

## **ESTUDOS DE MORFOLOGIA DETALHADA E DE FILOGENIA EM MOLUSCOS: UMA ANÁLISE COMPARATIVA**

LUIZ RICARDO L. SIMONE

Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, SP, Brasil

### **INTRODUÇÃO**

A morfologia não é o último passo do estudo de um organismo; pelo contrário, deveria ser o primeiro. Entretanto, em Malacologia, este passo ainda não foi essencialmente dado. Fortemente embasado na concha, o conhecimento da morfologia e anatomia interna é ainda escasso se comparado com a grande diversidade que os moluscos apresentam. Embora a concha, em si, seja muito importante para a taxonomia, e até mesmo para inferências ambientais, ela não exhibe uma série de estruturas que podem ser chaves para o melhor entendimento do organismo, seja para sua biologia, seja, mais especificamente, na sistemática e filogenia. Os sistemas digestório, nervoso, reprodutor e locomotor devido a seus detalhes estruturais, como nos órgãos de captura de alimento, de cópula etc., são portadores de caracteres mais claros e diagnósticos para uma análise comparativa: esses detalhes não são esboçados na concha. Análises comparativas são necessárias, e mesmo imprescindíveis, para a sistemática e filogenia que, de certa forma, traduzem o caminho evolutivo dos organismos.

Encarar as diferentes espécies de moluscos sob o ponto de vista biológico, ou seja, como uma entidade de um ecossistema, que tem que viver, alimentar-se, reproduzir-se, lutar contra predadores e competidores etc. são as atribuições do organismo mais importantes para o biólogo. Sob este ponto de vista, a concha meramente é um dos constituintes analisados. Os demais dados necessários para qualquer tipo de análise biológica estão quase que totalmente ausentes na literatura para a imensa maioria dos moluscos, mesmo para organismos comuns e corriqueiros. Sem esses dados disponíveis, o biólogo tem que buscá-los diretamente nos próprios organismos ou, mais radicalmente, mudar de grupo, para aqueles cuja bibliografia e conhecimento sejam mais ricos, o que gera um círculo vicioso. Torna-se praticamente impossível trabalhar em um determinado grupo de animais sem que sua sistemática tenha sido razoavelmente resolvida. Situações como estas são muito comuns em malacologia, onde encontramos famílias cuja sistemática foi melhor trabalhada, como por exemplo, os Planorbidae (caracóis de água doce que possuem algumas espécies transmissoras da esquistossomose na América do Sul, dessa forma, com interesse prioritário) ao contrário de outras, como os Thiaridae e Pleuroceridae, cuja taxonomia é extremamente confusa. Dezenas de artigos são publicadas por ano sobre Planorbidae neotropicais e quase nada sobre as outras duas famílias.

A hegemonia da concha no conhecimento malacológico deixa as espécies recentes em pé de igualdade com as fósseis, desperdiçando uma fonte importante de conhecimento que pode ser trazida pelas “partes moles”. Estas são quase sempre extraídas e descartadas, como visto nas coleções institucionais pelo mundo: milhares de conchas vazias jazendo em gavetários.

Ao analisar essa situação, ou seja, o fato da sistemática da maioria dos grupos de moluscos ser muito confusa e do conhecimento quase que totalmente baseado na concha, já mostra que a concha em si não parece corresponder às expectativas conceituais que costumamos depositar nela. Como Mollusca é um grupo muito importante, seja em diversidade, seja em biomassa, e presente em quase

todos os ecossistemas, eles não podem ser ignorados. Apesar dos pesares, quatro milhões de trabalhos vêm sendo produzidos por ano nas últimas décadas. Gradualmente, maior investimento vem sendo feito em estudos de biologia molecular (Harasewych *et al.*, 1997), os quais vêm ocupando a lacuna deixada pela escassez de estudos além-concha. A morfologia, no entanto, continua em níveis superficiais.

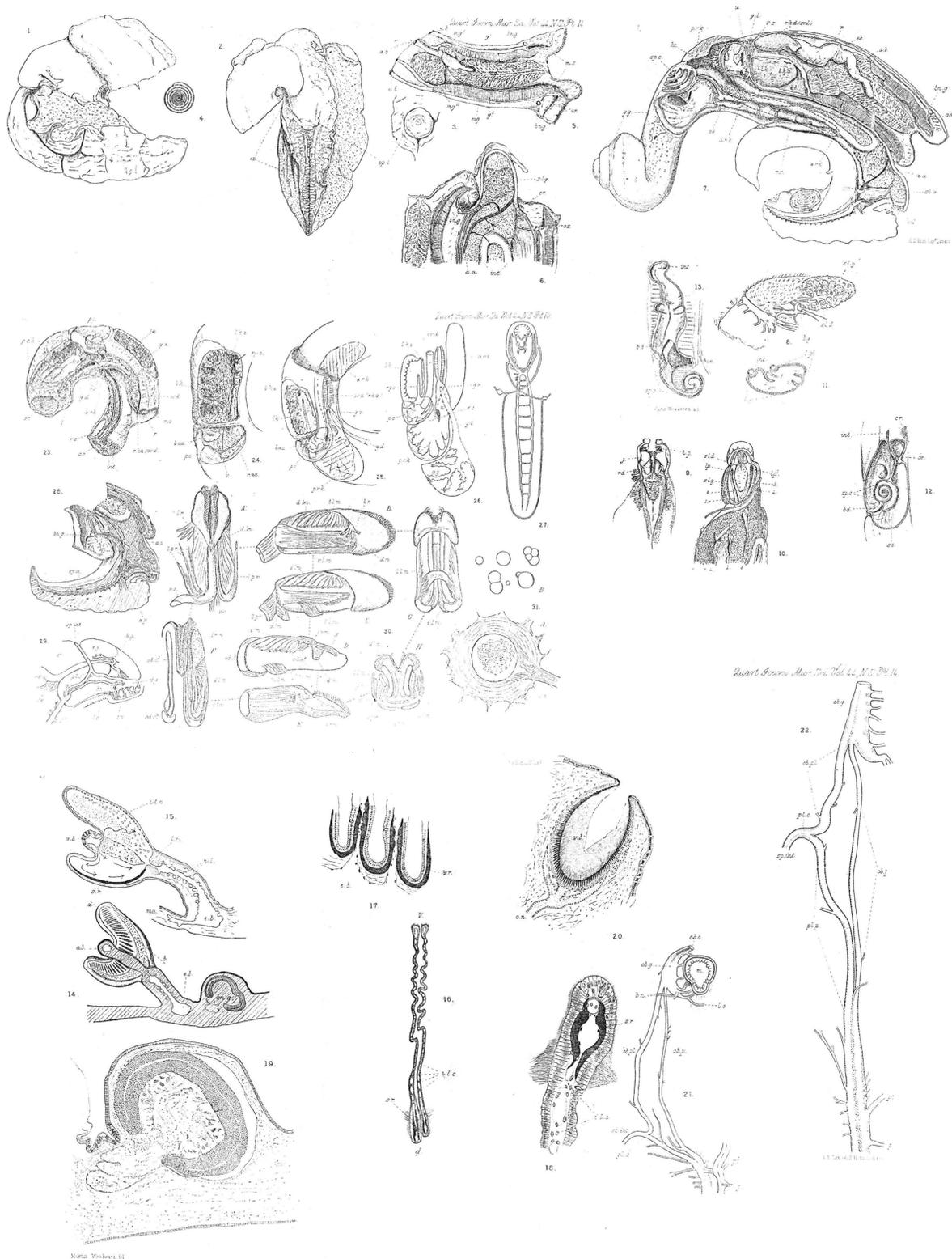
Entende-se por morfologia todo o conjunto de caracteres físicos de um molusco, tanto externos (incluindo a concha) quanto internos. Este último vem sendo designado como anatomia, cujo sufixo “-tomia” denota a necessidade de realização de corte, ou seja, dissecação. Entretanto, neste texto voltado aos moluscos, ambos os termos (Anatomia e Morfologia) são usados como sinônimos.

Outro fator de importância em relação à morfologia dos moluscos é a finalidade com que o autor realiza seu estudo. Existem anatomias voltadas para o entendimento da “funcionalidade” do animal, ou seja, visando desvendar como aquela entidade biológica, e seus diferentes sistemas e órgãos, “funcionam”. Tal estudo anatômico pode ser designado, neste texto, como “Anatomia Funcional ou Investigativa”. Entretanto, existem estudos anatômicos cujo principal enfoque é a sistemática e a comparação. Neste tipo de estudo, o autor se dedica a investigar quanto um determinado organismo difere ou se assemelha a outro. Este tipo de estudo pode ser designado, neste contexto, como “Anatomia Sistemática ou Taxonômica”.

Embora ambos os estudos tenham a terminologia “Anatomia”, diferem grandemente, pois, como foi dito acima, as perguntas formuladas, as quais cada estudo visa responder, são muito diferentes. Os estudos de anatomia investigativa, voltados ao entendimento da funcionalidade do animal, apresentam em geral ilustrações esquemáticas, muito mais fáceis de mostrar os diferentes órgãos e sua disposição, e como realizam suas atividades. Os detalhes e proporções das estruturas são dispensáveis. As descrições são pouco extensas e não raramente baseadas em um *pool* de espécies próximas.

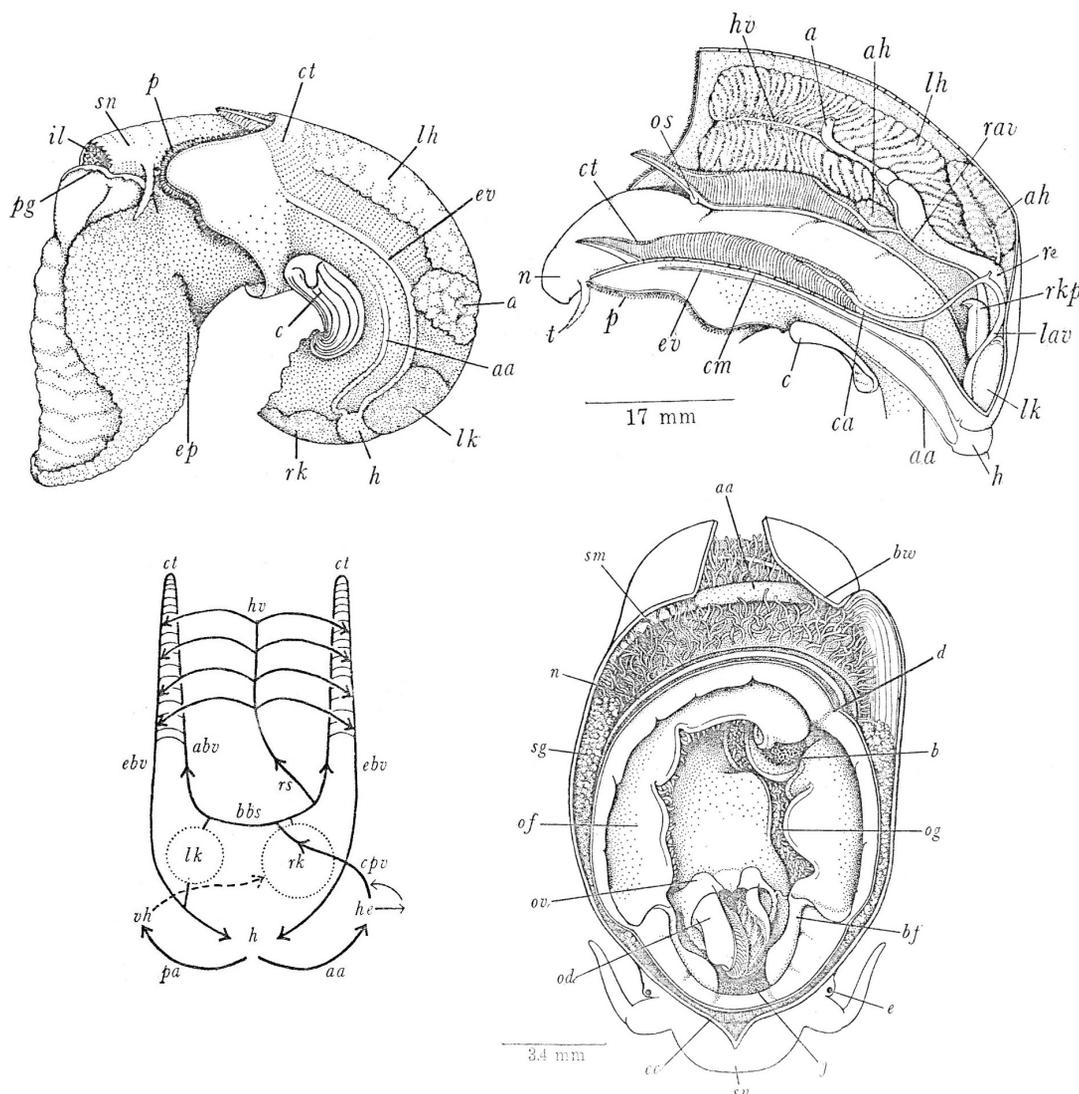
Nos estudos de anatomia sistemática as descrições são mais extensas, as ilustrações são muito mais abundantes, apresentando riqueza de detalhes e respeitando proporções, imprescindíveis para a comparação com espécies próximas. Ambos os tipos de Anatomia se sobrepõem, não são mutuamente exclusivos e carecem de uma linha nítida que os separem. Um estudo de anatomia investigativa é muito mais claro para o leitor e os esquemas são didáticos e fáceis de entender. É muito importante, principalmente para o iniciante, que precisa ter uma idéia de como um dado organismo realiza suas atividades. Entretanto, sua aplicação em sistemática é praticamente restrita a níveis mais elevados da hierarquia sistemática, pois a funcionalidade em geral é a mesma em organismos mais próximos. O trabalho de anatomia sistemática, por outro lado, é maçante e voltado a especialistas interessados em saber em quais detalhes um dado organismo se assemelha ou difere de outros. As ilustrações são aparentemente confusas, onde o leitor se perde num virtual caos de detalhes e peças isoladas, que somente pesquisadores íntimos do grupo estudado conseguem entender. Em geral assustam os iniciantes e pessoas não acostumadas com o grupo.

Um problema com os moluscos é que são organismos complexos e com história muito antiga (por exemplo, quase todas as principais famílias já estavam presentes no Cretáceo e as classes no Cambriano), não havendo esquemas simples que possam traduzir as estruturas de cada organismo sem que se percam detalhes importantes, pelo menos do ponto de vista sistemático.



**Figura 1.** Reprodução das figuras de Woodward (1901) como exemplo do tipo de estudo de Anatomia Detalhada ou Sistemática.

O estudo anatômico do tipo sistemático, ou pelo menos detalhado o bastante para tal finalidade, era produzido com certa abundância no final do século XIX e início do século XX (Amaudrut, 1898; Griffin, 1900). Por alguma razão desconhecida, tais tipos de estudos foram abandonados, quando se estudava aspectos anatômicos, até somente restarem averiguações do tipo investigativas (funcionais). Como exemplo, pode-se evocar o estudo de dois excelentes anatomistas que investigaram organismos correlatos, pertencentes à família Pleurotomariidae (Vetigastropoda). O primeiro caso foi Woodward (1901), que estudou *Pleurotomaria beyrinchii* (Philippi, 1847). As pranchas desse estudo foram reproduzidas aqui (fig. 1) sem a finalidade de mostrar minúcias, mas sim exemplificar como tal estudo fora detalhado e rico em pontos que um sistemata pode lançar mão. O mesmo se aplica à descrição. O segundo caso foi Fretter (1964) que estudou *Mikadotrochus amabilis* Bayer, 1963, em que o mesmo é feito aqui: a reprodução de quase todas as figuras (fig. 2).



**Figura 2.** Reprodução das figuras de Fretter (1964) como exemplo de um estudo de Anatomia Funcional ou Investigativa.

Ambos os estudos são marcos importantes do estudo morfológico dos Vetigastropoda, mas diferem muito entre si. Em Woodward (1901) as ilustrações (fig. 1) são mais difíceis de entender, obedecem a proporção de cada estrutura, e cada uma é esmiuçada quase até exaurir-se em detalhes. Já em Fretter (1964) as ilustrações (fig. 2) são esquemáticas, limpas, mais voltadas a demonstrar a funcionalidade do animal. Nenhum é mais importante do que o outro e apenas são voltados para finalidades diferentes, em que pese a designação “anatomia”. Se um pesquisador necessita entender a estrutura geral de um vetigastropode, e qual sua funcionalidade, seria Fretter (1964) o estudo mais indicado. No entanto, praticamente todos os táxons próximos devem possuir as mesmas características, a não ser que difiram exorbitantemente em alguma estrutura, sendo, então, erroneamente considerados próximos. Tal estudo é, por isso, de difícil aplicação na sistemática. Por outro lado, o trabalho de Woodward (1901) não pode ser dado a um estudante que inicia suas atividades ou a alguém interessado em saber como o animal funciona. Entretanto, ele fornece a riqueza de detalhes suficiente para um especialista em pleurotomarídeos dissecar espécimes de outras populações e compará-los àqueles estudado pelo autor.

Dentro da malacologia geral, é interessante notar que estudos anatômicos do tipo sistemático, como de Woodward (1901), atingiram um pico de quantidade no final do século XIX e início do século XX. Gradualmente, no primeiro quarto do século XX esses tipos de trabalhos desapareceram, de forma prematura, pois uma ínfima quantidade de espécies havia sido estudada. Dessa época em diante, os artigos anatômicos passaram a ser do tipo investigativo, como Fretter (1964), e mesmo investigações anatômicas passaram a ser, em proporção, mais raras ainda. Desse ponto em diante, dois fenômenos podem ser notados: (1) os artigos antigos, ou seja, da fase “áurea” da investigação anatômica detalhada (sistemática) passaram a servir de referências e como “padrão básico” para todo um grupo maior, ou seja, passaram a ser o “padrão” anatômico para toda a família ou táxon maior. Dessa forma, todos os constituintes daquele táxon necessariamente teriam as mesmas características, *a priori*, daquelas poucas (ou únicas) espécies estudadas no passado (Moore, 1964; Ponder, 1974; Boss, 1982; Haszprunar, 1985, 1988); (2) o pouco interesse do uso dos caracteres anátomo-morfológicos em biologia comparativa, principalmente quando espécies próximas eram contempladas. Este último fenômeno é decorrência de um círculo vicioso, pois, com base na primeira assertiva, todas as espécies próximas possuíam as mesmas características. Esses dois fenômenos conceituais levaram, provavelmente, à manutenção da concha como retentora dos caracteres taxonômicos por mais de dois séculos, e, mais recentemente, ao investimento em biologia molecular, deixando a anatomia em um desonroso terceiro plano.

Há mais de uma década venho investigando como a morfologia pode ser aplicada em estudo comparativo e filogenético. Este último, sob certo ponto de vista, nada mais é do que um método de biologia comparativa com a aplicação de uma metodologia pré-determinada. Foi devido a este tipo de investigação que pude realizar a avaliação acima. Adicionalmente, pude ver que espécies estudadas previamente por autores, cujo enfoque fora anatomia funcional ou investigativa, facilitavam a investigação daquele organismo em estudo, mas a utilização direta dos dados era muito limitada. Ou seja, o estudo de uma espécie que havia sido estudada anatomicamente por aqueles métodos, teria seu estudo quase que nos mesmos moldes de outra espécie com anatomia inédita.

A título de exemplo, posso citar trabalhos nos quais realizei uma investigação sobre a filogenia, com base morfológica, dos Terebridae (Caenogastropoda, Conoidea) (Simone, 1999, 2000). Uma

das espécies estudadas, *Hastula cinerea* (Born, 1778), havia sido estudada previamente por Marcus & Marcus (1960) e, no entanto, a descrição anatômica e a quantidade de desenhos são similares às demais espécies estudadas, justamente porque detalhes inéditos, necessários para a análise comparativa, precisavam ser reportados.

Este texto é baseado na apresentação realizada no XVIII Encontro Brasileiro de Malacologia (Simone, 2003), onde, além dos dados relatados acima, mostrei que a morfologia pode suscitar interessantes análises comparativas, com implicações na sistemática e na filogenia. O caso reportado foi o estudo que venho realizando, o qual exponho a seguir.

### **ESTUDO DE CASO: FILOGENIA DOS CAENOGASTROPODA**

O táxon Caenogastropoda Cox (1960), que após a década de 1980 veio a substituir o nome Pectinibranchia, abriga a maior parte dos Mesogastropoda (como definido por Thiele, 1929) e os Neogastropoda. É um grupo mega-diverso, com representantes em todos os ambientes apropriados a um molusco, pois mesmo com maioria marinha, apresenta representantes terrestres e de água doce. Provavelmente, os cenogastrópodes devem perfazer quase metade das espécies de Mollusca, com mais de 50 mil espécies.

Venho desenvolvendo um estudo de morfologia detalhada de um conjunto de espécies de Caenogastropoda, heterogêneo o suficiente para representar praticamente todos os principais grupos. A finalidade é definir morfologicamente Caenogastropoda como um todo, assim como suas principais subdivisões, mais especificamente, superfamílias e famílias. Este projeto, ainda em desenvolvimento, já resultou no estudo de mais de 300 espécies (sendo algumas pertencentes a grupos externos, ou seja, não-cenogastrópodes), e ainda encontra-se parcialmente inédito. A intenção é publicar artigos técnicos sobre todos os passos da análise, contendo a taxonomia e descrição anatômica de cada espécie estudada, o que é extremamente extenso e demanda muito tempo e trabalho, sendo esta a principal razão pela não disponibilidade de todos os dados resultantes do estudo.

Em geral, fazem parte dos Caenogastropoda as seguintes superfamílias de mesogastrópodes: Littorinoidea, Rissosoidea, Cerithioidea, Campaniloidea, Vermetoidea, Stromboidea, Hipponicoidea, Calyptraeidea, Capuloidea, Xenophoroidea, Cypraeoidea, Naticoidea, Tonnoidea, Ficoidea e Lamellarioidea. Também as seguintes superfamílias de neogastrópodes: Muricoidea, Buccinoidea, Volutoidea, Cancellarioidea e Conoidea. Alguns autores também consideram os Architaenioglossa como constituintes do táxon, englobando as superfamílias Cyclophoroidea, Ampullarioidea e Viviparioidea. Representantes de cada família das superfamílias supracitadas foram selecionados, cuja anatomia fora estudada de forma detalhada e seus dados confrontados para a realização de uma análise filogenética (cladística). Como a reunião de todas as espécies globalmente no projeto resultaria numa base de dados muito grande, operacionalmente difícil de analisar, cada superfamília foi estudada separadamente. Espécies pertencentes a superfamílias correlatas foram analisadas em conjunto, visando esclarecer as identidades taxonômicas e testar se todas são realmente táxons separados.

As Figuras 3 e 4 apresentam os cladogramas obtidos nas análises individuais onde cada símbolo alocado em cada nó simboliza uma sinapomorfia que o suporta. A intenção é apenas demonstrar como a morfologia foi útil para a obtenção daquele resultado, pois os detalhes e descrições foram ou estão sendo publicados em separado. A figura 3 mostra os cladogramas obtidos na análise dos “Architaenioglossa” (Simone, 2004b). Este táxon é considerado um grupo

coeso de gastrópodes não-marinhos, no entanto, o estudo realizado, levando em consideração 143 caracteres morfológicos (335 estados) mostrou que “Architaenioglossa” é um arranjo parafilético de três superfamílias, Cyclophoroidea, Ampullarioidea e Viviparioidea (representadas na figura 3).

O cladograma resultante do estudo da amostra de Cerithioidea está representado na figura 4 (Simone, 2001). Após a análise de 122 caracteres morfológicos (303 estados) os representantes das superfamílias Campaniloidea e Vermetoidea resultaram como parte do grupo interno, ou seja, pelo menos sob o ponto de vista morfológico, estes são Cerithioidea, sem a necessidade de serem considerados um grupo a parte.

O estudo da amostra de Rissoidae e Littorinoidea está representado na árvore da figura 5. É claro que esta análise é apenas provisória, por envolver tão poucos representantes em face da enorme diversidade do grupo. Uma análise mais detalhada, envolvendo um elenco de representantes mais completo está ainda sendo conduzida. Entretanto, para fins de momento, os representantes presentemente estudados foram analisados com base em 44 caracteres, o que foi suficiente para demonstrar que Littorinoidea é um arranjo parafilético na base de Rissoidae.

O estudo da amostra de Stromboidea está representado na figura 6 (Simone, 2005). Com o estudo de 102 caracteres morfológicos (255 estados) ficou demonstrado que os representantes de Xenophoroidea são parte de Stromboidea. Algo similar aconteceu com os Calyptraeidea, cujo cladograma está representado na figura 7 (Simone, 2002). Após o estudo de 112 caracteres morfológicos (289 estados), os representantes de Hipponicidae e Capuloidea resultaram como constituintes de Calyptraeidea.

A superfamília Naticoidea apresenta uma única família, Naticidae, cujo estudo resultou no cladograma representado na figura 8, após a análise de 96 caracteres. De interessante está a demonstração da condição polifilética de alguns dos principais gêneros do grupo, como *Natica* Scopoli, 1777 e *Polinices* Montfort, 1810.

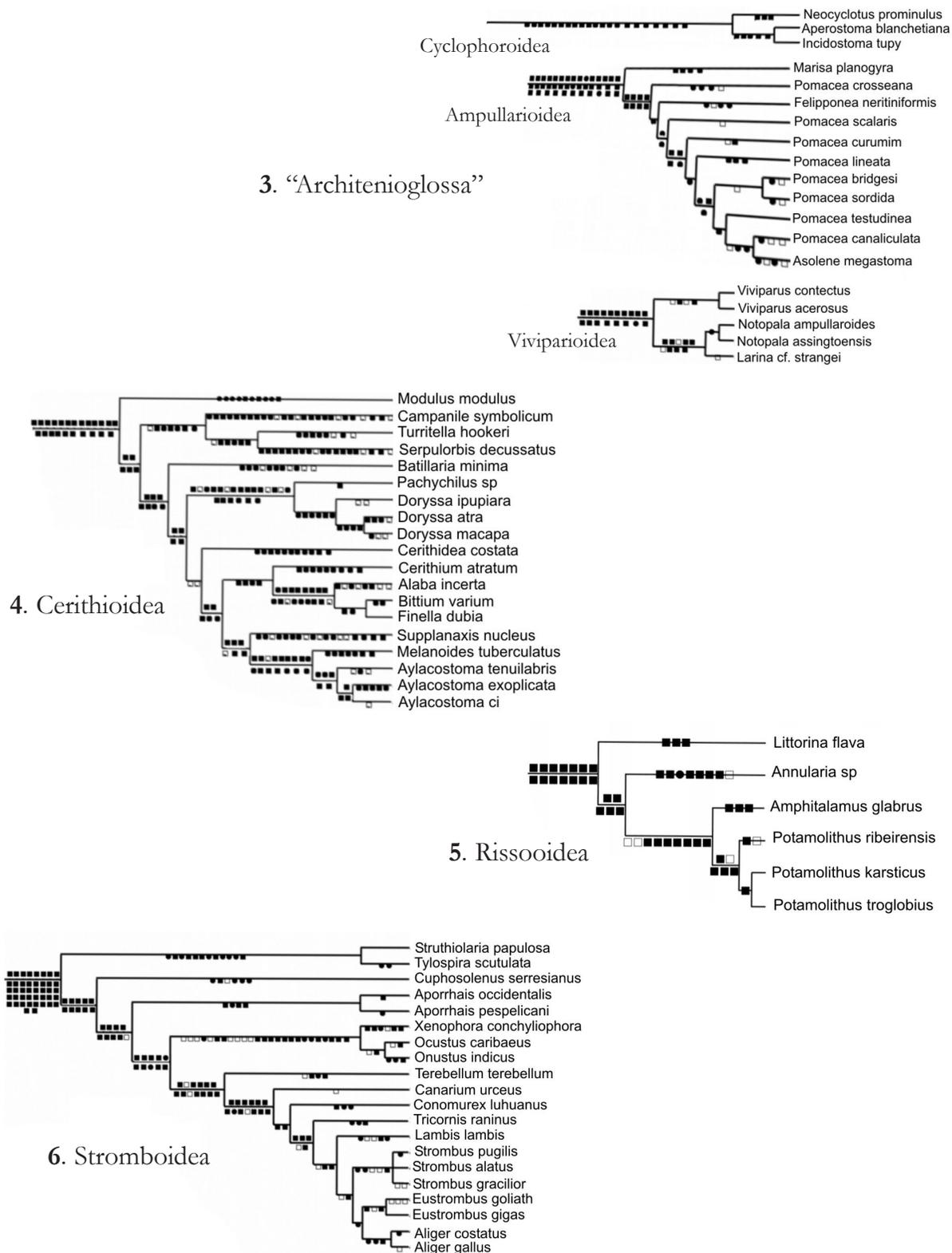
O resultado do estudo dos Cypraeoidea está representado na figura 9 (Simone, 2004a). Após a análise de 132 caracteres morfológicos (322 estados), notou-se que Lamellarioidea era o primeiro ramo do táxon.

O estudo da amostra de Tonnoidea resultou no cladograma representado na figura 10. A análise foi feita com base em 85 caracteres, o que demonstrou ser Ficoidea um arranjo polifilético interno ao táxon; a família Ranellidae também resultou polifilética.

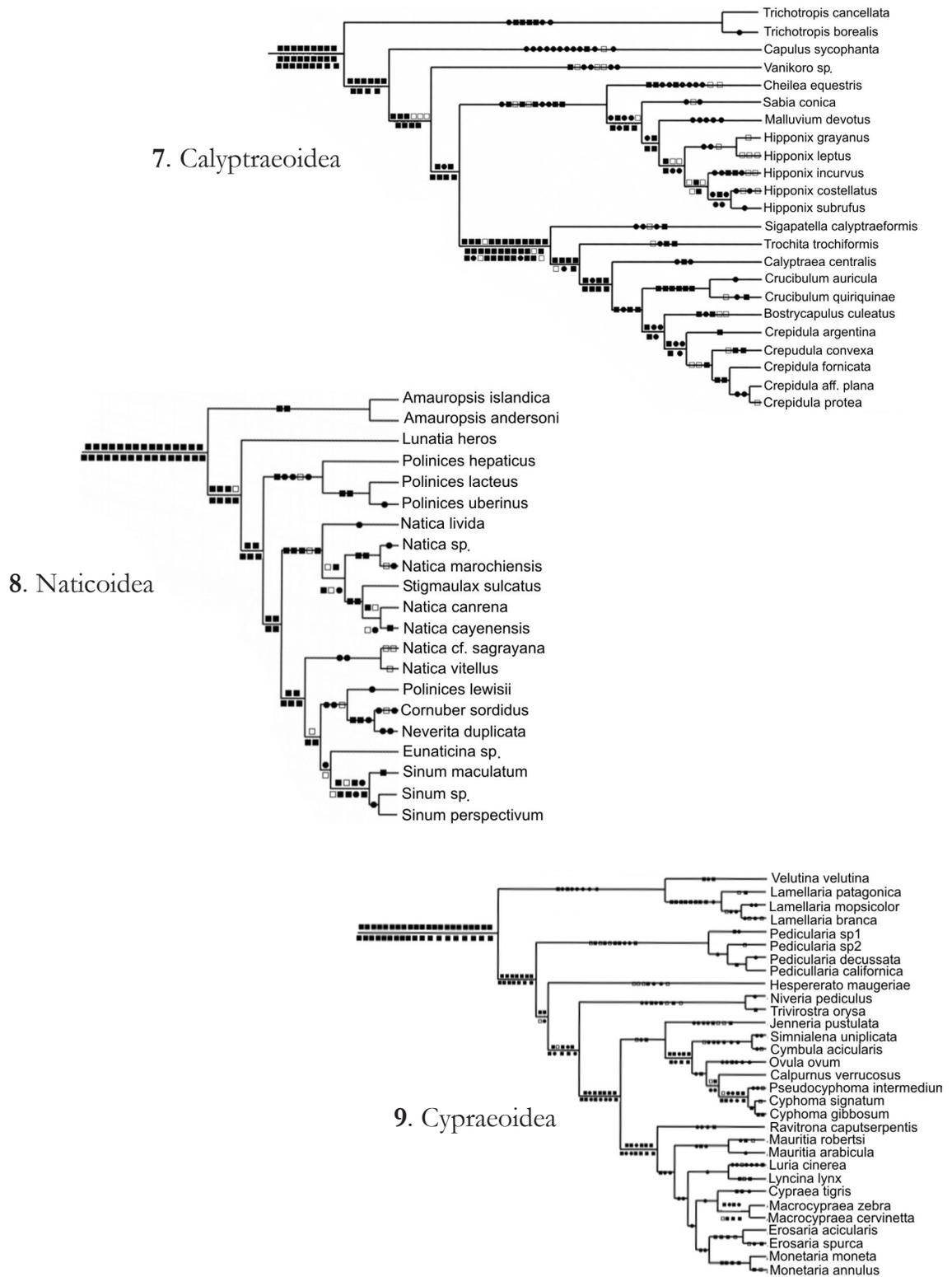
O estudo da amostra de Conoidea obteve os cladogramas representados nas figuras 11 e 12. Na figura 12 está a árvore obtida com o estudo específico da subfamília Terebrinae (Simone, 1999, 2000), e na figura 11, a obtida com os demais representantes. A análise dos Terebrinae foi baseada num conjunto de 44 caracteres morfológicos (99 estados), enquanto a dos demais Conoidea num conjunto de 97 caracteres, vindo a demonstrar que a tradicional família Turridae é polifilética.

Os Cancellarioidea são um grupo de uma única família não muito diversa, o cladograma resultante da análise deste conjunto está representado na figura 13, baseado na análise de 60 caracteres morfológicos. De interesse, ficou demonstrado que o gênero *Cancellaria* Lamarck, 1799 é parafilético.

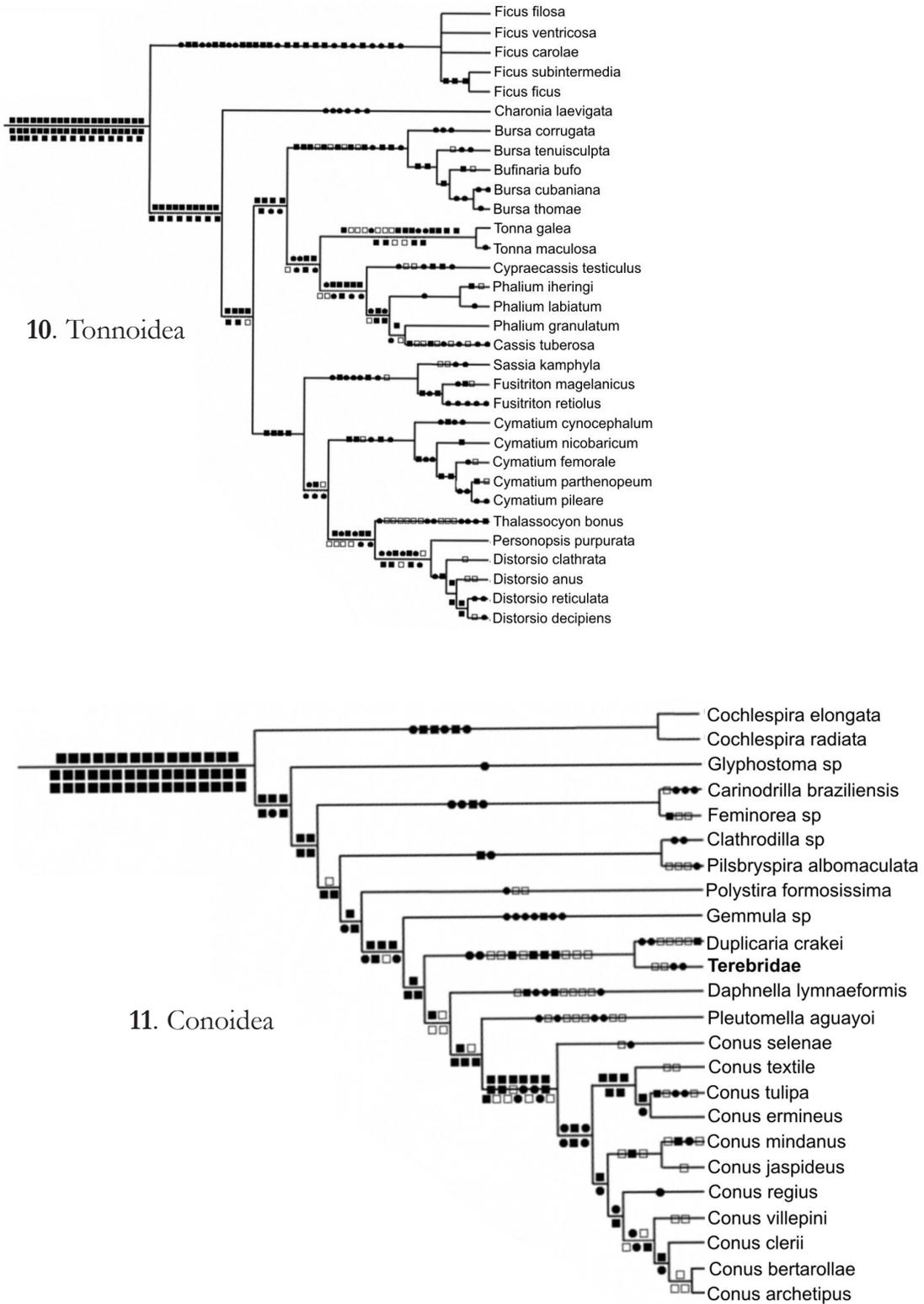
A superfamília Muricoidea, que na concepção da maioria dos malacólogos também inclui Buccinoidea e Volutoidea (e.g. Ponder, 1974) é um grupo mega-diverso, por esta razão uma análise mais acurada está ainda sendo desenvolvida. No momento, uma pequena quantidade de espécies foi analisada, resultando no cladograma da figura 14, baseado na análise de 54 caracteres morfológicos.



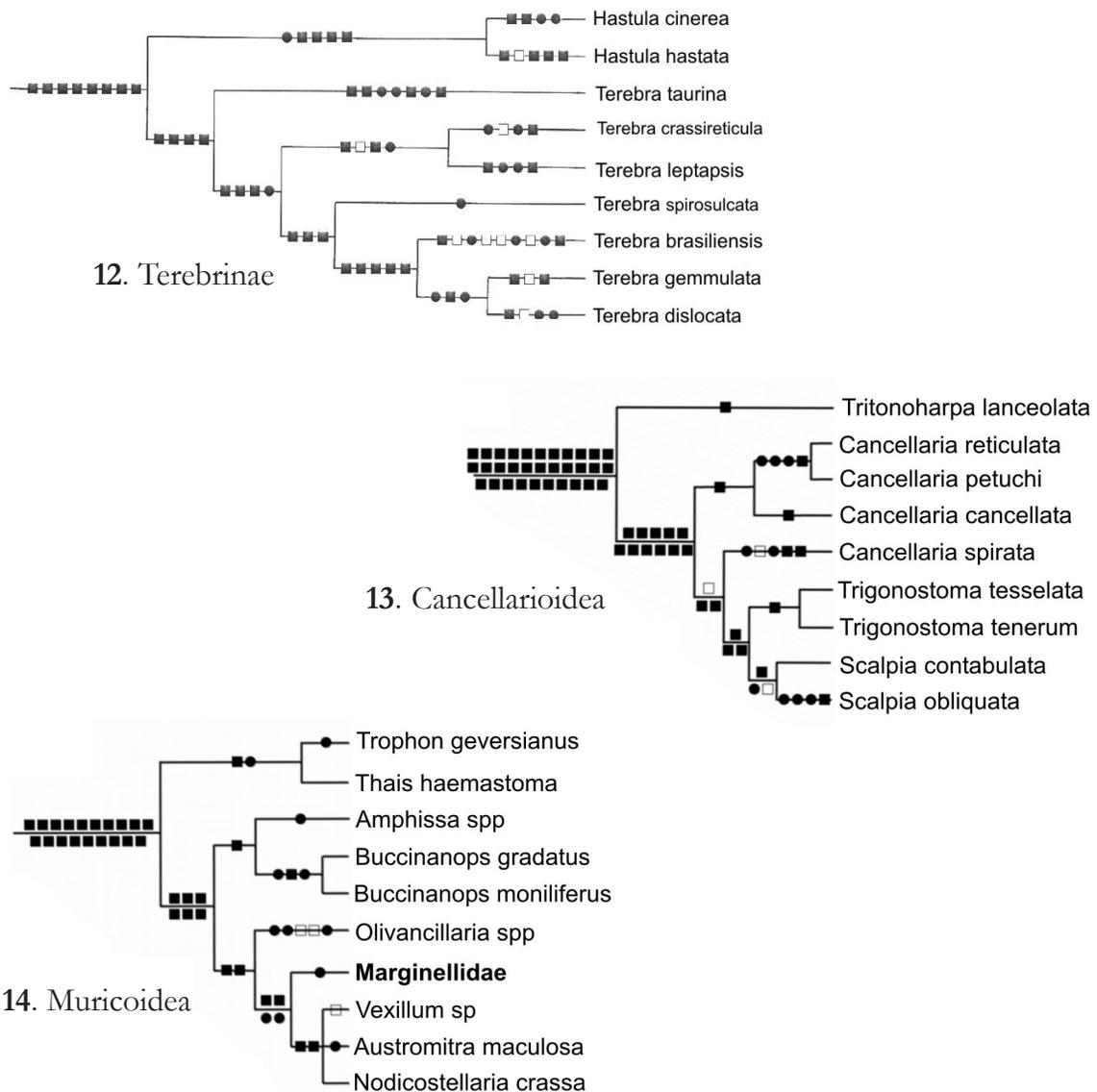
**Figuras 3-6.** Cladogramas obtidos nos estudos individuais de cada superfamília de Caenogastropoda. Cada nó apresentando um símbolo que indica uma sinapomorfia morfológica (quadrado cheio= sinapomorfia não homoplástica; quadrado vazio= reversão; círculo= convergência). **3.** "Architenioglossa"; **4.** Cerithioidea; **5.** Rissooidea; **6.** Stromboidea.



**Figuras 7-9.** Cladogramas obtidos nos estudos individuais de cada superfamília de Caenogastropoda. Cada nó apresentando um símbolo que indica uma sinapomorfia morfológica (quadrado cheio= sinapomorfia não homoplástica; quadrado vazio= reversão; círculo= convergência). 7. Calyptraeidea; 8. Naticoidea; 9. Cypraeoidea.

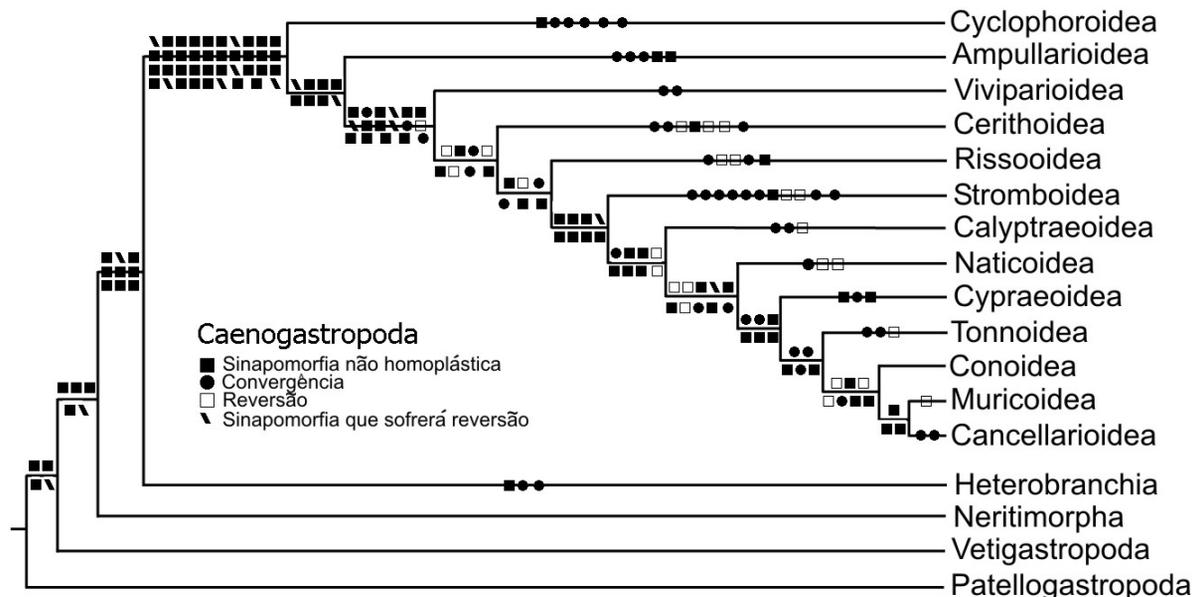


**Figuras. 10-11.** Cladogramas obtidos nos estudos individuais de cada superfamília de Caenogastropoda. Cada nó apresentando um símbolo que indica uma sinapomorfia morfológica (quadrado cheio= sinapomorfia não homoplástica; quadrado vazio= reversão; círculo= convergência). **10.** Tonnoidea; **11.** Conoidea.



**Figuras. 12-14.** Cladogramas obtidos nos estudos individuais de cada superfamília de Caenogastropoda. Cada nó apresentando um símbolo que indica uma sinapomorfia morfológica (quadrado cheio= sinapomorfia não homoplástica; quadrado vazio= reversão; círculo= convergência). **12.** Terebrinae; **13.** Cancellarioidea; **14.** Muricoidea.

Após a análise secundária de representantes de cada superfamília em separado, o resultado foi que havia 13 delas, uma vez que algumas foram absorvidas, podendo ser consideradas como ramos especializados de um táxon mais abrangente. Adicionalmente, o “plano básico”, ou seja, o conjunto de sinapomorfias e plesiomorfias que definem cada superfamília, passou a ser conhecido. O plano básico foi usado na fase final da análise, sendo, então, cada superfamília considerada um táxon terminal. A análise filogenética realizada nesse nível, resultou no cladograma exibido na figura 15. Neste cladograma o conjunto de sinapomorfias morfológicas está indicado em cada nó, incluindo os quatro grupos externos (mostrados na parte de baixo da figura). Primeiramente, o principal resultado obtido foi a conclusão de que Caenogastropoda constitui um táxon monofilético, definido



**Figura 15.** Cladograma obtido do estudo global de Caenogastropoda, tendo as superfamílias como ramos terminais. Cada superfamília está rerepresentada pelo seu “plano básico”. Cada nó contém símbolos representando as sinapomorfias que o suportam, conforme indicado.

por nada menos do que 39 sinapomorfias morfológicas. Destas, seis sofrem reversão ao longo da árvore (como indicado). O táxon mais próximo, ou seja, o grupo-irmão de Caenogastropoda é Heterobranchia (que reúne alogastrópodes, opistobrânquios e Pulmonata). Uma organização interna de Caenogastropoda também foi obtida, com as 13 superfamílias organizadas sucessivamente ao longo da árvore. Os três primeiros ramos são os arquitenioglossas que, como dito acima, resultaram num arranjo parafilético.

Como conclusão, o estudo comparativo dos Caenogastropoda demonstra que a morfologia é extremamente útil para estudos comparativos em todos os níveis, até mesmo entre espécies próximas. Todos os sistemas, estruturas e órgãos são portadores de caracteres potenciais para estudos comparativos e não podem ser descartados previamente. O estudo da morfologia detalhada, apesar de ter atingido o auge há um século, foi sendo gradual e prematuramente abandonado ao longo do século XX, em uma fase em que apenas uma pequena fração dos moluscos havia sido estudada nesse aspecto.

## REFERÊNCIAS

- Amadrut, A. 1898. La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les mollusques gastéropodes. *Annales Sciences Naturelles*, 7: 1-291, pls.1-10.
- Boss, K. J. 1982. Mollusca, p. 947-1166. In: Parker, S. P. (Ed.). *Synopsis and classification of living animals*. McGraw-Hill Book Company, New York, V. 2, 1166.
- Cox, L. R. 1960. Thoughts on the classification of the Gastropoda. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 33 (6): 239-261.
- Fretter, V. 1964. Observations on the anatomy of *Mikadotrochus amabilis* Bayer. *Bulletin of Marine Sciences of the Gulf and Caribbean*, 14 (1): 172-184.
- Griffin, L. E. 1900. The anatomy of *Nautilus pompilius*. *Memoirs of the National Academy of Sciences*, 8 (5): 101-230, pls. 1-17.
- Harasewych, M. G.; Adamkewicz, S. L.; Blake, J. A.; Saudek, D.; Spriggs, T. & Bult, C. J. 1997. Neogastropod phylogeny: a molecular perspective. *Journal of Molluscan Studies*, 63: 327-351.

- Haszprunar, G. 1985. The Heterobranchia – a new concept of the phylogeny of the higher Gastropoda. **Zeitschrift fuer Zoologische Systematik und Evolutionsforschung**, 23: 15-37.
- Haszprunar, G. 1988. On the origin and evolution of major gastropod groups, with special reference to the Streptoneura. **Journal of Molluscan Studies**, 54: 367-441.
- Marcus, E. B. R. & Marcus, E. 1960. On *Hastula cinerea*. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo (Zoologia)**, 23 (260): 25-54, 5pls.
- Moore, D. R. 1964. The evolution of the Mesogastropoda. **American Malacological Union Annual Report**, 1964: 17-18.
- Ponder, W. F. 1974. The origin and evolution of the Neogastropoda. **Malacologia**, 12: 295-338.
- Simone, L. R. L. 1999. Comparative morphology and systematics of Brazilian Terebridae (Mollusca, Gastropoda, Conoidea), with descriptions of three new species. **Zoosystema**, 21 (2): 199-248.
- Simone, L. R. L. 2000[1998]. A phylogenetic study of the Terebrinae (Mollusca, Caenogastropoda, Terebridae) based on species from the Western Atlantic. **Journal of Comparative Biology**, 3 (2): 137-150.
- Simone, L. R. L. 2001. Phylogenetic analyses of Cerithioidea (Mollusca, Caenogastropoda) based on comparative morphology. **Arquivos de Zoologia**, 36 (2): 147-263.
- Simone, L. R. L. 2002. Comparative morphological study and phylogeny of representatives of the superfamily Calyptraeioidea (including Hipponicoidea) (Mollusca, Caenogastropoda). **Biota Neotropica**, 2 (2): 1-137.
- Simone, L. R. L. 2003. Estudos de morfologia detalhada e de filogenia. **XVIII Encontro Brasileiro de Malacologia, Resumos**, Rio de Janeiro: 49.
- Simone, L. R. L. 2004a. **Morphology and phylogeny of the Cypraeoidea (Mollusca, Caenogastropoda)**. Papel Virtual ed. Fapesp. Rio de Janeiro, 185p.
- Simone, L. R. L. 2004b. Comparative morphology and phylogeny of representatives of the superfamilies of architaenioglossans and the Annulariidae (Mollusca, Caenogastropoda). **Arquivos do Museu Nacional**, 62 (4): 387-504.
- Simone, L. R. L. 2005. Comparative morphological study of representatives of the three families of Stromboidea and the Xenophoroidea (Mollusca, Caenogastropoda), with an assessment on their phylogeny. **Arquivos de Zoologia**, 37 (3): 141-267.
- Thiele, J. 1929. **Handbuch der systematischen Weichtierkunde, vol. 1**. Gustav Fisher Verlag, Jena, 625 p.
- Woodward, M. F. 1901. The anatomy of *Pleurotomaria beyrichii*, Hilg. **Quarterly Journal of Microscopical Sciences**, 44: 215-268.

---

LUIZ RICARDO L. SIMONE

Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo  
Cx. Postal 42494  
CEP:04299-970 São Paulo, SP, Brasil  
E-mail: lrsimone@usp.br