

UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ – UFC
INSTITUTO DE CIÊNCIAS DO MAR – LABOMAR
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS MARINHAS TROPICAIS

VALESCA PAULA ROCHA

FILOGENIA MOROLÓGICA E MOLECULAR E ASPECTOS
BIOGEOGRÁFICOS DA SUBFAMÍLIA CHIONINAE
(BIVALVIA:VENERIDAE)

FORTALEZA

2016

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação

Universidade Federal do Ceará

Biblioteca Rui Simões de Menezes

R577f Rocha, Valesca Paula.

Filogenia morfológica e molecular e aspectos biogeográficos da subfamília chioninae (Bivalvia:veneridae). – 2016.

121f.: il. color., enc. ; 30 cm.

Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Instituto de Ciências do Mar, Programa de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais, Fortaleza, 2016.

Área de Concentração: Utilização e Manejo de Ecossistemas Marinhos e Estuarinos.

Orientação: Prof^ª. Dr^ª. Helena Matthews Cascon.

Coorientadora: Prof^ª. Dr^ª. Cristiane Xerez Barroso.

1. Conchas - Anatomia. 2. Molusco - Evolução. 3. Bivalvia. 4. Biogeográficos. I. Título.

CDD 594.11

VALESCA PAULA ROCHA

Filogenia Morfológica e Molecular e Aspectos Biogeográficos da Subfamília Chioninae
(Bivalvia: Veneridae)

Tese submetida à Coordenação do curso de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais do LABOMAR/UFC, como requisito parcial para a obtenção do grau de Doutor em Ciências Marinhas Tropicais.

Orientadora: Prof.^a. Dr.^a. Helena Matthews Cascon.

Coorientadora: Dr.^a. Cristiane Xerez Barroso

FORTALEZA

2016

Valesca Paula Rocha

Filogenia Morfológica e Molecular e Aspectos Biogeográficos da Subfamília Chioninae (Bivalvia: Veneridae)

Tese submetida à Coordenação do curso de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais do LABOMAR /UFC, como requisito parcial para a obtenção do grau de Doutor em Ciências Marinhas Tropicais.

Aprovada em 20 de maio de 2016

BANCA EXAMINADORA



Prof. Dra. HELENA MATTHEWS CASCON
UFC (Orientadora – Presidente)



Prof. Dra. CRISTINA ALMEIDA ROCHA BARREIRA
UFC (Examinadora Interna)



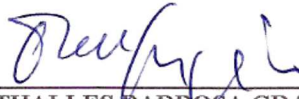
Prof. Dr. LUIS ERNESTO ARRUDA BEZERRA
UFC (Examinador Interno)



Prof. Dra. CRISTIANE XEREZ BARROS Orientadora
UFC (Examinadora Externa à Instituição)



Prof. Dra. RAFAELA CAMARGO MAIA
IFCE (Examinadora Externa à Instituição)



Prof. Dr. THALLES BARBOSA GRANGEIRO
UFC (Examinador Externo à Instituição)

À minha vó Neusa (in memoriam), que me ensinou seguir firme...

“...And I think to myself, what a wonderful world!...”

L. Armstrong

AGRADECIMENTOS

À minha família e meu marido, Valdenísio Jr. (juntamente com minha família de coração), minha base e meu suporte, por todo apoio e incentivo para que eu sempre seguisse meus sonhos. Obrigada por serem como são e por me ensinarem valores preciosos!

À minha orientadora Profa. Dra. Helena Matthews Cascon por ter aberto as portas e se disponibilizado a ajudar durante todos esses meus anos de LIMCE (10 anos!!). Obrigada pela paciência, confiança e aprendizado durante essa caminhada!

Ao Prof. Dr. Gustav Paulay e toda a equipe do Florida Museum of Natural History (FLMNH), em especial Amanda Bemis (Mandy) e John Slapcinsky, por terem me acolhido e ajudado nesse desafio de morar em um outro país com língua e cultura diferentes. Obrigada por todo o suporte, orientação e conhecimentos adquiridos durante o estágio. Com certeza um riquíssimo aprendizado para toda a minha vida acadêmica e pessoal!

À An Jianmei, minha querida parceira de laboratório no FLMNH, por me mostrar um exemplo de humildade na carreira científica. Obrigada pelas conversas na hora do almoço, intervalos de PCR e eletroforese, pelas chaves que funcionavam, por me mostrar um pouco da cultura chinesa e seu guiosa maravilhoso!

À Yuko Uchida, uma pessoa iluminada e excelente professora, que me ajudou muitíssimo com o inglês no comecinho da minha jornada em Gainesville!

À Profa. Dra. Cristina Rocha por estar presente desde o começo da minha caminhada com os bivalves, ainda na graduação. Ao acesso a parte da coleção malacológica da UFC sob sua responsabilidade e à sua equipe do Zoobentos.

A todos os professores responsáveis pelas coleções malacológicas com quem entrei em contato e disponibilizaram material para esse estudo: Prof. Dr. Flávio Dias Passos da Coleção de Bivalvia do Museu de Zoologia da UNICAMP, Prof. Dr. Alexandre Pimenta do Museu Nacional do Rio de Janeiro e Prof. Dr. Martin Christoffersen da Coleção de Invertebrados Paulo Young da UFPB.

Ao Prof. Dr. Luiz Simone e sua equipe por me acolher durante um mês em seu laboratório no Museu de Zoologia da USP, mesmo durante uma reforma.

A Rodrigo Marques (Portuga) por todo o ensinamento na arte de dissecar os bivalves. Foram aprendizados importantíssimos!

Ao colega malacólogo e parceiro de “venerídeos”, Sergio Almeida, por todas as conversas e dicas.

A todos os professores que tive durante toda essa caminhada acadêmica – na graduação no curso de Ciências Biológicas da UFC e pós-graduação no LABOMAR. Sem vocês eu não estaria aqui hoje! Meu muito obrigada!

À Soraya Rabay, um verdadeiro sol no laboratório, e todos do Departamento de Biologia e LIMCE pelos dias de trabalho e convivência!!

À Cristiane Xerez, por toooooooooo esse tempo me apoiando e mostrando que eu era capaz, pelas revisões, ensinamentos, conselhos, dicas e momentos de diversão. Uma mina de ouro que tenho muito orgulho e felicidade de chamar de amiga!

À Nádia Bonnet e Anamaria Rosenthal, que resolveram voltar para suas cidades natal me deixando sem os nossos “churaves”, comilanças e Harrison Ford, mas que estão super presentes no meu dia-dia. Piramos juntas, choramos juntas, nos recuperamos juntas! Obrigada por terem me dado a oportunidade de conhecê-las e por permanecerem na minha vidinha!

À Andrea Oliveira pelas dicas sobre Gainesville, conhecimentos, cafés, conversas e amizade! Definitivamente uma pessoa que emana paz e tranquilidade!

Às minhas fozes queridas, Ana Karla Araújo e Lorraine Cavalcante, por estarem sempre presentes, mesmo que a vida as tenham levado para cidades diferentes. Obrigada por todos os momentos “terapia de grupo”!

Aos amigos Adriana Sampaio e Roberto Serra pelos vários momentos de distração, conversas, risadas, vinho e muita pizza! Vocês fazem dias difíceis mais leves!

A todos os amigos que tenho – que não me arrisco a citar nomes e esquecer alguém – sempre se mostrando presentes de alguma forma (mensagem no WhatsApp/Facebook, visitinhas e reuniões de amigos)! Obrigada por me fazerem sentir especial e capaz de lutar pelos meus objetivos!

À minha avó, Neusa Brasil, que não está mais conosco, mas que com certeza está feliz e orgulhosa em me ver dando mais um passo importante. Meu exemplo de guerreira! Te amo, vó! Saudades muita!

À minha psiquiatra Dra. Maria Helena e minha psicanalista Dra. Adriana Osterno por conseguirem me fazer respirar quando achei que não tinha mais como. Muito obrigada!

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), que concedeu a bolsa de doutorado e doutorado sanduíche, possibilitando o desenvolvimento desse projeto.

RESUMO

A subfamília Chioninae Frizzell, 1936 (Bivalvia:Veneridae) é relativamente bem representada na costa ocidental das Américas, com cerca de 141 espécies na classificação tradicional. Assim como outras subfamílias de Veneridae, ao longo de sua história a validade da subfamília foi várias vezes questionada, principalmente com relação a subfamília Venerinae. O trabalho teve como objetivo estudar a subfamília Chioninae inferindo as filogenias morfológica e molecular, bem como padrões biogeográficos da subfamília para as espécies brasileiras. Para filogenia morfológica foram realizados estudos da concha e anatomia de espécimes depositados em coleções malacológicas nacionais e internacionais, incluindo dados da literatura de espécies fósseis e atuais. O estudo de filogenia molecular foi realizado através de dados coletados em banco de dados (GenBank) e realizada pelo método de máxima verossimilhança baseada no modelo evolutivo Tamura-Nei, para as sequências parciais dos genes citocromo oxidase subunidade I (COI), gene mitocondrial ribossomal 16S e histona 3 (H3). Espécies brasileiras foram observadas e classificadas biogeograficamente segundo padrões de distribuições atuais (longitudinais e latitudinais). O trabalho caracterizou espécies morfológicamente, concha e anatomia, colaborando, assim, para o melhor conhecimento do grupo. A análise morfológica mostrou-se homoplásica e com uma série de transformações dos caracteres ao longo da história evolutiva do grupo. A filogenia molecular foi mais robusta, sugerindo a monofilia do grupo e por consequência, validando a subfamília. Os gêneros *Anomalodiscus*, *Austrovenus* e *Placamen* não pertencem a subfamília, enquanto os gêneros *Bassina*, *Chioneryx*, *Iliochione*, *Irursella*, *Panchione* e as relações entre os gêneros válidos para a subfamília, ainda devem ser avaliados e aprofundados. O trabalho sugere que Chioninae e outras subfamílias atualmente confirmadas como grupos naturais dentro de Veneridae devem ser elevadas a categoria de família. As inferências biogeográficas deste estudo, apesar da necessidade de um maior refinamento de dados, propõem possíveis padrões de distribuição da subfamília na costa brasileira.

Palavras-chave: conchas; anatomia; evolução; padrões de distribuição biogeográficos.

ABSTRACT

The subfamily Chioninae Frizzell, 1936 (Bivalvia: Veneridae) is relatively well represented on the west coast of the Americas, having about 141 species on traditional classification. Like other subfamilies in Veneridae, throughout its history, your validity like subfamily has often been questioned, particularly your relation with the subfamily Venerinae. This work aimed to study the subfamily Chioninae inferring a phylogeny morphological and molecular, and also biogeographic patterns for Brazilian species. To morphological phylogeny, they were performed shell and anatomy studies of specimens deposited in national and international malacological collections plus fossil and current species datas from literature. The molecular phylogeny study was conducted using data collected in database (GenBank) and made it by using the maximum likelihood method based on the Tamura-Nei model, for the partial sequence of genes COI, 16S and H3. Brazilian species were observed and classified biogeographically according to the modern distributions standards (longitudinal and latitudinal). The work characterized species morphologically, shell and anatomy, thus contributing to a better knowledge about the group. Morphological analysis was homoplastic and has a series of characters transformations throughout Chioninae's evolutionary history. Molecular phylogeny was more robust, confirming the monophyletic group and, therefore, validating the subfamily. The genus *Anomalodiscus*, *Austrovenus* and *Placamen* not belong to the Chioninae, while *Bassina*, *Chioneryx*, *Iliochione*, *Irursella*, *Panchione* and valid genus relations in the subfamily should also be assessed and investigated. The work suggests that Chioninae, and other subfamilies currently confirmed as a natural group within Veneridae, should be elevated to family category. Biogeographical inferences of this study, despite the necessity for further data refinements, proposes possible subfamily distribution standards along the Brazilian coast.

Keywords: shells; anatomy; evolution; biogeographicals distribution standards.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Hipótese atualmente aceita da relação entre os táxons de Bivalvia (Mollusca). FONTE: Giribet, 2008 21
- Figura 2** - Concha de *Chione cancellata* (Veneridae), mostrando a ornamentação externa (2A) e características interna (2B). Escala: 5mm. FONTE: Denadai *et al.*, 2006 22
- Figura 3** - Descrição original (em latim) da espécie *Chione cancellata*, descrita primeiramente no gênero *Venus*. FONTE: Linnaeus, 1767 26
- Figura 4** - Desenhos esquemáticos de conchas de Chioninae com características gerais apresentadas nas diagnoses. Escala: 5 mm. Legenda: **o.r.** ornamentação radial, **o.c.** ornamentação concêntrica, **lu.** lúnula, **l.e.** ligamento externo, **esc.** escudo, **ch.** charneira; **nf.** ninfa; **d.c.a.** dente cardinal anterior; **d.c.m.** dente cardinal mediano; **d.c.p.** dente cardinal posterior; **s.** sinus palial; **m.a.a.** músculo adutor anterior, **m.a.p.** músculo adutor posterior, **u.** umbo, **d.** dente. 32
- Figura 5** - Diagrama filogenético mostrando relações hipotéticas entre 14 clados em Bivalvia. FONTE: Bieler & Mikkelsen, 2006 34
- Figura 6**- Visão externa e interna da valva esquerda de espécies analisadas nesse estudo de Chioninae e gêneros relacionados a subfamília. **A**- *Anomalocardia brasiliiana*; **B**- *Anomalodiscus squamosus*; **C**- *Austrovenus stutchburyi*; **D**- *Bassina jacksoni*; **E**- *Chamelea gallina*; **F**- *Chione cancellata*; **G**- *Chione undatella*; **H**- *Chionista fluctifraga*; **I**- *Chionopsis amathusia*; **J**- *Iliochione subrugosa*; **K**- *Leukoma pectorina*; **L**- *Leukoma staminea*; **M**- *Leukoma subrostrata*; **N**- *Leukoma thaca*; **O**- *Lirophora latillirata*; **P**- *Lirophora paphia*; **Q**- *Mercenaria campechiensis*; **R**- *Mercenaria mercenaria*; **S**- *Placamen berii*; **T**- *Placamen foliaceum* e **U**- *Puberella intapurpurea*. Escala: 5mm 51
- Figura 7**- Características gerais da anatomia de Chioninae e espécies relacionadas. **A** – visão geral; **B** – exemplos de tipos de palpos labiais; **C** – características do coração e bulbo aórtico. Escala: 5mm. FONTE: Adaptado de Jones, 1979. Legenda: **p.l.** palpos labiais, **d.i.** demibrânquia interna, **p.d.e.** prolongamento da demibrânquia externa, **d.e.** demibrânquia externa, **m.a.a.** músculo adutor anterior, **m.a.p.** músculo adutor posterior, **s.e.** sifão exalante, **s.i.** sifão inalante, **b.m.** borda do manto, **p.** pé, **v.** ventrículo, **ar.** aurícula, **b.a.** bulbo aórtico 53
- Figura 8**- Anatomia de *Anomalocardia brasiliiana*. **A**- manto; **B**- sifões; **C**- sistema digestório. Escala: 5 mm. Legenda: **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **s.e.** sifão exalante, **s.i.** sifão inalante, **b.m.** borda do manto, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus 54
- Figura 9**- Anatomia de *Anomalodiscus squamosus*. **A**- manto; **B**- sistema digestório; **C**- pé; **D**- gânglio cerebral (vista interna e externa, respectivamente) e **E**- gânglio visceral (vista interna e externa,

- respectivamente). Escala: 1 mm. Legenda: **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus 54
- Figura 10-** Anatomia de *Chamelea gallina*. **A-** manto; **B-** sífões; **C-** sistema digestório; **D-** pé. Escala: 1 mm. Legenda: **d.m.1.** primeira dobra (ou camada) do manto, **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sífão exalante, **s.i.** sífão inalante, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus 55
- Figura 11-** Anatomia de *Chione cancellata*. **A-** manto; **B-** sífões; **C-** sistema digestório; **D-** pé. Escala: 5 mm. Legenda: **d.m.1.** primeira dobra (ou camada) do manto, **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sífão exalante, **s.i.** sífão inalante, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus 55
- Figura 12-** Anatomia de *Ilioichione subrugosa*. **A-** manto; **B-** sífões; **C-** sistema digestório; **D-** pé; **E-** gânglio cerebral (vista externa) e **F-** gânglio visceral (vista interna e externa, respectivamente). Escala: 1 mm. Legenda: **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sífão exalante, **s.i.** sífão inalante, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus..... 56
- Figura 13-** Anatomia de *Leukoma pectorina*. **A-** manto; **B-** sífões; **C-** sistema digestório. Escala: 5 mm. Legenda: **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sífão exalante, **s.i.** sífão inalante, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus 56
- Figura 14-** Anatomia de *Leukoma staminea*. **A-** manto; **B-** sífões; **C-** sistema digestório; **D-** pé; **E-** gânglio cerebral (vista externa) e **F-** gânglio visceral (vista interna e externa, respectivamente). Escala: 1 mm. Legenda: **d.m.1.** primeira dobra (ou camada) do manto, **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sífão exalante, **s.i.** sífão inalante, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus 57
- Figura 15-** Anatomia de *Leukoma thaca*. **A-** manto; **B-** sífões; **C-** sistema digestório; **D-** pé. Escala: 1 mm. Legenda: **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sífão exalante, **s.i.** sífão inalante, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus 57
- Figura 16-** Anatomia de *Lirophora pahia*. **A-** sífões; **B-** sistema digestório; **C-** pé. Escala: 5 mm. Legenda: **b.m.** borda do manto, **s.e.** sífão

- exalante, **s.i.** sifão inalante, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus 58
- Figura 17-** Anatomia de *Lirophora latillirata*. **A-** manto; **B-** sifões; **C-** sistema digestório; **D-** pé; **E-** gânglio cerebral (vista interna e externa, respectivamente) e **F-** gânglio visceral (vista interna e externa, respectivamente). Escala: 1 mm. Legenda: **d.m.1.** primeira dobra (ou camada) do manto, **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sifão exalante, **s.i.** sifão inalante, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus 58
- Figura 18-** Anatomia de *Mercenaria campechiensis*. **A-** manto; **B-** sifões; **C-** sistema digestório; **D-** gânglio visceral (vista externa). Escala: 1 mm. Legenda: **d.m.1.** primeira dobra (ou camada) do manto, **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sifão exalante, **s.i.** sifão inalante, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus 59
- Figura 19-** Anatomia de *Placamen berii*. **A-** manto; **B-** sifões; **C-** sistema digestório; **D-** pé; **E-** gânglio cerebral (vista interna e externa, respectivamente) e **F-** gânglio visceral (vista interna e externa, respectivamente). Escala: 1 mm. Legenda: **d.m.1.** primeira dobra (ou camada) do manto, **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sifão exalante, **s.i.** sifão inalante, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus 59
- Figura 20-** Anatomia de *Placamen foliaceum*. **A-** manto; **B-** sifões; **C-** sistema digestório; **D-** pé; **E-** gânglio cerebral (vista externa) e **F-** gânglio visceral (vista interna e externa, respectivamente). Escala: 1 mm. Legenda: **d.m.1.** primeira dobra (ou camada) do manto, **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sifão exalante, **s.i.** sifão inalante, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus 60
- Figura 21-** Anatomia de *Puberella intapurpurea*. **A-** manto; **B-** sifões; **C-** sistema digestório; **D-** pé; **E-** gânglio cerebral (vista interna e externa, respectivamente) e **F-** gânglio visceral (vista interna e externa, respectivamente). Escala: 1 mm. Legenda: **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sifão exalante, **s.i.** sifão inalante, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus 60
- Figura 22-** Árvore mais parcimoniosa baseada em dados morfológicos de espécies de Chioninae (sistemática tradicional), sendo a espécie *Acar transmar* o grupo externo, com comprimento de 348 passos, índice de consistência de 0,35 e índice de retenção de 0,49.

	Destacam-se 21 nós	68
Figura 23-	Mapeamento geral dos caracteres morfológicos analisados nesse estudo, dividido em seis etapas para melhor visualização. A espécie <i>Acar transmar</i> é o grupo externo	69
Figura 24-	Hipótese filogenética molecular da família Veneridae, baseada em sequências do gene mitocondrial COI disponíveis no GenBank. Destaque para a subfamília <i>Chioninae</i> (sensu Kappner & Bieler, 2006) incluindo <i>Eurhomalea lenticularis</i> , <i>Tawera spissa</i> e <i>Antigona lamellaris</i> ; espécies da família Arcidae como grupo externo, e setas indicam as espécies de <i>Anomalodiscus</i> , <i>Austrovenus</i> e <i>Placamen</i> que tradicionalmente eram incluídas em <i>Chioninae</i> . Número nos ramos representam o valor de <i>bootstrap</i> para a máxima verossimilhança ($\geq 50\%$)	74
Figura 25-	Hipótese filogenética molecular da família Veneridae, baseada em sequências do gene mitocondrial 16S disponíveis no GenBank. Destaque para a subfamília <i>Chioninae</i> (sensu Kappner & Bieler, 2006) incluindo <i>Eurhomalea lenticularis</i> , <i>Tawera spissa</i> e <i>Antigona lamellaris</i> ; espécies da família Arcidae como grupo externo, e setas indicam as espécies de <i>Anomalodiscus</i> , <i>Austrovenus</i> e <i>Placamen</i> que tradicionalmente eram incluídas em <i>Chioninae</i> . Número nos ramos representam o valor de <i>bootstrap</i> para a máxima verossimilhança ($\geq 50\%$)	75
Figura 26-	Hipótese filogenética molecular da família Veneridae, baseada em sequências do gene mitocondrial H3 disponíveis no GenBank. Destaque para a subfamília <i>Chioninae</i> (sensu Kappner & Bieler, 2006), espécies da família Arcidae + <i>Ruditapes philippinarum</i> como grupo externo, e setas indicam as espécies de <i>Austrovenus</i> e <i>Placamen</i> que tradicionalmente eram incluídas em <i>Chioninae</i> . Número nos ramos representam o valor de <i>bootstrap</i> para a máxima verossimilhança ($\geq 50\%$)	76
Figura 27-	Gráfico da representatividade de gêneros observados na composição de venerídeos de regiões do Atlântico Ocidental (Golfo do México, Caribe, Brasil, Uruguai e Argentina). Legendas: (1) os gêneros da subfamília <i>Chioninae</i> encontram-se sublinhados e (2) as setas indicam os mais representativos	78
Figura 28-	Gráfico do número de espécies registrados para família Veneridae e subfamília <i>Chioninae</i> nos estados brasileiros	79
Figura 29-	Gráfico do percentual de espécies da subfamília <i>Chioninae</i> no Brasil, classificados nos Padrões de Distribuição Latitudinal proposto por Melo (1985), modificado por Barroso (2014)	80
Figura 30-	Gráfico do percentual de espécies da subfamília <i>Chioninae</i> no Brasil, classificados nos Padrões de Distribuição Longitudinal proposto por Melo (1985), modificado por Barroso (2014)	80
Figura 31-	Mapa destacando a Região Magalhânica (<i>Magellan Region</i>) ao sul do continente americano (linha pontilhada). A região vai desde a península de Valdés, na Argentina, até Puerto Montt, no Chile. FONTE: Adaptado de Gordillo <i>et al.</i> , 2011	91

LISTA DE TABELAS

Tabela 1-	Lista de espécies fósseis analisadas no trabalho de Roopnarine (1996) incluída na análise filogenética deste estudo	32
Tabela 2-	Número de passos e índices de consistência e retenção para cada caractere estudado	70
Tabela 3-	Nós e transformações dos caracteres apomórficos	71
Tabela 4-	Condições utilizadas para amplificação de DNA de acordo com o gene e <i>primer</i> . FONTES: Folmer <i>et al.</i> , 1994; Colgan <i>et al.</i> , 2000; Kappner & Bieler, 2006	117
Tabela 5-	Sequências dos <i>primers</i> universais para os genes COI e H3 e <i>primer</i> específico para o gene 16S de venerídeos. FONTES: Folmer <i>et al.</i> , 1994; Colgan <i>et al.</i> , 2000; Kappner & Bieler, 2006	117

LISTA DE QUADROS

Quadro I-	Breve histórico da sistemática da família Veneridae, onde as classificações em famílias e subfamílias encontram-se em ordem alfabética	24
Quadro II-	Tipos de Padrões de Distribuição Latitudinais e Longitudinais propostos por Melo (1985) e modificados por Barroso (2014). Legenda: Foram consideradas as espécies que: (*) ocorrem na Flórida e/ou Antilhas e (**) ocorrem no sul do Atlântico Ocidental (Brasil e Uruguai) e África Ocidental	38
Quadro III-	Classificação das espécies brasileiras de Chioninae em padrões de distribuição latitudinal e longitudinal	79

LISTA DE ABREVIATURAS

16S rRNA – gene mitocondrial subunidade 16 do RNA ribossomal

a – Ânus

b – Boca

b.a – Bulbo aórtico

b.m – Borda do manto

c – Coração

CIPY – Coleção de Invertebrados Paulo Young

CMPHRM – Coleção Malacológica Prof. Henry Ramos Mathhews

COI – gene mitocondrial da citocromo oxidase subunidade I

d – Dentição

d.e – Demibrânqui externa

d.i – Demibrânquia interna

d.m.1 – Primeira dobra (ou camada) do manto (externa)

d.m.2 – Segunda dobra (ou camada) do manto

d.m.3 – Terceira dobra (ou camada) do manto

d.m.4 – Quarta dobra (ou camada) do manto

e – Estômago

e.g. – *exempli gratia* (por exemplo)

es – Esôfago

esc – Escudo

FLMNH – Florida Museum of Natural History

H3 – gene nuclear histona 3

i – Intestino

l.e – Ligamento externo

lu – Lúnula

m.a.a – Músculo adutor anterior

m.a.p – Músculo adutor posterior

m.a.r.p – Músculo anterior retrator do pé

m.p.r.p – Músculo posterior retrator do pé

MNRJ – Museu Nacional do Rio de Janeiro

MZSP – Museu de Zoologia de São Paulo

nf – Ninfa

o.c. – Ornamentação externa concêntrica

o.r – Ornamentação externa radial

p – Pé

p.d.e – Prolongamento da demibrânquia externa

p.l – Palpos labiais

pb – Pares de bases

PCR – Polymerase chain reation (Reação em cadeia da polimerase)

s – Sinus palial

s.e – Sifão exalante

s.i – Sifão inalante

Taq Polimerase – DNA Polimerase termoestável

TNT – Tree analysis using new technology (programa de análise filogenética)

u – Umbo

UF – Universidade da Florida

UFC – Universidade Federal do Ceará

UFPB – Universidade Federal da Paraíba

UNICAMP – Universidade Estadual de Campinas

USP – Universidade de São Paulo

ZUEC-BIV – (Museu de) Zoologia da UNICAMP Coleção Bivalvia

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	20
1.1. Justificativa	28
2. OBJETIVOS	30
2.1. Objetivos Gerais	30
2.2. Objetivos Específicos	30
3. MATERIAL E MÉTODOS	31
3.1. Análise Morfológica da Subfamília Chioninae	31
3.1.1. <i>Caracterização morfológica e anatomia</i>	31
3.1.2. <i>Formação da matriz morfológica</i>	33
3.1.3. <i>Grupo interno e enraizamento para as análises morfológica e molecular</i>	33
3.1.4. <i>Análise filogenética morfológica</i>	34
3.2. Análises Moleculares da Subfamília Chioninae	35
3.2.1. <i>Genes e espécies analisadas</i>	35
3.2.2. <i>Alinhamento e análise filogenética molecular</i>	36
3.3. Inferências Biogeográficas da Subfamília Chioninae para o Brasil	36
3.3.1. <i>Inferências de composição, distribuição e padrões de distribuição</i>	36
4. RESULTADOS	39
4.1. Análise Morfológica da Subfamília de Chioninae.	39
4.1.1. <i>Caracterizações Conquiológicas</i>	39
4.1.2. <i>Anatomia de espécies de Chioninae</i>	52
4.1.3. <i>Lista de caracteres morfológicos</i>	61
4.1.4. <i>Topologia resultante e filogenia morfológica</i>	68
4.2. Análise Molecular da Subfamília Chioninae	73
4.2.1. <i>Topologias resultantes e análise filogenética molecular</i>	73
4.3. Inferências Biogeográficas da Subfamília Chioninae para o Brasil	77
4.3.1. <i>Composição e padrões de distribuição atuais da subfamília Chioninae do Brasil</i>	77
5. DISCUSSÃO	81
5.1. Morfologia de Chioninae	81

5.2. Filogenia Morfológica e Molecular de Chioninae	85
5.3. Inferências Biogeográficas de Chioninae	88
6. CONCLUSÕES	92
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	93
APÊNDICE A - LISTA DE ESPÉCIES DE CHIONINAE UTILIZADAS NO ESTUDO E TIPO E ANÁLISE REALIZADA	105
APÊNDICE B - MATRIZ DE DADOS MORFOLÓGICOS UTILIZADAS DO ESTUDO	115
APÊNDICE C – EXTRAÇÃO DO DNA, PCR E SEQUENCIAMENTO	117
APÊNDICE D - LISTA DE ESPÉCIES DE VENERIDAE DO BRASIL E OUTRAS REGIÕES DO ATLÂNTICO OCIDENTAL	118

1. INTRODUÇÃO

Mollusca, um grande filo em número de espécies, são animais morfologicamente diferenciados que sofreram uma das maiores radiações evolutivas entre os metazoários (Bieler & Mikkelsen, 2006; Giribet *et al.*, 2006). Existem várias hipóteses sobre as relações entre as principais linhagens dentro do filo, grande parte destas baseadas em dados morfológicos, de desenvolvimento e paleontológicos (Passamaneck *et al.*, 2004). Uma das classificações para o filo Mollusca divide o grupo em oito táxons: (1) Caudofoveata; (2) Solenogastres; (3) Polyplacophora; (4) Monoplacophora; (5) Bivalvia; (6) Scaphopoda; (7) Gastropoda e (8) Cephalopoda (Hickman *et al.*, 2013).

Bivalvia é o segundo maior grupo dentro de Mollusca, sendo importante ecológica e economicamente, participando como fonte de alimento, na cultura e no artesanato. Conhecidos desde o Cambriano, embora de forma extremamente escassa, os bivalves formam um grupo bastante diverso de invertebrados na atualidade (Nevesskaja, 2008). Devido a uma grande variedade morfológica e ecológica, esses organismos não possuem suas relações sistemáticas completamente resolvidas. Questões como sinonímia, presença de linhagens paralelas e táxons novos ao longo dos estudos acabam tornando desafiador a construção de uma sistemática baseada na evolução do grupo (Purchon & Brown, 1969; Nevesskaja, 2009; Bieler *et al.*, 2013).

Uma das propostas taxonômicas foi apresentada por Giribet (2008), cujo o grupo Bivalvia foi dividido em Opponobranchia, Nuculanoidea e Autolamellibranchiata (Figura 1). Autolamellibranchiata inclui todos os outros bivalves que possuem redução ou modificação das brânquias para a alimentação por filtração, sendo ainda dividido em Pteriomorphia, em sua maioria epifaunais com bissus, e Heteroconchia. Os Heteroconchia são divididos em Palaeoheterodonta, com algumas espécies australianas extintas e Unionoidea, e Heterodonta, com a maioria das linhagens de bivalves viventes. Heterodonta ainda foi dividido em Archiheterodonta e Euheterodonta, onde o primeiro é composto com linhagens de bivalves mais antigos, com fósseis datando períodos anteriores ao Siluriano. Euheterodonta, por fim, agrupa uma grande riqueza de espécies de bivalves, amplamente distribuídos na atualidade. A proposta mais atual foi elaborada por Bieler *et al.* (2014) que traz uma discussão sobre a posição de Anomalodesmata e propõe um novo clado chamado Imparidentia.

Dentro de Euheterodonta encontra-se a ordem Veneroidea, e nesta a família Veneridae Rafinesque, 1815. Veneridae está presente desde o Cretáceo, sendo

considerada uma das maiores famílias de Bivalvia do Recente. Atualmente, possui cerca de 500 espécies viventes, compreendidas em aproximadamente 12 subfamílias e 50 gêneros (Canapa *et al.*, 1996; Denadai *et al.*, 2006; Mikkelsen *et al.*, 2006; Huber, 2010; Cheng *et al.* 2011). Para o Brasil, Rios (2009) registra 35 espécies, classificadas em 14 gêneros e sete subfamílias.

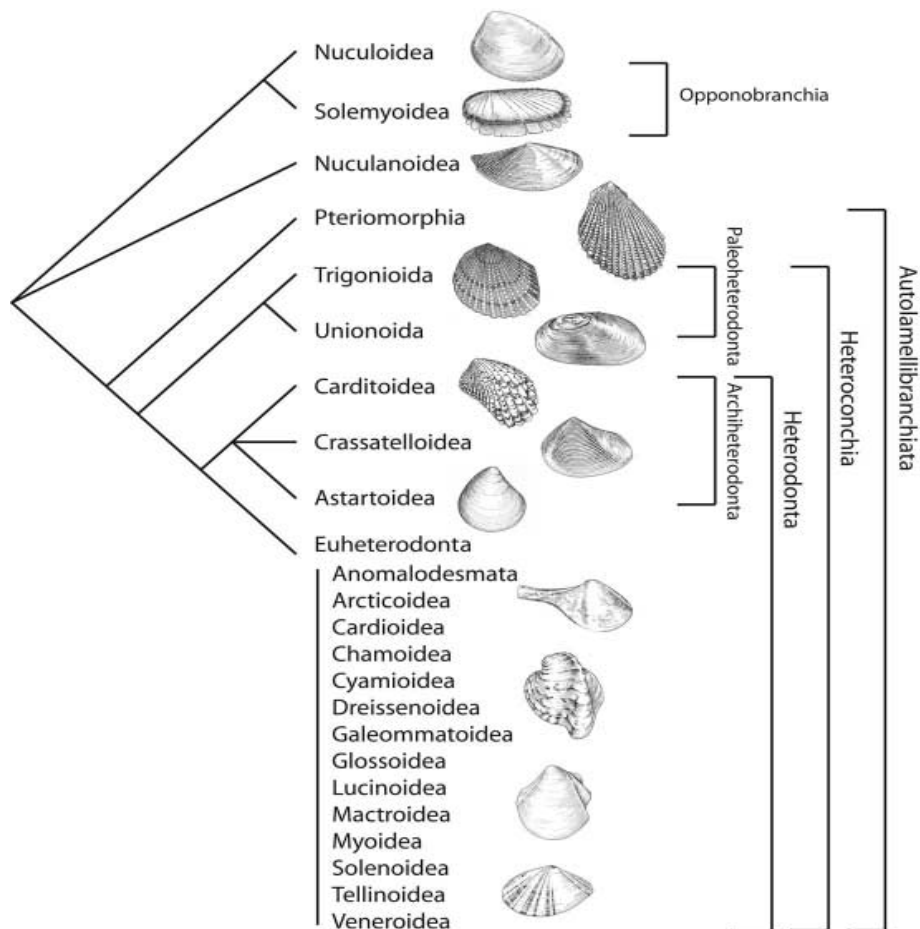


Figura 1 – Hipótese atualmente aceita da relação entre os táxons de Bivalvia (Mollusca). FONTE: Giribet, 2008.

Cosmopolitas, típicos de águas rasas, infaunais e filtradores, os venerídeos podem ser encontrados tanto em ambientes marinhos quanto estuarinos. Caracterizadas por possuírem três dentes cardinais em cada valva, esculturas concêntricas (discretas ou evidentes), ligamento externo, as espécies de Veneridae, em geral, podem apresentar seio palial raso e dente cardinal posterior da valva direita separado da ninfa por um sulco, enquanto o da valva esquerda é fundido (Abbott, 1965; Rios, 1994, 2009; Coan *et al.*, 2000; Amaral *et al.*, 2006; Denadai *et al.*, 2006; Mikkelsen *et al.*, 2006; Huber, 2010; Cheng *et al.*, 2011) (Figura 2). A característica considerada mais relevante para diferenciar espécies dentro de Veneridae a partir de conchas é a charneira, por

apresentar diferentes tamanhos, forma e posição dos dentes cardinais, presença e forma dos dentes laterais anteriores, e ninfa (Denadai *et al.*, 2006).



Figura 2 – Concha de *Chione cancellata* (Veneridae) mostrando a ornamentação externa (2A) e características interna (2B). Escala: 5 mm. FONTE: Denadai *et al.*, 2006.

Algumas espécies de Veneridae são bastante utilizadas na alimentação, possuindo assim considerável interesse econômico. Estudos mais detalhados foram feitos então em torno dessas espécies – como *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758), conhecida internacionalmente, e *Anomalocardia brasiliana*, bastante comum no Brasil – abordando aspectos anatômicos, reprodutivos e ecológicos, além de técnicas de cultivo e diferenciação genética de populações (e.g. Narchi, 1972; Lorio & Malone, 1995; Mouëza *et al.*, 1999; Carriker, 2001; Fegley, 2001; McHugh, 2001; Denadai *et al.*, 2006; Mikkelsen *et al.*, 2006; Arruda *et al.*, 2009; Pezzuto *et al.*, 2010; Rodrigues *et al.*, 2010; Luz & Boehs, 2011).

A sistemática em Veneridae apresenta-se bastante dinâmica, passando por classificações baseadas em vários critérios morfológicos, como ornamentação externa e dentição. O grupo surgiu com Linnaeus (1758), que descreveu 34 espécies para o gênero *Venus* em seu trabalho *Systema Naturae*, onde destas, 24 são atualmente consideradas da família Veneridae. Rafinesque (1815), utilizando o sistema de classificação proposto por Linnaeus, descreve sucintamente, pela primeira vez, a família Veneridia (*Les veneridées*). Lamarck (1818), em *Les conques*, traz dois gêneros de venerídeos (*Venus* e *Venericardia*), enquanto Gray (1847) subdivide a família de forma binária em *Meretricina* e *Venusina*. Posteriormente, Deshayes (1853), sem categorias sistemáticas, aumenta as divisões no grupo (Quadro I).

As contribuições, considerando categorias sistemáticas, tiveram início no trabalho de Adams & Adams (1858), aonde são determinadas subfamílias dentro da família (Venerinae, Dosiniinae e Tapetinae). Dall (1902 e 1913 *apud* Frizzell, 1936) revisou as subfamílias, adaptando-as a uma nova formulação das Regras Internacionais de Nomenclatura Zoológica. Juckes-Browne (1914) divide a família em apenas duas subfamílias (Meretricinae e Venerinae). Entretanto, apesar dos avanços, Thiele (1934) desconsidera as subfamílias descritas anteriormente, considerando todas as espécies como pertencentes à Veneridae. Dois anos depois, Frizzell (1936) lança uma reclassificação, elevando subfamílias a famílias, considerando então Circidae, Sunetiidae, Meretricidae, Veneridae, Dosiniidae, Clementiidae, Chionidae, Tapetidae e Gemmidae (Quadro I).

Keen (1951) retoma novamente as divisões em subfamílias e em 1969 propõe um arranjo em 12 subfamílias, não refletindo necessariamente uma relação filogenética, mas que foi aceita durante vários anos. Harte (1998) considera apenas nove subfamílias, organizando-as em dois grupos informais: ‘pouco ornamentado’ e ‘ornamentado’ (Quadro I).

Em seu compêndio, Huber (2010), atualmente uma das principais referências para estudos de bivalves, aponta 11 subfamílias para Veneridae, considerando Venerinae como sinônimo de Chioninae, Gouldiinae de Circinae e Callocardiinae de Pitarinae. Porém, ainda no mesmo ano, Bouchet *et al.* (2010) publicam um trabalho de revisão das famílias de bivalves, buscando conciliar dados morfológicos, paleontológicos e moleculares, onde apresentam 13 subfamílias para Veneridae, mostrando Chioninae sinônimo de Cyclinae e Callocardiinae de Pitarinae.

Como podemos observar, historicamente as subfamílias de Veneridae possuem uma sistemática controversa (Quadro I), deixando clara a necessidade de maiores discussões sobre suas relações (Frizzell, 1936; Kappner & Bieler, 2006; Mikkelsen *et al.*, 2006; Bouchet *et al.*, 2010; Cheng *et al.*, 2011). Dos estudos realizados em Veneridae com enfoque sistemático, alguns buscam entender as relações filogenéticas a partir de análises morfológicas e moleculares (Shimamoto, 1986; Canapa *et al.*, 1996, 1999, 2001, 2003; Adamkewicz, 1997; Roopnarine, 2001; Roopnarine & Vermeij, 2000; Giribet & Wheeler, 2002; Kim *et al.*, 2004; Kappner & Bieler, 2006; Mikkelsen *et al.*, 2006; Glover & Taylor, 2010; Roopnarine *et al.*, 2008; Cheng *et al.*, 2011; Ramos *et al.*, 2012).

Quadro I – Breve histórico da sistemática da família Veneridae, onde as classificações em famílias e subfamílias encontram-se em ordem alfabética.

Linnaeus (1758) / Rafinesque (1815)	Adams & Adams (1858)	Dall (1902)	Dall (1913)	Jukes- Browne (1914)	Thiele (1934)	Frizell (1936)	Keen (1969)	Harte (1998)	Bouchet <i>et al.</i> (2010)	Huber (2010)			
<i>Venus</i> / Venridia (<i>Les veneridées</i>)	Veneridae	Dosiinae	Dosiniinae	Circinae	Meretricinae	Circidae	Chioninae	Pouco ornamentado	Clementiinae	Chioninae	Callocardiinae		
		Tapesinae	Gemminae	Gemminae		Meretricidae	Chionidae		Clementiinae	Dosiniinae		Clementiinae	Clementiinae
							Clementiidae		Cyclininae	Meretricinae	Dosiniinae	Cyclininae	
							Dosiniidae		Dosiniinae	Pitarinae	Gemminae	Dosiniinae	
							Gemmidae		Gemminae	Sunettinae	Gouldiinae	Gouldiinae	Gemminae
							Meretricidae		Gouldiinae		Meretricinae	Gouldiinae	
	Venerinae	Venerinae	Venerinae	Venerinae	Veneridae	Sunettidae	Meretricinae	Ornamentado	Chioninae	Petricolinae	Meretricinae		
						Tapetidae	Pitarinae		Gemminae	Samarangiinae	Samarangiinae		
							Veneridae	Samarangiinae	Venerinae	Samarangiinae	Sunettinae	Sunettinae	
						Sunettinae		Tapetinae		Tapetinae			
						Tapetinae		Turtoniinae		Venerinae			
						Venerinae	Venerinae						

Chioninae, objeto do presente estudo, foi descrita por Frizzell (1936), sob o status de família, atualmente subfamília, na qual, segundo a classificação proposta por Keen (1969) e Roopnarine (1996), existiriam um total de 22 gêneros e 141 espécies (excetuando-se espécies fósseis). Entretanto, Kappner & Bieler (2006) mostraram que alguns dos gêneros apontados para Chioninae (*Chamellea*, *Clausinella*, *Eurhomalea*, *Tawera* e *Timoclea*) seriam pertencentes a subfamília Venerinae. Não há estudos recentes que proponham esclarecimentos filogenéticos sobre os gêneros *Anomalodiscus*, *Austrovenus*, *Bassina*, *Chioneryx*, *Chionopsis*, *Iliochione*, *Irursella*, *Panchione* e *Placamen*, classificados tradicionalmente como Chioninae (Keen, 1969). Desta forma, a subfamília teria oito gêneros (*Anomalocardia*, *Chione*, *Chionista*, *Humilaria*, *Leukoma*, *Lirophora*, *Mercenaria* e *Puberella*), com um total de 55 espécies, formando um grupo monofilético de acordo com Kappner & Bieler (2006).

Chioninae tem por características gerais a concha com formato ovalado triangular e inequilateral, geralmente com esculturas canceladas em sua superfície externa e lúnula presente, escudo, sinus palial curto e dente lateral anterior ausente (Frizzell, 1936; Abbott, 1965; Rios, 1994, 2009; Coan *et al.*, 2000; Amaral *et al.*, 2006; Mikkelsen *et al.*, 2006). Segundo Kappner & Bieler (2006), Chioninae é caracterizada pela ausência do dente lateral anterior, crenulação na margem ventral e fusão sifonal.

Ao longo de sua história, Chioninae foi sinonimizada a outras subfamílias, por vezes sendo levantadas dúvidas principalmente sobre sua relação com Venerinae (Dall, 1902; Coan & Scott, 1997; Coan *et al.*, 2000; Huber, 2010). Apesar dos trabalhos de Kappner & Bieler (2006) e Bouchet *et al.* (2010) reafirmarem Chioninae como uma subfamília válida, Bouchet & Gofas (2013) preferem utilizar a classificação em subfamília como uma “representação alternativa”, não só para Chioninae, mas também para as demais subfamílias de Veneridae (com exceção de Petricolinae e Turtoniinae), até que uma hipótese filogenética mais abrangente esteja disponível.

Estudos moleculares com a família Veneridae (Canapa *et al.*, 1996, 1999, 2001, 2003; Cheng *et al.*, 2011) sugerem possíveis relações entre subfamílias e gêneros, sendo estas ainda bastante confusas, com formação de grupos parafiléticos. O estudo de Mikkelsen *et al.* (2006), utilizando dados morfológicos e moleculares, busca traçar uma filogenia da ordem Veneroidea analisando várias espécies. Utilizando uma matriz com 23 caracteres, tradicionalmente relatados, para análise de 45 táxons, os pesquisadores chegaram a árvores com excesso de politomias. Outras três árvores também são discutidas no trabalho: uma delas com 114 táxons e 23 caracteres, outra com 45 táxons e

31 caracteres, e uma última baseada em dados moleculares (genes 16S rRNA, 28S rRNA, Citocromo oxidase subunidade I – COI – e Histona 3 –H3). As respostas encontradas em tais análises são diferentes entre si, onde Chioninae ora aparece como grupo não monofilético, ora aparece unido à Venerinae (sinônimos). Kappner & Bieler (2006), estudando Venerinae, apontam Chioninae como grupo monofilético a partir de dados moleculares.

As descrições originais das espécies, feitas de forma simples, muitas vezes bastante incompleta e baseadas apenas em conchas, são um dos principais causadores de confusões na distinção morfológica de espécies de bivalves (*e.g.* descrição original da espécie *Chione cancellata* da subfamília Chioninae - Figura 3). Em geral, incertezas taxonômicas são frutos de dificuldades em analisar os vários nomes acumulados na literatura (desde os mais antigos até os mais recentes), bem como uma nova fase de descoberta de espécies (Bouchet *et al.*, 2002; Bieler *et al.*, 2013).

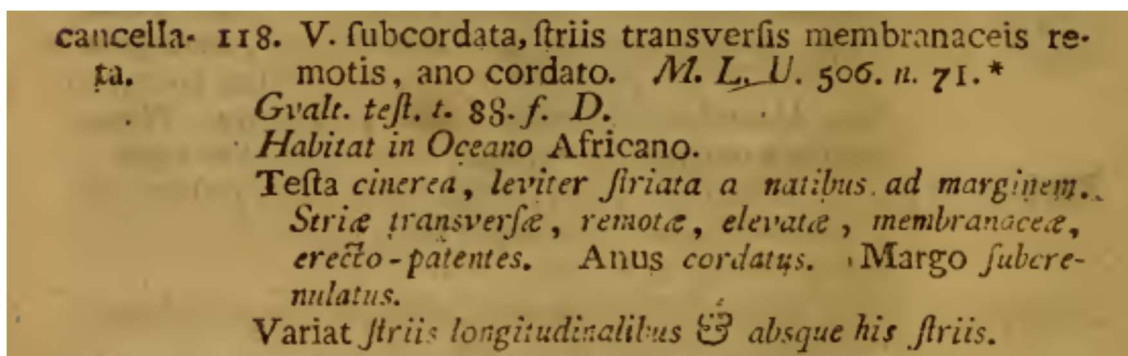


Figura 3 – Descrição original (em latim) da espécie *Chione cancellata* feita primeiramente no gênero *Venus*. FONTE: Linnaeus, 1767.

É importante ressaltar que grande parte dos caracteres morfológicos utilizados em trabalhos de filogenia para venerídeos consideram principalmente características da concha e poucos caracteres de anatomia - o que é justificado pelas dificuldades em se conseguir espécimes bem preservados, ou, em alguns casos, por se utilizar dados de fósseis (Shimamoto, 1986; Roopnarine, 2001; Roopnarine *et al.*, 2001; Mikkelsen *et al.*, 2006). Dessa forma, para que seja traçada uma filogenia mais robusta é necessário além da análise de dados moleculares e conquiológicos, estudos de anatomia.

A biogeografia é uma ciência multidisciplinar que busca compreender a biodiversidade distribuída no tempo e no espaço. Com tais objetivos, questionamentos como “qual a função do clima, topografia e interação com outros organismos na

distribuição de determinada espécie?” e “como eventos históricos e mudanças climáticas recentes molda a distribuição de uma espécie?” podem surgir nos estudos biogeográficos (Brown & Limolino, 1998). Entretanto, uma das principais problemáticas em busca de resposta na biogeografia atual é por que os organismos estão distribuídos onde estão hoje.

Ao longo dos anos, várias escolas biogeográficas surgiram trazendo enfoques diferentes, para explicar a distribuição atual dos organismos. Uma das escolas mais atuais é a biogeografia evolutiva, que vem considerando como relevantes os processos de dispersão e vicariância. Este tipo de análise evolutiva integra dados distribucionais, filogenéticos, moleculares e paleontológicos para descobrir características biogeográficas e inferir as mudanças históricas que a moldaram (Morrone, 2009).

As informações obtidas em estudos biogeográficos em geral possuem importância na conservação e gerenciamento da biodiversidade, além da participação nos processos de especiação dos organismos e a relação entre eles. Além da biogeografia evolutiva há outras maneiras de se obter padrões biogeográficos, bem como inferir sobre os processos e fatores que podem ter influenciado nas distribuições atuais dos organismos (Cox & Moore, 2005). A partir de dados da composição faunística, a utilização de índices ecológicos de similaridade ou dissimilaridade (eg. Sóresen e Simpson) e análises de ordenação podem ser bastante informativas.

Os primeiros registros de Chioninae datam do início do Oligoceno na América tropical, com os gêneros *Lirophora* e *Chionopsis*, tendo sofrido elevada taxa de extinção no final do Plioceno (Roopnarine, 1996, 1997). Ainda segundo esse autor, os táxons, em sua grande parte, permanecem restritos a América tropical. A diversificação e dispersão das espécies de Chioninae provavelmente aconteceram do Atlântico Ocidental para o Pacífico Oriental durante o final do Mioceno, antes do soergimento do Istmo do Panamá, onde os gêneros *Chionista* e *Ilioichione* teriam aparecido no Pacífico Oriental somente após tal evento (Roopnarine, 1996, 1997, 2001). Tais estudos biogeográficos foram realizados principalmente com o gênero *Chione* (Roopnarine, 1996, 1997, 2001; Roopnarine *et al.*, 2008).

Por fim, Chioninae apresenta espécies importantes, utilizadas tanto no artesanato – chamando atenção pela forte ornamentação externa da concha – quanto na alimentação. Por possuírem importância para o setor pesqueiro, o volume de estudos das espécies de Chioninae é maior, principalmente com relação a reprodução e população. No Brasil, apesar da variada malacofauna de Chioninae com potencial de

exploração – como *Leukoma antiqua*, já explorada em outras regiões da América do Sul, e *Chionopsis crenata* (anteriormente *Puberella crenata*), com adultos medindo acima de 7 cm de comprimento – o principal representante comercial para a subfamília é a *Anomalocardia brasiliana*, com trabalhos focados em reprodução e ecologia, além de alguns poucos de taxonomia (Narchi, 1972; Mouëza *et al.*, 1999; Denadai *et al.*, 2006; Mikkelsen *et al.*, 2006; Luz & Boehs, 2011; Pezzuto *et al.*, 2010; Rodrigues *et al.*, 2010).

1.1. Justificativa

Cotidianamente pode-se perceber que, por muitas vezes, as características morfológicas, principalmente das conchas, são as principais fontes para identificação de espécies de moluscos nas diversas áreas da Biologia. Para que tais estudos sejam realizados de forma mais eficiente, é necessário que a identificação das espécies esteja certa. Considerando a necessidade de formação de um sistema natural, bem como a utilização deste, a taxonomia deve ganhar destaque e o volume de trabalhos baseados também em aspectos morfológicos críticos, e não meramente descritivos, devem ser desenvolvidos cada vez mais. Simone & Chichvarkhin (2004), em estudo de detalhamento anatômico de arcídeos (Bivalvia: Arcidae), mostram que caracteres morfológicos também são úteis em análises filogenéticas até mesmo de espécies estreitamente relacionadas de bivalves, no qual os autores confrontam, desta forma, o pensamento frequente que a anatomia de bivalve é muito conservativa e, portanto, limitada para resolver problemas sistemáticos.

Com relação a utilização de dados morfológicos *versus* moleculares, Giribet (2015) afirma que apesar das facilidades em se obter sequências genéticas de qualidade, informações morfológicas continuam sendo importantes, inclusive para as análises moleculares. Congruências com dados morfológicos nos trazem confiabilidade nas hipóteses e as incongruências podem mostrar diferentes formas de evolução morfológica. Mapeamentos morfológicos para entendimento da evolução do grupo são bastante importante e informativos. Assim, para podermos traçar uma sistemática filogenética sólida e coesa de um determinado grupo é interessante que os estudos reúnam dados moleculares e morfológicos. Para Chioninae, foi demonstrada várias vezes ao longo dos anos uma grande confusão em relação a subfamília Venerinae (principalmente), bem como sua relação e delimitação de gêneros.

Observando o volume de dados publicados sobre as espécies da subfamília Chioninae, podemos perceber que é ainda pouco o conhecimento morfológico e molecular das espécies deste grupo, sendo as informações concentradas em determinadas regiões. Das espécies registradas para a subfamília, poucas possuem estudos morfológicos publicados (Fischer-Piette *et al.*, 1970; Narchi, 1972; Fischer-Piette & Vukadinovic, 1977; Jones, 1979; Narchi & Gabrielli, 1980; Guéron & Narchi, 2000). Desta forma, são necessários mais estudos morfológicos, que somados a estudos moleculares, poderão proporcionar uma melhor compreensão da subfamília, consolidando sua monofilia e contribuindo para o entendimento das delimitações e relações de Chioninae.

Outra lacuna no conhecimento de Chioninae diz respeito aos padrões biogeográficos. Apesar de já ter sido proposto um cenário histórico para Chioninae (*e.g.* Roopnarine, 1996, 1997, 2001; Roopnarine *et al.*, 2008), a maioria dos estudos enfoca, principalmente, o gênero *Chione* em regiões específicas da América do Norte e algumas espécies do Pacífico. Dessa forma, ainda há a necessidade de buscar padrões biogeográficos dessa subfamília em outras regiões.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo Geral

Traçar filogenias morfológica e molecular para a subfamília Chioninae (Bivalvia: Veneridae), bem como padrões biogeográficos da subfamília para as espécies brasileiras.

2.2. Objetivos Específicos

– Fazer diagnose das conchas e dissecar espécies de Chioninae (sensu Keen, 1969), afim de contribuir futuramente com as discussões taxonômicas das espécies e do grupo, bem como auxiliar outros trabalhos que necessitem da identificação das espécies;

– Traçar uma filogenia morfológica (concha e partes moles quando possível) de Chioninae, incluindo algumas espécies fósseis, buscando expandir o entendimento da subfamília, como relações entre gêneros e delimitações.

– Traçar uma filogenia de Veneridae com dados moleculares (fragmentos dos genes Citocromo Oxidase Subunidade I (COI), subunidade 16S do RNA ribossomal (16S) e Histona 3 (H3)) para análise da subfamília Chioninae e aprofundamento do conhecimento.

– Listar a composição e inferir padrões biogeográficos da subfamília Chioninae do Brasil (baseados na classificação tradicional do grupo).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Análise Morfológica da Subfamília Chioninae

3.1.1. Caracterizações conquiológicas e anatômicas

Exemplares de espécies da subfamília Chioninae (sensu Kappner & Bieler, 2006) (*Anomalocardia*, *Chione*, *Chionista*, *Humilaria*, *Leukoma*, *Lirophora*, *Mercenaria* e *Puberella*), bem como espécies dos gêneros *Anomalodiscus*, *Austrovenus*, *Bassina*, *Chamelea*, *Chionopsis*, *Panchione* e *Placamen* (Chioninae sensu Keen, 1969), depositadas em coleções nacionais e internacional foram analisadas, com suas identificações sendo conferidas a partir da literatura especializada disponível (Abbott, 1965; Abbott & Dance, 1982; Amaral *et al.* 2006; Coan *et al.* 2000; Denadai *et al.*, 2006; Huber, 2010; Rios 1994, 2009). Assim, para cada espécie foi feita uma caracterização da concha baseada na metodologia adotada por Pimpão (2004) (forma, coloração, fragilidade, simetria, umbo, lúnula, escudo, ornamentações, superfície interna, charneira, denticção, ninfa, sinus palial, cicatrizes musculares). As conchas foram medidas com auxílio de um paquímetro de acurácia $\pm 0,1$ mm. Na figura 4 encontram-se desenhos esquemáticos de conchas com algumas das características utilizadas nas diagnoses.

A anatomia foi feita a partir de dissecação do organismo sem a concha, imerso em álcool 75%, sendo observados e listados 30 caracteres relacionados aos músculos, palpos labiais, sífões, intestino, coração, bulbo aórtico e gânglios. Desenhos esquemáticos foram realizados com auxílio de microscópio estereoscópico com câmara clara. Também foram estudados dados da literatura, com trabalhos relativos à taxonomia (Narchi, 1972; Jones, 1979; Narchi & Gabrielli, 1980; Guéron & Narchi, 2000; Eble, 2001; Marques, 2012). Desta forma, além da inclusão dos dados de fósseis (Tabela 1), foram analisadas mais 18 espécies com dados de anatomia e seis espécies apenas a concha (APÊNDICE A).

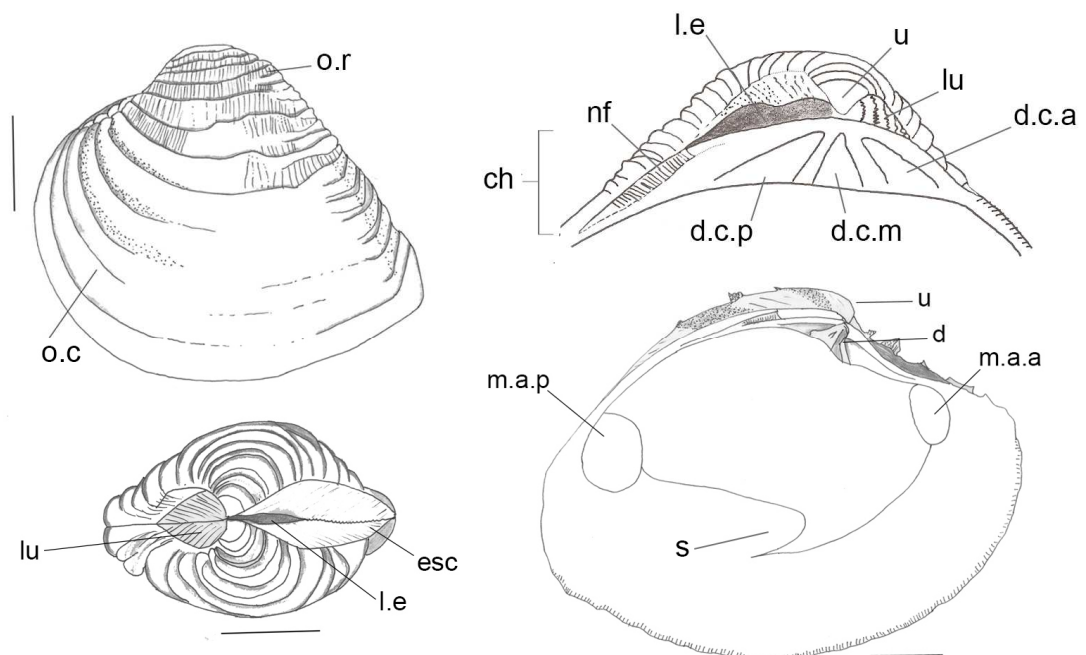


Figura 4 – Desenhos esquemáticos de conchas de Chioninae com características gerais apresentadas nas diagnoses. Escala: 5 mm. Legenda: **o.r.** ornamentação radial, **o.c.** ornamentação concêntrica, **lu.** lúnula, **l.e.** ligamento externo, **esc.** escudo, **ch.** charneira; **nf.** ninfa; **d.c.a.** dente cardinal anterior; **d.c.m.** dente cardinal mediano; **d.c.p.** dente cardinal posterior; **s.** sinus palial; **m.a.a.** músculo adutor anterior, **m.a.p.** músculo adutor posterior, **u.** umbo, **d.** dente.

Tabela 1 – Lista de espécies fósseis analisadas no trabalho de Roopnarine (1996) inclusa na análise filogenética deste estudo.

Espécies Fósseis	Localidade
<i>Chione chioplana</i>	Estados Unidos (Início Mioceno)
<i>Lirophora victoria</i>	Estados Unidos (Início do Oligoceno)
<i>Lirophora athleta</i>	Estados Unidos (Final do Plioceno)
<i>Panchione mactropsis</i>	Panamá (Final do Mioceno – Começo do Plioceno)
<i>Panchione ulocyma</i>	Estados Unidos (Plioceno Médio)
<i>Puberella cribaria</i>	Estados Unidos (Final do Plioceno)

Os espécimes estudados são provenientes de coleções malacológicas brasileiras e dos Estados Unidos: Coleção Malacológica “Prof. Henry Ramos Matthews” (CMPHRM – Séries A e B) da Universidade Federal do Ceará (UFC), Coleção de Bivalvia do Museu de Zoologia (ZUEC-BIV) da Universidade de Campinas (UNICAMP), Museu de Zoologia de São Paulo (MZSP) da Universidade de São Paulo (USP), Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), Coleção de Invertebrados Paulo Young (CIPY) da Universidade Federal da Paraíba (UFPB) e Florida Museum of Natural History (FLMNH) da Universidade da Flórida (UF). A espécie *Anomalocardia*

brasiliiana foi incluída na matriz como espécie distinta a *Anomalocardia flexuosa* utilizada por Roopnarine (1996), onde segundo o mesmo foi analisado a espécie tipo.

Todos os espécimes utilizados no presente estudo, bem como o tipo de análise realizada (concha, anatomia ou molecular/GenBank), foram listados no Apêndice A (Fonte dos Dados).

3.1.2. Formação da matriz morfológica

Foram considerados para formação da matriz tanto características conquiológicas como de anatomia. Para análise das conchas de Chioninae foram utilizados um total de 25 caracteres apresentados anteriormente no estudo de Roopnarine (1996) – caracteres estes utilizados pelo autor para elucidar as relações dos subgêneros dentro de *Chione* elevando-os a gênero. Para padronizar a forma de classificar os caracteres estudados, primeiramente foram revisadas as espécies já apresentadas por Roopnarine (1996) para em seguida dar continuidade as análises das outras espécies.

A matriz foi montada no programa Mesquite 3.03 (Maddson & Maddson, 2015) e os caracteres polarizados de acordo com o grupo externo (mais ancestral). Caracteres multiestados não foram ordenados ou adicionados pesos. Os casos do não conhecimento do estado do caractere foram preenchidos na matriz com uma interrogação (?) (Apêndice B).

3.1.3. Grupo interno e enraizamento para as análises morfológica e molecular

Os gêneros considerados como grupo interno para as análises morfológica são pertencentes a Chioninae segundo Keen (1969). Os espécimes utilizados nesta análise se deram pela disponibilidade do material nas coleções visitadas ou em empréstimos solicitados.

Para as análises moleculares foram considerados os gêneros apontados por Kappner & Bieler (2006) devido a monofilia encontrada em suas análises moleculares (*Anomalocardia*, *Chione*, *Chionista*, *Humilaria*, *Leukoma*, *Lirophora*, *Mercenaria* e *Puberella*). Foram inclusos, quando possível, espécies dos gêneros dentro de Chioninae por Keen (1969), mas que ainda não foram totalmente esclarecidas as relações (*Anomalodiscus*, *Austrovenus*, *Bassina*, *Chioneryx*, *Chionopsis*, *Iliochione*, *Irursella*, *Panchione* e *Placamen*).

O enraizamento na análise morfológica foi feito com a espécie *Acar transmar* Simone, 2009 (Bivalvia, Arcidae) por se tratar de um táxon conhecidamente distante e ancestral ao grupo interno (ver Figura 5). Para análise molecular, foram utilizadas as espécies *Anadara broughtonii* (Schrenck, 1867), *Anadara pilula* (Reeve, 1843), *Anadara sativa* (Bernard, Cai & Morton, 1993), *Arca navicularis* Bruguière, 1789, *Barbatia barbata* (Linnaeus, 1758) e *Barbatia amygdalumtostum* (Bruguière, 1789), também pertencentes à família Arcidae, como grupo externo. Outras espécies de Veneridae foram incluídas na análise molecular para observação da subfamília dentro da família, onde a escolha das espécies se deu a partir da disponibilidade de sequências no GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) (APÊNDICE A).

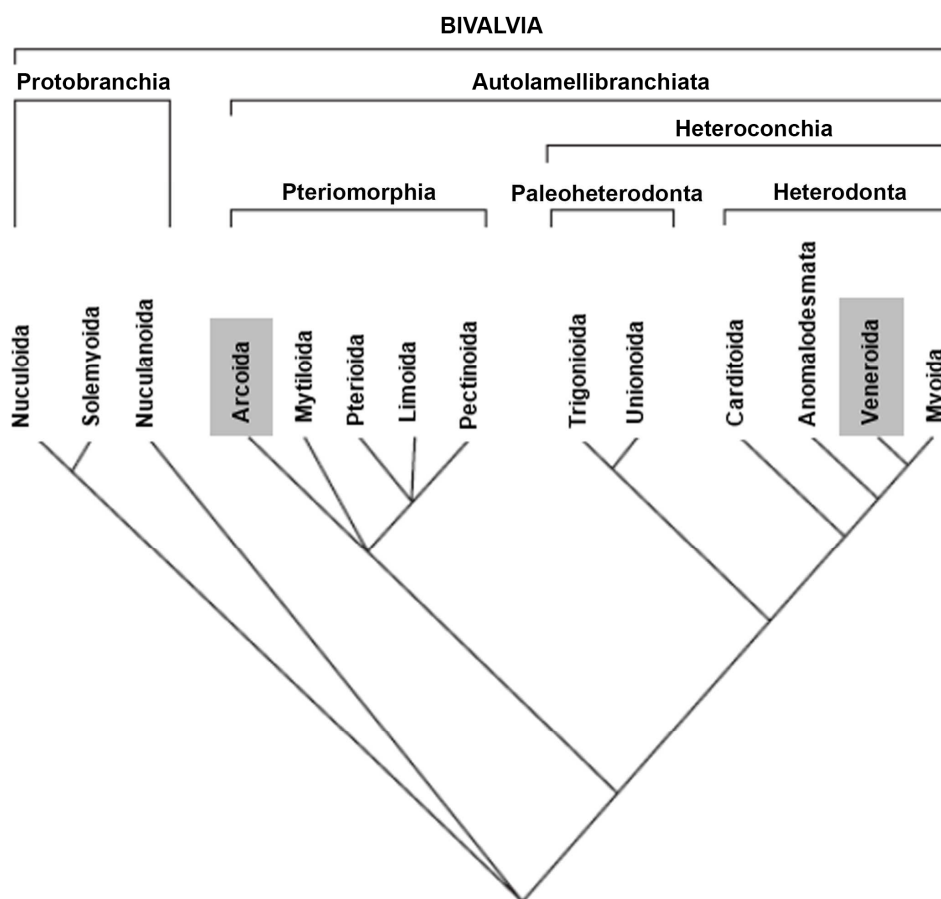


Figura 5 – Diagrama filogenético mostrando relações hipotéticas entre 14 clados em Bivalvia. Fonte: Adaptado de Bieler & Mikkelsen, 2006.

3.1.4. Análise filogenética morfológica

A análise morfológica foi realizada nos programas TNT versão 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008) e Mesquite versão 3.03 (Maddson & Maddson, 2015). O critério de análise

utilizado foi o da parcimônia, com uma estratégia de busca tradicional heurística, utilizando o método de rearranjo *Tree Bisection Reconnection* (TBR) mais rearranjo (*branch swapping*) em uma série de 1.000 repetições randômicas, mantendo 10 árvores por replicação e o máximo de 10.000 árvores. O suporte dos nós foi avaliado através de *bootstrap*. As topologias obtidas no TNT foram salvas em formato *treeview* (.tree) para que parte da análise das árvores também fosse realizada no programa Mesquite.

O número de passos total da árvore, índice de consistência (IC) e índice de retenção (IR) foram calculados para a árvore e para cada caractere. O IC (Kluge & Farris, 1969) é a razão entre o número mínimo de passos que uma série de transformação ou um conjunto de séries de transformação de um cladograma e o número efetivo de passos apresentado na evolução do caractere ou no cladograma, que mede quão bem um caráter se ajusta a uma topologia (maior o valor, menor o número de homoplasias). O IR (Farris, 1989) é a razão entre o maior número de passos que os caracteres podem ter num cladograma menos o comprimento da árvore pelo o maior número de passos que os caracteres podem ter num cladograma menos o número previsto de mudança de estados, que mede quantas sinapomorfias aparentes são reais (quando igual a 1 o caractere é não autopomórfico e não sofreu homoplasias).

3.2. Análises moleculares da subfamília Chioninae

3.2.1. Genes e espécies analisadas

Foram estudadas sequências parciais dos genes citocromo oxidase subunidade I (COI), subunidade 16 do RNA ribossomal (16S) e histona 3 (H3) em 79 espécies de Veneridae. As sequências utilizadas encontram-se disponíveis no banco de dados de sequências genéticas (GenBank, 2015). A confiabilidade dos dados selecionados no banco de dados foi avaliada a partir da origem das publicações das sequências. As espécies utilizadas encontram-se no APÊNDICE A e um protocolo de extração de DNA no APÊNDICE C.

A escolha do gene mitocondrial COI (fragmentos de 566-569 pb) se deu pela sua ampla utilização em identificações e diferenciações entre espécies. O gene possui primers universais, bem como alto grau de polimorfismo, além de características típicas de genes mitocondriais: facilidade de extração e manipulação em laboratório (Simon, 1991; Folmer *et al.*, 1994; Palumbi *et al.*, 2002).

O gene 16S rRNA (fragmentos de 355-602 pb), também de origem mitocondrial, foi analisado devido sua utilização em diversos trabalhos filogenéticos com a família (Canapa *et al.*, 1996, 2003; Kappner & Bieler, 2006; Mikkelsen *et al.*, 2006; Cheng *et al.*, 2001). Sequências parciais desse gene, por serem menores, podem ser mais facilmente obtidas em amostras conservadas em álcool por mais tempo do que as sequências parciais mais longas do gene COI (Kappner & Bieler, 2006).

O gene H3 (fragmentos de 328 pb), por sua vez, é de origem nuclear e encontra-se bem conservado no Reino Animal (Akhmanova *et al.*, 1995). Usualmente, esse gene é utilizado como marcador independente, sendo comum em análises sistemáticas a nível de gênero para invertebrados. Assim como o gene 16S, por ter sequência parcial menor, pode ser mais facilmente obtido em amostras conservadas em álcool por mais tempo (Kappner & Bieler, 2006).

3.3.2. Alinhamento e Análise filogenética molecular

As sequências obtidas foram alinhadas através do programa ClustalW, no programa MEGA versão 6 (Tamura *et al.*, 2013). Foram analisados 358 sítios para COI e 16S e 228 sítios para H3. Com os alinhamentos realizados e disponíveis, foram feitas análises filogenéticas, no mesmo programa, utilizando o modelo evolutivo Tamura-Nei (TrN), com árvores filogenéticas construídas por máxima verossimilhança (*maximum likelihood*), e calculado o *bootstrap* (500 réplicas) para o suporte estatístico.

3.3. Inferências Biogeográficas da Subfamília Chioninae para o Brasil

3.3.1. Inferências de Composição, Distribuição e Padrões de Distribuição

A composição e distribuição geográficas das espécies brasileiras de Chioninae em regiões do Atlântico Ocidental (Golfo do México, Caribe, Uruguai e Argentina) foram levantadas a partir da literatura disponível (Abbott, 1954, 1965; Fischer-Piette & Testud, 1967; Matthews & Rios, 1967a,b; Narchi, 1972; Fischer-Piette *et al.*, 1970; Matthews & Rios, 1974; Fischer-Piette, 1975; Fischer-Piette & Vukadinovic, 1977; Linse, 1999; Scarabino, 2003; Rios, 1994, 2009; Turgeon *et al.*, 2009; Huber, 2010; Miloslavich *et al.*, 2010, Gordillo *et al.*, 2011; Sartori *et al.*, 2014) e acessos a bancos de dados *on line* (Rosenberg, 2009; WoRMS, 2015).

Para as espécies brasileiras, além das consultas de bases secundárias, foram utilizados dados de material analisado proveniente da Coleção Malacológica Prof.

Henry Ramos Matthews - Séries A e B – da Universidade Federal do Ceará (UFC), Coleção de Invertebrados Paulo Young (CIPY) da Universidade Federal da Paraíba (UFPB), Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), Coleção de Bivalvia do Museu de Zoologia (ZUEC-BIV) da Universidade de Campinas (UNICAMP), Coleção do Museu de Zoologia de São Paulo (MZUSP) da Universidade de São Paulo (USP) e Coleção Malacológica do Museu de História Natural da Flórida (FLMNH). A sistemática aqui utilizada, para diminuição de erros por presença de sinonímias, segue as propostas apresentadas no WoRMS (2015).

Após determinação da composição e distribuições geográficas, as espécies brasileiras foram analisadas segundo critérios biogeográficos, classificadas em padrões de distribuição atuais (latitudinais e longitudinais) com base na proposta feita por Melo (1985), com alterações sugeridas por Barroso (2014) (Quadro II).

Quadro II – Tipos de Padrões de Distribuição Latitudinais e Longitudinais propostos por Melo (1985) e modificados por Barroso (2014). Legenda: Foram consideradas as espécies que: (*) ocorrem na Flórida e/ou Antilhas e (**) ocorrem no sul do Atlântico Ocidental (**Brasil e Uruguai**) e África Ocidental.

Classificação	Definição
<u>PADRÕES LATITUDINAIS</u>	
<i>Padrão Magalhânico</i>	Característico de espécies que ocupam a plataforma patagônica, Ilhas Malvinas, litoral Magalhânico, Terra do Fogo e litoral do Chile; limite norte bastante variável (29°- 45°S), podendo raras vezes alcançar a latitude de 21°S.
<i>Padrão Argentino</i>	Característico de espécies que ocupam a franja costeira da plataforma da Província de Buenos Aires; limites meridionais variando entre 43°- 44°S (no inverno) e 47°S (no verão) e limite setentrional podendo alcançar os 29°S.
<i>Padrão Centro-Sul Americano Restrito</i>	Característico de espécies que ocupam o litoral sul-americano, com limite norte variando entre 18° - 21°S.
<i>Padrão Centro-Sul Americano Amplo</i>	Característico de espécies que ocupam de modo contínuo o litoral sul-americano, alcançando algumas vezes a América Central, mas nunca encontradas na Flórida e nas Antilhas.
<i>Padrão Endêmico</i>	Característico de espécies que só ocorrem na costa brasileira.
<i>Padrão Antilhano Contínuo *</i>	Característico de espécies que ocupam de modo contínuo desde a Flórida e Antilhas até o sul do Brasil; com algumas exceções o limite norte pode se estender até a Geórgia (EUA).
<i>Padrão Antilhano Disjunto</i>	Característico de espécies que ocorrem na Flórida e/ou Antilhas e no litoral sudeste brasileiro; apresentando um hiato de pelo menos 30° de latitude.
<i>Padrão Caroliniano Contínuo</i>	Característico de espécies que se distribuem continuamente desde as Carolinas do Norte e do Sul (EUA) até o sul do Brasil.
<i>Padrão Caroliniano Disjunto</i>	Característico de espécies que ocorrem nas Carolinas do Norte e do Sul (EUA) e no litoral sudeste do Brasil, do Rio de Janeiro (21°S) para o sul; apresentando um hiato de pelo menos 45° de latitude.
<i>Padrão Virginiano Contínuo</i>	Característico de espécies cujo limite norte de distribuição é Massachusetts, New Jersey, Delaware ou a Virgínia e limites meridionais entre Rio de Janeiro (21°S) e Argentina.
<i>Padrão Virginiano Disjunto</i>	Característico de espécies que apresentam uma área de distribuição norte e outra sul, com um hiato de pelo menos 50° de latitude.
<i>Terra Nova (Boreal)</i>	Característico de espécie que habitam desde o Canadá até o nordeste dos Estados Unidos (Terra Nova).
<u>PADRÕES LONGITUDINAIS</u>	
<i>Padrão Atlântico Ocidental</i>	Característico de espécies restritas ao Atlântico Ocidental.
<i>Padrão Anfiatlântico Restrito **</i>	Característico de espécies que ocorrem no litoral brasileiro e no litoral da África Ocidental.
<i>Padrão Anfiatlântico Amplo</i>	Característico de espécies que estão amplamente distribuídas dos dois lados do Atlântico.
<i>Padrão Anfiamericano</i>	Característico de espécies que ocorrem dos dois lados da América.
<i>Padrão Cosmopolita</i>	Característico de espécies que ocorrem nos oceanos Atlântico, Pacífico e Índico.
<i>Padrão Circumtropical</i>	Característico de espécies que ocorrem na região tropical dos três oceanos: Atlântico, Pacífico e Índico.
<i>Padrão Circumpolar</i>	Característico de espécies que ocorrem nas águas frias dos oceanos Atlântico, Pacífico e Índico.

4. RESULTADOS

4.1. Análise Morfológica da Subfamília Chioninae

4.1.1. Caracterizações Conquiológicas

Foram caracterizadas conquiologicamente um total de 21 espécies, classificadas em 14 gêneros (Figura 6). As diagnoses abaixo seguem em ordem alfabética.

Anomalocardia brasiliiana (Gmelin, 1971) (Figura 6A) – Concha com formato triangular, com comprimento maior do que a altura em observação direta (sem a utilização de medidas). Coloração bege, com rajadas púrpuras e alaranjadas na superfície da concha. As valvas apresentam aspecto espesso e resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior arredondada, região posterior pouco alongada com margem convexa. Lúnula lisa, com formato notavelmente cordiforme; escudo ornamentado com escultura concêntrica obsoleta. Lúnula possui cerca de dois terços do tamanho do escudo. Superfície externa da concha com escultura concêntrica dominante do tipo costela (cerca de 17 costelas) e escultura radial sub-obsoleta do tipo estria. Superfície interna lisa, brilhosa, branca com manchas púrpura na margem posterior. Margem ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais; margem da charneira reta. Nífa lisa. Linha palial conspícua, sinus palial presente, mas curto e arredondado. Cicatrizes musculares conspícuas, onde a cicatriz do músculo adutor anterior (forma alongada/elíptica) é maior do que a do músculo adutor posterior (arredondado). Tamanhos – 1,7 - 2,7 cm de altura; 2,1- 3,35 cm de comprimento.

Anomalodiscus squamosus (Linnaeus, 1758) (Figura 6B) – Concha com formato levemente rostrado, com comprimento maior do que a altura em observação direta (sem a utilização de medidas). Coloração bege e marrom. As valvas apresentam aspecto não muito espesso e resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior arredondada, região posterior alongada com margem acentuadamente convexa. Lúnula com ornamentação radial proeminente e ornamentação concêntrica sub-obsoleta; escudo liso. Lúnula possui cerca da metade do tamanho do escudo. Superfície externa da concha com ornamentação concêntrica e

radial, do tipo costela, codominantes. Superfície interna lisa, opaca, branca. Margem ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais, onde o dente cardinal mediano da valva esquerda e o dente cardinal posterior da valva direita são discretamente bífidos). Margem da charneira discretamente curvada. Ninfa rugosa. Linha palial conspícua, sinus palial presente, pequeno e pontudo. Cicatrizes musculares conspícuas, onde a cicatriz do músculo adutor anterior (arredondada) é maior do que a do músculo adutor posterior (alongado). Tamanhos – 1,7 - 2,5 cm de altura; 2,18 - 3,4 cm de comprimento.

***Austrovenus stutchburyi* (W. Wood, 1828) (Figura 6C)** – Concha com formato triangular, com comprimento maior do que a altura em observação direta (sem utilização de medidas). Coloração bege, podendo encontrar coloração mais escuras próximo ao umbo e lúnula. As valvas apresentam aspecto espesso e resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior côncava e posterior arredondada. Lúnula com numerosos elementos concêntricos, delimitado por sulco. Superfície externa da concha com ornamentação concêntrica e radial, sendo a ornamentação concêntrica dominante, do tipo estria, que aumenta em direção a margem ventral. A ornamentação radial é do tipo costela, tendendo a serem obsoletas. Superfície interna lisa, opaca, púrpura na região ventral. Margem ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais, onde os dentes cardinais medianos (valvas esquerda e direita) e dente cardinal anterior da valva esquerda são bífidos. Margem da charneira curvada. Ninfa rugosa. Linha palial conspícua, sinus palial presente, pequeno e pontudo. Cicatrizes musculares conspícuas, onde a cicatriz do músculo adutor anterior (alongada) é menor do que a do músculo adutor posterior (alongada). Tamanhos – 2,1 - 4,2 cm de altura; 2,44 - 4,66 cm de comprimento.

***Bassina jacksonii* (E. A. Smith, 1885) (Figura 6D)** – Concha com formato ovalado, com comprimento maior do que a altura em observação direta (sem a utilização de medidas). Coloração bege e marrom claro, com discretas estrias em marrom, e umbo com tons mais escuros. As valvas apresentam aspecto não muito espesso e resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior côncava e posterior convexa. Lúnula lisa. Escudo ausente. Superfície

externa da concha somente com ornamentação concêntrica do tipo lamela, espaçadas (cerca de sete), e estrias. Superfície interna lisa, opaca, branca com manchas púrpura e alaranjada. Margem ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais, onde o dente cardinal mediano da vala esquerda possui sulco no eixo dorsoventral. Margem da charneira curvada. Ninfa rugosa. Linha palial conspícua, sinus palial presente, grande e arredondado, com porção anterior abaixo do dente cardinal mediano quase alcançando do dente cardinal anterior. Cicatrizes musculares conspícuas, onde a cicatriz do músculo adutor anterior (alongada) é menor do que a do músculo adutor posterior (arredondada, com porção dorsal levemente alongada). Tamanhos – 2,48 cm de altura; 3,23 cm de comprimento.

***Chamelea gallina* (Linnaeus, 1758) (Figura 6E)** – Concha com formato triangular, com comprimento maior do que a altura em observação direta (sem a utilização de medidas). Coloração marrom claro e manchas em tons mais escuros, às vezes apenas discretamente, com padrões zig-zag. Ocasionalmente podem ser observadas bandas brancas na superfície da concha. As valvas apresentam aspecto não muito espesso e resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior fracamente côncava e posterior arredondada. Lúnula lisa e de fácil visualização. Escudo pouco diferenciável do restante da concha, com ornamentações concêntricas sub-obsoleteas. Lúnula possui cerca da metade do tamanho do escudo. Superfície externa da concha somente com ornamentação concêntrica do tipo costela. Superfície interna lisa, opaca, branca, podendo ser observadas coloração púrpura próximo as margens. Margem ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais, onde o dente cardinal mediano da valva direita possui sulco no eixo dorsoventral. Margem da charneira curvada, mas não de forma óbvia. Ninfa rugosa. Linha palial conspícua, sinus palial presente, pequeno e arredondado. Cicatrizes musculares conspícuas, onde a cicatriz do músculo adutor anterior (alongada) tem tamanho semelhante ao músculo adutor posterior (arredondada). Tamanhos – 2,42 - 2,95 cm de altura; 2,79 - 3,10 cm de comprimento.

***Chione cancellata* (Linnaeus, 1767) (Figuras 6F)** – Concha com formato triangular, com comprimento maior do que a altura em observação direta (sem a utilização de medidas). Coloração bastante diversificada, apresentando tons de bege,

marrom e alaranjados/rosa. As valvas apresentam aspecto espesso e resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior arredondada e posterior convexa (região posterior levemente alongada). Lúnula com elementos concêntricos e radiais. Escudo com elementos radiais. Lúnula com cerca de dois terços do tamanho do escudo. Superfície externa da concha com ornamentação concêntrica do tipo lamelar (vertical, não muito espessa, ondulada) e ornamentação radial do tipo costela, codominantes. Superfície interna lisa, opaca, bege a branca com mancha marrom na margem posterior. Margem ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais, onde o dente cardinal mediano da vala esquerda e o dente cardinal posterior da valva direita possuem sulco no eixo dorsoventral. Margem da charneira pouco curvada. Nífa lisa. Linha palial conspícua, sinus palial presente, muito reduzido a ausente. Cicatrizes musculares conspícuas, onde a cicatriz do músculo adutor anterior (alongada) é maior do que a do músculo adutor posterior (arredondada). Tamanhos – 1,27 e 2,46 cm de altura; 1,41 e 3cm de comprimento.

***Chione undatella* Sowerby I, 1835 (Figura 6G)** – Concha com formato subtriangular, com comprimento maior do que a altura em observação direta (sem a utilização de medidas). Coloração em tons de bege na superfície da concha. As valvas apresentam aspecto espesso e resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior arredondada e posterior discretamente convexa. Lúnula com numerosos elementos concêntricos. Escudo desenvolvido e demarcado do restante da concha. Lúnula com aproximadamente a metade do tamanho do escudo. Superfície externa da concha ornamentação concêntrica (do tipo estria) e ornamentação radial (do tipo costela), codominantes. Superfície interna lisa, opaca, com coloração púrpura (tons mais escuros próximos as margens). Margem ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais. Margem da charneira levemente curvada. Nífa rugosa. Linha palial conspícua, sinus palial bastante reduzido ou ausente. Cicatrizes musculares conspícuas, onde a cicatriz do músculo adutor anterior (alongada) é maior do que a do músculo adutor posterior (arredondada). Tamanhos – 3,35 cm e 5,20 cm de altura; 3,83 cm e 5,66 cm de comprimento.

***Chionista fluctifraga* (G. B. Sowerby II, 1853) (Figura 6H)** – Concha com formato triangular, com comprimento menor do que a altura em observação direta (sem a utilização de medidas). Coloração e tons de bege na superfície externa da concha. As valvas apresentam aspecto não muito espesso e resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior côncava e posterior tendendo a ser reta. Lúnula não bem definida, de difícil visualização, com numerosas esculturas radiais. Escudo ausente. Superfície externa da concha com ornamentação concêntrica (do tipo costela) e radial (do tipo estria) sub-obsoleteas. Superfície interna lisa, opaca, branca com manchas púrpura próxima as cicatrizes dos músculos adutores e próximo aos dentes. Margem ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais, onde o dente cardinal mediano da valva esquerda e dentes cardinais mediano e posterior da valva direita são bífidos. Margem da charneira curvada. Ninfa lisa. Linha palial conspícua, sinus palial presente, grande e pontudo. Cicatrizes musculares conspícuas, onde a cicatriz do músculo adutor anterior (arredondada, discretamente alongada na região dorsal) é maior do que a do músculo adutor posterior (arredondada, com porção dorsal levemente alongada). Tamanhos – 2,5 cm e 5,9 cm de altura; 2,7 cm e 6,8 cm de comprimento.

***Chionopsis amathusia* (Philippi, 1844) (Figura 6I)** – Concha com formato triangular, com comprimento maior do que a altura em observação direta (sem a utilização de medidas). Coloração bege por toda a superfície externa da concha. As valvas apresentam aspecto não muito espesso e resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior côncava e posterior acentuadamente convexa (porção posterior levemente alongada). Lúnula com alguns elementos da ornamentação concêntrica. Escudo com estrias obsoleteas, tendendo a ser liso. Lúnula com aproximadamente um terço do tamanho do escudo. Superfície externa da concha com ornamentação concêntrica (lamelar, onduladas, mais discretas do que m *Chionopsis ornatissima*, cerca de 23) e radial (do tipo costela). Superfície interna lisa, opaca, coloração bege claro a branco. Margem ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais, onde o dente cardinal mediano da valva esquerda e cardinal posterior da valva direita são bífidos. Margem da charneira pouco curvada. Ninfa lisa. Linha palial conspícua, sinus palial presente, grande e arredondado, com porção anterior abaixo do dente cardinal posterior. Cicatrizes musculares conspícuas, onde a cicatriz do músculo

adutor anterior (alongada) e possui tamanho similar à do músculo adutor posterior (arredondada). Tamanhos – 3,7 cm e 5 cm de altura; 4,27 cm e 6 cm de comprimento.

***Iliochione subrugosa* (W. Wood, 1828) (Figura 6J)** – Concha com formato triangular, com comprimento maior do que a altura em observação direta (sem a utilização de medidas). Coloração cinza e branco, formando rajadas – na literatura também há o registro do mesmo padrão de rajadas nas cores bege e marrom. As valvas apresentam aspecto espesso e resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior arredondada e posterior convexa. Lúnula lisa. Escudo com algumas ornamentações sub-obsletas. Lúnula possui um pouco mais de dois terços do tamanho do escudo. Superfície externa da concha ornamentação concêntrica (reforçada, dominantes, cerca de 13) e radial (do tipo estria, sub-obsleta). Superfície interna lisa, opaca, com manchas púrpura ou marrom nas margens anterior e posterior. Margem ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais. Margem da charneira levemente curvada. Ninfa rugosa. Linha palial conspícua, sinus palial presente, pequeno e arredondado. Cicatrizes musculares conspícuas, onde a cicatriz do músculo adutor anterior (alongada) é maior do que a do músculo adutor posterior (arredondada). Tamanhos – 2,5 cm de altura; 3,02 cm de comprimento.

***Leukoma pectorina* (Lamarck, 1818) – (Figura 6K)** – Concha com formato orbicular, com comprimento e altura com tamanhos semelhantes em observação direta (sem a utilização de medidas). Coloração em tons de bege e marrom claro. As valvas apresentam aspecto espesso e resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior e posterior arredondada. Lúnula com elementos concêntrico e radial. Escudo não muito desenvolvido com elementos radiais sub-obsletos. Lúnula possui aproximadamente dois terços do tamanho do escudo. Superfície externa da concha com ornamentação concêntrica (do tipo estria) e radial (do tipo costela), codominantes. Superfície interna lisa, opaca, branca ou bege. Margem ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais, onde o dente cardinal mediano da valva esquerda e o dente cardinal posterior da valva direita são bífidos. Margem da charneira curvada. Ninfa lisa. Linha palial conspícua, sinus palial presente, grande e pontudo, com porção anterior abaixo do dente cardinal posterior. Cicatrizes

musculares conspícuas, onde a cicatriz do músculo adutor anterior (alongada) é maior do que a do músculo adutor posterior (arredondada). Tamanhos – 2,5 cm e 3,8 cm de altura; 2,64 cm e 4,2 cm de comprimento.

Leukoma staminea (Conrad, 1837) (Figura 6L) – Concha com formato ovalado, com comprimento maior do que a altura em observação direta (sem a utilização de medidas). Coloração bege por toda a superfície da concha. As valvas apresentam aspecto espesso e resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior e posterior arredondadas. Lúnula com elementos concêntricos. Escudo ausente. Superfície externa da concha com ornamentação concêntrica (do tipo costela) e radial (do tipo costela), codominantes. Superfície interna lisa, opaca, esbranquiçada. Margem ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais, sendo os dentes cardinais mediano de ambas as valas e o dente cardinal posterior da valva direita bífidos. Margem da charneira curvada abaixo do dente cardinal anterior. Ninfa rugosa. Linha palial conspícua, sinus palial presente, grande e arredondado, com porção anterior abaixo do dente cardinal posterior. Cicatrizes musculares conspícuas, onde a cicatriz do músculo adutor anterior (alongada) é maior do que a do músculo adutor posterior (arredondada). Tamanhos – 3,27 cm de altura; 3,9 cm de comprimento.

Leukoma subrostrata (Lamarck, 1818) (Figura 6M) – Concha com formato triangular, com comprimento maior do que a altura em observação direta (sem a utilização de medidas). Coloração bege e manchas marrons (podendo ser observadas com padrão de bandas). As valvas apresentam aspecto não muito espesso e resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior arredondada e posterior convexa (porção posterior levemente alongada). Lúnula com elementos concêntrico (sub-obsoléta) e radial, com coloração marrom. Escudo demarcado do restante da concha, com elementos concêntricos obsolétos. Lúnula possui aproximadamente a metade do tamanho do escudo. Superfície externa da concha com ornamentação concêntrica (do tipo costela) e radial (do tipo costela), codominantes. Superfície interna lisa, opaca, branca, podendo apresentar manchas púrpura na cavidade do umbo e margem posterior próximo a cicatriz do músculo adutor posterior. Margem

ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais. Margem da charneira bastante curvada abaixo do dente cardinal anterior. Ninfa lisa. Linha palial conspícua, sinus palial presente, grande e arredondado, com porção anterior abaixo do dente cardinal posterior. Cicatrizes musculares conspícuas, onde a cicatriz do músculo adutor anterior (alongada) é maior do que a do músculo adutor posterior (arredondada). Tamanhos – 1,4 cm e 2,2 cm de altura; 1,6 cm e 2,5 cm de comprimento.

***Leukoma thaca* (Molina, 1782) (Figura 6N)** – Concha com formato ovalado, com comprimento maior do que a altura em observação direta (sem a utilização de medidas). Coloração bege escuro por toda a superfície da concha. As valvas apresentam aspecto espesso e resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior côncava e posterior arredondada. Lúnula com elementos concêntricos. Escudo ausente. Superfície externa da concha com ornamentação concêntrica (do tipo costela) dominante e radial (do tipo estria). Superfície interna lisa, opaca, bege a esbranquiçada. Margem ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais, sendo os dentes cardinais medianos de ambas as valvas e o dente cardinal posterior da valva direita bífidos. Margem da charneira curvada abaixo do dente cardinal anterior. Ninfa rugosa. Linha palial conspícua, sinus palial presente, grande e arredondado, com porção anterior abaixo do dente cardinal posterior. Cicatrizes musculares conspícuas, onde a cicatriz do músculo adutor anterior (alongada) é maior do que a do músculo adutor posterior (arredondada). Tamanhos – 3,51 cm de altura; 4,3 cm de comprimento.

***Lirophora latilirata* (Conrad, 1841) (Figura 6O)** – Concha com formato triangular, com comprimento maior do que a altura em observação direta (sem a utilização de medidas). Coloração branca e tons de bege, bandas marrons e alguns pontos em tons mais claros de marrom na superfície externa da concha. As valvas apresentam aspecto espesso e resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior côncava e posterior convexa. Lúnula lisa. Escudo não demarcada do restante da concha. Lúnula com cerca de dois terços do tamanho do escudo. Superfície externa da concha com ornamentação concêntrica do tipo lamelar, larga e bastante dobrada na direção dorsal (aspecto de costela muito larga; cerca de seis). Superfície interna lisa, opaca, branca com manchas púrpura próximo a

cicatriz do músculo adutor posterior. Margem ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais. Margem da charneira curvada. Ninfa rugosa. Linha palial conspícua, sinus palial presente, pequeno e pontudo. Cicatrizes musculares conspícuas, onde a cicatriz do músculo adutor anterior (arredondada) é menor do que a do músculo adutor posterior (arredondada). Tamanhos – 2,27 cm e 3,16 cm de altura; 2,63 cm e 3,73 cm de comprimento.

***Lirophora paphia* (Linnaeus, 1767) (Figura 6P)** – Concha com formato triangular, com comprimento maior do que a altura em observação direta (sem a utilização de medidas). Coloração em tons de bege, com manchas marrons por toda a superfície da concha. As valvas apresentam aspecto espesso e resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior côncava e posterior arredondada. Lúnula lisa e demarcada do restante da concha. Escudo liso. Lúnula possui cerca da metade do tamanho do escudo. Superfície externa da concha somente com ornamentação concêntrica do tipo lamelar (cerca de oito), dobrada na direção dorsal, onde na margem posterior há um prolongamento com ângulo de aproximadamente 30°, similar a *Lirophora mariae*. Superfície interna lisa, opaca, branca a bege claro, podendo ser observada mancha púrpura próximo a cicatriz do músculo adutor posterior e em direção a cavidade do umbo. Margem ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais. Margem da charneira curvada. Ninfa rugosa. Linha palial conspícua, sinus palial presente, pequeno e pontudo. Cicatrizes musculares conspícuas, onde a cicatriz do músculo adutor anterior (arredondadas) é menor do que a do músculo adutor posterior (arredondada). Tamanhos – 2,63 cm e 3,16 cm de altura; 3,27 cm e 3,94 cm de comprimento.

***Mercenaria campechiensis* (Gmelin, 1791) (Figura 6Q)** – Concha com formato triangular, com comprimento e altura com tamanhos similares em observação direta (sem a utilização de medidas). Coloração semelhante à de *Mercenaria mercenaria*, acinzentado e bege a esbranquiçado por toda a superfície externa da concha. As valvas apresentam aspecto espesso e resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior arredondada e posterior levemente reta com porção mais ventral arredondada. Lúnula com numerosos elementos concêntricos,

demarcada do restante da concha. Escudo com elementos concêntricos. Lúnula possui cerca de um terço do tamanho do escudo. Superfície externa da concha somente com ornamentação concêntrica, do tipo estria (elementos próximos). Superfície interna lisa (podendo ser observada marcas ou rugosidades em conchas muito grandes), opaca, branca. Margem ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais, onde o dente cardinal mediano das valvas esquerda e direita, bem como o dente cardinal posterior da valva direita, são bífidos. Margem da charneira muito curvada abaixo do dente cardinal anterior. Ninfa rugosa. Linha palial conspícua, sinus palial presente, pequeno e pontudo. Cicatrizes musculares conspícuas, onde a cicatriz do músculo adutor anterior (alongada) é menor do que a do músculo adutor posterior (alongada). Tamanhos – 3,3 cm e 5,5 cm de altura; 4,1 cm e 6,16 cm de comprimento.

***Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758) (Figura 6R)** – Concha com formato triangular, com comprimento maior do que a altura em observação direta (sem a utilização de medidas). Coloração acinzentada ou tons de bege a esbranquiçado por toda a superfície da concha. As valvas apresentam aspecto espesso e resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior e posterior arredondadas. Lúnula com numerosos elementos concêntricos, com coloração mais escura do que o restante da valva. Escudo desenvolvido com elementos concêntricos. Lúnula possui um pouco menos que a metade do tamanho do escudo. Superfície externa da concha somente com ornamentação concêntrica do tipo estria (elementos próximos). Superfície interna lisa, opaca, branca. Margem ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais, onde o dente cardinal mediano da valva esquerda e da valva direita são bífidos. Margem da charneira bastante curvada abaixo do dente cardinal anterior. Ninfa rugosa. Linha palial conspícua, sinus palial presente, grande e pontudo, com porção anterior abaixo do dente cardinal posterior. Cicatrizes musculares conspícuas, onde as cicatrizes dos músculos adutores anterior e posterior são alongadas e com tamanho similar. Tamanhos – 3,2 cm e 4,3 cm de altura; 4 cm e 5,03 cm de comprimento.

***Placamen berii* (Wood, 1828) (Figura 6S)** – Concha com formato triangular, com comprimento e altura com tamanhos similares em observação direta (sem a utilização de medidas). Coloração de bege a esbranquiçado. As valvas apresentam aspecto espesso e resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo

subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior arredondada e posterior tendendo a ser reta. Lúnula com elementos concêntricos sub-obsoletos. Escudo com elementos concêntricos obsoletos. Lúnula possui cerca de um terço do tamanho do escudo. Superfície externa da concha somente com ornamentação concêntrica do tipo lamela discreta (cerca de 15). Superfície interna lisa, opaca, branca com manchas púrpura na margem ventral (até próximo a linha palial) e por toda a margem posterior. Margem ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais, sendo o dente cardinal posterior da valva direita bífido. Margem da charneira discretamente curvada abaixo do dente cardinal anterior. Ninfa rugosa. Linha palial conspícua, sinus palial presente, pequeno e arredondado. Cicatrizes musculares conspícuas, onde a cicatriz do músculo adutor anterior (alongada) é discretamente maior do que a do músculo adutor posterior (arredondada). Tamanhos – 2,17 cm de altura; 2,8 cm de comprimento.

***Placamen foliaceum* (Philippi, 1846) (Figura 6T)** – Concha com formato triangular, com comprimento menor do que a altura em observação direta (sem a utilização de medidas). Coloração de bege, com bandas radiais marrons por toda a superfície da concha. As valvas apresentam aspecto espesso e resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior côncava e posterior convexa. Lúnula com alguns elementos concêntricos. Escudo com elementos concêntricos sub-obsoletos, tendendo a ser liso. Lúnula possui cerca da metade do tamanho do escudo. Superfície externa da concha somente com ornamentação concêntrica do tipo lamelar (cerca de 14). Superfície interna lisa, opaca, bege a esbranquiçada, com coloração marrom na margem posterior próximo a cicatriz do músculo adutor posterior. Margem ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais, sendo o dente cardinal posterior de ambas as valvas bífidos. Margem da charneira curvada abaixo do dente cardinal anterior. Ninfa rugosa. Linha palial conspícua, sinus palial presente, profundo e pontudo. Cicatrizes musculares conspícuas, onde a cicatriz do músculo adutor anterior (alongada) é menor do que a do músculo adutor posterior (arredondada). Tamanhos – 1,7 cm de altura; 1,9 cm de comprimento.

***Puberella intapurpurea* (Conrad, 1849) (Figura 6U)** – Concha com formato triangular, com comprimento e altura com tamanhos semelhantes em observação direta

(sem a utilização de medidas). Coloração bege a esbranquiçada, podendo apresentar bandas marrons por toda a superfície da concha. As valvas apresentam aspecto não muito espesso, mas resistente, são infladas lateralmente, equivalves, inequilaterais. Umbo subcentral anterior, prosógiro, conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua. Margem anterior arredondada e posterior convexa (região posterior levemente alongada). Lúnula com alguns elementos concêntricos sub-obsoletos e elementos radiais. Escudo liso e difícil visualização. Lúnula possui cerca da metade do tamanho do escudo. Superfície externa da concha com ornamentação concêntrica do tipo costela (dominante) e ornamentação radial do tipo estria (sub-obsoleta). Superfície interna lisa, opaca, branca ou creme, podem apresentar coloração púrpura (tons claros) como manchas. Margem ventral crenulada. Heterodonte com três dentes cardinais. Margem da charneira bastante curvada abaixo do dente cardinal anterior. Ninfa lisa. Linha palial conspícua, sinus palial presente, grande e arredondado. Cicatrizes musculares conspícuas, onde a cicatriz do músculo adutor anterior (alongada) é maior do que a do músculo adutor posterior (arredondada). Tamanhos – 2,4 cm e 2,9 cm de altura; 2,9 cm e 3,3 cm de comprimento.

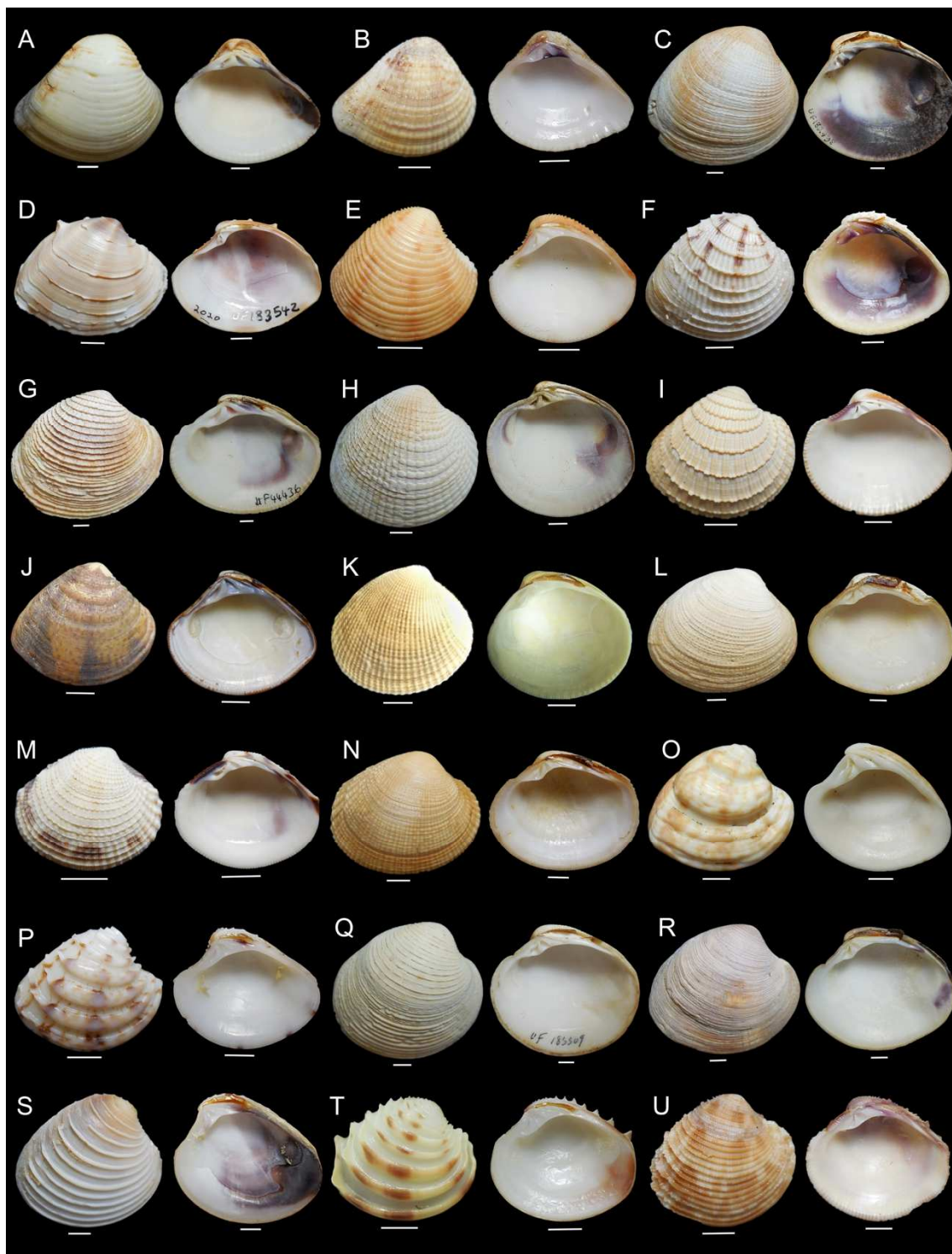


Figura 6 – Visão externa e interna da valva esquerda de espécies analisadas nesse estudo de Chioninae e gêneros relacionados a subfamília. **A-** *Anomalocardia brasiliiana*; **B-** *Anomalodiscus squamosus*; **C-** *Austrovenus stutchburyi*; **D-** *Bassina jacksoni*; **E-** *Chamelea gallina*; **F-** *Chione cancellata*; **G-** *Chione undatella*; **H-** *Chionista fluctifraga*; **I-** *Chionopsis amathusia*; **J-** *Iliochione subrugosa*; **K-** *Leukoma pectorina*; **L-** *Leukoma staminea*; **M-** *Leukoma subrostrata*; **N-** *Leukoma thaca*; **O-** *Lirophora latillirata*; **P-** *Lirophora paphia*; **Q-** *Mercenaria campechiensis*; **R-** *Mercenaria mercenaria*; **S-** *Placamen berii*; **T-** *Placamen foliaceum* e **U-** *Puberella intapurpurea*. Escala: 5 mm.

4.1.2. Anatomia das espécies de Chioninae

Foram dissecados um total de 14 espécies de Chioninae (sensu Keen, 1969). Quatro espécies da subfamília foram analisadas de acordo com dados disponíveis na literatura (*Austrovenus stutchburyi*, *Chione undatella*, *Leukoma subrostrata* e *Mercenaria mercenaria*). As espécies *Anomalocardia brasiliana*, *Chione cancellata*, *Leukoma pectorina* e *Lirophora paphia*, além de dissecadas, tiveram informações corroboradas ou complementadas por dados na literatura.

As espécies analisadas (dissecadas e literatura) apresentaram uma anatomia geral semelhante entre si, cujo manto é dividido em quatro dobras, a demibrânquia externa apresenta prolongamento e músculos retratores do pé com inserções na região dorsal aos músculos adutores. Os sífões são fusionados e há presença de bulbo aórtico e intestino com várias voltas (Figuras 7C, 8B-C, 9B, 10B-21B, 10C-21C).

O manto das espécies apresentou borda bastante espessa, sendo a quarta dobra (interna) geralmente muito curta ou curta em relação as demais e a terceira dobra apresentando tentáculos/papilas (Figuras 8A-16A, 17A-21A). A espécie *Placamen foliaceum* foi a única a apresentar fibras musculares dispersas no restante do manto (Figura 20A).

Foi observada que em algumas espécies era ausente ou não foi possível a visualização de sulco alimentar na demibrânqui interna. Os palpos labiais apresentaram variações com relação a presença de rugosidades (número e se delicadas ou grosseiras), bem como na apresentação de sua extremidade, sendo sua extremidade reta ou enrolada (ver tipos de palpos na Figura 7B).

Os sífões, conhecidamente fusionados para as espécies de Chioninae, apresentaram diferenciações, sendo possível observar que algumas espécies possuíam fusão dos sífões até aproximadamente a metade, próximo ao topo e com o topo fusionado. Tanto o sífão inalante como exalante em sua maioria apresentaram musculatura bem desenvolvida e tentáculos nas aberturas, estes variando em curtos e desenvolvidos (Figuras 8B, 10B-21B).

Com relação ao sistema digestório, as espécies apresentaram uma grande variação no padrão de voltas do intestino, podendo serem observadas desde de configurações simples até algumas bastante complexas, com várias voltas (Figuras 8C, 9B, 10C-15C, 16B, 17C-21C). Todas as espécies apresentaram glândula digestiva bastante desenvolvida.

O sistema muscular variou principalmente no formato dos músculos adutores anterior e posterior (alongados e arredondados). Outro músculo no qual foram observadas diferenças foi o pedioso, variando principalmente a extremidade anterior (Figuras 9C, 10D-12D, 14D-15D, 16C, 17D, 19D-21D).

O coração (ventrículo) em geral apresentou-se desenvolvido e com musculatura robusta; aurículas delicadas. O bulbo aórtico foi observado em todas as espécies, variando, porém, em formato e tamanho relativo ao coração (Figuras 8C, 9B, 10C-15C, 16B, 17C-21C).

Os gânglios cerebral e visceral apresentaram-se globulares ou alongados (Figuras 9D-E, 10E-F, 14E-F, 17E-F, 18D, 19E-21E, 19F-21F). O gânglio visceral das espécies *Lirophora latillirata* e *Puberella intapurpurea* apresentaram uma protuberância na região mediana (Figura 17D e Figura 21D). O gânglio pedioso (situado próximo a margem ventral do pé), alguns gânglios cerebrais (situado em cima dos músculos adutor e retrator anterior) e viscerais (situado a na região interna mediana do músculo adutor posterior) não foram analisados devido à dificuldade de preservar essas delicadas estruturas durante a dissecação.

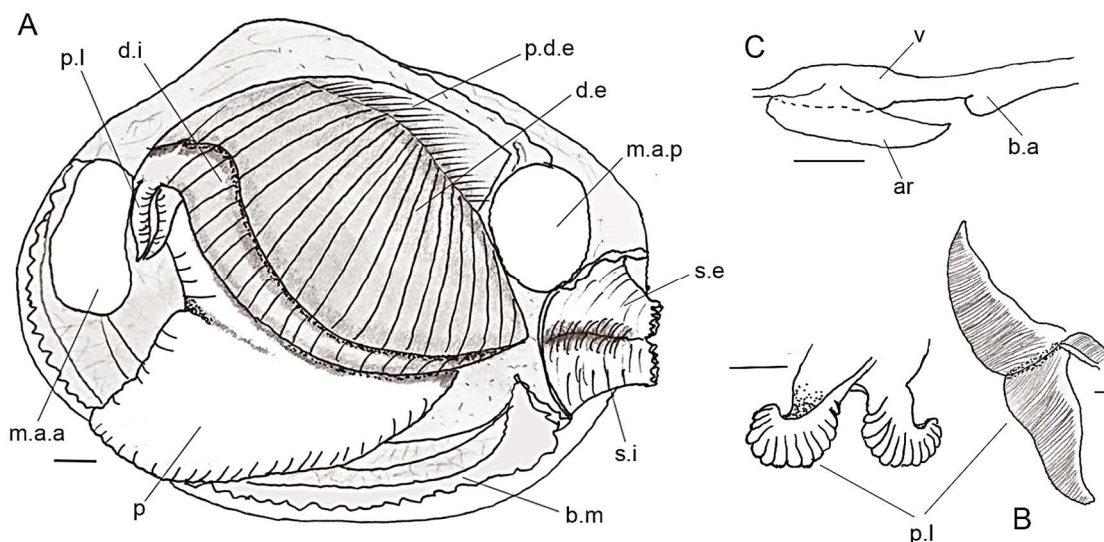


Figura 7 – Características gerais da anatomia de Chioninae e espécies relacionadas. **A** – visão geral; **B** – exemplos de tipos de palpos labiais; **C** – características do coração e bulbo aórtico. Escala: 5mm. FONTE: Adaptado de Jones, 1979. Legenda: **p.l.** palpos labiais, **d.i.** demibrânqui interna, **p.d.e.** prolongamento da demibrânqui externa, **d.e.** demibrânqui externa, **m.a.a.** músculo adutor anterior, **m.a.p.** músculo adutor posterior, **s.e.** sifão exalante, **s.i.** sifão inalante, **b.m.** borda do manto, **p.** pé, **v.** ventrículo, **ar.** aurícula, **b.a.** bulbo aórtico.

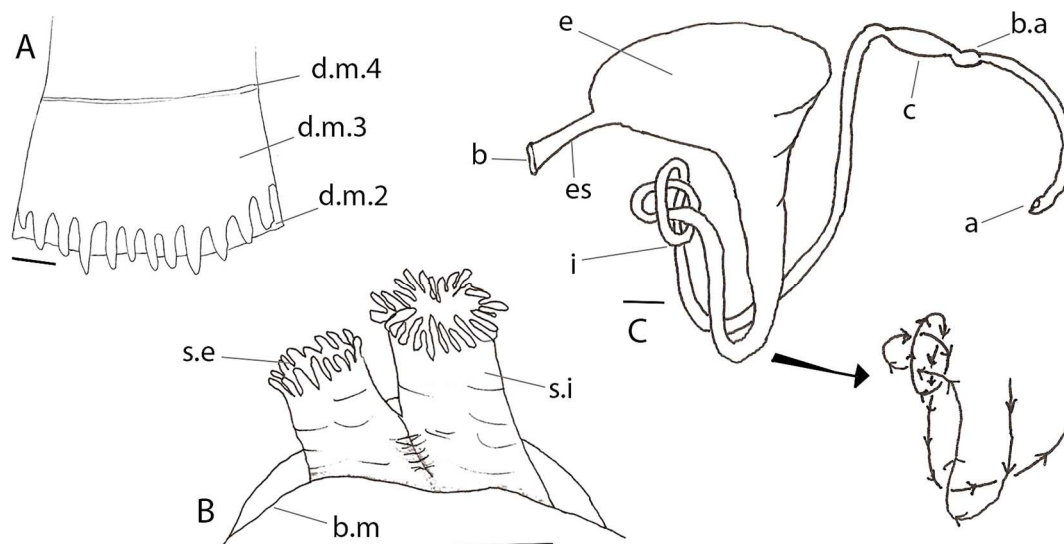


Figura 8 – Anatomia de *Anomalocardia brasiliana*. **A**- manto; **B**- sífões; **C**- sistema digestório. Escala: 5 mm. Legenda: **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **s.e.** sífão exalante, **s.i.** sífão inalante, **b.m.** borda do manto, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus.

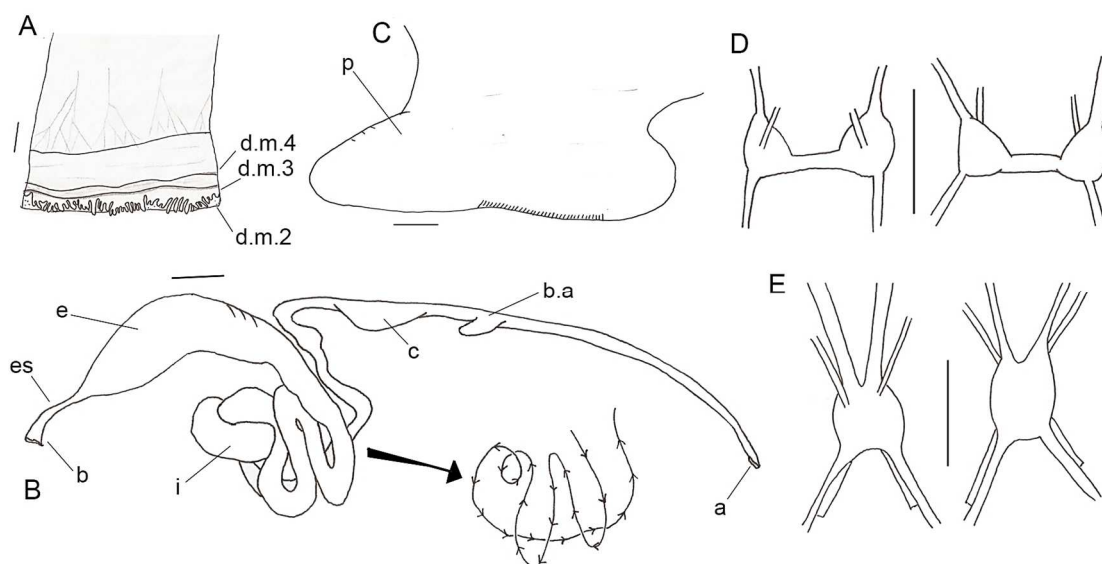


Figura 9 – Anatomia de *Anomalodiscus squamosus*. **A**- manto; **B**- sistema digestório; **C**- pé; **D**- gânglio cerebral (vista interna e externa, respectivamente) e **E**- gânglio visceral (vista interna e externa, respectivamente). Escala: 1 mm. Legenda: **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus.

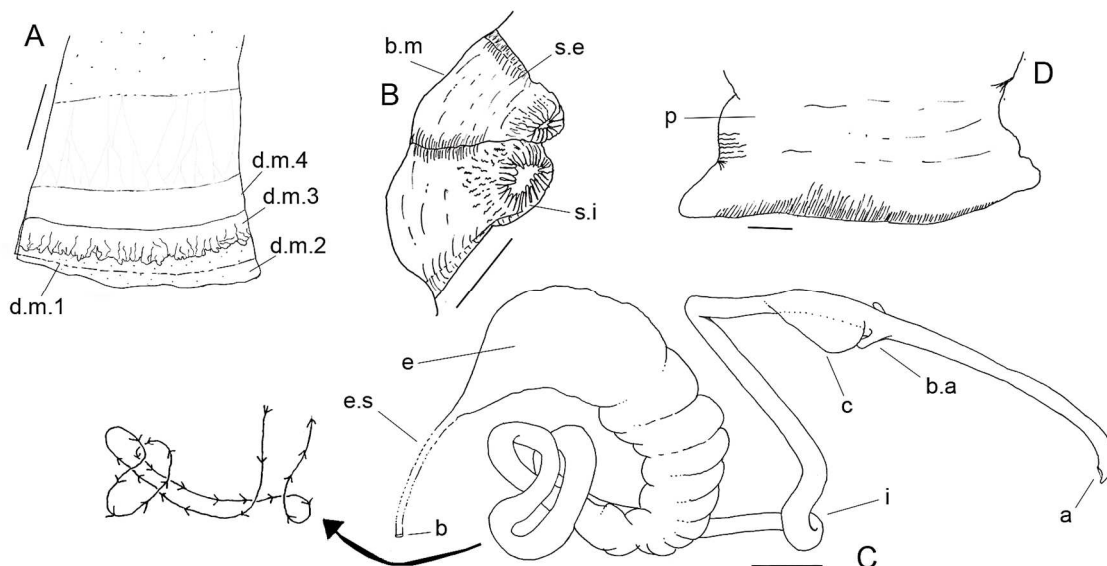


Figura 10 – Anatomia de *Chamelea gallina*. **A**- manto; **B**- sífões; **C**- sistema digestório; **D**- pé. Escala: 1 mm. Legenda: **d.m.1.** primeira dobra (ou camada) do manto, **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sífão exalante, **s.i.** sífão inalante, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus.

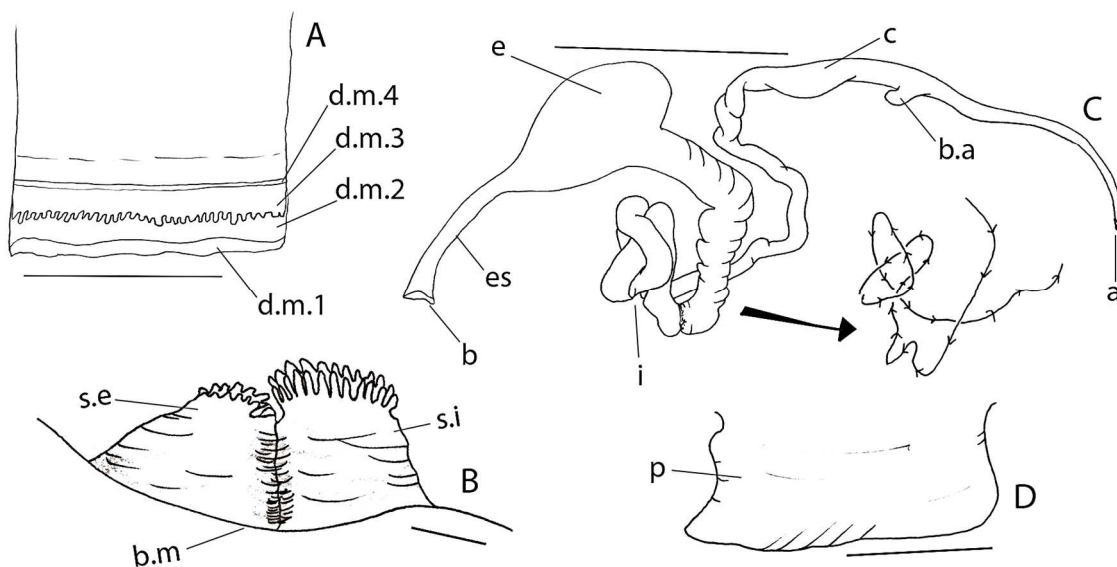


Figura 11 – Anatomia de *Chione cancellata*. **A**- manto; **B**- sífões; **C**- sistema digestório; **D**- pé. Escala: 5 mm. Legenda: **d.m.1.** primeira dobra (ou camada) do manto, **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sífão exalante, **s.i.** sífão inalante, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus.

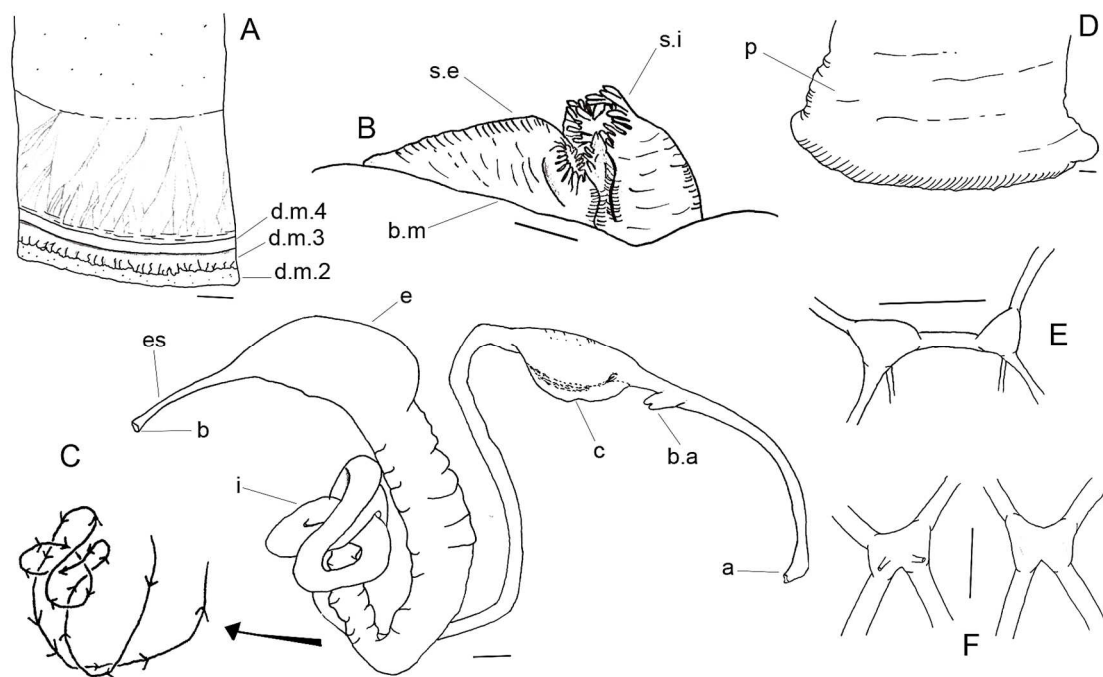


Figura 12 – Anatomia de *Ilioichione subrugosa*. **A**- manto; **B**- sífões; **C**- sistema digestório; **D**- pé; **E**- gânglio cerebral (vista externa) e **F**- gânglio visceral (vista interna e externa, respectivamente). Escala: 1 mm. Legenda: **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sífão exalante, **s.i.** sífão inalante, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus.

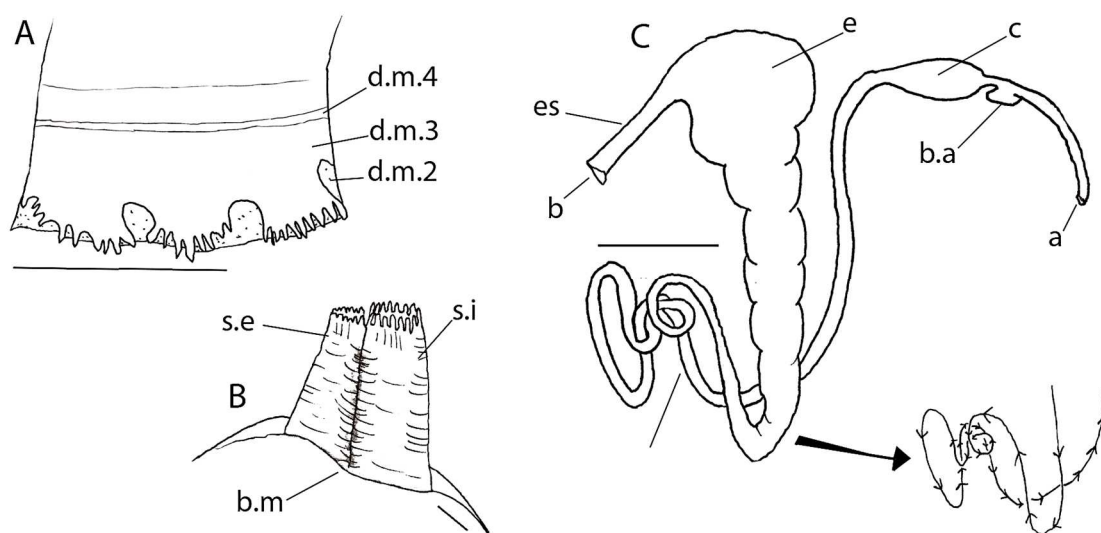


Figura 13 – Anatomia de *Leukoma pectorina*. **A**- manto; **B**- sífões; **C**- sistema digestório. Escala: 5 mm. Legenda: **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sífão exalante, **s.i.** sífão inalante, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus.

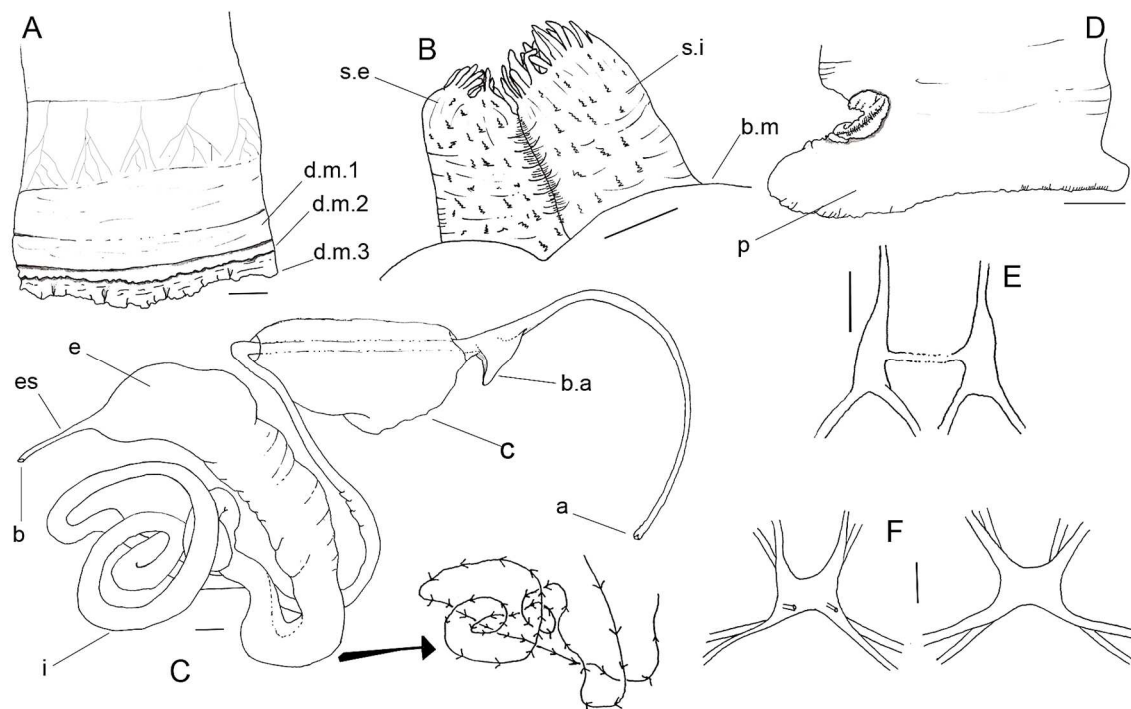


Figura 14 – Anatomia de *Leukoma staminea*. **A**- manto; **B**- sífões; **C**- sistema digestório; **D**- pé; **E**- gânglio cerebral (vista externa) e **F**- gânglio visceral (vista interna e externa, respectivamente). Escala: 1 mm. Legenda: **d.m.1.** primeira dobra (ou camada) do manto, **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sífão exalante, **s.i.** sífão inalante, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus.

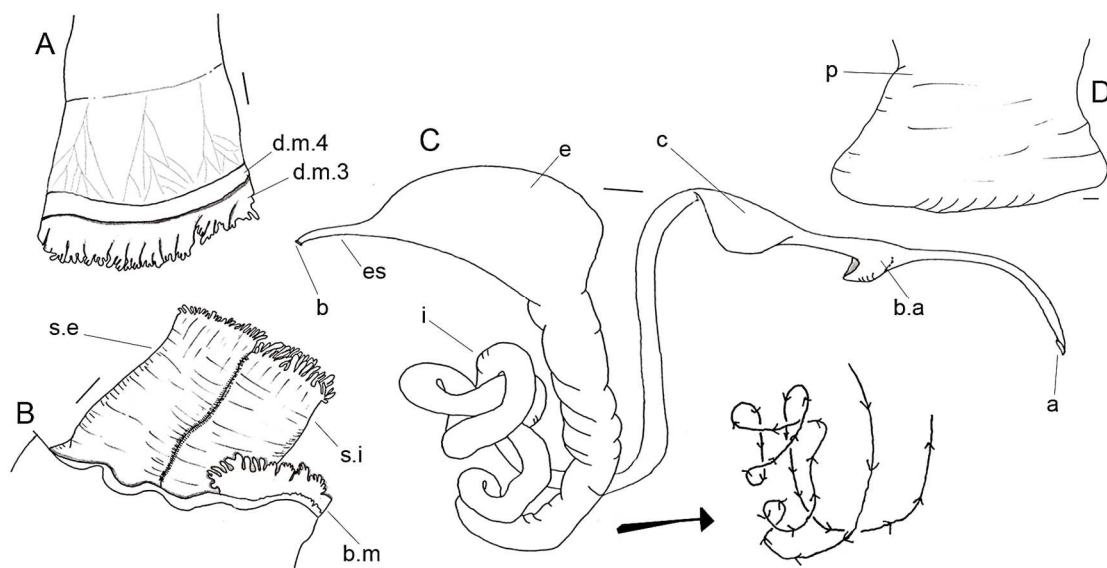


Figura 15 – Anatomia de *Leukoma thaca*. **A**- manto; **B**- sífões; **C**- sistema digestório; **D**- pé. Escala: 1 mm. Legenda: **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sífão exalante, **s.i.** sífão inalante, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus.

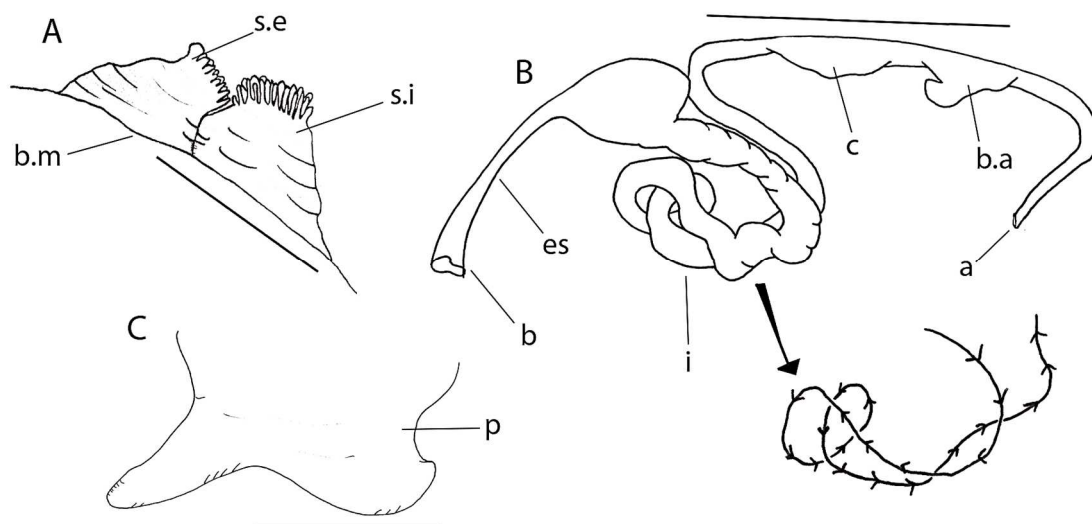


Figura 16 – Anatomia de *Lirophora pahia*. **A**- sífões; **B**- sistema digestório; **C**- pé. Escala: 5 mm. Legenda: **b.m.** borda do manto, **s.e.** sífão exalante, **s.i.** sífão inalante, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus.

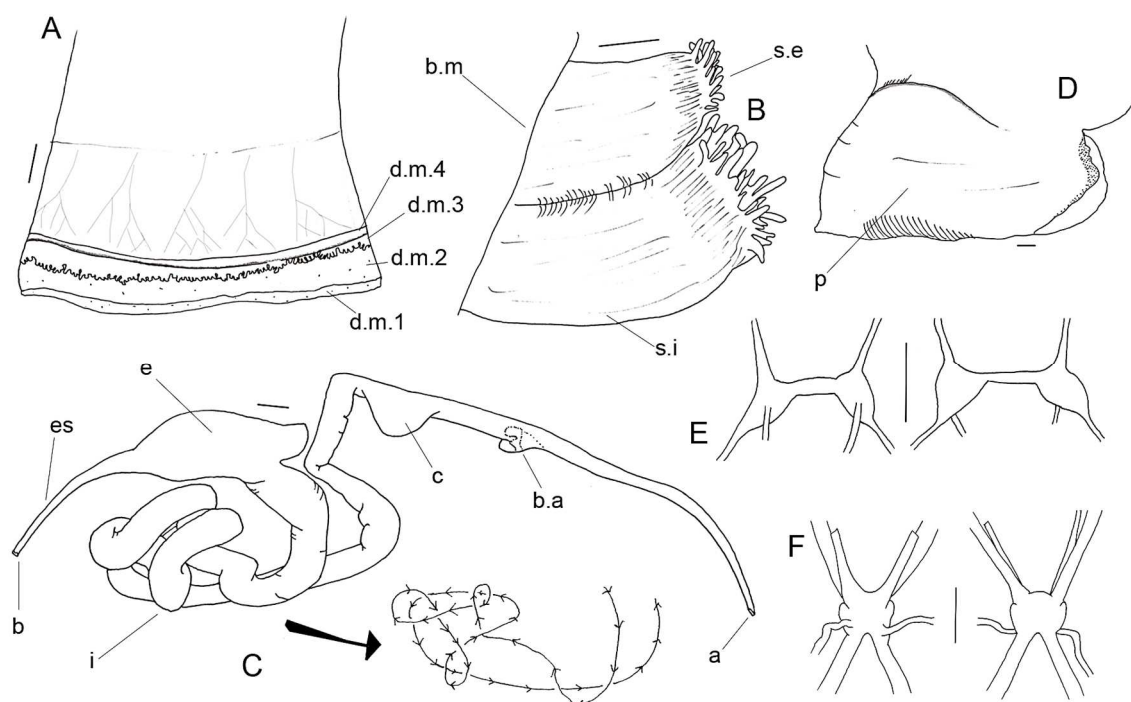


Figura 17 – Anatomia de *Lirophora latillirata*. **A**- manto; **B**- sífões; **C**- sistema digestório; **D**- pé; **E**- gânglio cerebral (vista interna e externa, respectivamente) e **F**- gânglio visceral (vista interna e externa, respectivamente). Escala: 1 mm. Legenda: **d.m.1.** primeira dobra (ou camada) do manto, **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sífão exalante, **s.i.** sífão inalante, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus.

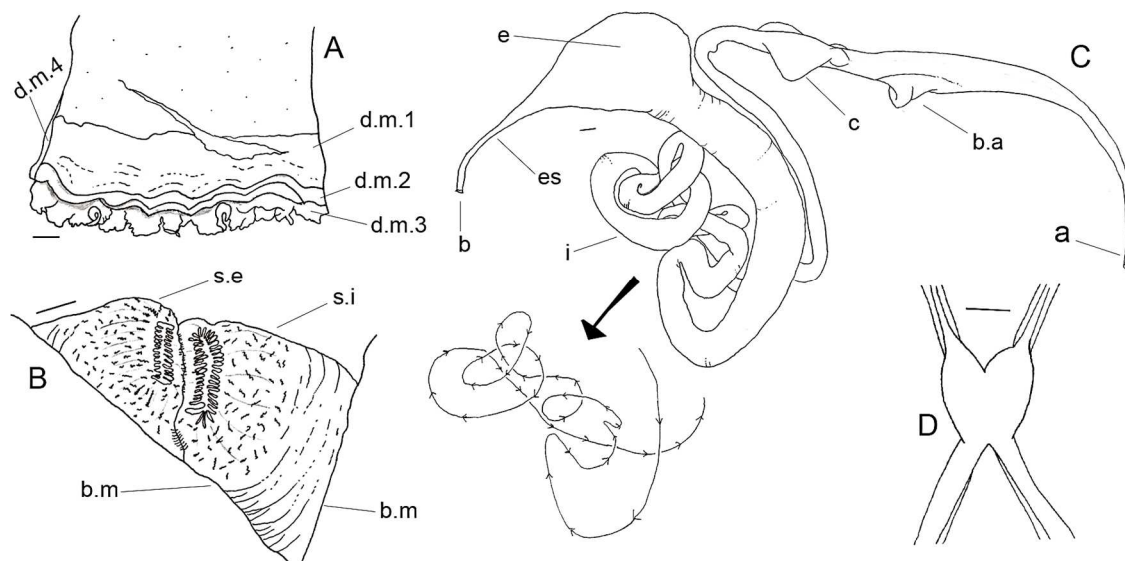


Figura 18 – Anatomia de *Mercenaria campechiensis*. **A**- manto; **B**- sífões; **C**- sistema digestório; **D**- gânglio visceral (vista externa). Escala: 1 mm. Legenda: **d.m.1.** primeira dobra (ou camada) do manto, **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sífão exalante, **s.i.** sífão inalante, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus.

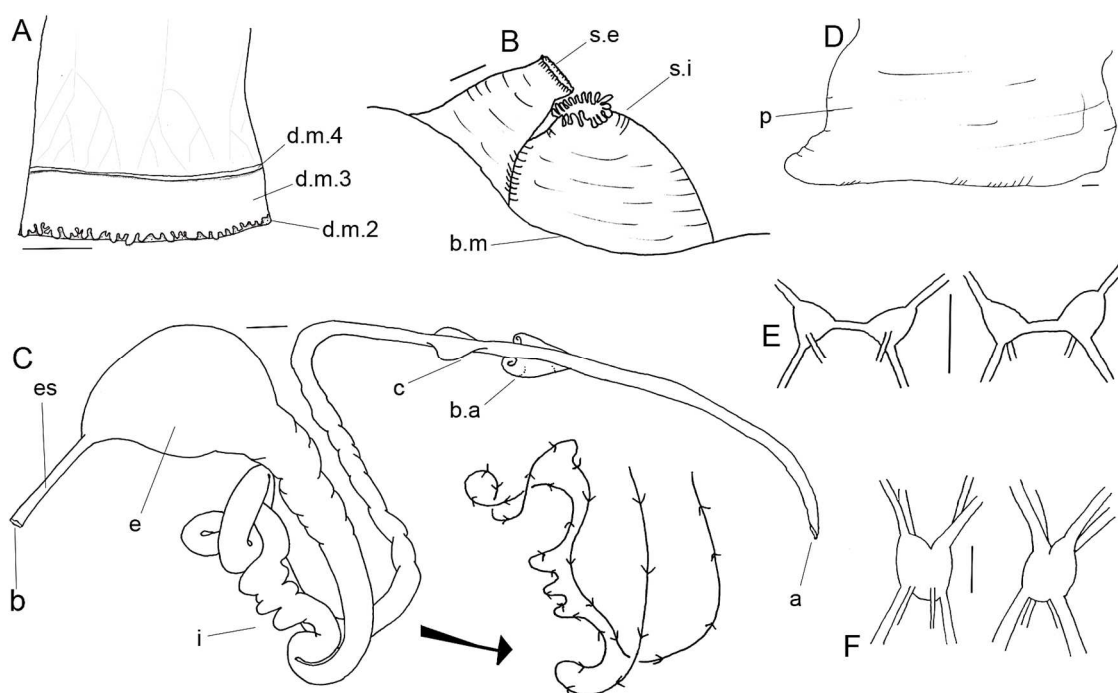


Figura 19 – Anatomia de *Placamen berii*. **A**- manto; **B**- sífões; **C**- sistema digestório; **D**- pé; **E**- gânglio cerebral (vista interna e externa, respectivamente) e **F**- gânglio visceral (vista interna e externa, respectivamente). Escala: 1 mm. Legenda: **d.m.1.** primeira dobra (ou camada) do manto, **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sífão exalante, **s.i.** sífão inalante, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus.

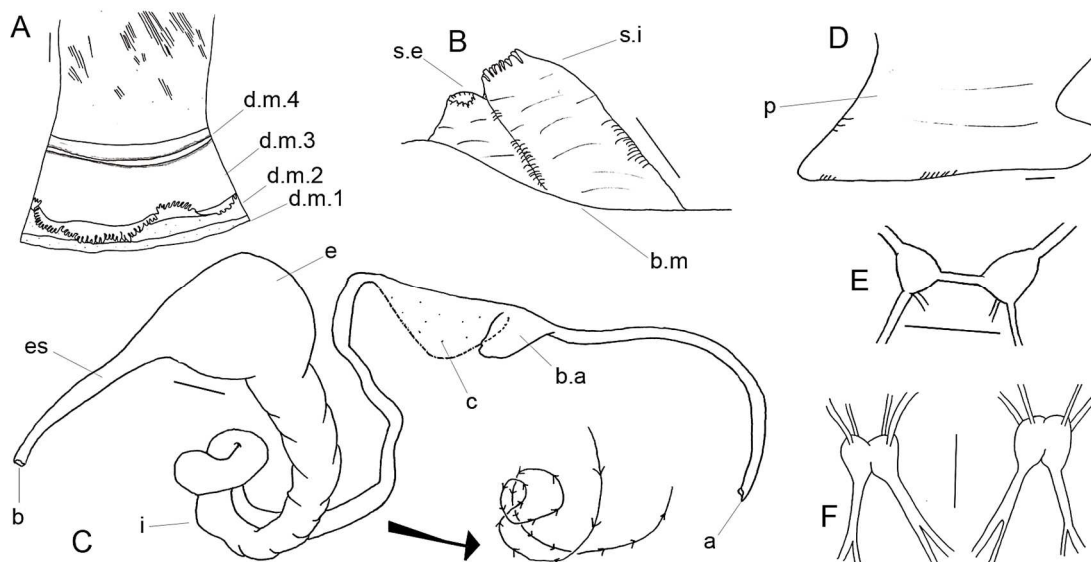


Figura 20 – Anatomia de *Placamen foliaceum*. **A**- manto; **B**- sífões; **C**- sistema digestório; **D**- pé; **E**- gânglio cerebral (vista externa) e **F**- gânglio visceral (vista interna e externa, respectivamente). Escala: 1 mm. Legenda: **d.m.1.** primeira dobra (ou camada) do manto, **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sífão exalante, **s.i.** sífão inalante, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus.

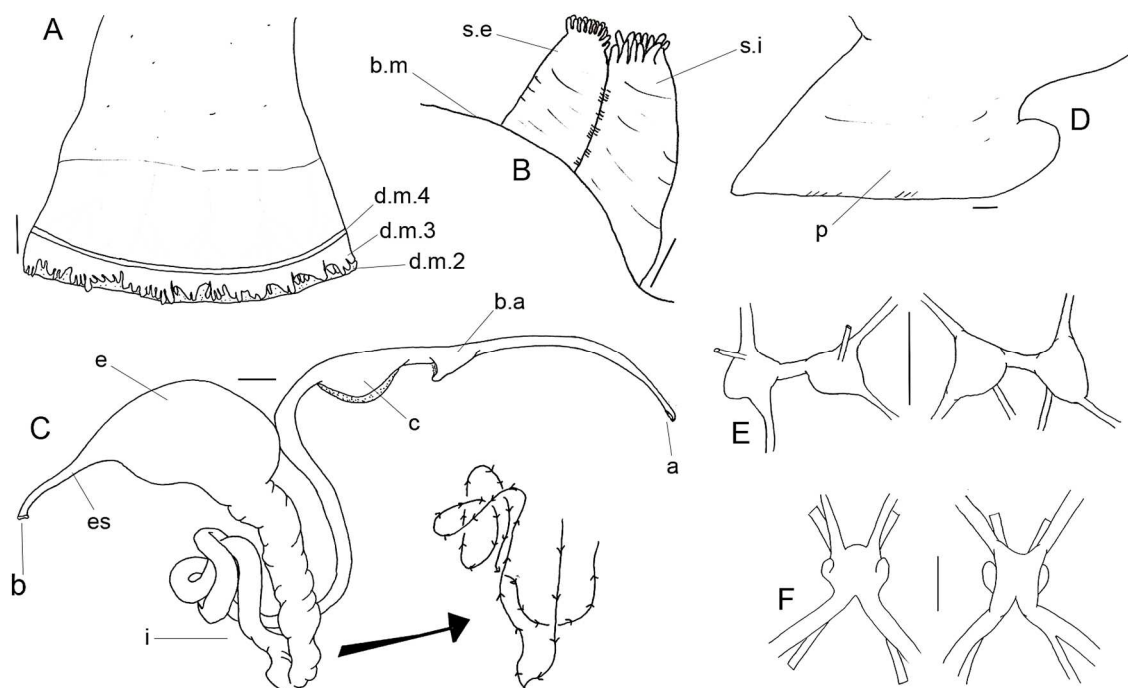


Figura 21 – Anatomia de *Puberella intapurpurea*. **A**- manto; **B**- sífões; **C**- sistema digestório; **D**- pé; **E**- gânglio cerebral (vista interna e externa, respectivamente) e **F**- gânglio visceral (vista interna e externa, respectivamente). Escala: 1 mm. Legenda: **d.m.2.** segunda dobra (ou camada) do manto, **d.m.3.** terceira dobra (ou camada) do manto, **d.m.4.** quarta dobra (ou camada) do manto, **b.m.** borda do manto, **s.e.** sífão exalante, **s.i.** sífão inalante, **p.** pé, **b.** boca, **es.** esôfago, **e.** estômago, **i.** intestino, **c.** coração, **b.a.** bulbo aórtico, **a.** ânus.

4.1.3. Lista de caracteres morfológicos

A lista de caracteres utilizados para análise evolutiva morfológica de Chioninae é apresentada a seguir, onde os caracteres 1 a 25 são de natureza conquiológica (os mesmos listados por Roopnarine, 1996) e os caracteres 26 a 55 foram propostos de acordo com o estudo de anatomia deste trabalho.

VALVA ESQUERDA

1. Profundidade do sinus palial:

0= muito reduzido a ausente; 1= presente, mas pequeno; 2= profundo (final da porção anterior indo até embaixo do dente cardinal posterior); 3= muito profundo (final porção anterior passando embaixo do dente cardinal posterior).

2. Tipo de ornamentação/escultura presente:

0= elementos radiais e concêntricos codominantes; 1= somente elementos concêntricos; 2= elementos radiais sub-obsoletos e concêntricos dominantes; 4= elementos radiais e concêntricos, ambos sub-obsoletos; 5= elementos radiais dominantes e concêntricos sub-obsoletos.

3. Espaçamento dos elementos concêntricos:

0=separados; 1= próximos; 2= separados nos juvenis, mas próximos com o aumento da idade.

4. Desenvolvimento dos elementos concêntricos na porção posterior:

0= alargados na direção ventral; 1= pouco alargados, mas achatados; 2= não alargados.

5. Desenvolvimento dos elementos concêntricos na porção anterior:

0= desenvolvido; 1= sem projeções; 2= pouco desenvolvido.

6. Estrutura dos elementos concêntricos:

0= superfície ventral com costelas radiais separadas; 1= lisos; 2= superfície ventral com costelas radiais próximas; 3= elementos concêntricos presente apenas como linhas cortando os elementos radiais.

7. Porção distal dos elementos concêntricos:

0= ondulada, 1= lisa; 2= lisa e reforçada.

8. Orientação dos elementos concêntricos:

0= estilo “lombada” (step-like) e arredondada; 1= vertical; 2= dobrada.

9. Definição do escudo:

0= escudo não desenvolvido; 1= escudo desenvolvido e delimitado do restante da concha por cumes óbvios (‘quilha’); 2= escudo desenvolvido, mas fracamente quilhado;

10. Largura do dente cardinal anterior:

0= dentição distinta; 1= largo; 2= estreito.

11. Ninfa:

0= ausente; 1= rugosa; 2= lisa

12. Crenulação na margem ventral:

0=larga; 1= fina; 2= intermediária entre 0 e 1, e regular.

13. Escultura/ornamentação na lúnula:

0= lúnula não desenvolvida; 1= numerosos elementos concêntricos; 2= alguns elementos concêntricos; 3=lisa; 4=elementos concêntricos com elementos radiais subdominantes; 5= elementos concêntricos sub-obsoletos e elementos radiais; 6= numerosos elementos radiais.

14. Morfologia do dente cardinal mediano:

0= dentição distinta; 1= bífido; 2= liso; 3= liso, exceto por um sulco dorsoventral.

15. Forma do dente cardinal posterior:

0= dentição distinta; 1= reto; 2= curvado; 3= pouco curvado.

16. Forma da margem da charneira:

0=reta; 1= muito curvada embaixo do dente cardinal anterior; 2= margem pouco curvada, não óbvia; 3= margem curvada, mas não exageradamente como em 1.

VALVA DIREITA

17. Definição do escudo:

0= escudo não desenvolvido; 1=escudo desenvolvido, mas não notavelmente demarcado do restante da concha; 2= escudo desenvolvido e demarcado do restante da concha por quilha.

18. Escultura/ornamentação do escudo:

0= escudo ausente; 1= elementos concêntricos; 2= liso; 3=elementos concêntricos sub-obsolotos.

19. Largura do dente cardinal mediano:

0= denteção distinta; 1= estreito; 2= largo.

20. Condição do dente cardinal mediano:

0= denteção distinta; 1= bífido; 2= com sulco no eixo dorsoventral; 3= liso.

21. Condição do dente cardinal posterior:

0= denteção distinta; 1= bífido; 2= com sulco no eixo dorsoventral; 3= liso.

22. Orientação do sulco na margem posterior:

0= denteção distinta; 1= sulco apenas pela sobreposição da ponta ventral do dente cardinal posterior; 2= sulco distal ao dente cardinal posterior; 3= sulco confinado ao dente cardinal posterior; 4= sulco sobreposto ao dente cardinal posterior significativamente, 5= sulco ausente.

23. Condição dos elementos radiais:

0= proeminentes; 1= ausentes; 2= presente, mas apenas linhas finas tendendo a serem obsolotas.

MORFOLOGIA GERAL DA CONCHA

24. Simetria dos escudos:

0= escudo ausente; 1= simétrico entre as valvas; 2= assimétrico entre as valvas.

25. Desenvolvimento da superfície da valva próximo a margem posterior:

0= escultura/ornamentação e superfície da valva diferencialmente desenvolvida à medida que se aproxima da margem posterior; 1= idêntica ao resto da superfície da valva.

MANTO

26. Tamanho da primeira camada do manto (externa) na região ventral:

0= semelhante as demais; 1= muito curta; 2= pouco desenvolvida; 3= desenvolvida

27. Tamanho da quarta camada do manto (interna) na região ventral:

0= ausente; 1= muito curta; 2= pouco desenvolvida.

28. Terceira camada do manto na região ventral com relação as papilas:

0= semelhante as demais; 1= camada curta e sem papilas; 2= papilas curtas e contínuas; 3= papilas desenvolvidas e contínuas; 4= papilas curtas e formando grupos ou pregas na camada; 5= papilas desenvolvidas e formando grupos ou pregas na camada.

29. Segunda camada do manto na região ventral em relação a camada externa:

0= tamanho semelhante as demais; 1= menor do que a camada externa; 2= tamanho semelhante a camada externa; 3= maior do que a camada externa.

30. Canal ventral de rejeito no manto:

0= ausente; 1= presente.

BRÂNQUIAS E PALPOS LABIAIS

31. Sulco marginal de alimento da demibrânquia interna:

0= ausente ou não visualizado; 1 = presente.

32. Extremidade dos palpos labiais:

0= reta; 1= enrolada.

33. Rugosidades nos palpos labiais;

0= maior número e delicadas; 1= poucas e grosseiras; 2= ausente, palpo liso.

SIFÕES

34. Fusão sifonal:

0= sifão ausente; 1= fusionados até aproximadamente a metade; 2= fusionados até aproximadamente o topo; 3= fusionados até o topo.

35. Tentáculos do sifão inalante:

0= sifão ausente; 1= ausentes; 2= presentes e curtos; 3= presentes e desenvolvidos.

36. Tentáculos no sifão exalante:

0= sifão ausente; 1= ausentes; 2= presentes e curtos; 3= presentes e desenvolvidos.

37. Ramificação nos tentáculos dos sifões:

0= sifão ausente; 1= ausente; 2= presente.

38. Musculatura dos sifões:

0= sifão ausente; 1= robusta; 2= delicada.

SISTEMA DIGESTÓRIO

39. Esôfago:

0= longo; 1= curto.

40. Divisão das alças do intestino:

0= um conjunto; 1= dois conjuntos; 2= três ou mais conjuntos.

41. Voltas do intestino com relação ao estômago:

0= separadas; 1= muito próximas ou encostadas.

42. Complexidade das voltas do intestino na porção proximal ao esôfago:

0= simples (um *looping*); 1= complexas (dois ou mais *loopings*)

43. Voltas no intestino na porção distal ao esôfago:

0= ausente; 1= presente.

SISTEMA MUSCULAR

44. Forma do pé:

0= região anterior bastante afilada; 1= região anterior comprimida; 2=quadrangular.

45. Forma do músculo adutor anterior:

0= arredondado; 1= alongado/elíptico.

46. Forma do músculo adutor posterior:

0= arredondado; 1= alongado/elíptico.

47. Relação entre os músculos adutores:

0= músculo adutor anterior menor do que o músculo adutor posterior; 1= músculo adutor anterior maior do que o músculo adutor posterior; 2= tamanhos semelhantes.

CORAÇÃO E BULBO AÓRTICO

48. Coração:

0= desenvolvido e com musculatura robusta; 1= desenvolvido e com musculatura delicada; 2= pequeno e robusto.

49. Coração com relação ao bulbo aórtico:

0= bulbo aórtico ausente; 1= tamanhos semelhantes ou levemente menor; 2= maior do que o bulbo aórtico.

50. Distância entre o coração e o bulbo aórtico:

0= bulbo aórtico ausente; 1= muito próximos ou encostados; 2= separados.

51. Coração em relação a última dobra do intestino (região dorsal):

0= muito próximo ou encostado; 1 = separado.

52. Formato do bulbo aórtico:

0= bulbo aórtico ausente; 1= extremidade arredondada; 2= extremidade afilada.

SISTEMA NERVOSO

53. Forma do gânglio cerebral (região mediana, sem os conectores):

0= alongado anteroposteriormente; 1= globular.

54. Forma do gânglio visceral (região mediana, sem os conectores):

0= alongado anteroposteriormente; 1= levemente globular.

55. Protuberância lateral no gânglio visceral:

0= ausente ou não visualizado; 1= presente.

4.1.4. Topologia resultante e análise filogenética morfológica

A procura heurística resultou em apenas uma árvore parcimoniosa, com 348 passos e 21 nós foram numerados para melhor entendimento na Figura 22. A figura 23 traz o mapeamento geral dos caracteres estudados. A árvore apresentou IC= 0,35 e IR= 0,49 e os valores de suporte (*bootstrap*) não significativos (por isso não apresentados). Os valores calculados IC e IR para cada caractere, além do número de passos dos mesmos, estão listados na Tabela 2. As séries de transformações dos caracteres apomórficos dos nós indicados encontram-se na Tabela 3.

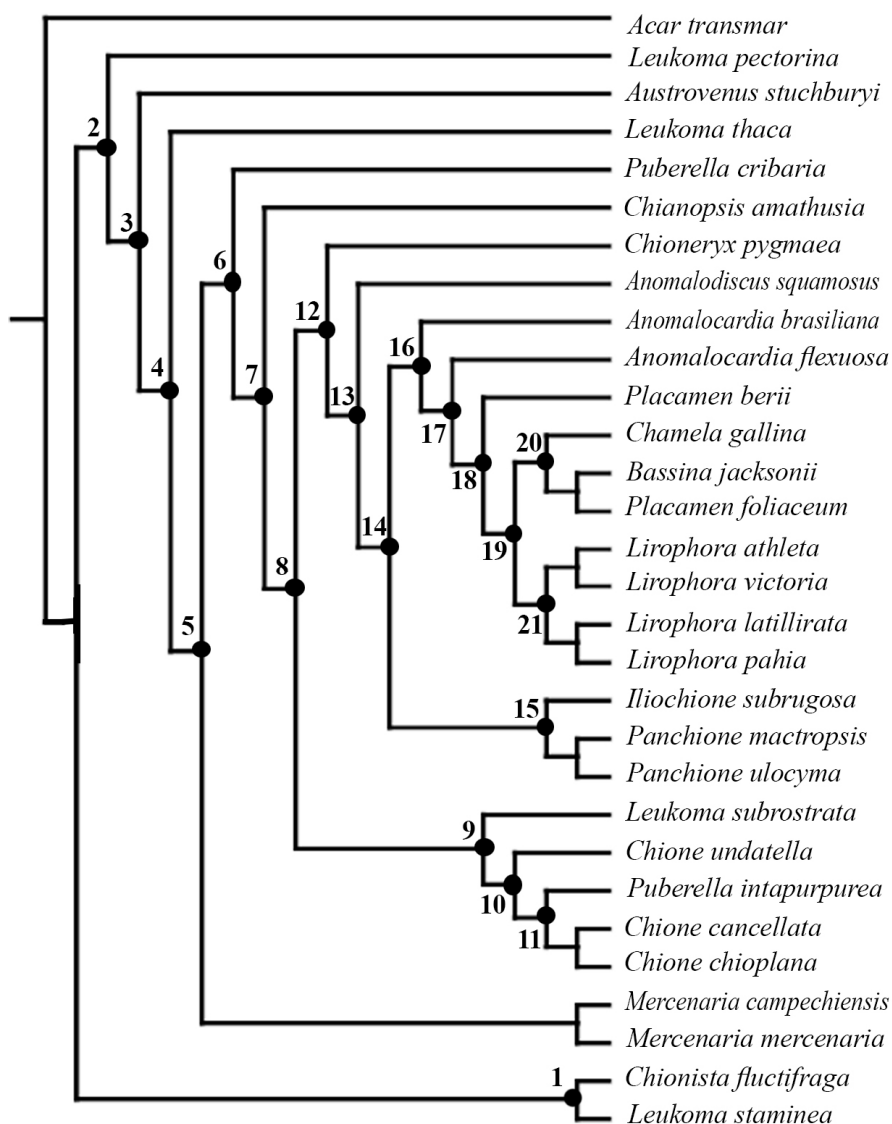


Figura 22 – Árvore mais parcimoniosa baseada em dados morfológicos de espécies de Chioninae (sistemática tradicional), sendo a espécie *Acar transmar* o grupo externo, com comprimento de 348 passos, índice de consistência de 0,35 e índice de retenção de 0,49. Destacam-se 21 nós.

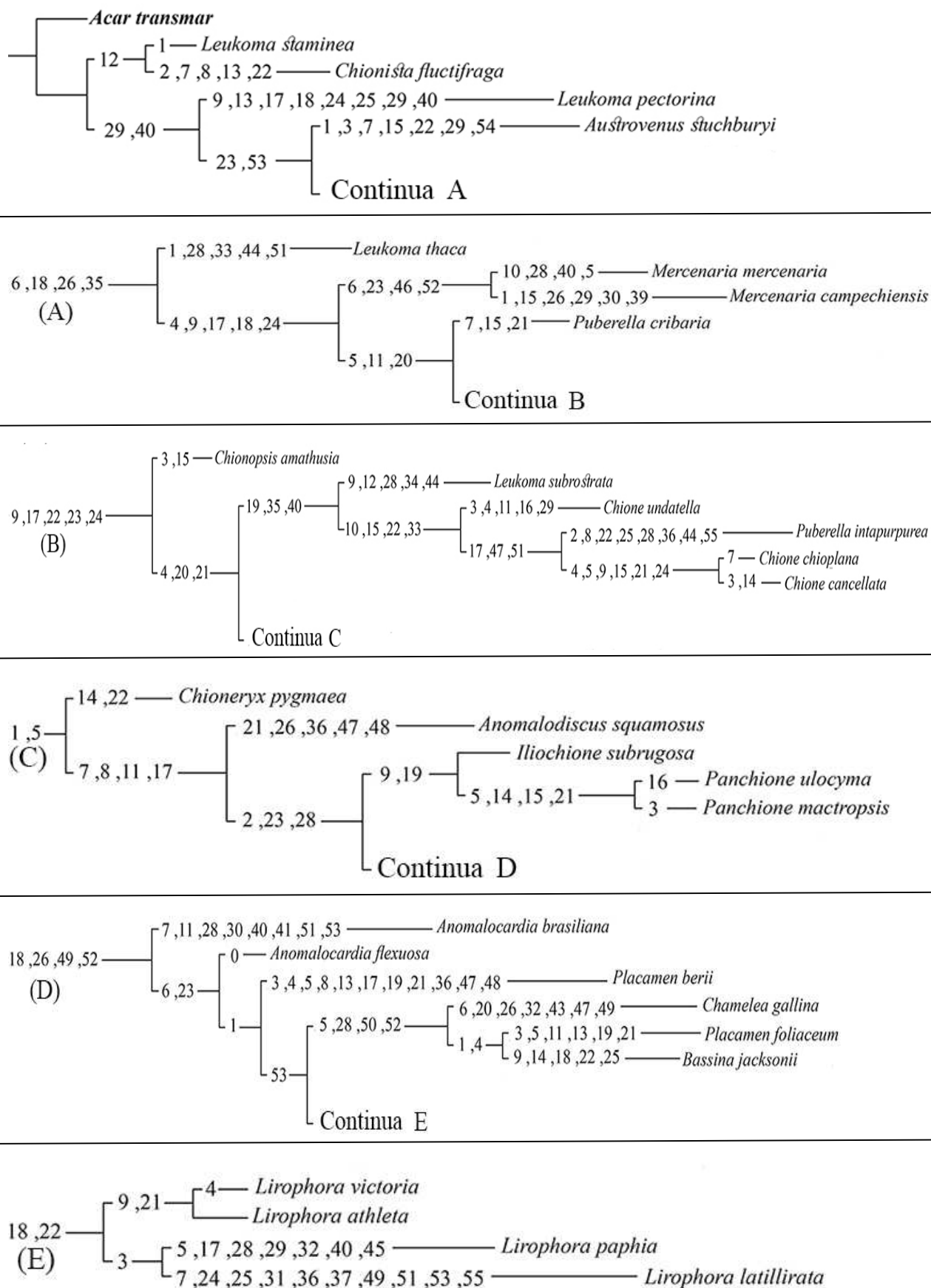


Figura 23 – Mapeamento geral dos caracteres morfológicos analisados nesse estudo, dividido em seis etapas para melhor visualização. A espécie *Acar transmar* é o grupo externo.

Tabela 2 – Número de passos e índices de consistência e retenção para cada caractere estudado (Continua).

Caracteres	Número de Passos	IC	IR
1	11	0,27	0,33
2	7	0,43	0,75
3	8	0,25	0,14
4	9	0,22	0,36
5	9	0,22	0,46
6	3	0,66	0,93
7	8	0,25	0,60
8	7	0,29	0,58
9	8	0,25	0,60
10	3	0,66	0,75
11	8	0,25	0,40
12	4	0,50	0,85
13	12	0,50	0,54
14	7	0,43	0,69
15	10	0,30	0,46
16	14	0,21	0,39
17	9	0,22	0,36
18	9	0,33	0,62
19	6	0,33	0,69
20	3	1	1
21	10	0,30	0,59
22	11	0,45	0,60
23	5	0,40	0,81
24	7	0,29	0,55
25	7	0,14	0,33
26	7	0,43	0,43
27	9	0,33	0,14
28	11	0,45	0,25
29	7	0,43	0,33
30	3	0,33	0,33
31	4	0,25	0
32	7	0,14	0,25
33	4	0,50	0,71
34	10	0,30	0
35	5	0,40	0,57
36	9	0,33	0
37	2	1	0
38	2	1	0
39	5	0,20	0,20
40	7	0,29	0,38
41	3	0,66	0,66
42	2	0,5	0
43	1	1	0
44	8	0,25	0
45	2	0,50	0

Tabela 2 – Número de passos e índices de consistência e retenção para cada caractere estudado (Continuação).

Caracteres	Número de Passos	IC	IR
46	2	0,50	0,5
47	8	0,25	0,14
48	6	0,33	0
49	5	0,40	0,25
50	3	0,66	0,50
51	8	0,25	0,14
52	5	0,40	0,50
53	3	0,33	0,50
54	3	0,33	0,50
55	2	0,50	0

Tabela 3 – Nós e transformações dos caracteres apomórficos

Nós	Transformações dos Caracteres
1	12 (0-2)
2	30 (0-1); 41 (0-2)
3	23* (0-2); 53 (0-1)
4	6* (0-2); 19* (2-1); 26* (3-1); 35* (3-2)
5	4* (2-0); 9* (0-1); 17* (0-1); 18* (0-1); 24* (0-2)
6	5* (1-0); 11* (1-2); 20* (1-2)
7	9* (1-2); 17* (1-2); 22* (1-2); 23* (2-0); 24* (2-1)
8	4* (0-2); 20* (2-3); 21 (1-3)
9	19* (1-2); 35* (2-3); 40 (2-1)
10	10 (2-1); 15 (1-2); 22* (2-3); 33 (0-1)
11	17* (2-1); 47 (0-1); 51 (2-1)
12	1 (2-1); 5* (0-1)
13	7 (0-1); 8 (1-2); 11* (2-1); 17* (2-1)
14	2* (0-2); 23* (0-2); 28* (2-1)
15	9* (2-1); 19* (1-2)
16	18* (2-3); 26* (1-3); 49 (2-1); 52* (2-1)
17	6* (2-1); 23* (2-1)
18	2* (2-1)
19	54 (0-1)
20	5* (1-2); 28* (1-3); 50 (2-1); 52* (1-2)
21	18* (3-2); 22* (2-4)

*Apomorfias homoplásticas.

O cladograma gerado nesta análise não foi suficiente para explicar as relações filogenéticas entre os gêneros analisados. A árvore mais parcimoniosa mostrou-se homoplástica, bem como a grande maioria dos caracteres, como se pode perceber pelos baixos valores de IC e IR. Os caracteres ainda aparecem várias vezes durante a evolução do grupo (Figura 23) e apresentaram uma grande quantidade de

transformações (Tabela 3). Apenas os gêneros *Lirophora* e *Mercenaria* foram monofiléticos.

Dos 55 caracteres analisados, 17 foram informativos nos nós destacados, sendo sete relativos a concha e dez ao estudo de anatomia. O caractere 12 (ornamentação da margem ventral da valva esquerda) sustentou o clado formado pelas espécies *Leukoma staminea* e *Chionista fluctifraga* (nó 1). Os caracteres 30 (canal ventral do rejeito do manto) e 41 (voltas do intestino com relação ao estômago) (nó 2) sustentam todas as demais espécies de Chioninae (sistemática tradicional). O caractere 53 (forma do gânglio cerebral) separou a espécie *Leukoma pectorina* e as espécies do nó 1 das demais espécies (nó 3). O caractere 21 (condição do dente cardinal posterior na valva direita) sustentou o clado em que se separa a espécie *Chionopsis amathusia* (nó 8). O caractere 40 (divisão das alças do intestino) sustentou os cladogramas que unem a espécie *Leukoma subrostrata* com as espécies de *Chione* e *Puberella intapurpurea* (nó 9). Os caracteres 10 (largura do dente cardinal anterior na valva esquerda), 15 (forma do dente posterior da valva esquerda) e 33 (rugosidades dos palpos labiais), no entanto, separam *Leukoma subrostrata* das espécies de *Chione* e *Puberella intapurpurea* (nó 10). Os caracteres 47 (relação entre os músculos adutores) e 51 (relação do coração com a última dobra do intestino na região dorsal) separam a espécie *Chione undatella* das espécies *Chione cancellata* e *Chione chioplana*, bem como de *Puberella intapurpurea* (nó 11). O caractere 1 (profundidade do sinus palial na valva esquerda) sustentou os cladogramas que separam as espécies do nó 9 das espécies presentes no nó 12. Os caracteres 7 (porção distal dos elementos concêntricos da valva esquerda) e 8 (orientação dos elementos concêntricos da valva esquerda) sustentaram os cladogramas que separam *Chioneryx pygmaea* das demais espécies do nó 13. O caractere 49 (coração com relação ao bulbo aórtico) sustentou os cladogramas que separam *Anomalodiscus squamosus* das demais espécies de *Anomalocardia*, *Placamen*, *Chamelea*, *Bassina* e *Lirophora* (nó 16). O caractere 54 (forma do gânglio visceral - região mediana, sem os conectores) sustentou os cladogramas que separam as espécies presente no nó 19 de *Placamen berii*. O caractere 50 (distância entre o coração e o bulbo aórtico) sustentou os cladogramas que separam *Chamelea gallina*, *Bassina jacksonii* e *Placamen foliaceum* das demais espécies (nó 20).

4.2. Filogenia Molecular da Subfamília Chioninae

4.2.1. Topologias resultantes e análise filogenética molecular

Foram obtidas três árvores filogenéticas com topologias relativamente semelhantes para os fragmentos dos genes mitocondriais COI e 16S (Figura 24 e 25) e diferenciada para o gene H3 (Figura 26). As árvores dos fragmentos dos genes COI e 16S apresentaram o grupo externo bem diferenciado da família Veneridae e maior quantidade de nós com valores de suporte acima de 50%. A árvore do fragmento do gene H3, porém, não conseguiu distinguir totalmente o grupo externo da família Veneridae, apresentando poucos ramos com valores de suportes acima de 50%. Desta forma, foram consideradas apenas os dados fornecidos pelas análises dos genes mitocondriais para esclarecimentos das relações dentro de Chioninae e deste com o restante da família.

As topologias indicam a subfamília Chioninae como monofilética, apesar de apresentarem baixos valores de suporte (*bootstrap* < 50%) (Figuras 24 e 25). Observa-se também uma relação muito próxima do grupo com espécies da subfamília Venerinae.

As árvores filogenéticas apresentadas indicam que os gêneros *Anomalodiscus*, *Austrovenus* e *Placamen* não estariam inseridos em Chioninae (como proposto por Keen, 1969) de acordo com a análise dos fragmentos de genes mitocondriais. As árvores indicam a possibilidade de que tais gêneros pertenceriam, de fato, a outra subfamília (Figuras 24 e 25).

O gênero *Chione* apresentou-se monofilético nas topologias resultantes de análises com fragmentos de genes mitocondriais. Assim como o gênero *Chione*, o gênero *Lirophora* mostrou-se monofilético – ambos com alto valor de suporte (Figuras 24 e 25).

Nessas análises de genes mitocondriais foi possível perceber uma forte relação entre as espécies *Humilaria kennerleyi* e *Mercenaria mercenaria*, sendo este último gênero parafilético dentro de Chioninae. O gênero *Leukoma* também aparece como parafilético, cuja espécie *Leukoma jedoensis* apresentou-se formando um grupo com a espécie *Maetra chinensis*, pertencente a subfamília Mactrinae Lamarck, 1809, e *Leukoma metodon* apareceu externo ao grupo Chioninae (Figuras 24 e 25).

As análises dos genes COI e 16S ainda apontam os gêneros *Antigona*, *Eurhomalea* e *Tawera* como pertencente a Chioninae (Figuras 24 e 25). Porém, tal

união apresentou valores de suporte extremamente baixos (menos de 20% – valores não apresentados).

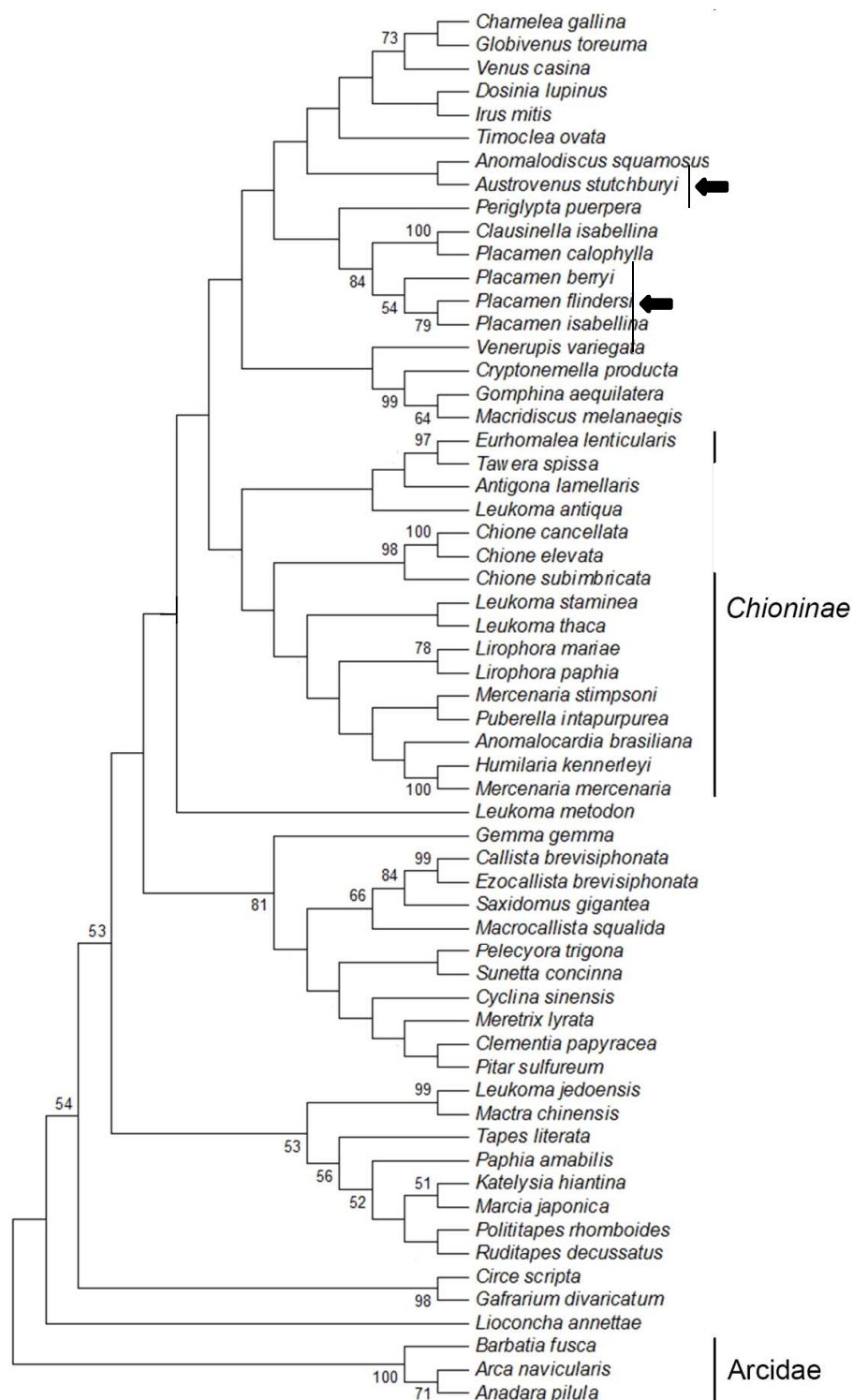


Figura 24– Hipótese filogenética molecular da família Veneridae, baseada em fragmentos de seqüências do gene mitocondrial COI disponíveis no GenBank. Destaque para a subfamília *Chioninae* (sensu Kappner & Bieler, 2006) incluindo *Eurhomalea lenticularis*, *Tawera spissa* e *Antigona lamellaris*; espécies da família Arcidae como grupo externo, e setas indicam as espécies de *Anomalodiscus*, *Austrovenus* e *Placamen* que tradicionalmente eram incluídas em Chioninae. Número nos ramos representam o valor de *bootstrap* para a máxima verossimilhança ($\geq 50\%$).

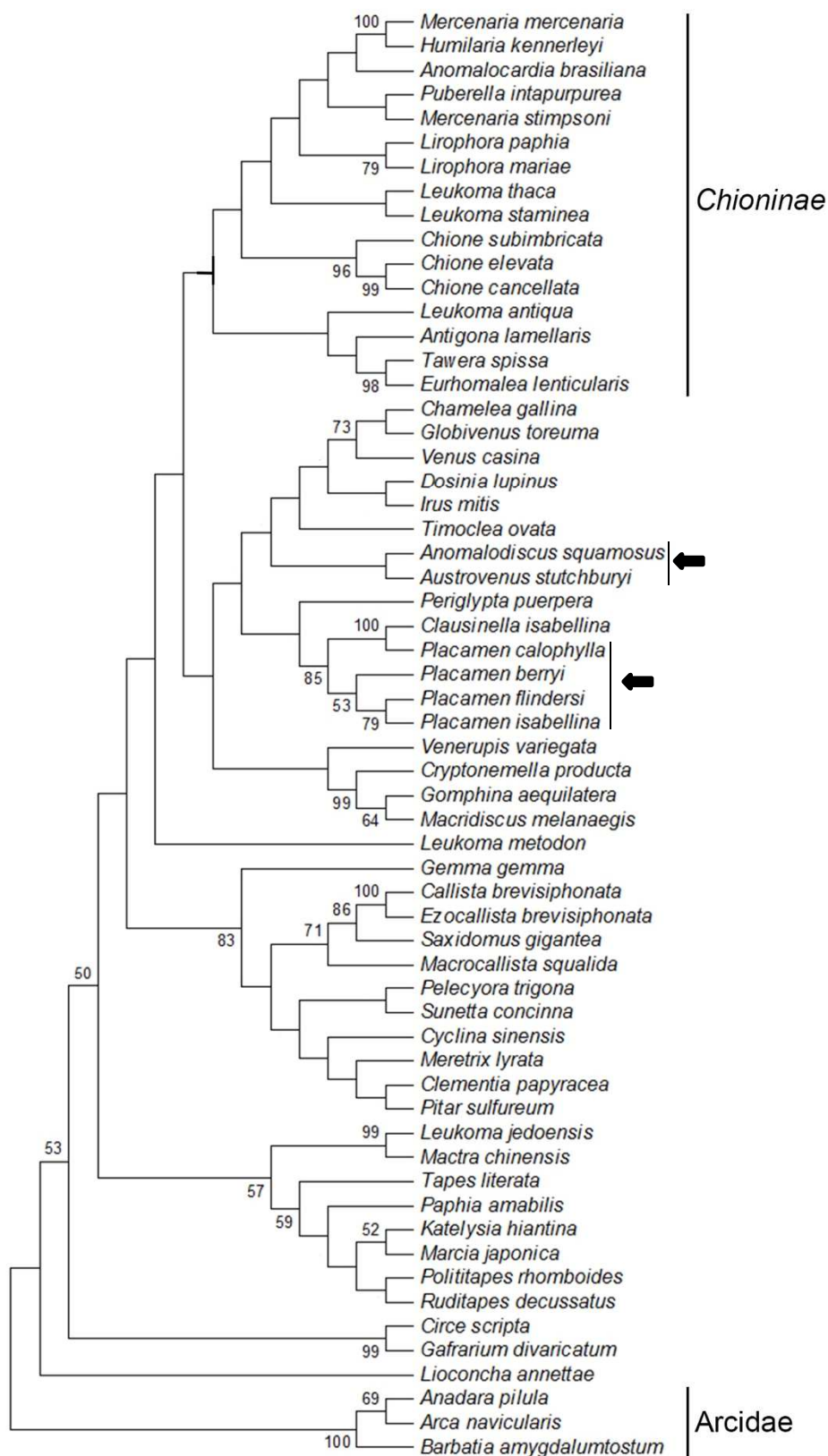


Figura 25 – Hipótese filogenética molecular da família Veneridae, baseada em fragmentos de sequências do gene mitocondrial 16S disponíveis no GenBank. Destaque para a subfamília *Chioninae* (sensu Kappner & Bieler, 2006) incluindo *Eurhomalea lenticularis*, *Tawera spissa* e *Antigona lamellaris*; espécies da família Arcidae como grupo externo, e setas indicam as espécies de *Anomalodiscus*, *Austrovenus* e *Placamen* que tradicionalmente eram incluídas em Chioninae. Número nos ramos representam o valor de *bootstrap* para a máxima verossimilhança ($\geq 50\%$).

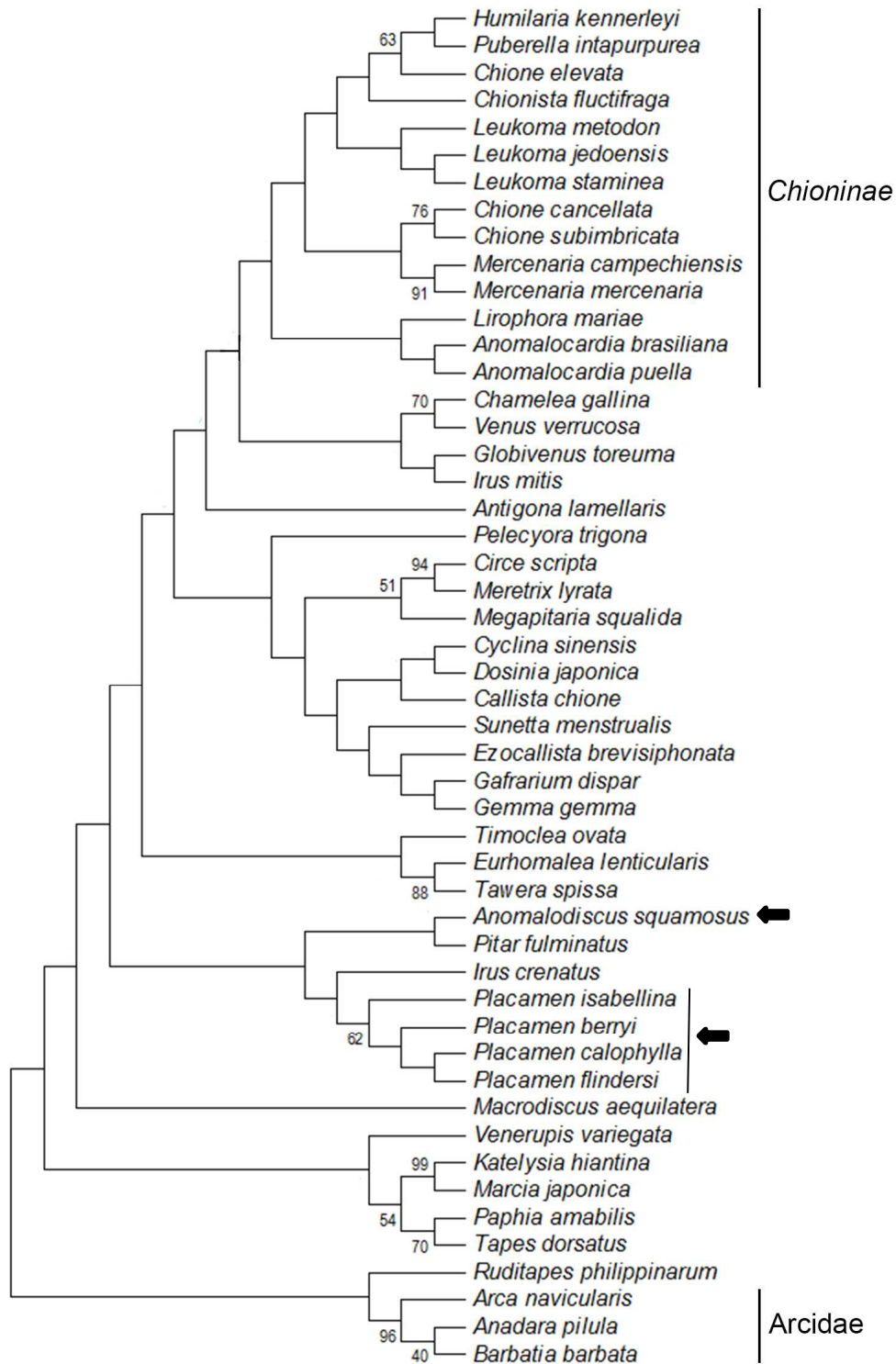


Figura 26 – Hipótese filogenética molecular da família Veneridae, baseada em fragmentos de seqüências do gene mitocondrial H3 disponíveis no GenBank. Destaque para a subfamília *Chioninae* (sensu Kappner & Bieler, 2006), espécies da família Arcidae + *Ruditapes philippinarum* como grupo externo, e setas indicam as espécies de *Austrovenus* e *Placamen* que tradicionalmente eram incluídas em Chioninae. Número nos ramos representam o valor de *bootstrap* para a máxima verossimilhança ($\geq 50\%$).

4.3. Inferências Biogeográficas da Subfamília Chioninae para o Brasil

4.3.1. Composição e padrões de distribuição atuais da subfamília Chioninae do Brasil

Com um total de 84 espécies de venerídeos e 34 gêneros para as regiões analisadas (Brasil, Golfo do México, Caribe, Uruguai e Argentina) (APÊNDICE D), *Chione* (6%) foi o gênero mais representativo pertencente à subfamília Chioninae, seguido de *Leukoma* (5%), *Lirophora* (5%) e *Mercenaria* (5%) (Figura 27). O gênero *Anomalocardia* se destaca por ocorrer nas cinco regiões.

De acordo com o levantamento realizado nesse trabalho, considerando-se a taxonomia atual do grupo, estão registradas para o Brasil 40 espécies de Veneridae, sendo nove pertencentes à Chioninae, classificadas em cinco gêneros. No entanto, Golfo do México e Caribe, segundo levantamento da literatura, apresentaram uma maior riqueza de espécies: 12 e 16, sendo cinco e seis gêneros, respectivamente. Uruguai e Argentina (até Região Magalhânica), por sua vez, uma menor riqueza de espécies, ambas com três espécies e dois gêneros.

A compilação feita no presente estudo aponta uma grande afinidade entre Brasil, Caribe e Golfo do México para as espécies da família Veneridae (das 40 espécies que ocorrem no Brasil, 27 também estão presentes no Caribe e/ou Golfo do México). Cenário similar acontece para subfamília Chioninae, onde das nove espécies registradas para o Brasil, oito também são registradas para o Caribe e seis para o Golfo do México.

A região norte do Brasil, juntamente com Maranhão, Piauí e Rio Grande Sul, apresentaram o menor número de registro de venerídeos em geral. Para a subfamília Chioninae, observamos que o número de espécies no Brasil é homogêneo (Figura 28). Os estados do Amapá e o Rio Grande do Sul apresentaram o menor número de registro de espécies.

Destaca-se também a espécie *Leukoma antiqua* que possui registro tanto para o Atlântico como para o Pacífico Sul. Esta espécie possui registro para o Brasil, sendo o estado do Paraná o limite setentrional.

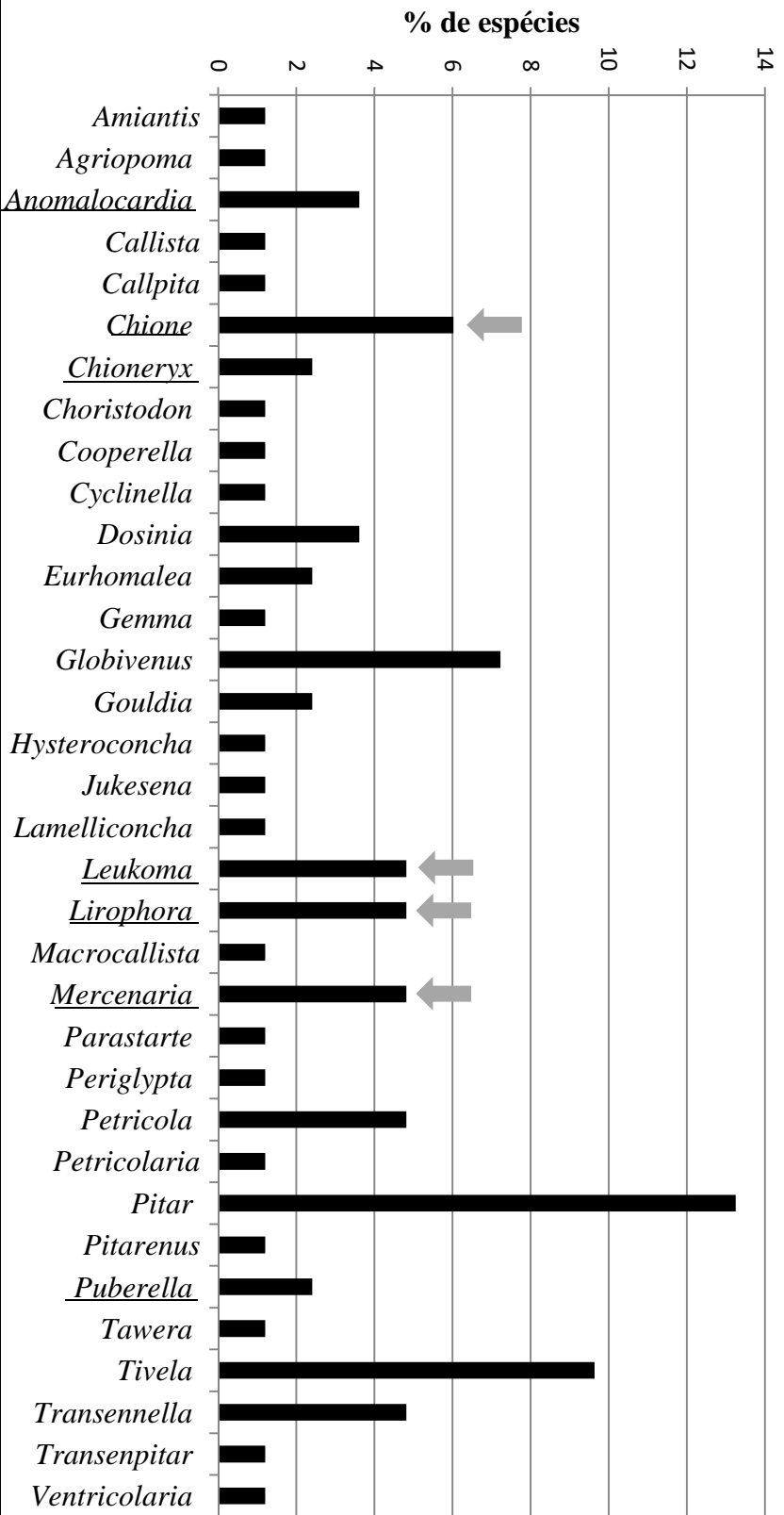


Figura 27– Gráfico da representatividade de gêneros observados na composição de venerídeos de regiões do Atlântico Ocidental (Golfo do México, Caribe, Brasil, Uruguai e Argentina). Legendas: (1) os gêneros da subfamília Chioninae encontram-se sublinhados e (2) as setas indicam os mais representativos.

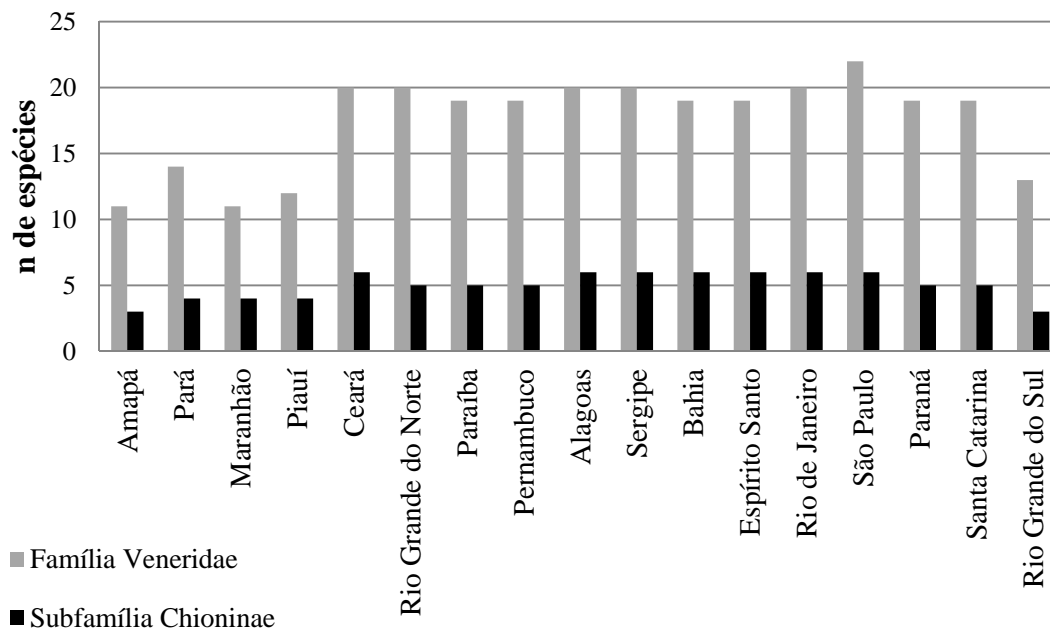


Figura 28 - Gráfico do número de espécies registrados para família Veneridae e subfamília Chioninae nos estados brasileiros.

Classificando as espécies brasileiras em padrões de distribuição latitudinal (Quadro III), observamos que a subfamília Chioninae apresentou apenas os padrões Antilhano Contínuo (56%), Magalhânico (11%) e Coraliano Contínuo (11%) (Figura 29; Quadro III). Para os padrões de distribuição longitudinais, as espécies foram classificadas somente nos padrões Atlântico Ocidental (90%) e Anfiamericano (10%) (Figura 30; Quadro III).

Quadro III - Classificação das espécies brasileiras de Chioninae em padrões de distribuição latitudinal e longitudinal.

Classificação	Espécies
PADRÕES LATITUDINAIS	
Padrão Magalhânico	<i>Leukoma antiqua</i> .
Padrão Antilhano Contínuo	<i>Anomalocardia brasiliana</i> , <i>Leukoma pectorina</i> , <i>Leukoma subrostrata</i> , <i>Lirophora paphia</i> , <i>Puberella crenata</i> .
Padrão Caroliniano Contínuo	<i>Chione cancellata</i> , <i>Lirophora latilirata</i> , <i>Puberella intapurpurea</i> .
PADRÕES LONGITUDINAIS	
Padrão Atlântico Ocidental	<i>Anomalocardia brasiliana</i> , <i>Chione cancellata</i> , <i>Leukoma pectorina</i> , <i>Leukoma subrostrata</i> , <i>Lirophora latilirata</i> , <i>Lirophora paphia</i> , <i>Puberella crenata</i> , <i>Puberella intapurpurea</i> .
Padrão Anfiamericano	<i>Leukoma antiqua</i> .

Padrões de Distribuição Latitudinal dos Chioninae do Brasil

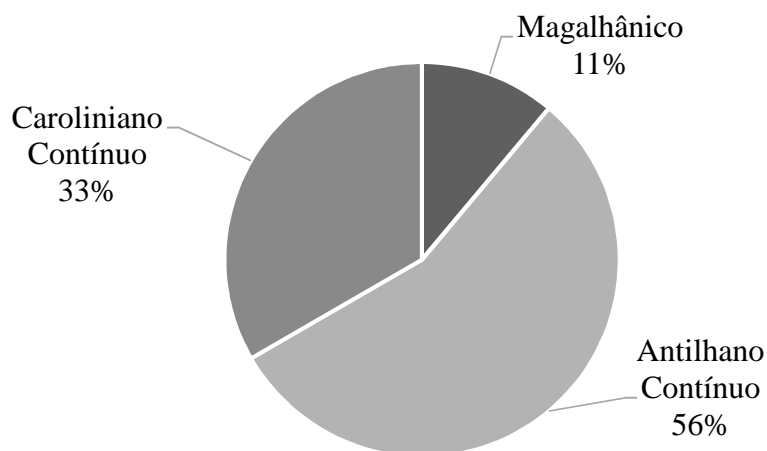


Figura 29 – Gráfico do percentual de espécies da subfamília Chioninae no Brasil, classificados nos Padrões de Distribuição Latitudinal propostos por Melo (1985), modificado por Barroso (2014).

Padrões de Distribuição Longitudinal dos Chioninae do Brasil

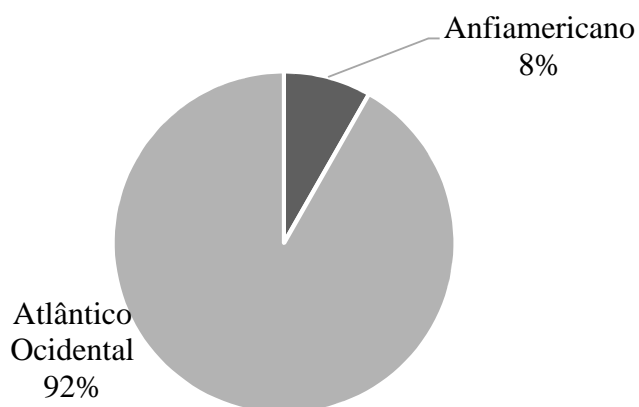


Figura 30 - Gráfico do percentual de espécies da subfamília Chioninae no Brasil, classificados nos Padrões de Distribuição Longitudinal propostos por Melo (1985), modificado por Barroso (2014).

5. DISCUSSÃO

5.1. Morfologia de Chioninae

As espécies analisadas apresentaram características semelhantes, algumas vezes tornando difícil a identificação a nível específico. Características relativas a simetria (equivalves, inequilaterais e infladas lateralmente), umbo (subcentral anterior, prosógiro conservado, pontudo, com prodisoconcha conspícua), superfície interior (lisa e opaca) e denteção (heterodontes com três dentes cardinais) foram constantes em todas as espécies analisadas. Características específicas dos dentes cardinais, como presença de dentes bífidos ou com sulco no eixo dorsoventral, podem auxiliar na determinação das espécies, sendo estas características algumas vezes não indicadas nos compêndios e manuais de identificação mais utilizados para bivalves (e.g. Abbott, 1965; Abbott & Dance, 1982; Coan et al. 2000; Huber, 2010; Rios 1994, 2009)

A coloração da superfície externa apresentou-se bastante variável, não podendo ser utilizada como padrão para identificação a nível específico ou mesmo na caracterização de gêneros e subfamília, corroborando com as observações feitas por Denadai *et al.* (2006). Da mesma forma que a coloração na superfície externa, colorações observadas na superfície interna (totais ou em forma de manchas) podem sofrer variações e se utilizadas para auxiliar nas identificações, deve ser feita com cautela.

Características como ligamento forte, tipos de ornamentação externa e lúnula são responsáveis por incrementar a velocidade de escavação em bivalves (Stanley, 1970; Vermeiji & Dudley, 1985). Neste trabalho, como pode ser observado, não houve uma generalização quanto a presença e ausência de lúnula e escudo para as espécies analisadas. Desta forma, tais características devem ser estudadas de forma mais ampla e detalhada, incluindo mais espécies pertencentes a subfamília Venerinae, devido a constante dúvida na classificação das espécies nestas subfamílias (Coan & Scott, 1997; Coan *et al.*, 2000; Mikkelsen *et al.*, 2006; Huber, 2010). Detalhes das ornamentações externas podem ser utilizados futuramente para compor uma redescrição taxonômica da subfamília.

A ninfa é a região da concha onde a estrutura proteica do ligamento se encontra fixa. A classificação do tipo de ninfa utilizada nesse estudo (lisa ou rugosa) não apresentou uma generalização. Anteriormente, se observamos os resultados do estudo

de Denadai et al. (2006) com venerídeos do litoral de São Paulo, também não é possível apontar uma única forma para a subfamília.

Segundo Kappner e Bieler (2006), a crenulação na margem ventral seria uma das características importantes para definir uma espécie dentro de Chioninae. Apesar das incertezas na classificação de alguns gêneros, todos os espécimes aqui estudados apresentaram crenulação na margem ventral.

Em espécimes de *Chione cancellata*, provenientes do Brasil, Estados Unidos, Panamá e México, foi possível observar variedade de cores e pequenas diferenças na ornamentação dos espécimes. Em nota pessoal, o autor Roopnarine corrobora a mesma observação e levanta o questionamento se de fato seriam a mesma espécie ou estaríamos lidando com um possível complexo de espécies. Dados sobre a anatomia da espécie não foram conclusivos, necessitando de uma maior quantidade de espécimes a serem analisados, incluindo espécimes provenientes de regiões distintas. Segundo Absalão & Roberg (1999), complexo de espécies ou espécies crípticas são aquelas espécies que compartilham de características semelhantes geralmente associados a um habitat ou conjunto de habitats. Desta forma, considerações sobre o que seria necessário para delimitar uma espécie e suas variações, bem como maiores estudos sobre a espécie em si, tanto em aspectos morfológicos e molecular como populacional, são necessários para a resolução desse questionamento.

A anatomia geral aqui observada corrobora com estudos anteriores com espécimes de Chioninae e Venerinae (Narchi, 1972; Jones, 1979; Narchi & Gabrielli, 1980; Guéron & Narchi, 2000; Ebel, 2001; Bieler *et al.*, 2004). Entretanto, devido à pouca quantidade de espécies e espécimes dissecados, não foi possível a delimitação de características determinantes para a separação de espécies pertencentes a Chioninae. O estudo, no entanto, permite acrescentar possíveis características anatômicas gerais para o grupo analisado.

Moluscos bivalves em geral possuem três dobras na borda do manto: a primeira é responsável por secretar camadas da concha, a segunda é sensorial (podendo possuir ou não tentáculos/papilas) e a terceira é muscular e responsável pelo movimento de entrada e saída de água da cavidade do manto (Yonge, 1957). Uma quarta dobra, entretanto, é observada em espécies da superfamília Veneracea (e.g. Hillman & Shuster, 1966; Narchi, 1971; Salas & Gofas, 1998). Neste caso, a terceira dobra assumiria a função sensorial, com pregas e/ou tentáculos/papilas que estariam relacionados a abertura e fechamento do manto para entrada ou saída de partículas maiores (Jones,

1979; Narchi, 1980; Guéron & Narchi, 2000). No entanto, a observação da quarta dobra teve sua exclusividade questionada, pois Simone (1994), em estudo de anatomia de uma espécie do gênero *Anodontites* (Bivalvia: Unionoidea) (bivalve de água doce) encontrou estrutura semelhante, porém distante da borda do manto. Considera-se a quarta dobra do manto, segundo definições de Yonge (1957) e Hillman & Shuster (1966), apenas aquelas próximas a borda do manto. Desta forma, até o momento, apenas em Veneracea foi observada a estrutura nesta conformação. Permanece, no entanto, a dúvida sobre a relação da quarta dobra observada em Veneracea e a quarta dobra observada por Simone (1994) em *Anodontites*.

Estudos apontam que a quarta dobra possui um grande número de diferentes células secretoras de muco, tendo como uma provável função a remoção de partículas estranhas e pseudofezes do manto, podendo seu tamanho variar de acordo com as condições de seu habitat – em geral, são menos proeminentes em ambientes menos turvos e/ou de substrato com menos silte (Hillman & Shuster, 1966; Hillman, 1969; Eble, 2001). Dessa forma, as espécies observadas nesse estudo, presentes em ambientes calmos, corroboram a ideia da quarta dobra muito curta ou curta ser típica de animais de ambientes mais calmos e protegidos.

Em geral, moluscos bivalves apresentam um sulco na margem ventral de sua demibrânquia interna, responsável por levar alimento, proveniente das lamelas, até os palpos labiais (Atkins, 1937; Guéron & Narchi, 2000). Entretanto, algumas vezes esse canal pode não ser observado ou é inconspícuo. Assim, as espécies que não apresentarem o sulco ventral na demibrânquia interna terão o movimento de alimentos em direção aos palpos sem ajuda do sulco alimentar (Marques, 2012). Porém tal fluxo só pode ser observado no animal vivo, sem evidências morfológicas no animal fixado, fato que pode explicar a não observação do sulco em algumas espécies deste estudo.

O presente trabalho observou variações na conformação da extremidade dos palpos labiais bem como as rugosidades presentes, corroborando com Jones (1979). Os palpos labiais são estruturas selecionadoras de partículas, que são em seguida carregadas até a boca. Diferenças em tal estrutura podem estar relacionadas a adaptações ao meio em que as espécies se encontram (águas mais ou menos túrbidas), onde animais suspensívoros tendem a possuir estrutura mais elaborada para seleção de partículas (maiores em tamanho e em número de rugosidades e tipo) (Ansell, 1961; Pohlo, 1982; Marques, 2012). Entretanto, observando os dados obtidos, há espécies, como *Chione cancellata*, típica de ambiente de águas rasas e túrbidas, com poucas

rugosidades nos palpos – o que seria compatível com espécies de águas profundas e menos turbidas, nos permitindo considerar que a dinâmica também estaria influenciando tal característica.

Para as funções de alimentação e trocas gasosas, bivalves filtradores (Eulamellibranchia) possuem como principal estrutura os sífões (Yonge, 1957). Responsáveis pelo fluxo de entrada e saída de água da cavidade do manto, os sífões possuem tentáculos que irão selecionar partículas (principalmente o sífão inalante). Autores apontam que a presença dos tentáculos, além de ter função de seleção, também estariam relacionados a função sensorial (Owen, 1953; Yonge, 1957; Narchi, 1980).

Com relação a fusão dos sífões, o estudo corrobora com observações anteriores, onde espécies da família Veneridae apresentam sífões fusionados (Narchi, 1972; Jones, 1979; Narchi, 1980; Bieler et al., 2004; Mikkelsen et al., 2006). Entretanto, Ansell (1961) considera que espécies que possuem a porção mais distal não fusionada seriam adaptadas a águas mais rasas e turbulentas. Porém, as espécies como *Ilioichione subrugosa* e *Anomalodiscus squamosus* observadas nesse trabalho possuem sífões totalmente fusionados e são encontradas em águas rasas. Assim, a turbulência do local e outras estruturas presentes no sífão – e se este é fusionado ou não – devem estar ligadas ao controle de fluxo e partículas (como membranas na região basal, observadas no trabalho de Jones, 1979, e Guéron & Narchi, 2000).

O sistema digestório em geral, bem como o sistema muscular, apresentou padrão semelhante em todas as espécies de Chioninae estudadas tanto no presente trabalho como em estudos anteriores (Narchi, 1972; Jones, 1979; Narchi & Gabrielli, 1980; Guéron & Narchi, 2000; Eble, 2001). Foram observadas, no entanto, pequenas diferenças entre as espécies, indicando possíveis adaptações ao meio.

Estudos mais antigos com bivalves indicavam o intestino apenas como “órgão transportador” de fezes, informação essa desmentida em estudos posteriores que demonstraram o intestino participando também dos processos de digestão e absorção, principalmente nas porções anteriores ao reto (Purchon, 1983). Assim, observando que as espécies desse estudo apresentaram intestino com várias voltas e padrões de voltas complexos, sugere-se que sua conformação estaria ligada ainda ao processo de digestão, necessitando de um percurso maior para aumentar a eficiência de absorção de nutrientes. Logo, quanto maior a complexidade do intestino, maior seria a digestão e absorção.

Em geral o coração das espécies estudadas, até o presente momento, apresentou o mesmo padrão: um ventrículo simples e duas aurículas (laterais e delicadas) que atuam como válvulas, prevenindo o retorno do fluxo sanguíneo (Narchi, 1972; Jones, 1979; Narchi & Gabrielli, 1980; Guéron & Narchi, 2000; Eble, 2001). Assim como o coração, foi observada sempre a presença de bulbo aórtico. O bulbo aórtico tem como função prevenir a ruptura do coração quando os sífões e pé são retraídos rapidamente e a linfa necessita voltar para a aorta posterior (Eble, 2001; Mikkelsen *et al.*, 2006). Talvez o tamanho do bulbo aórtico esteja relacionado com o desempenho desta função e o tamanho do animal. Deaton *et al.* (2001) também apontam o bulbo aórtico como possível regulador da entrada e saída hemolinfa da aorta anterior e posterior para o ventrículo em situações normais.

O sistema nervoso principal dos venerídeos é formado por três pares de gânglios: cerebral, em geral próximo ao músculo retrator pedal anterior; visceral, localizado na região anterior do músculo adutor posterior; e o pedioso, na região anteroventral distal a porção mediana do intestino, enervando o pé (Jones, 1979; Mikkelsen, 2006). Em geral, os gânglios observados no presente estudo corroboram dados de estudos anteriores (Jones, 1979; Eble, 2001; Bieler *et al.*, 2004; Mikkelsen *et al.*, 2006), sendo o gânglio cerebral de formato globular, separado em duas partes, interligadas por conectores, e o gânglio visceral alongado, unido, maior do que o cerebral. Entretanto, foi possível observar protuberância lateral no gânglio visceral de duas espécies: *Lirophora latillirata* e *Puberella intapurpurea*. Estrutura semelhante, muitas vezes mais desenvolvida, também foi observada em outros bivalves, como espécies da família Tellinidae e Spondylidae, possivelmente associadas a um aumento de complexidade do sistema nervoso (Simone & Wilkinson, 2008; Marques, 2012; Simone *et al.*, 2015).

5.2. Filogenia morfológica e molecular de Chioninae

De acordo com o mapeamento geral morfológico feito nesse estudo, não deixou claro quais características podem ser utilizadas para diferenciar gêneros dentro de Chioninae. É necessário, portanto, maiores análises e adição de mais espécies como grupo externo.

Trabalhos como o de Simone & Chichvarkhin (2004) e Marques (2012), em que mostram uma filogenia morfológica robusta de uma família de Bivalvia, só são possíveis devido ao maior número de sinapomorfias e baixo número de homoplasias e

autapomorfias, bem como uma boa taxonomia do grupo. Homoplasias dificultam análises evolutivas por ou fornecerem aspectos de similaridades que não são resultado de uma origem evolutiva em comum ou por esconder a similaridade. Esse estudo, no entanto, apesar de não esclarecer as relações entre os gêneros e delimitações morfológicas de Chioninae, colaborou no entendimento do grupo além do viés molecular.

Roopnarine (1996), através de análises baseadas em caracteres apenas conquiológicos, conseguiu demonstrar que o gênero *Chione*, como definido até aquele momento, era parafilético. Seus dados foram suficientes para esclarecer algumas relações internas nesse gênero, sugerindo na época a elevação de subgêneros a gêneros. Porém, esses caracteres quando utilizados nesse estudo, acrescidos de caracteres de anatomia e uma maior quantidade de espécies, não foram suficientes para explicar as relações entre gêneros do grupo como todo, demonstrando ou uma grande complexidade na evolução morfológica ou uma problemática na taxonomia no grupo.

Ainda é grande a dificuldade de uma delimitação morfológica dessas subfamílias, principalmente quando se tem apenas conchas (Coan & Scott, 1997; Coan *et al.*, 2000; Mikkelsen *et al.*, 2006; Huber, 2010). Kappner & Bieler (2006) ao apresentarem as características ‘ausência do dente lateral anterior, crenulação na margem ventral e fusão do sifão’ para Chioninae, também mostram que essas mesmas características também podem ser observadas em outras subfamílias, inclusive Venerinae. Os caracteres morfológicos analisados nesse estudo apesar de não serem suficientes para delimitá-la como monofilética com os gêneros apontados por Kappner & Bieler (2006), contribui com informações relacionadas a morfologia (conquiológica e de anatomia) da subfamília Chioninae, além da ampliação de dados morfológicos usados na análise filogenética.

As árvores provenientes da filogenia molecular apresentaram-se mais robusta do que a da análise morfológica, mas não de forma suficiente para entender a subfamília por completo. A árvore do gene nuclear H3 foi pouco robusta, fato também observado por Cheng *et al.* (2011) em sua análise. Tal gene nuclear foi outras vezes úteis em análises filogenéticas com a família (e.g. Mikkelsen *et al.*, 2006; Kappner & Bieler, 2006). Assim, tais resultados para H3 foram possivelmente situações pontuais, onde análises com outros modelos evolutivos, mais espécies e sequências diferentes possam ser úteis nas análises filogenéticas para a família Veneridae e suas subfamílias. Os genes mitocondriais COI e 16S tiveram melhor resolução, assim como em outros

resultados de filogenias moleculares na literatura (Canapa *et al.*, 2003; Giribet & Wheeler, 2002; Kappner & Bieler, 2006; Mikkelsen *et al.*, 2006; Bouchet *et al.*, 2010; Cheng *et al.*, 2011).

O estudo corrobora que a subfamília Chioninae é monofilética e distinta de Venerinae (Kappner & Bieler, 2006; Mikkelsen *et al.*, 2006; Bouchet *et al.*, 2010; Cheng *et al.*, 2011). Apesar de compreensível a preocupação dos cientistas quanto as subdivisões da família Veneridae e em destaque essas duas subfamílias (Chioninae e Venerinae), esse estudo vem fortalecer a hipótese de Chioninae como grupo filogenético natural necessitando de mais estudos para o entendimento de suas relações internas, bem como delimitação morfológica.

As relações internas em Chioninae, no entanto, são mais complicadas de serem compreendidas. Com base na análise morfológica (com resultados bastantes homoplásicos) e as observações moleculares realizada nesse estudo, é possível que a sua evolução tenha sido complexa. Sugere-se os gêneros *Anomalodiscus*, *Austrovenus* e *Placamen*, quando observado a análise molecular, não sejam pertencentes a subfamília, porém tal informação ainda é questionável devido seus baixos valores de suporte e suas relações na árvore morfológica.

Os gêneros *Chione* e *Lirophora* apresentaram-se monofiléticos e corroboram com trabalhos anteriores baseados em dados moleculares (Kappner & Bieler, 2006; Mikkelsen *et al.*, 2006; Cheng *et al.*, 2011). O gênero *Lirophora* parece bem estabelecido, sendo sustentado pela congruência entre os resultados morfológicos e moleculares. Porém, o gênero *Chione* como não monofilético na análise morfológica, observado nesse estudo, também pode ser observado nos estudos morfológicos de Mikkelsen *et al.*, 2006. Nesse encontram-se duas árvores morfológicas: 1) 23 caracteres, *Chione* monofilético e 2) 31 caracteres, gênero em uma politomia. A não congruência entre esses dados morfológicos e moleculares pode indicar convergências, reversões ou paralelismos morfológicos dentro do grupo, havendo a necessidade, assim, de se explorar uma maior quantidade de características (informativas) e espécies no gênero.

A não monofilia dos gêneros *Leukoma* e *Mercenaria* (este apenas na análise molecular) e a inclusão na subfamília de gêneros demonstrados anteriormente dentro de Venerinae também são questionáveis. Análises anteriores com maiores valores de suporte (Kappner & Bieler, 2006; Mikkelsen *et al.*, 2006; Cheng *et al.*, 2011) juntamente com os baixos valores de suporte e a quantidade de espécies desses gêneros analisadas neste estudo influenciam para que não seja sugerida uma relação destes com

os demais gêneros. Pulsednik & Serb (2008) e Cheng *et al.* (2011) demonstram em seus trabalhos de filogenia molecular que há uma diferença de padrões e maiores valores de suporte nos estudos quando se incrementa a quantidade de espécies analisadas. Assim, resultados aqui encontrados, incluindo a incongruência entre os dados morfológicos e moleculares, devem ser considerados como fonte de dúvida na delimitação dos gêneros de Venerinae proposta por Kappner & Bieler (2006).

Esse trabalho reafirma os gêneros *Anomalocardia*, *Chione*, *Humilaria*, *Leukoma*, *Lirophora*, *Mercenaria* e *Puberella* classificados como Chioninae, e aponta também os gêneros *Antigona*, *Eurhomalea* e *Tawera* como pertencente a Chioninae. Esclarecimentos sobre a posição destes três últimos gêneros, apontados por Kappner & Bieler (2006) como Venerinae, e uma possível inclusão dos gêneros *Bassina*, *Chioneryx*, *Iliochione*, *Irursella* e *Panchione* ainda devem ser avaliadas juntamente com a delimitação do grupo. As sugestões evolutivas aqui apontadas ainda podem ser corroboradas, terem seus valores de suporte aumentados quando outros estudos forem realizados.

5.3. Inferências Biogeográficas de Chioninae

Conhecidamente região Caribenha é considerada como Centro de Especiação em discussões sobre *hotspots* de diversidade, produzindo e exportando espécies, podendo também acumular espécies oriundas de áreas periféricas – um processo chamado ‘*biodiversity feedback*’, onde ambos, *hotspots* e áreas periféricas, seriam beneficiados (Bowen *et al.*, 2013). Assim, a costa brasileira, uma área periférica ao Caribe, seria beneficiada por tal *feedback* na sua riqueza de espécies. Se observamos os dados a nível de gênero, entretanto, percebemos que apesar do Caribe possuir uma maior diversidade de espécies, ambos apresentaram números parecidos de diversidade de gênero. O Brasil possui uma área costeira de aproximadamente de 9.200Km, com um conjunto variado de ambientes, refletindo mudanças climáticas e do nível do mar (Dominguez, 2006). Assim, apresentar regiões tipicamente tropicais e subtropicais estaria contribuindo para a manutenção da riqueza de gêneros da subfamília no país.

Os resultados dão suporte a Regra de Rapoport (Stevens, 1989), corroborando os resultados encontrados anteriormente por Fortes & Absalão (2004) para moluscos marinhos das Américas. Brown (2014) para explicar o porquê de os trópicos possuírem maior número de espécies aponta a necessidade de entender melhor como acontecimentos históricos e as condições ambientais afetam a dinâmica dos processos

ecológicos e evolutivos, bem como na manutenção dos constantes estoques de biodiversidade. Para tal, o autor sugere a observação de fósseis, reconstruções filogenéticas, teorias metabólicas, dentre outras.

As similaridades entre Caribe e Brasil, de fato, ainda necessitam cautela. Devido à grande instabilidade taxonômica presente em Bivalvia, se faz importante uma revisão detalhada das espécies, comparando exemplares das mais diversas regiões, para que possa definir se as espécies que ocorrem em ambas as regiões são realmente iguais.

A menor quantidade de espécies registradas nos estados do Amapá, Pará, Maranhão, Piauí e Rio Grande do Sul, pode ser explicada por: (1) o número de espécies está subestimado devido ao menor número de estudos na região norte do Brasil – problema este também constatado por Simone (2003) e Amaral *et al.* (2005) para o filo. Para solucionar tal impasse seriam necessários maiores estudos nas áreas, tanto de levantamento faunísticos como ecológicos da família para avaliar o número de espécies bem como a influência de fatores abióticos nas mesmas. E (2), no caso do Rio Grande do Sul por se encontrar numa região temperada, com temperaturas mais baixas, e a subfamília ser típica da América tropical.

A maioria das espécies brasileiras de Chioninae, de acordo com as classificações nos padrões de distribuição latitudinal e longitudinal, estão distribuídas pelo Atlântico. Roopnarine (1996, 1997), em estudos com *Chione*, observou que o gênero teve origem no Atlântico tropical e se diversificou e dispersou para o Pacífico antes do fechamento do Istmo do Panamá. Semelhantemente aos estudos com *Chione*, as espécies do Brasil aqui analisadas apresentaram-se típicas do Atlântico, podendo este dado ser mais uma evidência para o surgimento e dispersão da subfamília.

A espécie Anfiamericana é distribuída somente na região sul do continente, exemplificando assim a gama adaptativa da subfamília, não ficando esta restrita a região tropical. Como exemplo de poder adaptativo, a espécie *Mercenaria mercenaria*, bastante conhecida, originalmente distribuída da Flórida até a costa do Golfo dos Estados Unidos, é típica de águas rasas e protegidas (e.g. baías) (Abbott, 1954). Atualmente, possui além de outros registros para o Atlântico (desde a zona boreal até o Norte do Caribe), registros para Califórnia (Pacífico), Inglaterra e França (Abbott, 1954; Chew, 2001; Huber, 2010). De fato, devido sua grande importância comercial, a espécie foi introduzida nestas regiões, onde segundo Chew (2001) não há dúvidas de que pode ser encontrada em várias outras. A manutenção da espécie em outras regiões se deve,

provavelmente, a fácil adaptação ao clima (temperaturas variando de 2°C a 28°C) e salinidade (17 a 32) (Castagna & Chanley, 1973).

Acredita-se que extremo sul do continente americano tenha influência de águas subantárticas, onde as temperaturas das águas variam de 4°C a 13°C durante o ano, estendendo-se ao Oceano Pacífico via Região Magalhânica (Melo, 1985; Gordillo *et al.*, 2011). Esta região é uma área em forma de 'U', caracterizada por um sistema irregular de ilhas e condições adversas, onde a coluna de água é fortemente estratificada, da superfície a profundidade de 50m, variando salinidade e temperatura. Esta região faz conexão entre os oceanos Atlântico e Pacífico, através do Estreito de Magalhães (Tierra del Fuego), bem como pelo Canal de Beagle (Gordillo *et al.*, 2011) (Figura 30). Durante a glaciação, a fauna bentônica presente na região foi extinta, onde a recolonização e expansão da biota só ocorreu após o fim da última glaciação, de forma gradativa à medida que havia o descongelamento da área (Gordillo *et al.*, 2005, 2006; Kilian *et al.*, 2007).

Segundo Jablonski (1987), o alcance geográfico de uma espécie é determinado por uma complexa interação de fatores intrínsecos e extrínsecos, como a dispersão larval. A dispersão das larvas de invertebrados sésseis, ou um com pouca mobilidade, como os moluscos bivalves marinhos, possuem relevante importância na distribuição do espacial e temporal, bem como genética de população e biogeografia destes organismos (Kinlan & Gaines, 2003). Em Veneridae, apesar da escassez de trabalhos sobre os estágios iniciais das larvas (Carriker, 2001), estes apresentam em geral desenvolvimento larval planctônico, sofrendo metamorfose no substrato (ver D'assaro, 1967; LaBarbera & Chanley, 1970; Carriker, 2001; Boehs *et al.*, 2008; Luz & Boehs, 2011). A presença deste tipo de desenvolvimento larval promove uma maior dispersão do bivalve, influenciada, por exemplo, pelas correntes oceânicas e costeiras.

Ainda com relação à dispersão larval, as espécies anfiamericanas estariam expostas a um largo espectro de pressões ambientais presentes da Região Magalhânica. Para *Tawera elliptica*, por exemplo, sugeriu-se que diferenças observadas entre espécimes dos dois oceanos podem estar associadas à rota de dispersão (possivelmente do Pacífico para o Atlântico Sul) e as condições ambientais locais (Gordillo *et al.*, 2011).

Salinidade e temperatura são os fatores mais limitantes na distribuição de moluscos bivalves (Stanley, 1970). Para esses organismos, por exemplo, a calcificação pode ser um custo metabólico variando sistematicamente com a temperatura (Clarke,

1993). Entretanto, são necessários maiores estudos que demonstrem a influência abiótica para a dispersão desse grupo, dado que observando a distribuição atual de algumas espécies aponta para uma grande adaptabilidade a varrições de temperatura e salinidade, como foi o caso, neste estudo, da espécie *Anomalocardia brasiliiana*.

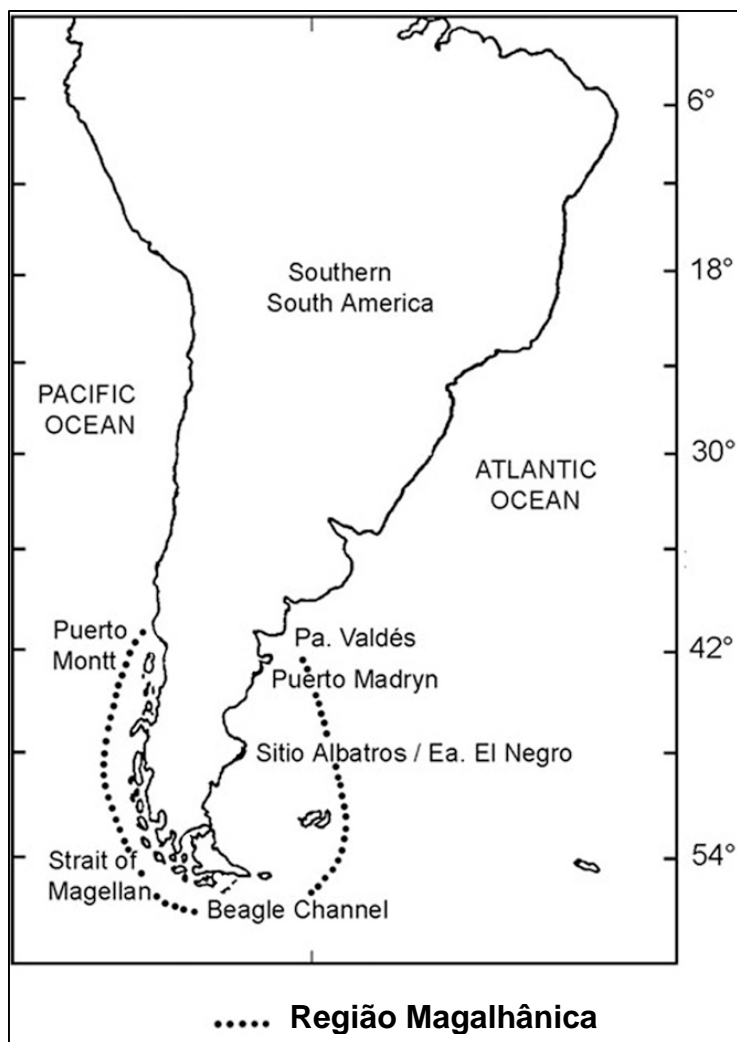


Figura 30– Mapa destacando a Região Magalhânica (*Magellan Region*) ao sul do continente americano (linha pontilhada). A região vai desde a península de Valdés, na Argentina, até Puerto Montt, no Chile. Fonte: Adaptado de Gordillo *et al.* (2011).

6. CONCLUSÕES

- Caracterizações conquiológicas e anatomia do presente estudo são importantes para diversas outras áreas biológicas, devido a necessidade de identificações corretas de espécimes.
- A árvore da análise filogenética morfológica não foi robusta o suficiente para explicar sua "monofilia" e organizações internas.
- As árvores das análises de filogenia molecular apresentaram uma melhor resolução, cujos genes mitocondriais COI e 16S foram mais informativos do que o gene nuclear H3.
- As relações internas em Chioninae se mostraram complicadas e as análises realizadas no presente estudo não foram suficiente para esclarecê-las por completo.
- Com relação aos dados biogeográficos: o presente estudo propõe possíveis padrões de distribuição da subfamília na costa brasileira.
- Destaca-se a necessidade de se conhecer sobre o habitat e batimetria na qual as espécies do grupo vivem para estudos de biogeografia.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abbott, R.T. 1954. *American Seashells*. D. Van Nostrand Company, Inc., Princeton, New Jersey, Toronto, New York, London, 541pp.
- Abbott, R.T. 1965. *American Seashells*. 7ª Ed. D. Van Nostrand Company, Inc., Princeton, New Jersey, Toronto, New York, London, 348pp.
- Abbott, R.T. & Dance, S.P. 1982. *Compendium of Seashells*. 1ª Ed. E.P. Dutton, Inc., Nova York, 411pp.
- Absalão, R.S. & Roberg, R. A.P. 1999. Complexo *Littorina ziczac* (Gmelin) (Mollusca, Gastropoda, Caenogastropoda) no litoral fluminense: análise morfológica, distribuição vertical e bioquímica. *Revista Brasileira de Zoologia* 16(2): 381-395.
- Adamkewicz, S.L.; Harasewych, M.G.; Blake, J.; Saudek, D. & Bult, C. J. 1997. A molecular phylogeny of the bivalve mollusks. *Society for Molecular Biology and Evolution* 14(6): 619-629.
- Adams, H. & Adams, A. 1858. *The genera of Recent Mollusca*. London: John van Voorst, Paternoster Row, MDCCCLVHE, vol. 2, p. 661.
- Akhmanova, A.S.; Bindels, P.C.T.; Xu, J.; Miedema, K.; Kremmer, H. & Henning, W. 1995. Structure and expression of histone H3.3 genes in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila hydei*. *Genome* 38: 586-600.
- Amaral, A.C.Z. & Jablonski, S. 2005. Conservation of marine and coastal biodiversity in Brazil. *Conservation Biology* 19(3): 625-631.
- Amaral, A.C.Z.; Rizzo, A.E. & Arruda, E.P. 2006. *Manual de Identificação dos Invertebrados da Região Sudeste-Sul do Brasil*. 1ª Ed. Editora EDUSP, 288pp.
- Ansell, A.D. 1961. The functional morphology of British species of Veneracea (Eulamellibranchia). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 41: 489-515.
- Arruda, C.C.B.; Beasley, C.B.; Vallinoto, M.; Marques-Silva, N.S. & Tagliaro, C.H. 2009. Significant genetic differentiation among populations of *Anomalocardia brasiliensis* (Gmelin, 1791): a bivalve with planktonic larval dispersion. *Genetics and Molecular Biology* 32(2): 423-430.
- Atkins, D. 1937. On the ciliary mechanisms and interrelationships of Lamellibranchs. Part II: Sorting devices on the gill. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 315: 339-373.

Barroso, C.X. 2014. Gastrópodes prosobrânquios marinhos de fundos rasos do Brasil: composição e padrões biogeográficos. (Tese de Doutorado). Instituto de Ciências do Mar (LABOMAR/UFC), 151pp.

Bieler, R. & Mikkelsen, P. M. 2006. Bivalvia: a look at the Branches. *Zoological Journal Of The Linnean Society* 148:223-235.

Bieler, R.; Mikelsen, P.M.; Collins, T.M.; Glover, E.A.; González, V.L.; Graf, D.L.; Harper, E.M.; Healy, J.; Kawauchi, G.Y.; Sharma, P.P.; Staubach, S.; Strong, E.E.; Taylor, J.D.; Tëmkin, I.; Zardus, J.D.; Clark, S.; Guzmán, A.; McIntyre, E.; Sharp, P. & Giribet, G. 2014. Investigating the Bivalve Tree of Life – an exemplar-based approach combining molecular and novel morphological characters. *Invertebrate Systematics*, 28: 32-115.

Bieler, R.; Kappner, I. & Mikkelsen, P.M. 2004. *Periglypta listeri* (J. E. Gray, 1838) (Bivalvia: Veneridae) in the Western Atlantic: taxonomy, anatomy, life habits, and distribution. *Malacologia* 46(2): 427-458.

Bieler, R.; Mikkelsen, P.M. & Giribet, G. 2013. Bivalvia – A discussion of knows unknowns. *American Malacological Bulletin* 31(1): 123-133.

Boehs, G.; Absher, T.M.; Cruz-Kaled, A.C. 2008. Ecologia populacional de *Anomalocardia brasiliiana* (Gmelin, 1971) (Bivalvia, Veneridae) na Baía de Paranaguá, Paraná, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca* 34(2): 259-270.

Bouchet, P. & Gofas, S. (2013). Chioninae Frizzell, 1936. World Register of Marine Species. Disponível em: <<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=152833>>. Acesso em 06 março de 2014.

Bouchet, P.; Lozouet, P; Maestrati, P & Heros, V. 2002. Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments: exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonia site. *Biological Journal of the Linnean Society* 75: 421-436.

Bouchet, P.; Rocroi, J.P.; Bieler, R.; Carter, J.G. & Coan, E.V. 2010. Nomenclator of bivalves families with a classification of bivalves families, parts 1 and 2. *Malacologia* 52(2): 1-184.

Bowen, B.W.; Rocha, L.A.; Toonen, R.J.; Karl, S.A.; ToBo Laboratory. 2013. The origins of tropical marine biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* 26(6): 359-366.

Brown, J. H. & Lomolino, M. V. 1998. *Biogeography*. 2^a ed. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.

Brown, J.H. 2014. Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography* 41: 8-22.

Canapa, A.; Barucca, M.; Marinelli, A. & Olmo, E. 2001. A molecular phylogeny of heterodonta (Bivalvia) based on small ribosomal subunit RNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21(1): 156-161.

Canapa, A.; Marota, I.; Rollo, F. & Olmo, E. 1999. The small subunit rRNA gene sequences of venerids and phylogeny of Bivalvia. *Journal of Molecular Evolution* 48: 463-468.

Canapa, A.; Marota, I.; Rollo, F. & Olmo, E. 1996. Phylogenetic analysis of Veneridae (Bivalvia): comparison of molecular and paleontological data. *Journal of Molecular Evolution* 43: 517-522.

Canapa, A.; Schiaparelli, S.; Marota, I. & Barucca, M. 2003. Molecular data from the 16S rRNA gene for the phylogeny of Veneridae (Mollusca: Bivalvia). *Marine Biology* 142: 1125-1130.

Carriker, M.R. 2001. Embryogenesis and organogenesis of veligers and early juveniles. In: Kraeuter, J.N. & Castagna, M (eds). 2001. *Biology of the Hard Clam*. Elsevier Science B.V., Cap. 3, p. 77-115.

Castagna, M. & Chanley, P. 1973. Salinity tolerance of some marine bivalves from inshore and estuarine environments in Virginia waters on the western mid-Atlantic coast. *Malacologia* 12: 47-96.

Cheng, J.; Li, Q.; Kong, L. & Zheng, X. 2011. Molecular phylogeny of venus clams (Mollusca, Bivalvia, Veneridae) with emphasis on the systematic position of taxa along the coast of mainland China. *Zoological Scripta* 40: 260-271.

Chew, K.K. 2001. Introduction of the hard clam (*Mercenaria*) to the Pacific coast of north America with notes on its introduction to Puerto Rico, England and France. In: Kraeuter, J.N. & Castagna, M (eds). 2001. *Biology of the Hard Clam*. Elsevier Science B.V., Cap. 16, p. 701-709.

Clarke, A. 1993. Temperature and extinction in the sea: a physiologist's view. *Paleobiology* 19 (4): 499-518.

Coan, E.V. & Scott, P.H., 1997. Checklist of the marine bivalves of the northeastern Pacific Ocean. *Santa Barbara Museum of Natural History Contributions in Science* 1: 1-28.

Coan, E.V.; Valentich-Scott, P. & Bernard, F.R. 2000. *Bivalve Seashells of Western North America Santa Barbara Museum of Natural History Monographs (Hardcover)*. Santa Barbara: Museum of Santa Barbara, 764pp.

Colgan, D.J.; Ponder, W.F. & Eggler, P.E. 2000. Gastropod evolutionary rates and phylogenetic relationships assessed using partial 28S rDNA and histone H3 sequence. *Zoologica Scripta* 29(1): 29-63.

Cox, C.B. & Moore, P.D. 2005. *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*. 7^a ed. Blackwell Publishing, Estados Unidos.

Crame, J.A. 2000. Evolution of taxonomic diversity gradients in the marine realm: evidence from the composition of Recent bivalve faunas. *Paleobiology* 26(2): 188-214.

D'Asaro, C.N. 1967. The morphology of larval and postlarval *Chione cancellata* Linné (Eulamellibranchia: Veneridae) reared in laboratory. *Bulletin of Science Marine* 17(4): 949-972.

Dall, W.H. 1902. Synopsis of the family Veneridae and of the North American Recent species. *Proceedings of the United Kingdom National Museum* 26(1312): 335-412.

Dall, W.H. 1913. Pelecypoda. *Apud*: Frizzell, D.L. 1936. Preliminary reclassification of veneracean pelecypods. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique* 12(34): 1-83.

Deaton, E.L.; Felgenhauer, B.E & Duhon, D.W. 2001. *Bulbus arteriosus* of the mollusc *Mercenaria mercenaria*: morphology and pharmacology. *Journal of Morphology* 250: 185-195.

Denadai, M.R.; Arruda, E.P.; Domaneschi, O. & Amaral, C.Z. 2006. Veneridae (Mollusca, Bivalvia) da costa Norte do Estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica* 6(3): 1-34.

Deshayes, G.P. 1853. *Catalogue of the conchifera or bivalves shells in the collection of the British Museum*. Pt. 1, Veneridae, Cyprinidae and Glauconomidae. London, p.1-216.

Dodge, H. 1952. A historical review of the Mollusks of Linnaeus. *Apud*: Fischer-Piette, E. & Vukadinovic, D. 1977. Suite des révisions des Veneridae (Moll. Lamellibr.) *Chioninae*, *Samaranginae* et complément aux *Vénus*. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle (A)* 106: 5-186.

Dominguez, J.M.L. 2006. The coastal zone of Brazil: an overview. *Journal of Coastal Research* 39: 16-20.

Eble, A.F. 2001. Anatomy and histology of *Mercenaria mercenaria*. In: Kraeuter, J.N. & Castagna, M (eds). 2001. *Biology of the Hard Clam*. Elsevier Science B.V., Cap. 4, p. 117-220.

Farris, J.S. 1989. The retention index and rescaled consistency index. *Cladistics* 5: 417-419.

Fischer-Piette, E. & Testud, A.-M. 1967. Mollusques Lamellibranches: Veneridae 13, Campagne de la Calypso au large des cotes Atlantiques de l'Amérique Du Sud (1961-1962). *Annales de l'Institut Océanographique de Monaco* 45(2): 205-220.

Fischer-Piette, E. & Vukadinovic, D. 1977. Suite des révisions des Veneridae (Moll. Lamellibr.) *Chioninae*, *Samaranginae* et complément aux *Vénus*. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* (A) 106: 5-186.

Fischer-Piette, E. 1975. Révision des Venerinae s.s. (Mollusques Lamellibranches). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* (A) 93: 1-64.

Fischer-Piette, E.; Kempf, M. & Testud, A.-M. 1969 (1970). Nouvelles données sur les Veneridae (Mollusques Lamellibranches) du Brésil. *Bulletin Du Muséum National d'Histoire Naturelle* (2) 41(6): 1543-1553.

Folmer, O.; Black, M.; Hoeh, H.; Lutz, R. & Vrijenhoek, R. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome *c* oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3(5): 294-299.

Fortes, R.R. & Absalão, R.S. 2004. The applicability of Rapoport's rule to the marine molluscs of the Americas. *Journal of Biogeography* 31: 1909-1916.

Frizzell, D.L. 1936. Preliminary reclassification of veneracean pelecypods. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 12(34): 1-83.

GenBank, 2015. The GenBank Database. Disponível em <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>>. Acesso em 25 de maio de 2015.

Giribet, G. & Wheeler, W. 2002. On bivalve phylogeny: a high-level analysis of the Bivalvia (Mollusca) based on combined morphology and DNA sequence data. *Invertebrate Biology* 121(4): 271-324.

Giribet, G. 2008. Bivalvia. In: Ponder, W. F.; Lindberg, D. R. (Comp.). *Phylogeny and evolution of the Mollusca*. Berkeley, Los Angeles, London: University Of California Press, Cap. 6, p.105-143.

Giribet, G. 2015. Morphology should not be forgotten in the era of genomics — a phylogenetic perspective. *Zoologischer Anzeiger* 256: 96-103.

Giribet, G.; Okusu, A.; Lindgren, A.N.; Huff, S.W.; Schrödl, M. & Nishiguchi, M.K. 2006. Evidence for a clade composed of molluscs with serially repeated structures: monoplacophorans are related to chitons. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 7723-7728.

Glover, E.A. & Taylor, J.D. 2010. Needles and pins: acicular crystalline periostracal calcification in venerid bivalves (Bivalvia: Veneridae). *Journal of Molluscan Studies* 76: 157-179.

Goordillo, S.; Márquez, F.; Cárdenas, J. & Zubimendi, A. 2011. Shell variability in *Tawera gayi* (Veneridae) from southern South America: a morphometric approach based on contours analysis. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 91(4): 815-822.

Gordillo, S.; Coronato, A.M.J.; Rabassa, J.O. 2005. Quaternary molluscan faunas from the island of Tierra del Fuego after the last glacial maximum. *Scientia Marina* 69(suppl. 2): 337-348.

Gray, J.E. 1847. A list of the genera of Recent mollusca, their synonyma and types. *Proceedings of the Zoological Society of London* 15: 129-219.

Guéron, C.O.C. & Narchi, W. 2000. Anatomia funcional de *Protothaca (Leukoma) pectorina* (Lamarck) (Bivalvia, Veneridae). *Revista Brasileira de Zoologia* 17(4): 1007-1039.

Harte, M.E. 1998. Superfamily Veneroidea. In: Beesley, P.L.; Ross, G.J.B.; Wells, A. (eds). 1998. *Mollusca: the southern synthesis, fauna of Australia*, Vol. 5. Part A. Melbourne: CSIRO Publishing, 355–362.

Hickman, C.P. Jr.; Roberts, L.S.; Keen, S.L.; Eisenhour, D.J.; Larson, A. & l'Anson, H. 2013. *Princípios Integrados de Zoologia*. 15^a ed. Guanabara Koogan, Brasil.

Hillman, R.E. 1969. Histochemistry of Mucosubstances in the mantle of the clam, *Mercenaria mercenaria*. I. A. Glycosaminoglycan in the first marginal fold. *Transactions of the American Microscopical Society* 87(3): 361-367.

Hillman, R.E. & Shuster Jr., C.N. 1966. A comment on the origin of the fourth fold in the mantle of quahog, *Mercenaria mercenaria*. *Science* 7: 112-113.

Huber, M. 2010. *Compendium of bivalves. A full-color guide to 3'300 of the world's marine bivalves. A status on Bivalvia after 250 years of research.* ConchBooks, 1 CD-Rom, 901pp.

Jablonski, D. 1987. Heritability at the species level: analysis of the geographic ranges of Cretaceous mollusks. *Science* 238: 360-363.

Jones, C.C. 1979. Anatomy of *Chione cancellata* and some others Chionines (Bivalvia: Veneridae). *Malacologia*, 19(1): 157-199.

Luz, JR & Boehs, G. 2011. Reproductive cycle of *Anomalocardia brasiliiana* (Mollusca: Bivalvia: Veneridae) in the estuary of the Cachoeira River, Ilhéus, Bahia. *Brazilian Journal of Biology* 71(3): 679-686.

Jukes-Bowne, A.J. 1914. A synopsis of the Veneridae, Pts 1 and 2. *Proceedings of Malacological Society of London* 11: 58-94, 75-94.

Kappner, I. & Bieler, R. 2006. Phylogeny of venus clams (Bivalvia: Venerinae) as inferred from nuclear and mitochondrial gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 317-331.

Keen, A. M. 1951. Outline of a proposed reclassification of the pelycod family Veneridae. *Minutes of Conchological Club of Southern California* 113: 2-11.

Keen, A.M. 1969. Superfamily Veneracea. In: Cox, L.R.; Newell, N.D.; Boyd, D.W.; Branson, C.C.; Casey, R.; Chavan.; Coogan, A.H.; Dechaseaux, C.; Fleming, C.A.; Haas, F.; Hertlein, L.G.; Kauffman, E.G.; Keen, A.M.; Larocque, A.; McAlester, A.L.; Moore, R.C.; Nuttall, C.P.; Perkins, B.F.; Puri, H.S.; Smith, L.A.; Soot-Ryen, T.; Stenzel, H.B.; Trueman, E.R.; Turner, R.D. & Weir J., eds. *Part N [Bivalvia], Mollusca 6, Vol. 2. Treatise on Invertebrate Paleontology.* Lawrence, Kansas: Geological Society of America and University of Kansas, N670–N690.

Kilian, R.; Baeza, O.; Steinke, T.; Arevalo, M.; Rios, C. & Schneider, C. 2007. Late Pleistocene to Holocene marine transgression and thermohaline control on sediment transport in the western Magellanes fjord system of Chile (53°S). *Quaternary International* 161: 90-107.

Kluge, A.G. & Farris, J.S. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematics Zoology* 18: 1-32.

Kim, J.J.; Kim, S.C. & Hong, H.C. 2004. Molecular phylogeny of Veneridae (Bivalvia: Heteroconchia) on the basis of partial sequences of mitochondrial cytochrome oxidase I. *Korean Journal of Malacology* 20(2): 171-181.

Kinlan, B.P. & Gaines, S.D. 2003. Propagule dispersal in marine and terrestrial environments: a community perspective. *Ecology* 84(8): 2007-2020.

LaBarbera, M. & Chanley, P. 1970. Larval development of *Chione cancellata* Linne (Veneridae: Bivalvia). *Chesapeake Science* 11(1): 42-49.

Lamarck, J.B. P.A.M. 1818. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent; précédée d'une introduction offrant la détermination des caractères essentiels de l'animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels; enfin, l'exposition des principes fondamentaux de la zoologie*, Part V. Paris: Deterville.

Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae*. Editio decima, reformata, 1. Regnum animale. Stockholm.

Linse, K. 1999. Mollusca of the Magellan region. A checklist of the species and their distribution. *Scientia Marina* 63(Supl. 1): 399-407.

Lorio, W.J. & Malone, S. 1995. Biology and culture of the Northern quahog clam (*Mercenaria mercenaria*). *Southern Regional Aquaculture Center Publication* 433: 4.

Marques, R.C. 2012. Anatomia e filogenia do gênero *Eurytellina* (Tellinidae: Tellinoidea). (Tese de Doutorado). Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB/USP), 208pp.

Marwick, J. 1927. The Veneridae of New Zealand. *Transactions and Proceedings of New Zealand Institute* 57, 567-635.

Matthews, H. R. & Rios, E. C. 1967a. Primeira contribuição ao inventário dos moluscos marinhos do Nordeste brasileiro. *Arquivos da Estação de Biologia Marinha da Universidade Federal do Ceará* 7(1): 67-77.

Matthews, H. R. & Rios, E. C. 1967b. Segunda contribuição ao inventário dos moluscos marinhos do Nordeste brasileiro. *Arquivos da Estação de Biologia Marinha da Universidade Federal do Ceará* 7(2): 113-121.

Matthews, H. R. & Rios, E. C. 1974. Quarta contribuição ao inventário dos moluscos marinhos do nordeste brasileiro. *Arquivos de Ciências do Mar* 14(1): 47-56.

Melo, G. A. S. 1985. *Taxonomia e padrões distribucionais ecológicos dos Brachyura (Crustacea, Decapoda) do litoral sudeste do Brasil*. (Tese de Doutorado). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. 215pp.

Mikkelsen, P.M.; Bieler, R.; Kappner, I. & Rawlings, T.A. 2006. Phylogeny of Veneroidea (Mollusca: Bivalvia) based on morphology and molecules. *Zoological Journal of the Linnean Society* 148: 439-521.

Miloslavich, P.; Díaz, J. M.; Klein, E.; Alvarado, J. J.; D'Á, C.; Gobin, J.; Escobar-briones, E.; Cruz-Motta, J. J.; Weil, E.; Cortés, J.; Bastidas, C. C.; Robertson, R.; Zapata, F.; Martín, A.; Castillo, J.; Kazandjian, A. & Ortiz, M. 2010. Marine Biodiversity in the Caribbean: Regional Estimates and Distribution Patterns. *PLoS ONE* 5(8): e11916.

Morrone, J. J. 2009. *Evolutionary Biogeography: An integrative approach with case studies*. New York: Columbia University Press.

Mouëza, M.; Gros, O. & Frenkiel, L. 1999. Embryonic, larval and postlarval development of the tropical clam, *Anomalocardia brasiliiana* (Bivalvia, Veneridae). *Journal of Molluscan Studies* 65: 73-88.

Narchi, W. & Gabrieli, M.A. 1980. Sobre anatomia funcional de *Chione subrostrata* (Lamarck, 1818). *Revista Nordestina de Biologia*, 3(especial): 25-46.

Narchi, W. 1971. Structure and adaptation in *Transenella tantilla* (Gould) and *Gemma gemma* (Totten) (Bivalvia: Veneridae). *Bulletin of Marine Science* 21(4): 866-885.

Narchi, W. 1972. Comparative study of the functional morphology of *Anomalocardia brasiliiana* (Gmelin, 1791) and *Tivela mactroides* (Born, 1778) (Bivalvia, Veneridae). *Bulletin of Marine Science* 22(3): 643-670.

Neveeskaja, L.A. 2008. Dynamics of taxonomic diversity of bivalves in the Phanerozoic. *Paleontological Journal* 42(4): 335-342.

Neveeskaja, L.A. 2009. Principles of systematics and the system of bivalves. *Paleontological Journal* 43(1): 1-11.

Nielsen, S.N. 2013. A new Pliocene mollusk fauna from Mejillones, northern Chile. *Paläontologische Zeitschrift* 83: 33-66.

Owen, G. 1953. On the biology of *Glossus humanus* (L.) (*Isocardia cor* Lam). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 32: 85-106.

Palumbi, S.; Martin, A.; Romano, S.; McMillian, W.O.; Stice, L. & Grabowisk, G. 2002. *The simple fool's guide to PCR, Version 2.0*. Department of Zoology and Kewalo Marine Laboratory, University of Hawaii, Honolulu, 45pp.

Passamaneck, Y. J.; Schander, C. & Halanych, K. M. 2004. Investigation of molluscan phylogeny using large-subunit and small-subunit nuclear rRNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32: 25-38.

Pezzuto, P.R.; Schio, C. & Almeida, T.C.M. 2010. Efficiency and selectivity of the *Anomalocardia brasiliiana* (Mollusca: Veneridae) hand dredge used in Southern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 90(7): 1455–1464.

Pimpão, D.M. 2004. *Moluscos Bivalves da Plataforma Externa e Talude Superior ao Largo de Rio Grande, Rio Grande do Sul, Brasil*. (Dissertação de Mestrado). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 190pp.

Pohlo, R.H. 1982. Feeding and Associated Morphology in *Sanguinolaria nuttalli* (Bivalvia: Tellinacea). *The Veliger* 14(3): 298-301.

Puslednik, L. & Serb, J.M. 2008. Molecular phylogenetics of the Pectinidae (Mollusca:Bivalvia) and effect increased taxon sampling and outgroup selection on tree topology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 1178-1188.

Purchon, R.D. & Brown, D. 1969. Phylogenetic interrelationships among families of bivalves molluscs. *Malacologia* 9(1): 163-171.

Purchon, R.D. 1983. Feeding and Digestion in Bivalvia. In: Wilbur, K.M. (ed) 1983. *The Mollusca, Physiology Part 2*, Academic Press Inc., Volume 5, p 65-142.

Ramos, C.; Castro-Pérez, E.; Ramadugu, C.; Gómez, J.; Villalaz, J. & Avilés, M. 2012. Phylogenetic relationships among species of *Protothaca* from Panama based on cytochrome C oxidase I (COI) sequences. *Boletim del Instituto Oceanografico de Venezuela* 51(1): 75-84.

Rios, E. C. 1994. *Seashells of Brazil*. 2ª Ed. Rio Grande: Editora da Fundação Universidade de Rio Grande, 492pp.

Rios, E. C. 2009. *Compendium of Brazilian Sea Shells*. 1ª Ed. Rio Grande: Evangraf, 668pp.

Rodrigues, A.M.L.; Borges-Azevedo, C.M. & Henry-Silva, G.G. 2010. Aspectos da biologia e ecologia do molusco bivalve *Anomalocardia brasiliiana* (Gmelin, 1791) (Bivalvia, Veneridae). *Revista Brasileira de Biociências* 8(4): 377-383.

Roopnarine, P.D. & Vermeij, G.J. 2000. One species becomes two: the case of *Chione cancellata*, the resurrected *C. elevata*, and a phylogenetic analysis of *Chione*. *Journal of Molluscan Studies* 66: 517-534.

Roopnarine, P.D. 1996. Systematics, biogeography and extinction of Chioninae Bivalves (Bivalvia: Veneridae) in Tropical America: Early Oligocene: Recent. *Malacologia* 38(1-2): 103-142.

Roopnarine, P.D. 1997. Endemism and extinction of a new genus of Chionine (Veneridae: Chioninae) Bivalve from the Late Neogene of Venezuela. *Journal of Paleontology* 71(6): 1039-1046.

Roopnarine, P.D. 2001. A history of diversification, extinction, and invasion in tropical America as derived from species-level phylogenies of Chionine genera (family Veneridae). *Journal of Paleontology* 75(3): 644-657.

Roopnarine, P.D.; Signorelli, J. & Laumer, C. 2008. Systematic, Biogeographic, and microhabitat-based morphometric variation of the bivalve *Anomalocardia squamosa* (Bivalvia: Veneridae: Chioninae) in Thailand. *The Raffles Bulletin of Zoology* 18: 90-98.

Rosenberg, G. 2009. Malacolog 4.1.1: A Database of Western Atlantic Marine Mollusca. [WWW database (version 4.1.1)] Disponível em: <<http://www.malacolog.org/>>. Acesso em 06 de março de 2014.

Salas, C. & Gofas, S. 1998. Description of four new species from *Neolepton* Monterosato, 1875 (Mollusca: Bivalvia: Neoleptonidae), with comments on the genus and on its affinity with the Veneracea. *Ophelia* 48(1): 35-70.

Sartori, A.F. et al. 2014. eBivalvia - The Electronic Catalogue of Mollusc Diversity. Disponível em: <<http://ebivalvia.lifedesks.org/>>. Acesso em 15 de fevereiro de 2014.

Scarabino, F. 2003. Lista sistemática de los Bivalvia marinos y estuarinos vivientes de Uruguay. *Comunicaciones de La Sociedad Malacológica del Uruguay* 8 (80-81): 229-259.

Shimamoto, M. 1986. Shell Microstructure of the Veneridae (Bivalvia) and its phylogenetic implications. *Science Reports of the Tohoku University*, second series (Geology), 56(1): 1-39.

Simone, L.R.L. 1994. Anatomical characters and systematics of *Anadontites trapesialis* (Lamarck, 1819) from South America (Mollusca, Bivalvia, Unionoida, Muteloidea). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 29(3): 169-185.

Simone, L. R. L. 2003. Histórico da malacologia no Brasil. *Revista de Biología Tropical* 51(3): 139-147.

Simone, L.R.L. & Chichvarkhin, A. 2004. Comparative morphological study of four species of *Barbatia* occurring on the Southern Florida Coast (Acoidea, Arcidae). *Malacologia* 46(2): 355-379.

Simone, L.R.L. & Wilkinson, S. 2008. Comparative morphological study of some Tellinidae from Thailand (Bivalvia: Tellinoidea). *The Raffles Bulletin of Zoology* 18 (Supplement): 151-190.

Simone, L.R.L.; Mikkelsen, P.M. & Bieler, R. 2015. Comparative anatomy of selected marine bivalves from the Florida Keys, with notes on Brazillian congeners (Mollusca:Bivalvia). *Malacologia* 58 (1-2): 1-127.

Stanley, S.M. 1970. Relation of shell form to life habits in the Bivalvia (Mollusca). *Memoirs of the Geological Society of America* 125: 1-296.

Stevens, G.C. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist* 133(2): 240-256.

Tamura, K.; Stecher, G.; Peterson, D.; Filipowski, A. & Kumar, S. 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* 30: 2725-2729.

Thiele, J. 1934. *Handbuch der systematischen Weichtierkunde*. Pt. 3, Jena, p. 779-1022.

Turgeon, D.D.; Lyons, W.G.; Mikkelsen, P.; Rosenberg, G.; Moretzsohn, F. 2009. Bivalvia (Mollusca) of the Gulf of Mexico. In: Felder, D.L. & Camp, D.K. (eds). *Gulf of Mexico Origins, Waters and Biota Volume 1, Biodiversity*. USA: Texas A&M University press, Cap. 9, p. 711-744.

Vermeij, G.J. & Dudley, E.C. 1985. Distribution of adaptation: a comparison between the functional shell morphology of freshwater and marine Pelecypods. In: Wilbur, K.M.; Trueman, E.R. & Clarke, M.R. (eds). *The Mollusca, Volume 10, Evolution*. Academic Press, Inc., Florida, Orlando, Cap. 10, p.461-478.

WoRMS Editorial Board (2014). World Register of Marine Species. Disponível em:<<http://www.marinespecies.org>>. Acesso em 21 de maio de 2015.

Yonge, C.M. 1957. Mantle fusion in the Lamellibranchia. *Pubblicazioni di Stazione Zoologica di Napoli* 29(1): 151-171.

APÊNDICE A – LISTA DE ESPÉCIES DE CHIONINAE UTILIZADAS NO ESTUDO E TIPO DE ANÁLISE REALIZADA.

As informações do material analisado seguem a seguinte sequência:

- 1) *Museu*: número de tombo, tipo de análise (Concha? Anatomia? Molecular - qual gene? Número de acesso no GenBank?) e origem (País? Brasil, qual estado?);
- 2) *Literatura*: qual referência e ano? Origem do material analisado;
- 3) *GenBank*: número de acesso das sequências adquiridas no banco de dados.

Anadara broughtonii – *GenBank*: gene 16S - AF305058.1|AF305058.

Anadara pilula – *Genbank*: gene COI - JN974660.1/ gene H3 - JN974608.1.

Anadara sativa – *Genbank*: gene 16S - NC_024927.1.

Anomalocardia brasiliiana (Gmelin, 1971) – *Museu*: CMPHRM 3943A (concha; Brasil – CE); CMPHRM 3367A (concha; Brasil – CE); CMPHRM 3850B (concha; Brasil – CE), CMPHRM 3828B (concha; Brasil – CE), CMPHRM 1670B (concha; Brasil – CE), FLMNH 360808 (concha; República Dominicana), FLMNH 360914 (concha; Porto Rico), FLMNH 148880 (concha; Brasil – AL), FLMNH 370025 (concha; Brasil – SP), FLMNH 344106 (concha; Brasil – SC), FLMNH 148881 (concha; Porto Rico), FLMNH 148875 (concha; Haiti), FLMNH 148882 (concha; Ilhas Virgens), MZSP 102905 (anatomia; Brasil – Al). *Literatura*: Narchi, 1972 (anatomia; Brasil – SP); Denadai *et al.*, 2006 (concha; Brasil – SP); Marques, 2012 (anatomia; Brasil – RJ). *GenBank*: gene 16S - DQ459261.1/ gene COI - DQ458471.1/ gene H3 - DQ458501.1.

Anomalocardia puella (*Anomalocardia auberiana*) – *Genbank*: gene H3 - DQ184885.1.

Anomalodiscus squamosus (Linnaeus, 1758) – *Museu*: FLMNH 248030 (concha; Filipinas), FLMNH 481552 (concha; Austrália), FLMNH 248034 (concha; Malásia), FLMNH 184871 (concha; Filipinas), FLMNH 298395 (concha; Austrália), FLMNH 248032 (concha; Japão) FLMNH 348690 (concha, anatomia; Austrália).

GenBank: gene 16S - HM124675.1/ gene COI - HM124611.1 / gene H3 - HM124665.1.

Antigona lamellaris – **GenBank:** gene 16S - HM124676.1/ gene COI - HM124608.1/ gene H3 - DQ184882.1.

Arca navicularis – **GenBank:** gene COI - JN974670.1/ gene H3 - JN974618.1.

Austrovenus stutchburyi (W. Wood, 1828) – **Museu:** FLMNH 44508 (concha; Nova Zelândia), FLMNH 44506 (concha; Nova Zelândia), FLMNH 182438 (concha; Nova Zelândia), FLMNH 16206 (concha; Nova Zelândia). **Literatura:** Jones, 1979 (anatomia; Nova Zelândia). **Genbank:** gene COI - JN201198.1.

Barbatia barbata – **Genbank:** gene 16S - KC429244.1/ gene H3 - KC429161.1.

Barbatia fusca – **Genbank:** gene COI - JN974679.1.

Bassina jacksonii (E. A. Smith, 1885) – **Museu:** FLMNH 183542 (concha; Austrália).

Callista brevisiphonata – **Genbank:** gene COI - JN898931.1.

Callista chione – **Genbank:** gene 16S - AJ548772.1/ gene H3 - DQ458503.1.

Chamelea gallina (Linnaeus, 1758) **Material examinado** – **Museu:** FLMNH 233810 (concha; Espanha), FLMNH 481478 (concha; Malta), FLMNH 44520 (concha; Mar do Mediterrâneo), FLMNH 380800 (concha, anatomia; Espanha). **Genbank:** gene 16S - AJ548762.1/ gene COI - KR084939.1/ gene H3 - DQ184886.1.

Chione cancellata (Linnaeus, 1767) **Material examinado** – **Museu:** CMPHRM 588B (concha; Brasil – MA), CMPHRM 660B (concha; Brasil – CE), CMPHRM 3703B (concha; Brasil – CE), CMPHRM 1770B (concha; Brasil – CE), CMPHRM 124B (concha; Brasil – PB), FLMNH 460234 (concha; Estados Unidos), FLMNH 147325 (concha; Panamá), FLMNH 286745 (concha e anatomia; Estados Unidos), FLMNH 369516 (concha, Estados Unidos), FLMNH 341487 (concha; México), FLMNH 286745 (concha, anatomia; Estados Unidos), MNRJ 8391 (concha; Brasil – RJ); MNRJ 4278 (concha; Brasil – PE), MNRJ 10773 (concha; Brasil – Arquipélago de Abrolhos), MZSP 95112 (anatomia; Brasil – AL), ZUEC-BIV 3828

(concha; Brasil – SP). **Literatura:** Jones, 1979 (anatomia: Bahamas e Estados Unidos); Roopnarine, 1996 (concha; Jamaica). **Genbank:** gene 16S - DQ459263.1/ gene COI - KF245612.1/ gene H3 - DQ458504.1.

Chione chioplana (fóssil) – **Literatura:** Roopnarine, 1996 (concha, Estados Unidos – início do Mioceno).

Chione elevata (Say, 1822) – **Genbank:** gene 16S - gbKC429298.1/ gene COI - KC429136.1 / gene H3 - KC429219.1.

Chione subimbricata (G. B. Sowerby I, 1835) – **Genbank:** gene 16S - DQ459265.1/ gene COI - DQ458475.1/ gene H3 - DQ458507.1.

Chione tumens Verrill, 1870 – **Museu:** FLMNH 354088 (concha; México), FLMNH 248033 (concha; Panamá), FLMNH 398263 (concha; México). **Literatura:** Roopnarine, 1996 (concha; Estados Unidos).

Chione undatella (G. B. Sowerby I, 1835) – **Literatura:** Jones, 1979 (anatomia; Estados Unidos).

Chioneryx grus (Holmes, 1858) – **Museu:** FLMNH 369231 (concha; Estados Unidos), FLMNH 397050 (concha; Ilhas Virgens), FLMNH 262078 (concha; Estados Unidos), FLMNH 162755 (concha; Bahamas), FLMNH 369719 (concha; Cuba), FLMNH 162757 (concha; Porto Rico), FLMNH 44892 (concha; República Dominicana).

Chioneryx pygmaea (Lamarck, 1818) – **Museu:** FLMNH 148895 (concha; Ilhas Virgens).

Chionista fluctifraga (G. B. Sowerby II, 1853) – **Museu:** FLMNH 24680 (concha; México), FLMNH 369279 (concha, Estados Unidos), FLMNH 370167 (concha; México). **Literatura:** Roopnarine, 1996 (concha; Estados Unidos). **Genbank:** gene 16S - DQ459264.1/ gene H3 - DQ458505.1.

Chionopsis amathusia (Philippi, 1844) – **Museu:** FLMNH 44585 (concha; Panamá), FLMNH 395962 (concha; Panamá), FLMNH 354520 (concha; México). **Literatura:** Roopnarine, 1996 (concha; Panamá).

Chionopsis gnidia (Broderip & G. B. Sowerby I, 1829) – *Museu*: FLMNH 370368 (concha; México), FLMNH 237836 (concha; Peru), FLMNH 370367 (concha; México), FLMNH 44884 (concha; Nicaragua).

Chionopsis ornatissima (Broderip, 1835) – *Museu*: FLMNH 474903 (concha; Panamá).

Chionopsis pulicaria (Broderip, 1835) – *Museu*: FLMNH 474904 (concha; Panamá), FLMNH 38352 (concha; México), FLMNH 472590 (concha; México).

Circe scripta – *Genbank*: gene 16S - DQ356378.1/ gene COI - HM124612.1/ gene H3 - HM124666.1.

Clausinella isabelina – *Genbank*: gene 16S - DQ356375.1/ gene COI - EU117995.

Clementia papyracea – *Genbank*: gene 16S - DQ356369.1/ gene COI - EU117996.1.

Cryptonemella producta (*Anomalocardia producta*) – *Genbank*: gene COI - HM124616.1/ gene 16S - HM124680.1.

Cyclina sinensis – *Genbank*: gene 16S - DQ356379.1/ gene COI - JN898952.1/ gene H3 - HM124624.1.

Dosinia japonica – *Genbank*: gene 16S - JN969953.1/ gene H3 - HM124626.1.

Dosinia lupinus – *Genbank*: gene COI - KR084844.1.

Eurhomalea lenticularis – *Genbank*: gene 16S - DQ459272.1/ gene COI - DQ458480.1/ gene H3 - DQ184870.1.

Ezocallista brevisiphonata – *Genbank*: gene COI - HQ703040.1/ gene H3 - HM124623.1 (*Callista brevisiphonata*)/ gene 16S - HM124677.1 (*Callista brevisiphonata*).

Gafrarium díspar – *Genbank*: gene 16S - DQ356372.1/ gene H3 - HM124664.1.

Gafrarium divaricatum – **Genbank:** gene COI - HM124615.1.

Gemma gemma – **Genbank:** gene 16S - KC429299.1/ gene COI - KF644283.1/
gene H3 - KC429220.1.

Globivenus effosa – **Genbank:** gene 16S - AJ548768.1.

Globivenus toreuma – **Genbank:** gene COI - DQ458482.1/ gene H3 -
HM124661.1.

Gomphina aequilatera – **Genbank:** gene COI - GQ855276.1.

Humilaria kenneleyi – **Genbank:** gene 16S - DQ459276.1/ gene COI -
KF644159.1/ gene H3 - DQ458518.1.

Iliochione subrugosa (**W. Wood, 1828**) – **Museu:** FLMNH 481403 (concha;
Panamá); FLMNH 458888 (anatomia e concha; Costa Rica). **Literatura:** Roopnarine,
1996 (concha; Panamá).

Irus crenatus – **Genbank:** gene H3 - DQ184871.1.

Irus mitis – **Genbank:** gene COI - AB714906.1/ gene H3 - AB714866.1.

Katylisia hiantina – **Genbank:** gene 16S - JN969943.1/ gene COI -
GQ855257.1/ gene H3 - HM124657.1.

Leukoma antiqua (**King, 1832**) – **Genbank:** gene COI - JF301941.1 (*Venus*
antiqua).

Leukoma asperrima (**G. B. Sowerby I, 1835**) – **Museu:** FLMNH 343484
(concha; Chile), FLMNH 44755 (concha; Polinésia Francesa), FLMNH 133514
(concha; Equador), FLMNH 382075 (concha; Panamá). **Literatura:** Roopnarine, 1996
(concha; Panamá).

Leukoma beili (**Olsson, 1961**) – **Museu:** FLMNH 361233 (concha; Panamá),
FLMNH 370377 (concha; Panamá), FLMNH 31392 (concha; Panamá).

Leukoma jodoensis (**Lischke, 1874**) – **GenBank:** gene 16S - JN969952.1
(*Protothaca jodoensis*) / gene COI - DQ399397.1/ gene H3 - HM124663.1.

Leukoma metodon (Pilsbry & Lowe, 1932) – **GenBank:** gene 16S - DQ459286.1 (*Protothaca mcgyntyi*) / gene COI - DQ458490.1/ gene H3 - DQ458528.1.

Leukoma pectorina (Lamarck, 1818) – **Museu:** CIPY 764 (concha; Brasil – PB), CMPHRM 3750B (anatomia; Brasil – PB); CMPHRM 925B (concha; Brasil – CE), CMPHRM 1198B (concha; Brasil – CE), MNRJ 1557 (anatomia; Brasil). **Literatura:** Guéron & Narchi, 2000 (anatomia “sem sistema nervoso”; Brasil – RJ).

Leukoma staminea (Conrad, 1837) – **GenBank:** gene COI - KF643722.1/ gene 16S - DQ459287.1 (*Protothaca staminea*) / gene H3 - DQ458529.1 (*Protothaca staminea*).

Leukoma subrostrata (Lamarck, 1818) – **Museu:** FLMNH 130679 (concha; Venezuela), FLMNH 338116 (concha; Brasil – SC), MNRJ 1854 (concha; Brasil – PB), ZUEC-BIV 1017 (concha; Brasil – SP).

Leukoma thaca (Molina, 1782) – **GenBank:** gene COI - JF301865.1 (*Protothaca thaca*).

Lioconcha annettae – **GenBank:** gene COI - HQ703158.1.

Lirophora athleta (fóssil): **Literatura:** Roopnarine, 1996 (concha; Estados Unidos – final do Plioceno)

Lirophora latilirata (Conrad, 1841) – **Museu:** CMPHRM 426B (concha; Brasil – MA), FLMNH 44641 (concha; México), FLMNH 481405 (concha; Estados Unidos), FLMNH 263958 (concha; Estados Unidos), FLMNH 369977 (concha; Estados Unidos), FLMNH 396920 (concha; Trinidad & Tobago).

Lirophora mariae (d'Orbigny, 1846) **Material examinado** – **Museu:** FLMNH 359362 (concha; México), FLMNH 369957 (concha; Panamá), FLMNH 369955 (concha; México), FLMNH 369954 (concha; Panamá), FLMNH 369953 (concha; Costa Rica). **GenBank:** gene 16S - DQ459278.1/ gene COI - DQ458483.1/ gene H3 - DQ458519.1.

Lirophora paphia (Linnaeus, 1767) **Material examinado** – **Museu:** CIPY 1583 (concha; Brasil – AL), CMPHRM 19B (concha; Brasil – RJ), CMPHRM 175B

(concha; Brasil – CE), FLMNH 248107 (concha; West Indies), FLMNH 16267 (concha; Estados Unidos), FLMNH 369967 (concha; Aruba), FLMNH 369970 (concha; Panamá), FLMNH 361456 (concha; Ilhas Virgens), MNRJ 9293 (concha; Brasil – RJ), ZUEC-BIV 1361 (concha; Brasil – SP). **Literatura:** Jones, 1979 (anatomia; Brasil – SP). **GenBank:** gene 16S - DQ459277.1/ gene COI - DQ458484.1.

***Lirophora victoria* (fóssil):** **Literatura:** Roopnarine, 1996 (concha, Estados Unidos – final do Oligoceno)

***Macridiscus aequilatera* – GenBank:** gene H3 - KP699687.1.

***Macridiscus melanaegis* – GenBank:** gene COI - JX503033.1.

***Macrocallista squalida* – GenBank:** gene COI - DQ458485.1.

***Macrodiscus aequilatera* – GenBank:** gene H3 - HM124649.1 (*Gomphina aequilatera*) / gene 16S - JN969938.1.

***Maetra chinensis* – GenBank:** gene 16S - DQ356386.1/ gene COI - EU118000.1.

***Marcia japonica* – GenBank:** gene 16S - HM124700.1/ gene COI - GQ855262.1/ gene H3 - HM124659.1.

***Megapitaria squalida* – GenBank:** gene H3 - DQ184868.1/ gene 16S - DQ459279.1 (*Macrocallista squalida*).

***Mercenaria campechiensis* (Gmelin, 1791) – Museu:** FLMNH 340793 (concha; México), FLMNH 121313 (concha; Estados Unidos), FLMNH 343975 (concha; Estados Unidos), FLMNH 340793 (concha; México). **GenBank:** gene 16S - DQ459280.1/ gene H3 - DQ458521.1

***Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758) – Museu:** FLMNH 149186 (concha; Estados Unidos), FLMNH 458112 (concha; Estados Unidos), FLMNH 449579 (concha; Estados Unidos), FLMNH 471598 (concha; Estados Unidos). **Literatura:** Jones, 1979 (anatomia; Estados Unidos); Roopnarine, 1996 (concha; Estados Unidos); Eble, 2001 (“revisão” anatomia). **GenBank:** gene 16S - JN969956.1/ gene COI - KP255022.1/ gene H3 - DQ184887.1.

Mercenaria stimpson (Gould, 1861) – **GenBank:** gene COI - JX503040.1/ gene 16S - AB236186.1

Mercenaria texana (Dall, 1902) – **Museu:** FLMNH 149185 (concha; Estados Unidos), FLMNH 149512 (concha; Estados Unidos).

Meretrix lyrata – **GenBank:** gene 16S - JN969948.1/ gene COI - KF009624.1/ gene H3 - FJ429109.1.

Panchione mactropsis (fóssil): **Literatura:** Roopnarine, 1996 (concha, Panamá – final do Mioceno, começo do Plioceno).

Panchione ulocyma (fóssil): **Literatura:** Roopnarine, 1996 (concha, Estados Unidos – Plioceno Médio)

Paphia amabilis – **GenBank:** gene 16S - JN969949.1/ gene COI - GQ855254.1/ gene H3 - HM124655.1.

Pelecypora isocardia – **GenBank:** gene 16S - HM124718.1.

Pelecypora trigona – **GenBank:** gene COI - HM124586.1/ gene H3 - HM124638.1.

Periglypta puerpera – **GenBank:** gene 16S - JN969944.1/ gene COI - JN898940.1.

Pitar fulminatus – **GenBank:** gene H3 - DQ184863.1.

Pitar rudis – **GenBank:** gene 16S - AJ548770.1.

Pitar sulfureum – **GenBank:** gene COI - HM124587.1.

Placamen berii (W. Wood, 1828) – **GenBank:** gene 16S - DQ459281.1/ gene COI - DQ458487.1/ GenBank gene H3 - DQ458525.1.

Placamen calophylla – **GenBank:** gene 16S - HM124723.1/ gene COI - HM124613.1/ gene H3 - HM124667.1.

Placamen flindersi Cotton & Godfrey, 1938 – **GenBank:** gene 16S - DQ459284.1/ GenBank gene COI - DQ458488.1/ gene H3 - DQ458526.1.

Placamen isabellina (Philippi, 1849) – *Museu:* FLMNH 472921 (concha; Japão), FLMNH 248260 (concha; Austrália). *GenBank:* gene 16S - HM124724.1/ gene COI - HM124620.1/ gene H3 - HM124673.1.

Placamen lamellatum (Röding, 1798) – *Museu:* FLMNH 248263 (concha; Filipinas), FLMNH 30292 (concha; Filipinas), FLMNH 248264 (concha; Filipinas), FLMNH 468531 (concha; Filipinas).

Placamen placidum (Philippi, 1844) – *Museu:* FLMNH 248262 (concha; Austrália), FLMNH 480403 (concha; Austrália), FLMNH 44891 (concha; Estados Unidos).

Polittapes rhomboides – *GenBank:* gene COI - KR084820.1

Puberella crenata (Gmelin, 1791) – *Museu:* CIPY 948 (concha; Brasil – SP), FLMNH 24674 (concha; West Indies), FLMNH 16264 (concha; Estados Unidos), FLMNH 44893 (concha; Estados Unidos), MNRJ 9239 (concha e anatomia; Brasil – RJ).

Puberella cribaria (fóssil): *Literatura:* Roopnarine, 1996 (concha, Estados Unidos – final do Plioceno).

Puberella intapurpurea (Conrad, 1849) – *Museu:* CMPHRM 3829A (concha; Brasil – CE), CMPHRM 3642B (concha; Brasil – CE), FLMNH 266620 (concha; Estados Unidos), FLMNH 369630 (concha; Panamá), FLMNH 369458 (concha; Jamaica). *GenBank:* gene 16S - DQ459288.1/ GenBank gene COI - DQ458491.1/ gene H3 - DQ458530.1.

Ruditapes decussatus – *GenBank:* gene 16S - HQ634141.1/ gene COI - KR084894.1/ gene H3 - EF670667.1.

Saxidomus gigantea – *GenBank:* gene COI KF644144.1.

Saxidomus purpuratu – *GenBank:* gene 16S - JN969957.1.

Sunetta concinna – *GenBank:* gene 16S - JN969941.1/ gene COI - JN898937.1.

Sunetta menstrualis – **GenBank:** gene H3 - HM124642.1.

Tapes dorsatus – **GenBank:** gene 16S - DQ356371.1/ gene H3 - HM124652.1.

Tapes literata – **GenBank:** gene COI - GQ855280.1.

Tawera spissa – **GenBank:** gene 16S - DQ459289.1/ gene COI - DQ458493.1/
gene H3 - DQ458532.1.

Timoclea costellifera (Adams & Reeve, 1850) **Material examinado** – **Museu:** FLMNH 44993 (concha; Sri Lanka).

Timoclea marica (Linnaeus, 1758) **Material examinado** – **Museu:** FLMNH 248101 (concha; Filipinas), FLMNH 248102 (concha; Kiribati), FLMNH 472562 (concha; Austrália). **Literatura:** Roopnarine, 1996 (concha; Ilhas Guam). **GenBank:** gene 16S - HM124733.1.

Timoclea ovata (Pennant, 1777) **Material examinado** – **Museu:** FLMNH 44835 (concha; Inglaterra), FLMNH 198548 (concha; Inglaterra), FLMNH 45563 (concha; Inglaterra), FLMNH 248105 (concha; Grã-Bretanha). **GenBank:** gene COI - KR084930.1/ gene H3 - DQ458534.1.

Venerupis variegata – **GenBank:** gene 16S - DQ356381.1/ gene COI - GQ855271.1/ gene H3 - HM124645.1.

Venus casina – **GenBank:** gene 16S - JF901819.1/ gene COI - KR084893.1.

Venus verrucosa – **GenBank:** gene 16S - AJ548763.1/ gene H3 - KC429222.1.

APÊNDICE B – MATRIZ DE DADOS MORFOLÓGICOS UTILIZADAS DO ESTUDO.

Táxons / Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
<i>Acar transmar</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anomalocardia brasiliiana</i>	1	2	1	2	1	2	2	2	2	2	2	0	3	2	1	0	1	3	1	3	3	2	2	1	0	3	2
<i>Anomalocardia flexuosa</i>	0	2	1	2	1	1	1	2	2	2	1	1	3	2	1	0	1	3	1	3	3	2	1	1	0	?	?
<i>Anomalodiscus squamosus</i>	1	0	1	2	1	2	1	2	2	2	1	0	5	1	1	2	1	2	1	3	2	2	0	1	0	2	3
<i>Austrovenus stutchburyi</i>	1	2	2	2	1	0	1	0	0	2	1	0	1	1	2	1	0	0	2	1	1	5	2	0	0	3	1
<i>Bassina jacksonii</i>	2	1	1	0	2	1	1	2	0	2	1	1	3	3	1	1	0	0	1	3	3	3	1	0	1	?	?
<i>Chamelea gallina</i>	1	1	1	2	2	1	2	2	2	2	1	1	3	2	1	2	1	3	1	3	2	2	1	1	0	2	1
<i>Chione cancellata</i>	0	0	2	0	2	2	0	1	1	1	2	0	4	3	3	2	1	1	2	3	2	3	0	2	1	2	1
<i>Chione chioplana</i>	1	0	1	0	2	2	2	1	1	1	2	0	0	2	3	2	1	1	2	3	2	3	0	2	1	?	?
<i>Chione undatella</i>	0	0	0	1	0	2	0	1	2	1	1	0	1	2	2	3	2	1	2	3	3	3	0	1	1	1	2
<i>Chioneryx pygmaea</i>	1	0	1	2	1	2	0	1	2	2	2	0	1	3	1	3	2	2	1	3	3	3	0	1	0	?	?
<i>Chionista fluctifraga</i>	2	3	1	2	1	0	1	2	0	2	2	2	6	1	1	3	0	0	2	1	1	5	0	0	0	?	?
<i>Chionopsis amathusia</i>	2	0	0	0	0	2	0	1	2	2	2	0	2	1	2	2	2	2	1	2	1	2	0	1	0	?	?
<i>Ilioichione subrugosa</i>	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	1	3	2	1	2	1	2	2	3	3	4	2	1	0	1	2
<i>Leukoma pectorina</i>	2	0	1	2	1	0	0	1	2	2	2	0	4	1	1	3	1	3	2	1	1	1	0	1	1	3	1
<i>Leukoma staminea</i>	3	0	1	2	1	0	0	0	0	2	1	2	1	1	1	3	0	0	2	1	1	1	0	0	0	3	2
<i>Leukoma subrostrata</i>	2	0	1	2	0	2	0	1	1	2	2	2	5	2	1	1	2	3	2	3	3	2	0	?	1	?	3
<i>Leukoma thaca</i>	3	2	1	2	1	2	0	2	0	2	1	0	1	1	1	3	0	0	1	1	1	1	2	0	0	1	2
<i>Lirophora athleta</i>	1	1	1	2	1	1	1	2	1	2	1	1	3	2	3	2	1	2	1	3	2	4	1	1	0	?	?
<i>Lirophora latillirata</i>	1	1	0	2	1	1	2	2	2	2	1	1	3	2	3	3	1	2	1	3	3	4	1	2	1	3	1
<i>Lirophora paphia</i>	1	1	0	2	0	1	1	2	2	2	1	1	3	2	3	3	2	2	1	3	3	4	1	1	0	3	1
<i>Lirophora victoria</i>	1	1	1	0	1	1	1	2	1	2	?	1	3	2	3	2	1	2	?	?	2	?	1	1	0	?	?
<i>Mercenaria campechiensis</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	1	2	1	0	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1
<i>Mercenaria mercenaria</i>	2	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	3
<i>Panchione mactropsis</i>	1	2	1	1	2	2	1	2	1	2	1	1	3	3	3	2	1	2	2	3	2	1	2	1	0	?	?
<i>Panchione ulocyma</i>	1	2	1	2	2	2	1	2	1	2	1	1	3	3	3	0	1	2	2	3	2	1	2	1	0	?	?
<i>Placamen berii</i>	1	1	0	0	0	1	1	1	2	2	1	1	2	2	3	3	2	3	2	3	1	2	1	1	0	3	1
<i>Placamen foliaceum</i>	2	1	0	0	0	1	1	2	2	2	2	1	2	2	1	1	2	3	2	3	1	2	1	2	0	3	1
<i>Puberella cribaria</i>	2	0	1	0	0	2	2	1	1	2	2	0	1	1	3	1	1	1	1	2	2	1	2	2	1	?	?
<i>Puberella intapurpurea</i>	2	2	1	2	0	2	0	2	2	1	2	0	5	2	2	1	1	2	2	3	3	1	0	1	0	1	2

<i>Táxons / Caracteres</i>	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55
<i>Acar transmar</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anomalocardia brasiliiana</i>	3	3	0	0	0	0	1	2	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	2	1	1	0	0	0
<i>Anomalocardia flexuosa</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Anomalodiscus squamosus</i>	2	3	1	1	1	0	3	2	3	1	1	1	2	2	1	0	1	1	0	2	2	2	2	2	2	1	0	0
<i>Austrovenus stutchburyi</i>	2	2	1	1	1	0	2	3	3	1	1	1	2	2	1	0	1	1	0	0	0	2	2	2	2	1	1	0
<i>Bassina jacksonii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chamelea gallina</i>	3	1	1	1	1	1	2	2	2	1	1	0	2	2	1	1	0	1	0	2	0	2	1	2	2	?	?	?
<i>Chione cancellata</i>	2	3	1	1	1	1	2	3	2	1	1	1	1	2	1	0	1	1	0	1	2	2	2	1	1	1	1	0
<i>Chione chioplana</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chione undatella</i>	2	2	1	1	1	1	3	3	2	1	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0	0	2	2	2	2	1	0	0
<i>Chioneryx pygmaea</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chionista fluctifraga</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chionopsis amathusia</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ilichione subrugosa</i>	1	3	1	0	0	0	3	3	2	1	1	1	2	2	1	0	2	1	0	1	1	2	2	2	2	1	0	0
<i>Leukoma pectorina</i>	4	1	1	1	1	0	3	3	2	1	1	0	1	2	1	0	1	1	0	1	0	2	2	2	2	0	0	0
<i>Leukoma staminea</i>	5	3	0	1	1	0	2	3	3	1	1	1	2	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	2	0	0	0
<i>Leukoma subrostrata</i>	5	?	1	1	0	0	2	3	2	1	1	1	1	2	1	0	0	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Leukoma thaca</i>	3	3	1	1	0	2	1	2	1	1	1	1	2	2	1	0	2	1	0	1	0	2	2	1	2	1	0	0
<i>Lirophora athleta</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Lirophora latillirata</i>	1	1	1	0	0	1	2	3	3	2	1	1	2	1	1	0	2	1	0	0	0	2	2	1	1	0	1	1
<i>Lirophora paphia</i>	2	3	1	1	1	1	3	3	2	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	2	2	1	1	1	0
<i>Lirophora victoria</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mercenaria campechiensis</i>	2	2	0	1	1	0	3	2	2	1	1	0	2	2	1	0	?	1	1	0	0	2	2	2	1	?	0	0
<i>Mercenaria mercenaria</i>	5	3	1	1	0	0	3	2	2	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	0	0	2	2	1	1	1	0	0
<i>Panchione mactropsis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Panchione ulocyma</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Placamen berii</i>	1	1	1	1	0	2	1	2	1	1	1	1	2	2	1	0	1	1	0	1	2	1	2	2	1	1	0	0
<i>Placamen foliaceum</i>	3	1	1	1	0	1	3	2	1	1	2	0	1	2	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	2	1	1	0
<i>Puberella cribaria</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Puberella intapurpurea</i>	5	3	1	1	1	1	3	3	3	1	1	1	1	2	1	0	0	1	0	1	0	2	2	1	2	1	0	1

APÊNDICE C – EXTRAÇÃO DO DNA, PCR E SEQUENCIAMENTO

Em geral, o procedimento para se obter as sequências a serem estudadas filogeneticamente começam pela extração do DNA a partir de amostras de tecidos do pé ou manto. Usualmente utiliza-se kits industrializados ou protocolos simples como o do Chelex 100® (uma pequena amostra de tecido é adicionada a uma solução contendo Chelex 100® e Proteinase K, incubado *overnight* em banho-maria). A amplificação dos segmentos de DNA é realizada por PCR (*Polymerase Chain Reaction*) (condições para primers universais dos genes estudados descritos na Tabela 4), utilizando primers *forward* e *reverse* (primers universais dos genes estudados descritos na Tabela 5).

Tabela 4 – Condições utilizadas para amplificação de DNA de acordo com o gene e *primer*. FONTES: Folmer *et al.*, 1994; Colgan *et al.*, 2000; Kappner & Bieler, 2006.

Gene e Primers	Desnaturação Inicial	Ciclos	Desnaturação	Anelamento	Extensão	Extensão Final
(COI) dgLCO/ dgHCO	95°C/60s	37	95°C/40s	40°C/40s	72°C/60s	72°C/10min
(16S) 16SL3-Ven/ 16SH1-Ven	95°C/60s	38	94°/10s	58°-61°C/15s	72°C/45s	72°C/10min
(H3) H3F/H3R	95°C/60s	35	94°C/15s	50°-55°C/15s	72°C/15s	72°C/6min

Tabela 5 – Sequências dos *primers* universais para os genes COI e H3 e *primer* específico para o gene 16S de venerídeos. FONTES: Folmer *et al.*, 1994; Colgan *et al.*, 2000; Kappner & Bieler, 2006.

Gene	Primers	Referência
COI	dgLCO - (5'-3') GGTCAACAAATCATAAAGAYATYGG dgHCO - (5'-3') TAAACTTCAGGGTGACCAAARAAYCA	Folmer <i>et al.</i> , 1994
16S	16SL3-Ven - (5'-3') GCAAYGAGAGTTGTRCTAAGGTAGC 16SH1-Ven - (5'-3') ATAATCCAACATCGAGGTCGCAAA	Kappner & Bieler, 2006
H3	H3F - (5'-3') ATGGCTCGTACCAAGCAGACVGC H3R - (5'-3') ATATCCTTRGGCATRATRGTGAC	Colgan <i>et al.</i> , 2000

Os produtos obtidos das PCRs são separados por eletroforese em gel de agarose, observados com auxílio de luz ultravioleta e foto-documentados digitalmente. Aqueles com boa amplificação são enviados para sequenciamento e os eletroferogramas obtidos pelos sequenciamentos são analisados em programas específicos para análise filogenética

**APÊNDICE D – LISTA DE ESPÉCIES DE VENERIDAE DO BRASIL E
OUTRAS REGIÕES DO ATLÂNTICO OCIDENTAL.**

Composição dos bivalves venerídeos para o Brasil e demais regiões do Atlântico Ocidental analisadas nesse estudo. A letra 'X' significa presença da espécie na região. (Continua)

Espécies	Brasil	Golfo do México	Caribe	Uruguai	Argentina
<i>Amiantis purpurata</i> (Lamarck, 1818)	X			X	X
<i>Agriopoma texasianum</i> (Dall, 1892)		X			
<i>Anomalocardia brasiliiana</i> (Gmelin, 1791)	X	X	X	X	X
<i>Anomalocardia cuneimeris</i> (Conrad, 1846)		X	X		
<i>Anomalocardia puella</i> (Pfeiffer in Philippi, 1846)			X		
<i>Callista maculata</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	X		
<i>Callpita eucymata</i> (Dall, 1890)	X	X	X		
<i>Chione cancellata</i> (Linnaeus, 1767)	X		X		
<i>Chione elevata</i> (Say, 1822)		X	X		
<i>Chione inflata</i> (King & Broderip, 1832)					X
<i>Chione mazyckii</i> Dall, 1902		X			
<i>Chione minor</i> Nowell-Usticke, 1969			X		
<i>Chioneryx grus</i> (Holmes, 1858)		X			
<i>Chioneryx pygmaea</i> (Lamarck, 1818)		X	X		
<i>Choristodon robustu</i> (Sowerby I, 1834)	X		X		
<i>Cooperella atlantica</i> Rehder, 1943			X		
<i>Cyclinella tenuis</i> (Récluz, 1852)	X	X	X		
<i>Dosinia concêntrica</i> (Born, 1778)	X		X		
<i>Dosinia discus</i> (Reeve, 1850)		X	X		
<i>Dosinia elegans</i> (Conrad, 1843)		X	X		
<i>Eurhomalea exalbida</i> (Dillwyn, 1817)	X			X	X
<i>Eurhomalea lenticularis</i> (Broderip & G.B. Sowerby I, 1835)					X
<i>Gemma gemma</i> (Totten, 1834)		X	X		
<i>Globivenus foresti</i> (Fischer-Piette & Testud, 1967)	X		X		
<i>Globivenus lepidoglypta</i> (Dall, 1902)	X				
<i>Globivenus listeroides</i> (Fischer-Piette & Testud, 1967)	X	X	X		
<i>Globivenus rigida</i> (Dillwyn, 1817)		X			
<i>Globivenus rugatina</i> (Heilprin, 1887)		X	X		
<i>Globivenus strigillina</i> (Dall, 1902)		X	X		
<i>Gouldia cerina</i> (C. B. Adams, 1845)	X	X	X		
<i>Gouldia insularis</i> (Dall & Simpson, 1901)		X	X		
<i>Hysteroconcha dione</i> (Linnaeus, 1758)		X	X		
<i>Jukesena foveolata</i> (Cooper & Preston, 1910)					X
<i>Lamelliconcha circinata</i> (Born, 1778)	X	X	X		
<i>Leukoma antiqua</i> (King & Broderip, 1832)	X			X	X
<i>Leukoma granulata</i> (Gmelin, 1791)			X		

(Continuação)						
Espécies	Brasil	Golfo do México	Caribe	Uruguai	Argentina	
<i>Leukoma pectorina</i> (Lamarck, 1818)	X		X			
<i>Leukoma subrostrata</i> (Lamarck, 1818)	X		X			
<i>Lirophora latilirata</i> (Conrad, 1841)	X	X	X			
<i>Lirophora oblitterata</i> (Dall, 1902)		X				
<i>Lirophora paphia</i> (Linnaeus, 1767)	X	X	X	X		
<i>Lirophora riomaturensis</i> (Maury, 1925)			X			
<i>Macrocallista nimbosa</i> (Lightfoot, 1786)		X	X			
<i>Mercenaria campechiensis</i> (Gmelin, 1791)			X			
<i>Mercenaria campechiensis campechiensis</i> (Gmelin, 1791)		X				
<i>Mercenaria campechiensis texana</i> (Dall, 1902)		X				
<i>Mercenaria mercenaria</i> (Linnaeus, 1758)		X				
<i>Parastarte triquetra</i> (Conrad, 1846)		X	X			
<i>Periglypta listeri</i> (J. E. Gray, 1838)		X	X			
<i>Petricola dactylus</i> G. B. Sowerby I, 1823				X		X
<i>Petricola inversa</i> Macsotay & Campos, 2001			X			
<i>Petricola lapicida</i> (Gmelin, 1791)			X	X		
<i>Petricola serrata</i> (Deshayes, 1853)	X			X		
<i>Petricolaria pholadiformis</i> (Lamarck, 1818)	X	X	X			
<i>Pitar albidus</i> (Gmelin, 1791)	X	X	X			
<i>Pitar arestus</i> (Dall & Simpson, 1901)	X	X	X			
<i>Pitar cf. munda</i> Römer, 1861		X				
<i>Pitar fulminatus</i> (Menke, 1828)	X	X	X			
<i>Pitar morrhuanus</i> (Linsley, 1848)		X				
<i>Pitar palmeri</i> Fischer-Piette & Testud, 1967	X					
<i>Pitar patagonicus</i> (d'Orbigny, 1842)	X			X		X
<i>Pitar pilula</i> Rehder, 1943		X				
<i>Pitar rostratus</i> (Koch in Philippi, 1844)	X			X		X
<i>Pitar simpsoni</i> (Dall, 1895)		X	X			
<i>Pitar zonatus</i> (Dall, 1902)		X				
<i>Pitarenus cordatus</i> (Schwengel, 1951)	X	X				
<i>Puberella crenata</i> (Gmelin, 1791)	X	X	X			
<i>Puberella intapurpurea</i> (Conrad, 1849)	X	X	X			
<i>Tawera elliptica</i> (Lamarck, 1818)	X					X
<i>Tivela dentaria</i> (Lamarck, 1818)	X			X		
<i>Tivela fulminata</i> (Bory de Saint-Vincent, 1827)	X					
<i>Tivela geijskesi</i> Van Regteren Altena, 1968	X		X			
<i>Tivela mactroides</i> (Born, 1778)	X	X	X			
<i>Tivela trigonella</i> (Lamarck, 1818)		X	X			
<i>Tivela ventricosa</i> (Gray, 1838)	X			X		X
<i>Tivela zonaria</i> (Lamarck, 1818)	X			X		
<i>Transenella cubaniana</i> (d'Orbigny, 1853)	X	X	X			

(Continuação)					
Espécies	Brasil	Golfo do México	Caribe	Uruguai	Argentina
<i>Transennella conradina</i> (Dall, 1884)		X	X		
<i>Transennella culebrana</i> (Dall & Simpson, 1901)		X	X		
<i>Transennella stimpsoni</i> (Dall, 1902)	X	X	X		
<i>Transenpitar americana</i> (Doello-Jurado in Carcelles, 1951)	X			X	X
<i>Ventricolaria rigida</i> (Dillwyn, 1817)	X		X	X	