($\hat{r}_s$) e a correlação entre duas progênies irmãs oriundas de paternidade por exocruzamento ($\hat{r}_p$) foram 35,7% e 99,0%, respectivamente. Esses resultados corroboram o fato de haver variação nas taxas de autocruzamento entre as diferentes árvores, podendo também indicar que quando há endogamia, a maior parte das sementes nas árvores são provavelmente irmãs-germanas.

Palavras-chave*: alozimas, Lauraceae, sistema de cruzamento, Neotrópico, Cryptocarya, Mata Atlântica, Brasil*

Introdução

O tipo de sistema reprodutivo determina o modo de transmissão de genes de uma geração à próxima (Brown 1989) o que faz, conseqüentemente, com que as investigações sobre a dinâmica da mudança genética estejam concernidas, direta ou indiretamente, com o processo de cruzamento (Clegg 1980). Dessa forma, o sistema reprodutivo não somente determina as freqüências genotípicas em gerações subseqüentes, mas também afeta os parâmetros genéticos populacionais, tais como, tamanho de vizinhança, fluxo gênico e seleção (Hamrick 1990).

Os métodos tradicionais para a avaliação do sistema reprodutivo de uma espécie baseiam-se na observação de cruzamentos, do comportamento de agentes polinizadores, no exame da morfologia floral e de resultados de experimentos controlados de polinização. Esses métodos podem prover indicações sobre o sistema reprodutivo de uma espécie, mas não permitem uma medida direta do sucesso reprodutivo de populações, sendo inadequados para a análise ao nível populacional (Paiva et al. 1993, 1994). Tradicionalmente, as taxas de cruzamento foram investigadas pela análise de progênies de plantas possuindo marcadores morfológicos conhecidos. Pela substituição dos marcadores morfológicos pelos marcadores bioquímicos, na forma de isoenzimas, as taxas de cruzamento puderam ser estimadas mais efetivamente do que pelos métodos tradicionais (Bawa 1976).

A determinação das taxas de cruzamento em populações naturais foi sempre limitada por vários fatores, tais como: distância irregular entre plantas, especialmente em espécies arbóreas, barreiras naturais entre plantas, a dificuldade de se identificar um bom marcador genético, e a expressão de dominância exibida, na maior parte dos casos, por esses marcadores (Paiva et al. 1993, 1994). Contudo, Ritland & Jain (1981) enfatizaram o poder e a versatilidade das estimativas quando dados eletroforéticos são empregados, considerando-se que muitos locos segregantes com alelos co-dominantes podem ser, freqüentemente, encontrados nas populações.

Os estudos quantitativos dos sistemas reprodutivos de espécies arbóreas tropicais estão ainda em consolidação (Murawski et al. 1994), no entanto, as análises isoenzimáticas de progênies têm demonstrado que os sistemas reprodutivos de árvores tropicais abrangem desde uma mistura de exocruzamento e autofecundação até o exocruzamento predominante ou completo (O'Malley & Bawa 1987, O'Malley et al. 1988, Murawski et al. 1990, Murawski & Hamrick 1991, 1992a, 1992b, Murawski et al. 1994, Murawski & Bawa 1994, Hall et al. 1994, Stacy et al. 1996, Rocha & Lobo 1998).

Segundo Hamrick & Schnabel (1985), o procedimento mais comumente utilizado para se estimar as proporções de endogamia e alogamia em populações de plantas foi o modelo de cruzamento misto (Allard & Workman 1963, Brown & Allard 1970). Em espécies de cruzamento misto, as proporções de alogamia e endogamia determinariam a estrutura genética de suas populações, que se assemelhariam à estrutura genética de alógamas. Contudo, uma vez que as taxas de cruzamento poderiam variar no tempo, devido a fatores como densidade populacional ou comportamento de polinizador, gerações ou classes de idade de espécies de cruzamento misto poderiam ser geneticamente diferenciadas (Loveless & Hamrick 1984).

Dentro do grupo de espécies arbóreas hermafroditas, vários levantamentos têm mostrado que uma grande proporção é composta por espécies auto-incompatíveis (Bawa 1974, Zapata & Kalin-Arroyo 1978, Bullock 1985, Bawa et al. 1985), que aliada à porção de espécies dióicas parecem indicar que o sistema reprodutivo predominante em espécies arbóreas tropicais é o de exocruzamento. No entanto, a maioria das espécies que foram incluídas nesses levantamentos é composta por aquelas que ocorrem em altas densidades (Bawa et al. 1985). A partir disso, Kageyama (1990) levantou a possibilidade de que a freqüência de autocompatibilidade e também de taxas de auto-polinização podem ser maiores em espécies que são encontradas em baixas densidades.

O sistema de cruzamento de espécies hermafroditas, em particular, é determinado tanto por fatores genéticos inerentes (p.ex., grau de autocompatibilidade) e por fatores ecológicos (p.ex., movimentação de polinizadores, fenologia do florescimento, densidade populacional), como apontado por Murawski & Hamrick (1991).

De acordo com Moraes et al. (1999), a espécie *Cryptocarya moschata* apresenta flores hermafroditas pequenas, tendo como prováveis polinizadores pequenos insetos, como moscas, pequenas abelhas, trips. Adicionalmente, a presença de plântulas albinas e cloróticas encontradas na população (P.L.R. Moraes, dados não publicados) permite se inferir a ocorrência de endogamia, com possibilidade de autofecundação (vide O'Malley & Bawa 1987), o que é corroborado pela presença de árvores isoladas reprodutivas. Ainda, a estimativa de taxas de cruzamento em plantas é desejável porque o sistema de reprodução tem sido indicado como o principal fator a influenciar a estrutura genética populacional (Hamrick & Godt 1990). Com isso, o objetivo específico deste trabalho é o de analisar o sistema de reprodução de *Cryptocarya moschata* através da quantificação de suas taxas de cruzamento aparente e multilocos, cujo modelo é o de cruzamento misto.

Material e Métodos

O material utilizado neste trabalho constou de folhas, tanto de plântulas como de árvores adultas de *C. moschata*, cuja coleta foi efetuada em plantas individuais, no Parque Estadual Carlos Botelho (PECB; 24º44' a 24º15'S, 47º46' a 48º10'W), São Miguel Aracanjo, SP.

Para a análise das progênies, coletou-se um dos eófilos do primeiro par emitido pelas plântulas com idade de aproximadamente 10 meses após a semeadura. Os eófilos coletados foram imediatamente submetidos à extração de isoenzimas e analisados imediata e subseqüentemente através de eletroforese horizontal em gel de amido, conforme descrito em Moraes et al. (1999, 2002).

As árvores adultas maternas tiveram a coleta de pelo menos um ramo foliar portador de folhas maduras, sendo acondicionadas em sacos pláticos, que por sua vez foram armazenados em caixas de isopor com gelo para o transporte até o laboratório. Uma vez no laboratório, foram mantidos em geladeira (≅ 5ºC) até sua extração e análise eletroforética após aproximadamente dois dias em média.

Foram amostradas 141 árvores adultas, distribuídas ao acaso, englobando indivíduos tanto agrupados como isolados, ao longo do sistema de trilhas disponíveis em uma área de aproximadamente 647 ha. Destas, 86 árvores tiveram 6.034 sementes coletadas e que foram germinadas em canteiros de areia, para a obtenção de plântulas, sendo que houve a germinação de 1.174 sementes. No entanto, apenas 35 árvores apresentaram um número igual ou superior a 20 progênies germinadas (= 35 famílias), que foi o número mínimo estabelecido para a inclusão nas análises. Todas as 35 árvores apresentaram-se agrupadas, ou com pelo menos um indivíduo co-específico distanciado não mais que 50 metros das mesmas. Adicionalmente, para fins comparativos e de discussão, os resultados referentes a três amostragens de populações de indivíduos juvenis (com seis anos de idade e 20 indivíduos em cada uma) de *C. moschata*, apresentados em Moraes et al. (2002), também estarão sendo aqui abordados.

A partir do emprego de marcadores alozímicos, revelados pela eletroforese em gel de amido, realizou-se a caracterização genética das populações analisadas, seguindo-se as recomendações de Kephart (1990) e Alfenas et al. (1991), conforme apresentado em Moraes et al. (1999, 2002). Foram utilizados 16 locos polimórficos de cinco sistemas isoenzimáticos, a saber: fosfatase alcalina (Alp-1, Alp-3, Alp-4, Alp-5), catalase (Cat-1, Cat-2, Cat-3, Cat-4), glutamato-oxaloacetato transaminase (Got-1, Got-2), peroxidase (Per-1, Per-2, Per-3, Per-4, Per-5), e polifenoloxidase (Ppo-4).

A taxa de cruzamento aparente, ou de equilíbrio (estimativa indireta), foi obtida a partir do método dos momentos, através da estimativa do coeficiente de endogamia (índice de fixação; resultados apresentados em Moraes et al. 2002), estimado diretamente para as progênies. Empregou-se a relação proposta por Wright (1921) e Nei & Syakudo (1958) entre a taxa de cruzamento e a endogamia: $\hat{F} = (1-\hat{t}_{eq})/(1+\hat{t}_{eq})$, ou $\hat{t}_{eq} = (1-\hat{F})/(1+\hat{F})$. Essa fórmula assume que a única causa de endogamia na população é devida à autopolinização e que as populações alcançaram valores de equilíbrio para *F*.

Fez-se, também, a estimativa multilocos da taxa de cruzamento ($\hat{t}_m$), que é uma estimativa direta, obtida a partir do modelo de cruzamento misto proposto por Ritland & Jain (1981), através dos métodos "Expectation Maximization" (EM) e "Newton-Raphson" (NR), para a maximização da equação de verossimilhança, empregando-se os programas MLT (Ritland 1990) e MLTR v.1.1 (K. Ritland, não publicado). Obtiveram-se, também, a estimativa da taxa média de cruzamento unilocos populacional ($\hat{t}_s$) e o coeficiente médio de endogamia das árvores maternas ($\hat{F}$). O coeficiente médio de endogamia das progênies foi obtido através da relação $\hat{F}_p = (1-\hat{t}_m)/(1+\hat{t}_m)$, sendo comparado ao $\hat{F}$ das árvores maternas. As estimativas das freqüências alélicas de pólen ($\hat{p}$) e de óvulo ($\hat{o}$) foram feitas pelo método EM. A adequação das estimativas ao modelo de cruzamento misto foi analisada através de um χ^2 de contingência (El-Kassaby & Ritland 1987), visto que o modelo de Ritland & Jain está baseado nas seguintes pressuposições: 1) todos os genótipos maternos têm uma mesma probabilidade de cruzamento a partir de um conjunto polínico homogêneo; 2) os alelos de locos diferentes segregam independentemente; 3) cada alelo está em Equilíbrio de Hardy-Weinberg; 4) os marcadores genéticos não são afetados por seleção ou mutação durante o tempo de reprodução e de amostragem das progênies.

A taxa média de cruzamento unilocos foi calculada através de uma média de variância mínima dos valores de $\hat{t}_s$ (unilocos) de cada loco. Essa taxa é calculada para ser comparada com a taxa multilocos da população ($\hat{t}_m$), pois, quando ocorre endogamia devida ao cruzamento entre indivíduos aparentados e/ou autofecundação, as estimativas multilocos de *t* são esperadas ser maiores do que as estimativas unilocos (Shaw & Allard 1981).

As diferenças entre freqüências alélicas de pólen e de óvulo que contribuem ao conjunto gênico das sementes ou plântulas das diferentes árvores maternas foram testadas através da estatística χ^2, onde $\chi^2 = N F_{ST}(k-1)$ com (*k* - 1) graus de liberdade, onde *N* é o número de gametas nos dois grupos (pólen e óvulo), *k* é o número de alelos para o

loco, e F_{ST} é a medida de diversidade genética entre populações, tratando pólen e óvulo como populações separadas (Murawski & Hamrick 1992a, Murawski et al. 1994). As freqüências alélicas de pólen foram obtidas assumindo-se segregação Mendeliana normal dos alelos maternos. Dessa forma, a contribuição materna de alelos nas progênies foi subtraída dos genótipos das progênies para a obtenção das freqüências alélicas de pólen (Murawski & Hamrick 1992a).

Adicionalmente, a partir do programa MLTR, estimaram-se os parâmetros correlacionados ao sistema reprodutivo, r_s e r_p, conforme Ritland (1989). Esse autor apresentou um modelo que denominou de "par de irmãos", com uma abordagem paramétrica e que se baseou nas probabilidades de pares de irmãos para descrever e estimar as correlações entre irmãos oriundos de autofecundação e de exocruzamento. Esse modelo assentou-se no fato de que pela amostragem de duas progênies oriundas de uma mesma mãe, em uma população parcialmente endogâmica, estas poderiam ser ambas autofecundadas, uma autofecundada e outra exocruzada, ou ambas exocruzadas. Em relação a essas três classes, poderia haver um excesso de pares de irmãos, ambos por autofecundação, em relação às expectativas devidas ao acaso, ou uma correlação entre os dois irmãos oriundos de autofecundação. Além disso, se cruzamentos sucessivos não fossem aleatórios, os pares de irmãos, ambos por exocruzamento, poderiam ser divididos entre aqueles que compartilhassem o mesmo parental masculino *versus* aqueles com diferentes parentais (Ritland 1989). Desta forma, o parâmetro denominado r_s, seria a correlação entre dois irmãos oriundos de autofecundação (o que seria dado pela covariância de autofecundação dividida por $s[1 - s]$, onde s seria a taxa de autofecundação), indicando a correlação de autocruzamento dentro das progênies. Por sua vez, o parâmetro denominado r_p seria a correlação entre dois irmãos com paternidade devida a exocruzamento, ou a proporção de irmãos germanos entre os irmãos exocruzados.

O parâmetro de correlação a partir de paternidade oriunda de cruzamento, r_p (a correlação entre genótipos paternos), foi estimado a partir de f (correlação entre gametas paternos), da seguinte maneira: $\hat{r}_p = \left[2/\left(1+\hat{F}\right)\right]\hat{f}$, onde F era o coeficiente de endogamia dos parentais masculinos. Assumiu-se que o F paterno era igual ao F materno, o que foi uma pressuposição mais adequada para as espécies hermafroditas do que para as dióicas (Ritland 1989).

Em todas as análises realizadas, as variâncias das estimativas foram obtidas empregando-se 1.000 "boot-straps", onde a unidade de reamostragem foi obtida entre as famílias, no caso de estimativa populacional, ou de indivíduos dentro das famílias, no caso de estimativa para famílias individuais.

Resultados e Discussão

A endogamia existente em uma espécie apresenta-se intimamente relacionada ao sistema reprodutivo da mesma. Dessa forma, a taxa de cruzamento, ou percentual da alogamia, pode ser estimada a partir dos níveis de endogamia existentes. Nesse sentido, um primeiro aspecto a ser observado é a existência, ou não, de desvios do equilíbrio de panmixia, estimando-se posteriormente a taxa de cruzamento.

Moraes et al. (2002) testaram a aderência das freqüências genotípicas ao equilíbrio de panmixia, para o presente conjunto de dados das 35 famílias de plântulas, e encontraram que todos os locos analisados apresentavam-se em desequilíbrio de Hardy-Weinberg. Para a população de árvores adultas maternas, oito dos 16 locos apresentaram-se em desequilíbrio, sendo que as sub-populações de indivíduos juvenis apresentaram-se com três a quatro locos em desequilíbrio.

A taxa de cruzamento aparente ($\hat{t}_{eq}$), obtida a partir do índice de fixação ($\hat{F}_{(IS)} = 0{,}326$; Moraes et al. 2002) das progênies, foi de 0,51, tomando-se todas as famílias conjuntamente como uma única "população", indicando a existência de um componente significativo de endogamia. Por outro lado, o valor obtido da taxa de cruzamento aparente para a população de indivíduos adultos foi de 0,96 ($\hat{F}(IS) = 0{,}018$; Moraes et al. 2002), indicando que a espécie é preponderantemente alógama. As três sub-populações de indivíduos juvenis do PECB apresentaram índices de fixação de 0,085, -0,150 e -0,067 (Moraes et al. 2002), resultando em taxas de cruzamento aparente de 0,84, 1,35 e 1,14, respectivamente, com um valor médio de 1,11, indicando alogamia completa. Os valores obtidos acima de 1,0, que são "biologicamente inaceitáveis" (Cheliak et al. 1983), não são devidos a efeitos de Wahlund, ou necessariamente pela invalidação do modelo de cruzamento misto. Duas causas principais podem ser responsáveis: 1) efeitos de amostragem dentro do contexto de um modelo de cruzamento misto; e 2) cruzamentos não preferenciais (Brown et al. 1985).

A diferença considerável entre as taxas de cruzamento aparente de progênies (51%), juvenis (≈100%) e adultos (96%) pode ser causada por dois fatores. O primeiro devido a diferenças encontradas em diferentes anos. Sob essa hipótese, o fato de que as progênies apresentaram a menor taxa de cruzamento poderia ser uma mera coincidência. O segundo fator poderia ser uma vantagem diferencial de indivíduos oriundos de sementes autofecundadas *vs*. sementes de exocruzamento. O presente trabalho não discriminou esses fatores. Contudo, a segunda hipótese de taxa de cruzamento constante, mas com uma maior vantagem

de indivíduos originados de sementes exocruzadas, requer que essa vantagem de viabilidade seja relativamente grande (Moran & Brown 1980). Se isso for verdade, para a situação do presente trabalho, as diferenças encontradas para as taxas de cruzamento entre as diferentes classes de idade podem ser resultantes de seleção contra os indivíduos oriundos de sementes endogâmicas.

Usualmente, a estimativa das taxas de cruzamento de populações e, conseqüentemente, de espécies é obtida a partir dos dados de progênies por representarem a fase de vida da planta mais próxima dos zigotos, o que faz com que haja uma investigação desse parâmetro sem os efeitos das possíveis pressões seletivas que as populações estariam sofrendo ao longo de seu ciclo de vida. Com isso, assume-se que nessa fase do ciclo de vida das espécies não haveria seleção ou que essa seria mínima. Porém, estudos teóricos (Fisher 1941, Jain & Workman 1967) têm mostrado que o surgimento de um gene na população, que permita a ocorrência de autofertilidade, apresenta uma vantagem adaptativa imediata. A menos que essa vantagem seja contraposta por seleção favorável aos heterozigotos, espera-se que a população evolua para a autopolinização. Dessa forma, as diferenças encontradas entre as estimativas das taxas de cruzamento para as três fases do ciclo de vida de *C. moschata* (progênies, juvenis e adultos) poderiam estar relacionadas à seleção favorável aos heterozigotos. Isso corrobora o fato da população de progênies do PECB ter apresentado um déficit significativo de heterozigotos, enquanto as demais de juvenis e de adultos apresentaram uma heterozigosidade média dentro do esperado pelas proporções de Hardy-Weinberg (Moraes et al. 2002). Assim sendo, tem-se que a fase de plântulas (progênies) é indicativa do potencial genético que a população poderá vir a ser (excluindo-se os efeitos de seleção e deriva), porém, é na fase de indivíduos adultos, reprodutiva e efetivamente estabelecidos, que realmente se manifestariam os parâmetros reprodutivos e genéticos reais (P.S. Martins, comunicação pessoal).

Através do procedimento multilocos, o valor de $\hat{F}$ para as árvores maternas, pelo método NR, foi significativamente negativo (-0,266), indicando que a proporção de genótipos maternos heterozigotos é maior que o esperado sob cruzamentos aleatórios. Adicionalmente, este valor -0,266 foi significativamente menor que o $\hat{F}$ obtido a partir das progênies (0,057). Esses resultados indicam que pode haver uma considerável seleção contra as progênies oriundas de autofecundação em *C. moschata*, entre o tempo de dispersão dos diásporos e a maturação reprodutiva dos indivíduos recrutados à fase adulta, como indicado por Murawski et al. (1994).

Na tabela 1, as estimativas das freqüências alélicas atribuídas a pólen e óvulo de 35 famílias de *C. moschata* são apresentadas, bem como os testes χ^2 de heterogeneidades das duas freqüências contribuindo ao conjunto gênico de sementes, e as estimativas dos parâmetros reprodutivos *F*, t_m, t_s, r_s e r_p. O χ^2 de aderência ao modelo foi significativo para 11 dos 16 locos polimórficos analizados em *C. moschata*. Um dos fatores preponderantes para a ocorrência de χ^2 significativos, para o teste de adequação ao modelo de cruzamento misto, são os cruzamentos preferenciais (Ritland & El-Kassaby 1985). Os locos significativos foram eliminados e o programa foi rodado novamente, sendo que nem a taxa de cruzamento, nem os demais parâmetros foram notavelmente alterados. Da mesma forma, apenas 12 das 35 famílias analizadas mostraram-se satisfatórias, com as demais apresentando valores $\hat{t}_m$ convergindo para 2,0 através do método NR. Isto deve-se à falha do modelo ao deparar-se com múltiplos genótipos maternos heterozigotos, não os discriminando de cruzamentos não preferenciais *per se* (Cheliak et al. 1983, Brown et al. 1985, Boshier et al. 1995). Com isto, no presente trabalho, são apresentados os resultados para o conjunto completo dos dados, que são discutidos a partir daqueles obtidos pelo método EM, que assegurou a convergência e é o mais indicado para as peculiaridades de violações dos pressupostos do modelo, apresentadas pelos dados analisados. Pelos dois métodos de maximização da equação de verossimilhança, EM e NR, a população mostrou-se com um sistema reprodutivo predominantemente alogâmico, com taxas de cruzamento multilocos ($\hat{t}_m$) de 0,884 ± 0,034 e 0,892 ± 0,034, respectivamente. Esses dois métodos não deveriam dar estimativas diferentes dos parâmetros. Porém, como o valor máximo de $\hat{F}$ não foi superior a 0,1, o método EM truncou o valor de $\hat{F}$ a zero. Quaisquer diferenças entre esses métodos são devidas à natureza aproximativa dos dois procedimentos de iteração numérica, pois há sempre uma pequena aleatoriedade em onde terminam as iterações (K. Ritland, comunicação pessoal).

A diferença significativa encontrada entre $\hat{t}_m$ (0,884) e $\hat{t}_{eq}$ (0,51) pode ser devida a uma outra fonte de endogamia (p. ex., cruzamentos entre aparentados independentes da distância entre os indivíduos) além da autopolinização (Pérez-Nasser et al. 1993). Adicionalmente, trabalhos com simulações em computador têm mostrado que as estimativas da taxa de cruzamento aparente apresentam um viés negativo, produzindo subestimativas do valor real da taxa de cruzamento (M.S. Reis, dados não publicados).

As freqüências de pólen e de óvulos diferiram significativamente umas das outras para todos os locos, com exceção de Alp-5, Cat-2, Cat-3, Cat-4, e Per-1. Essa violação da pressuposição de equivalência de freqüências alélicas de pólen recebido pelas árvores maternas tem um efeito não mensurável, mas relativamente pequeno sobre a

Loco	*N*	Alelo	Pólen (EP)	Óvulo (EP)	$\hat{F}_{ST}$	χ^2
Alp-1	692	1	0,247 (0,047)	0,343 (0,038)		
		2	0,753 (0,047)	0,657 (0,038)	0,011	7,666**
Alp-3	692	1	0,875 (0,056)	0,714 (0,051)		
		2	0,125 (0,056)	0,286 (0,051)	0,039	27,472***
Alp-4	692	1	0,998 (0,000)	0,871 (0,037)		
		2	0,002 (0,000)	0,129 (0,037)	0,066	45,586***
Alp-5	692	1	0,002 (0,000)	0,014 (0,000)		
		2	0,998 (0,000)	0,986 (0,000)	0,004	3,114
Cat-1	413	1	0,296 (0,091)	0,514 (0,050)		
		2	0,704 (0,091)	0,486 (0,050)	0,049	20,362***
Cat-2	668	1	0,652 (0,072)	0,657 (0,056)		
		2	0,348 (0,072)	0,343 (0,056)	0,000027	0,018
Cat-3	692	1	0,452 (0,074)	0,400 (0,041)		
		2	0,548 (0,074)	0,600 (0,041)	0,003	1,913
Cat-4	692	1	0,860 (0,031)	0,886 (0,037)		
		2	0,140 (0,031)	0,114 (0,037)	0,001	1,055
Got-1	692	1	0,798 (0,025)	0,657 (0,053)		
		2	0,068 (0,016)	0,086 (0,037)		
		3	0,135 (0,027)	0,257 (0,045)	0,020	28,439***
Got-2	692	1	0,381 (0,037)	0,414 (0,042)		
		2	0,229 (0,036)	0,129 (0,046)		
		3	0,390 (0,038)	0,457 (0,054)	0,006	8,547*
Per-1	679	1	0,597 (0,086)	0,643 (0,067)		
		2	0,403 (0,086)	0,357 (0,067)	0,002	1,524
Per-2	692	1	0,455 (0,090)	0,686 (0,048)		
		2	0,545 (0,090)	0,314 (0,048)	0,054	37,675***
Per-3	692	1	0,795 (0,070)	0,643 (0,053)		
		2	0,205 (0,070)	0,357 (0,053)	0,028	19,783***
Per-4	692	1	0,068 (0,019)	0,100 (0,034)		
		2	0,765 (0,042)	0,671 (0,047)		
		3	0,167 (0,036)	0,229 (0,043)	0,008	10,820**
Per-5	692	1	0,282 (0,043)	0,414 (0,032)		
		2	0,718 (0,043)	0,586 (0,032)	0,019	13,285***
Ppo-4	692	1	0,558 (0,068)	0,343 (0,039)		
		2	0,442 (0,068)	0,657 (0,039)	0,047	32,304***

	EM	NR
$\hat{F}$	0,000 (0,000)	-0,266 (0,069)
$\hat{t}_m$	0,884 (0,034)	0,892 (0,034)
$\hat{t}_s$	0,725 (0,041)	0,686 (0,048)
$\hat{t}_m - \hat{t}_s$	0,159 (0,027)	0,206 (0,032)
$\hat{r}_s$	0,357 (0,063)	0,641 (0,118)
$\hat{r}_p$	0,990 (0,015)	0,990 (0,006)

$\hat{F}$ =coeficiente médio de endogamia uniloco (variância mínima) para as mães; $\hat{t}_m$ =taxa de cruzamento multilocos populacional; $\hat{t}_s$ =taxa média de cruzamento unilocos populacional (variância mínima); $\hat{r}_s$ =correlação entre duas progênies irmãs oriundas de autofecundação (variação normalizada da taxa de cruzamento entre as progênies); $\hat{r}_p$ =correlação entre duas progênies irmãs oriundas de paternidade por exocruzamento (probabilidade de que um par de progênies escolhidas ao acaso de uma mesma família são irmãs-germanas). EM = método "Expectation-Maximization"; NR = método "Newton-Raphson" de maximização da equação de verossimilhança. *p<0,05; **p<0,01; ***p<0,001. Testes χ^2 para heterogeneidade onde $\chi^2 = N\,\hat{F}_{ST}(k-1)$ com k -1 graus de liberdade, onde $\hat{F}_{ST}$ é a medida de diversidade genética entre os conjuntos de pólen e óvulo, N é o número de gametas nos dois grupos e k é o número de alelos.

Tabela 1: Estimativas das freqüências alélicas atribuídas a pólen e óvulo, calculadas separadamente, de 35 famílias de Cryptocarya moschata Nees, e testes de χ^2 de heterogeneidades das duas freqüências contribuindo ao conjunto gênico de plântulas. Estimativas dos parâmetros reprodutivos F, t_m, t_s, r_s e r_p. Erro padrão entre parênteses; N = número de indivíduos.

estimativa da taxa de cruzamento populacional verdadeira (Ritland & Jain 1981). Essa heterogeneidade encontrada pode ser causada por fatores como estrutura familiar, padrões de florescimento diferenciado entre os indivíduos, ou qualquer fator que cause variação no comportamento dos polinizadores nas diferentes árvores, tais como mudança na produção de néctar, grau de isolamento dos indivíduos, diferenças no tempo de florescimento dos indivíduos, diferença funcional da flor, como macho ou fêmea, entre os indivíduos, pólen imigrante de fora da população amostrada, ou a partir de uma amostra não representativa das árvores maternas da população (Murawski & Hamrick 1991, 1992b). Essa última alternativa enquadra-se no presente estudo, uma vez que foram analisadas 35 das 141 árvores de *C. moschata* amostradas na população, sendo que a densidade estimada foi de 12 indivíduos reprodutivos por hectare (Moraes et al. 1999). Esses resultados são indicadores, também, de padrões de cruzamento não aleatório dentro da população estudada do PECB.

A diferença entre $\hat{t}_m$ e $\hat{t}_s$ foi significativa, indicando haver endogamia biparental em torno de 16%. Devido às possíveis violações do modelo de cruzamento misto (Brown et al. 1985), a estimativa mais realista da taxa de cruzamento é a de multilocos, por ser mais robusta e precisa (Ritland 1990). Contudo, as simulações feitas por Ritland & Jain (1981) mostraram a permanência de estimativas viesadas de autofecundação quando poucos locos foram utilizados, sugerindo que um método mais direto torna-se necessário para se estimar a proporção de endogamia causada por cruzamentos endogâmicos. Um método dessa natureza seriam as estimativas multilocos conjuntas de *t* e *p* para as árvores individuais (Ritland & El-Kassaby 1985), apresentado na tabela 2.

Há dois procedimentos para se obter estas estimativas de cada árvore: 1) estimando-se apenas *t*, mantendo-se *p* constante ao nível populacional; 2) estimando-se *t* e *p* conjuntamente. A estimativa média de *t* usando o primeiro procedimento foi 0,878, enquanto que pelo segundo foi 0,973, relativamente maior do que a encontrada para a população.

As estimativas multilocos conjuntas de *t* e *p* tendem produzir: 1) estimativas de *t* que excluem endogamia efetiva causada por cruzamento entre parentes mais distantes; e 2) estimativas de *p* que incluem pólen de cruzamentos endogâmicos (p.ex., pólen relacionado à planta mãe, Ritland & Ganders 1985). Porém, apenas o componente feminino do cruzamento foi medido. Quando apenas o valor de *t* foi medido para cada árvore, a estimativa média para as árvores permaneceu semelhante à obtida para a população, provavelmente pelas estimativas de *t* ainda incluirem uma "endogamia efetiva" (termo designado por Ritland [1984] para incluir tanto a autofecundação, como o cruzamento entre os indivíduos aparentados) causada pela covariância

	N	$\hat{t}_m$ (±SE) [a]	$\hat{t}_m$ (±SE) [b]
População	692	0,893 (0,033)	0,885 (0,035)
Árvores			
091	20	1,00 (0,00)	1,00 (0,00)
136	20	0,51 (0,11)	0,65 (0,19)
138	20	0,63 (0,11)	0,95 (0,05)
139	20	1,00 (0,03)	1,00 (0,00)
156	20	0,72 (0,14)	1,00 (0,00)
164	20	0,88 (0,09)	1,00 (0,00)
167	20	0,85 (0,12)	1,00 (0,00)
230	20	0,95 (0,07)	1,00 (0,00)
232	20	0,82 (0,13)	1,00 (0,00)
237	20	0,90 (0,00)	0,90 (0,00)
239	20	0,92 (0,06)	1,00 (0,00)
240	20	0,59 (0,14)	1,00 (0,00)
241	20	1,00 (0,00)	1,00 (0,00)
243	20	1,00 (0,00)	1,00 (0,00)
244	20	0,90 (0,00)	0,90 (0,00)
247	20	0,99 (0,00)	0,99 (0,00)
252	20	0,99 (0,00)	0,99 (0,00)
256	20	1,00 (0,00)	1,00 (0,00)
258	20	0,89 (0,08)	1,00 (0,00)
260	20	0,27 (0,12)	1,00 (0,00)
261	20	0,82 (0,09)	0,95 (0,06)
263	20	1,00 (0,00)	1,00 (0,00)
270	20	0,57 (0,12)	0,84 (0,14)
275	20	1,00 (0,00)	1,00 (0,00)
295	16	1,00 (0,00)	1,00 (0,00)
296	20	1,00 (0,00)	1,00 (0,00)
297	20	0,90 (0,00)	0,90 (0,00)
298	20	1,00 (0,00)	1,00 (0,00)
309	20	0,78 (0,14)	1,00 (0,00)
310	20	1,00 (0,00)	1,00 (0,00)
313	20	1,00 (0,00)	1,00 (0,00)
318	20	0,97 (0,05)	1,00 (0,00)
319	20	1,00 (0,00)	1,00 (0,00)
320	16	1,00 (0,00)	1,00 (0,00)
321	20	0,88 (0,09)	1,00 (0,00)
MÉDIA		0,878	0,973

[a]=cálculos de $\hat{t}_m$ para árvores individuais com as freqüências gênicas de pólen mantidas constantes ao nível populacional; [b]=cálculos de $\hat{t}_m$ para árvores individuais com os valores de $\hat{t}$ e $\hat{p}$ estimados conjuntamente; erros padrões obtidos a partir de 1.000 *bootstraps*.

***Tabela 2**: Taxas de cruzamento multilocos populacional e de árvores individuais de* Cryptocarya moschata *Nees amostradas no PECB.*

das freqüências alélicas de pólen com o genótipo materno. Por outro lado, quando *t* e *p* foram estimados conjuntamente para as árvores individuais, a estimativa média foi de 0,973, indicando ausência quase total de endogamia. Isso sugere que a diferença entre a estimativa populacional e a média de árvores individuais é causada por cruzamentos endogâmicos.

A correlação entre dois irmãos de paternidade por exocruzamento foi em torno de 99%. Como estas progênies são oriundas de flores polinizadas em diferentes dias, essa correlação é provável de ser originada de cruzamentos de um pequeno conjunto de vizinhos próximos. Se houver *n* vizinhos próximos e cada um tiver a mesma probabilidade de ser o parental masculino, com os cruzamentos

consecutivos sendo independentes (envolvendo visitas separadas dos polinizadores), então a probabilidade de um mesmo vizinho se acasalar duas vezes é 1/*n* (Ritland 1989). Dessa forma, para *C. moschata*, o cruzamento aleatório com um único vizinho próximo poderia resultar nessa correlação observada de 99% de irmãos germanos. Por outro lado, cerca de 35,7% da endogamia efetiva encontrada pode ser explicada pela autopolinização das árvores, como indicado por $\hat{r}_s$.

Como apontado por Ritland (1989), pela adoção de pares de irmãos como unidade observacional, dois componentes adicionais do sistema reprodutivo podem ser identificados: a correlação de autofecundação e a correlação de paternidade por exocruzamento, sendo ambas as correlações necessárias para a determinação das correlações genéticas dos mesmos. Em contraposição, se a preocupação for apenas com a modificação geradora da homozigosidade populacional, a taxa de cruzamento por si só é suficiente para a descrição da transmissão genética na população. Essas correlações servem como indicadores da variação nas freqüências de pólen recebido por cada planta, e da variação na taxa de autocruzamento. Isso é esperado ocorrer em populações naturais, onde as árvores diferem em seus períodos de florescimento, grau de isolamento e composição de espécies, bem como no comportamento dos polinizadores que as visitam (Rocha & Lobo 1998).

O valor encontrado da taxa de cruzamento multilocos para a população de *C. moschata* do PECB, 0,884, é comparável às estimativas registradas de populações de espécies arbóreas neotropicais (O'Malley & Bawa 1987, O'Malley et al. 1988, Murawski & Hamrick 1991, 1992b, Murawski et al. 1994). O fato de espécies como *C. moschata* apresentarem um pequeno grau de endogamia em populações naturais manifesta a questão de quais mecanismos favoreceriam esse fenômeno e preveniriam a evolução de um sistema reprodutivo predominantemente autógamo, como apontado por Brown et al. (1975).

Agradecimentos

Ao Prof. Paulo Sodero Martins (in memoriam) pelo inestimável apoio; ao Prof. Roland Vencovsky, pelas sugestões oferecidas ao manuscrito; ao Instituto Florestal de São Paulo pela permissão de coleta de material.

Referências bibliográficas

ALFENAS, A.C., PETERS, I., BRUNE, W. & PASSADOR, G.C. 1991. Eletroforese de proteínas e isoenzimas de fungos e essências florestais. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.

ALLARD, R.W. & WORKMAN, P.L. 1963. Population studies in predominantly self-pollinated species. IV. Seasonal fluctuations in estimated values of genetic parameters in lima bean populations. Evolution 17:470-480.

BAWA, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. Evolution 28:85-92.

BAWA, K.S. 1976. Breeding of tropical hardwoods: an evaluation of underlying bases, current status and future prospects. In Tropical trees: variation, breeding and conservation (J. Burley & B.T. Styles, eds.). Academic Press, London, p.43-59.

BAWA, K.S., PERRY, D.R. & BEACH, J.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. 1. Sexual systems and incompatibility mechanisms. Am. J. Bot. 72:331-345.

BOSHIER, D.H., CHASE, M.R. & BAWA, K.S. 1995. Population genetics of *Cordia alliodora* (Boraginaceae), a neotropical tree. 2. Mating system. Am. J. Bot. 82:476-483.

BROWN, A.H.D. 1989. Genetic characterization of plant mating systems. In Plant population genetics, breeding and germplasm resources (A.H.D. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler & B.S. Weir, eds.). Sinauer Associates, Sunderland, p.145-162.

BROWN, A.H.D. & ALLARD, R.W. 1970. Estimation of the mating system in open-pollinated maize populations using isozyme polymorphisms. Genetics 66:133-145.

BROWN, A.H.D., BARRETT, S.C.H. & MORAN, G.F. 1985. Mating system estimation in forest trees: models, methods and meanings. In Population genetics in forestry (H.R. Gregorius, ed.). Springer-Verlag, Berlin, p.32-49.

BROWN, A.H.D., MATHESON, A.C. & ELDRIDGE, K.G. 1975. Estimation of the mating system of *Eucalyptus obliqua* L'Herit. by using allozyme polymorphisms. Austr. J. Bot. 23:931-949.

BULLOCK, S.H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. Biotropica 17:287-301.

CHELIAK, W.M., STROBECK, K.M.C., YEH, F.C.H. & DANCIK, B.P. 1983. Estimation of mating system parameters in plant populations using EM algorithm. Theor. Appl. Genet. 65:157-161.

CLEGG, M.T. 1980. Measuring plant mating systems. Bioscience 30:814-818.

EL-KASSABY, Y.A. & RITLAND, K. 1987. Low levels of pollen contamination in a Douglas-fir seed orchard as detected by allozyme markers. Silvae Genetica 35:224-229.

FISHER, R.A. 1941. Average excess and average effect of a gene substitution. Ann. Eugen. 11:53-63.

HALL, P., ORRELL, L.C. & BAWA, K.S. 1994. Genetic diversity and mating system in a tropical tree, *Carapa*

guianensis (Meliaceae). Am. J. Bot. 81:1104-1111.

HAMRICK, J.L. 1990. Isozymes and the analysis of genetic structure in plant populations. In Isozymes in plant biology (D.E. Soltis & P.S. Soltis, eds.). Chapman & Hall, London, p.87-105.

HAMRICK, J.L. & GODT, M.J. 1990. Allozyme diversity in plant species. In Population genetics and germplasm resources in crop improvement (A.H.D. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler & B.S. Weir, eds.). Sinauer, Sunderland, MA, p. 43-63.

HAMRICK, J.L. & SCHNABEL, A. 1985. Understanding the genetic structure of plant populations: some old problems and a new approach. In Population genetics in forestry (H.R. Gregorius, ed.). Springer-Verlag, Berlin, p.50-70.

JAIN, S.K. & WORKMAN, P.L. 1967. Generalized *F*-statistics and the theory of inbreeding and selection. Nature 214:674-678.

KAGEYAMA, P.Y. 1990. Genetic structure of tropical tree species of Brazil. In Reproductive ecology of tropical forest plants (K.S. Bawa & M. Hadley, eds.). UNESCO / The Parthenon Publishing Group, Paris, p.375-387.

KEPHART, S.R. 1990. Starch gel electrophoresis of plant isozymes: a comparative analysis of techniques. Am. J. Bot. 77:693-712.

LOVELESS, M.D. & HAMRICK, J.L. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15:65-95.

MORAN, G.F. & BROWN, A.H.D. 1980. Temporal heterogeneity of outcrossing rates in alpine ash (*Eucalyptus delegatensis* R. T. Bak.). Theor. Appl. Genet. 57:101-105.

MORAES, P.L.R., MONTEIRO, R. & VENCOVSKY, R. 1999. Conservação genética de populações de *Cryptocarya moschata* Nees (Lauraceae) na Mata Atlântica do estado de São Paulo. Rev. Bras. Bot. 22:237-248. (http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_abstract&pid=S0100-84041999000500004&lng=en&nrm=iso)

MORAES, P.L.R., MONTEIRO, R. & VENCOVSKY, R. 2002. Genetic differentiation and diversity of natural populations of *Cryptocarya* spp. (Lauraceae) from the Brazilian Atlantic rain forest. Lundiana 3(2) (no prelo).

MURAWSKI, D.A. & BAWA, K.S. 1994. Genetic structure and mating system of *Stemonoporus oblongifolius* (Dipterocarpaceae) in Sri Lanka. Am. J. Bot. 81:155-160.

MURAWSKI, D.A. & HAMRICK, J.L. 1991. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. Heredity 67:167-174.

MURAWSKI, D.A. & HAMRICK, J.L. 1992a. Mating system and phenology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Panama. J. Hered. 83:401-404.

MURAWSKI, D.A. & HAMRICK, J.L. 1992b. The mating system of *Cavanillesia platanifolia* under extremes of flowering-tree density: a test of predictions. Biotropica 24:102-104.

MURAWSKI, D.A., DAYANANDAN, B. & BAWA, K.S. 1994. Outcrossing rates of two endemic *Shorea* species from Sri Lankan tropical rain forests. Biotropica 26:23-29.

MURAWSKI, D.A., HAMRICK, J.L., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1990. Mating systems of two bombacaceous trees of a neotropical moist forest. Oecologia 82:501-506.

NEI, M. & SYAKUDO, K. 1958. The estimation of outcrossing in natural populations. Japan. J. Genetics 33:46-51.

O'MALLEY, D.M. & BAWA, K.S. 1987. Mating system of a tropical rain forest tree species. Am. J. Bot. 74:1143-1149.

O'MALLEY, D.M., BUCKLEY, D.P., PRANCE, G.T. & BAWA, K.S. 1988. Genetics of Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl.: Lecythidaceae). 2. Mating system. Theor. Appl. Genet. 76:929-932.

PAIVA, J.R., KAGEYAMA, P.Y. & VENCOVSKY, R. 1993. Outcrossing rates and inbreeding coefficients in rubber trees (*Hevea brasiliensis* (Willd. ex Adr. de Juss.) Müeller Arg.). Rev. Bras. Genética 16:1003-1011.

PAIVA, J.R., KAGEYAMA, P.Y. & VENCOVSKY, R. 1994. Genetics of rubber tree (*Hevea brasiliensis* (Willd. ex Adr. de Juss.) Müll. Arg.) 2. Mating system. Silvae Genetica 43:373-376.

PÉREZ-NASSER, N., EGUIARTE, L.E. & PIÑERO, D. 1993. Mating system and genetic structure of the distylous tropical tree *Psychotria faxlucens* (Rubiaceae). Am. J. Bot. 80:45-52.

RITLAND, K. 1984. The effective proportion of self-fertilization with consanguineous matings in inbred populations. Genetics 106:139-152.

RITLAND, K. 1989. Correlated matings in the partial selfer *Mimulus guttatus*. Evolution 43:848-859.

RITLAND, K. 1990. A series of FORTRAN computer programs for estimating plant mating systems. J. Hered. 81:235-237.

RITLAND, K. & EL-KASSABY, Y.A. 1985. The nature of inbreeding in a seed orchard of Douglas fir as shown by an efficient multilocus model. Theor. Appl. Genet. 71:374-384.

RITLAND, K. & GANDERS, F.R. 1985. Variation in the mating system of *Bidens menziesii* (Asteraceae) in relation to population substructure. Heredity 55:235-244.

RITLAND, K. & JAIN, S. 1981. A model for the estimation

of outcrossing rate and gene frequencies using *n* independent loci. Heredity 47:35-52.

ROCHA, O.J. & LOBO, J.A. 1998. Genetic diversity and outcrossing rates in the guanacaste tree (*Enterolobium cyclocarpum* Jacq.) in the dry forests of Costa Rica. In Recent Advances in Biotechnology for Tree Conservation and Management, Proceedings of an IFS Workshop. International Foundation for Science (IFS), Stockholm, p.65-81.

SHAW, D.V. & ALLARD, R.W. 1981. Estimation of outcrossing rates in Douglas-fir using isozyme markers. Theor. Appl. Genet. 62:113-120.

STACY, E.A., HAMRICK, J.L., NASON, J.D., HUBBELL, S.P., FOSTER, R.B. & CONDIT, R. 1996. Pollen dispersal in low-density populations of three neotropical tree species. Am. Natur. 148:275-298.

WRIGHT, S. 1921. Systems of mating. Genetics 6:111-178.

ZAPATA, T.R. & KALIN-ARROYO, M.T. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. Biotropica 10:221-230.

Título: Taxas de cruzamento em uma população natural de *Cryptocarya moschata* Nees (Lauraceae)

Autores: Moraes, P. L. R. e Monteiro, R.

Biota Neotropica, Vol. 2 (número 2): 2002
http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/pt/abstract?article+BN01102022002

Recebido em 12/04/2002 - Revisado em 09/07/2002 - Publicado em 07/08/2002

ISSN 1676-0603