

OSMORREGULAÇÃO EM MOLUSCOS: O CASO DO BIVALVE ESTUARINO TROPICAL ANOMALOCARDIA BRASILIANA (MOLLUSCA: BIVALVIA)

Michella de Albuquerque Lima*
Departamento de Biologia
Universidade Federal do Ceará
michella_bio@yahoo.com.br

Marcelo de Oliveira Soares
Departamento de Biologia
Universidade Federal do Piauí
bio_marcelo@yahoo.com.br

Carolina Cerqueira Paiva
Departamento de Engenharia de Pesca
Universidade Federal do Ceará
carolinacdp@gmail.com

Frederico Moreira Osório
Departamento de Engenharia de Pesca
Universidade Federal do Ceará
fredosorio@gmail.com

André Ferreira Porfírio
Departamento de Biologia
Universidade Federal do Ceará
adrefporfrio@hotmail.com

Helena Matthews-Cascon
Departamento de Biologia
Universidade Federal do Ceará
helenamc@gmail.com

*autora para correspondência

RESUMO

Eurialinidade é uma característica necessária aos habitantes estuarinos. Este estudo avaliou os efeitos das variações de salinidade na capacidade regulatória do bivalve estuarino tropical *Anomalocardia brasiliana*. Para estimar as potencialidades osmorregulatórias, espécimes foram coletados vivos no estuário do rio Curu, Ceará, e transportados para o laboratório, em recipientes com água do estuário. A habilidade osmorregulatória da *Anomalocardia brasiliana* foi determinada através de dois procedimentos. Inicialmente, a osmolaridade da hemolinfa foi medida em várias concentrações de salinidade (0,9; 2,0; 3,5; 4,9; 5,1° BRIX) e em diferentes escalas de tempo (30, 60, 90, 120 e 300 minutos). Em seguida, foi realizada a comparação da osmolaridade da hemolinfa com a do meio e aplicados modelos estatísticos para testar a hipótese de osmorregulação. Os resultados mostraram

que os espécimes foram capazes de regular a osmolaridade da hemolinfa em todas as diferentes concentrações de salinidade e escalas de tempo. Portanto, este trabalho reuniu informações importantes sobre a fisiologia do bivalve estuarino tropical *A. brasiliana*, devido à capacidade de regulação osmótica que a espécie apresenta.

Palavras-chave: estuário, bivalve, *Anomalocardia brasiliana*, osmorregulação.

ABSTRACT

Euryhalinity is a necessary characteristic in estuarine inhabitants. This study evaluated the osmoregulatory effects of salinity variations in the tropical estuarine bivalve *Anomalocardia brasiliana*. To estimate the osmoregulatory capabilities specimens were collected alive in estuary of Curu river, Ceará, and carried to the laboratory in containers with some water of the estuary. The osmoregulatory ability of *Anomalocardia brasiliana* was determined by following two procedures. Firstly, by measuring the hemolymph osmolality in various salinity concentrations (0,9; 2,0; 3,5; 4,9; 5,1° BRIX) and different time scales (30, 60, 90, 120 e 300 minutes). Secondly, by comparing the hemolymph osmolality with the medium's osmolality and by testing the hypothesis of osmoregulation using estatistic models. The results showed the specimens could regulate their hemolymph osmolality in all the different salinity concentrations and time scales. Therefore, this research added important information about the physiology of the estuarine tropical bivalve *A. brasiliana* due to the capability of osmotic regulation that the species possess.

Keywords: estuary, bivalve, *Anomalocardia brasiliana*, osmoregulation.

1. INTRODUÇÃO

O estuário representa uma transição entre o ambiente marinho e o límico, sendo caracterizado pela presença de sedimentos finos de origem marinha, fluvial ou terrestre, os quais se acumulam, formando planícies de barro ricas em alimento, embora escassas em oxigênio [1]. A ação das variações de marés provoca alterações nesse ambiente, onde se alternam períodos de total cobertura do meio pelas águas e de exposição do substrato, consequentemente, dos organismos que ali vivem.

Fatores abióticos como temperatura, teor de oxigênio e salinidade são variáveis importantes que podem provocar mudanças bruscas, tanto em escala temporal como espacial. Os organismos habitantes de ambientes de estuário utilizam estratégias comportamentais e fisiológicas que os capacitam a tolerar tais oscilações [2,3]. Dessa forma, os organismos estuarinos possuem características próprias que permitem a manutenção das concentrações osmóticas dos seus fluidos corporais em níveis aceitáveis para um bom desenvolvimento fisiológico.

Considerando-se as variações nas concentrações osmóticas dos fluidos corporais dos organismos aquáticos em resposta aos níveis de salinidade do meio, distinguem-se duas formas de ajuste osmótico: osmoconformação e osmorregulação. Nas

espécies osmoconformadoras, a pressão osmótica intracelular pode variar de acordo com a variação da osmolaridade do meio, ou seja, esses animais mantêm a osmolaridade dos seus fluidos corporais semelhante àquela do meio em que se encontram. As espécies osmorreguladoras são capazes de tolerar variações na salinidade do meio com mínimas alterações da concentração osmótica da hemolinfa [4,5].

Eurialinidade é, portanto, uma característica necessária aos habitantes estuarinos [4]. O estudo da osmorregulação deu origem a uma multiplicidade de análises em vários níveis de organização biológica, tais com organismos, células e até moléculas [6]. Especialmente em invertebrados marinhos costeiros, isso ocorre devido a sua constante exposição às flutuações de salinidade em seu habitat natural. Esses organismos, portanto, constituem bons exemplos de sistemas-modelo para o estudo dos efeitos das mudanças de osmolaridade. Já foram tema de estudos, pelo caminho da regulação osmótica, diversos grupos de animais, v. g., poríferas, cnidários, moluscos e crustáceos.

Ressalte-se que os organismos que vivem em habitat onde esses fatores são um problema importante submetem-se a algumas adaptações como forma de sobrevivência nesses ambientes. Por exemplo, acumulam solutos orgânicos como poliálcoois, aminoácidos livres, quaternários ou terciários de amônio e compostos sulfônicos, em resposta ao estresse osmótico, o que se constitui, na verdade, uma adaptação metabólica encontrada em invertebrados e vertebrados, que sugere uma evolução convergente para essa característica [7].

A constante manutenção das condições osmóticas e iônicas intracelulares e extracelulares é fundamental para o funcionamento normal das células. Em ambientes de água doce, invertebrados devem absorver os sais ativamente; já, em se tratando da salgada, o excesso deve ser secretado. Por outro lado, em ambientes terrestres, os invertebrados precisam economizar água. As exigências para transporte de íons e água podem variar muito, dependendo de fatores tanto internos como externos, tais como a salinidade da água ou a taxa metabólica. A compreensão das grandes tendências evolutivas (por exemplo, a evolução dos animais terrestres) e da adaptação das novas espécies de moluscos a ambientes extremos pressupõe conhecimentos sobre os mecanismos de controle para a regulação da água e do sal [8].

Anomalocardia brasiliana (Gmelin, 1791) (Mollusca: Bivalvia) é um molusco bivalve, amplamente distribuído ao longo da costa brasileira, principalmente em enseadas, baías e estuários. Sua faixa de ocorrência abrange as Índias Ocidentais (nas Antilhas), o Brasil e o Uruguai [9]. Esse molusco habita áreas protegidas da ação de ondas e de correntes, tanto na faixa entremarés como no infralitoral raso, onde se enterra superficialmente no substrato lodoso ou areno-lodoso [10]. Utilizado na alimentação humana, tem potencial para o cultivo e, no litoral brasileiro, é conhecido por vários nomes populares, dentre os quais estão “berbigão”, “vôngole”, “maçunim” e “chumbinho”. O Anomalocardia brasiliana tem importância socioeconômica, sendo comercializado em diferentes escalas ao longo da costa brasileira, principalmente pelas comunidades litorâneas que o utilizam como alimento [11].

Atualmente, não há informações publicadas sobre a tolerância à salinidade e níveis de salinidade ótima para o molusco Anomalocardia brasiliana (Gmelin, 1791), embora a sua distribuição natural pareça ser dependente desse fator. Este estudo investigou a capacidade osmorregulatória desse molusco em estuários tropicais. Assim, as hipóteses aqui estabelecidas foram: a variação da salinidade do meio afeta a osmolaridade dos fluidos corporais do molusco Anomalocardia brasiliana? O molusco é considerado um animal osmorregulador?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. ANIMAIS

O Anomalocardia brasiliana foi escolhido como objeto desta pesquisa porque, nos complexos estuarinos da região do Nordeste brasileiro, é o segundo molusco mais importante, tanto economicamente quanto no volume de coleta [12].

2.2. EXPERIMENTOS

Para estimar a capacidade osmorregulatória do molusco estudado, foram coletados espécimes no estuário, de forma aleatória, em maio de 2005. A coleta foi realizada no estuário do rio Curu (03°23'33"L, 39°00'38.8"O), estado do Ceará, Nordeste do Brasil. Após rápida seleção determinada pela homogeneidade de tamanho e grau de deteriorização das conchas, os animais foram levados vivos ao laboratório, na água em que se encontravam quando capturados, cuja salinidade média 3,5 BRIX. O local de coleta é um estuário misto verticalmente, mas com uma gradual mudança horizontal na salinidade, exceto nos períodos em que há um considerável aumento na pluviosidade, quando a água doce atinge a maior vazão no estuário [13].

Em laboratório, os animais foram mantidos em aquários aerados, cuja água continha salinidade igual à do local de coleta. Após 24h de aclimação, os animais foram transferidos do nível de salinidade original para outros de 0,9; 2,0; 3,5; 4,9; 5,1 BRIX. Para a obtenção das diferentes salinidades, a água do mar foi diluída com água destilada até atingir a concentração desejada, sendo as medições realizadas por meio de um refratômetro (ATAGON – 1E BRIX 0-32%).

A habilidade osmorregulatória dos animais foi determinada segundo a teoria de Romano & Zeng [14], ou seja, medindo-se com refratômetro a osmolaridade da hemolinfa nas várias condições de salinidade comparada com a do meio. A concentração osmótica da hemolinfa foi acompanhada após 30, 60, 90 e 120 e 300 minutos. Em cada tempo de coleta, uma amostra da hemolinfa foi extraída em duplicata. Para tanto, abriu-se a concha com auxílio de uma pinça cirúrgica e, posteriormente, puncionou-se a cavidade pericárdica do animal com uma seringa de 500 µl. Em seguida, foi efetuada a leitura.

2.3. ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Todas as análises estatísticas basearam-se no pacote estatístico GraphPad Instat 3.01 e GraphPad Prism 4.0. Os dados foram apresentados por média e desvio padrão, sendo a normalidade analisada pelo teste de Kolmogorov-Smirnov. Cada grupo amostral (0,9 – 5,1 BRIX) foi comparado por meio do teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis, sendo o nível de significância avaliado com α de 0,05. Realizou-se a análise de regressão linear para verificar a relação entre a osmolaridade da hemolinfa e da água do meio. Esse teste foi realizado conforme recomendações de Zar [15], em cuja teoria está dito que a relação entre duas variáveis pode apresentar uma dependência funcional de uma pela outra, isto é, a magnitude de uma das variáveis (a dependente) é determinada pela magnitude da segunda variável (a independente), sendo que o inverso não é verdadeiro. No teste, a variável dependente é a salinidade da hemolinfa e a independente, a salinidade da água do meio.

3. RESULTADOS

A população de *Anomalocardia brasiliana* estudada demonstrou uma forte capacidade osmorregulatória. Ficou também definido que a concentração da hemolinfa desse animal praticamente independe de alterações na salinidade do meio, mantendo-se constante em meios com salinidade variando entre 0,9 e 5,1 BRIX (Tabela 1 e Figura 1).

Quando mantida por 30 minutos em cada salinidade avaliada, a salinidade do fluido visceral do bivalve *Anomalocardia brasiliana* variou de $3,88 \pm 0,39$ BRIX nas maiores salinidades, e de $4,2 \pm 0,45$ BRIX nas menores salinidades dos meios analisados. Isso nos levou a acreditar que não existia relação entre o aumento da salinidade do meio e o da salinidade do fluido visceral (Figura 2). Em um intervalo de tempo de 60 minutos em cada salinidade analisada do meio, a salinidade do fluido visceral variou de $3,04 \pm 0,71$ BRIX e de $4,26 \pm 0,37$ BRIX nas salinidades de 3,5 e 2,0 BRIX, respectivamente.

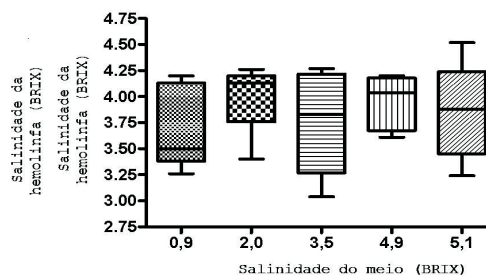


Figura 1. Salinidade da hemolinfa em diferentes condições de salinidade do meio durante todo o experimento. Box-whisker demonstra média, amplitude e desvio padrão.

Tabela 1. Média e desvio padrão das variações de salinidade do meio e do fluido visceral do *Anomalocardia brasiliana* em diferentes tempos de exposição.

[Média] (%)	□ Brix do meio fora do animal	Salinidade da Hemolinfa (□ Brix)				
		30 min	60 min	90 min	120 min	300 min
4	5,1	$3,88 \pm 0,39$	$3,66 \pm 0,65$	$3,96 \pm 0,64$	$3,24 \pm 0,85$	$4,52 \pm 0,39$
3,5	4,9	$3,61 \pm 0,52$	$3,74 \pm 0,88$	$4,2 \pm 0,80$	$4,04 \pm 0,66$	$4,16 \pm 0,49$
2,5	3,5	$4,16 \pm 0,32$	$3,04 \pm 0,71$	$3,5 \pm 0,50$	$4,27 \pm 0,58$	-
1,5	2,0	$4,14 \pm 0,64$	$4,26 \pm 0,37$	$3,4 \pm 0,47$	$4,12 \pm 0,46$	-
0,5	0,9	$4,2 \pm 0,45$	$3,26 \pm 0,79$	$3,5 \pm 0,9$	$4,06 \pm 0,51$	$3,5 \pm 0,98$

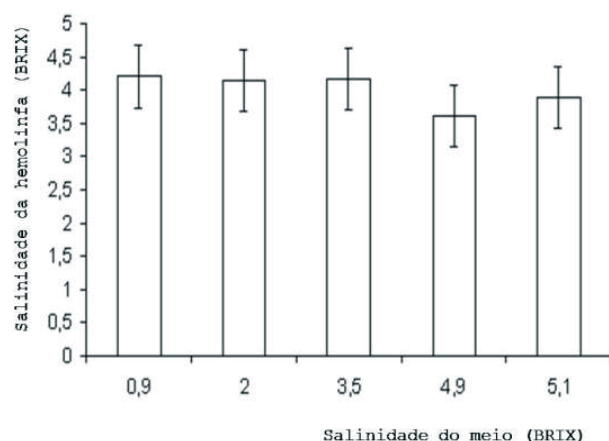


Figura 2. Variações da salinidade da hemolinfa do *Anomalocardia brasiliana* nas diferentes condições do meio, após 30 minutos de experimento.

A salinidade do fluido dorpóreo foi de $3,26 \pm 0,79$ BRIX, na salinidade mínima do meio, e de $3,66 \pm 0,65$ BRIX na salinidade máxima (Fig.30).

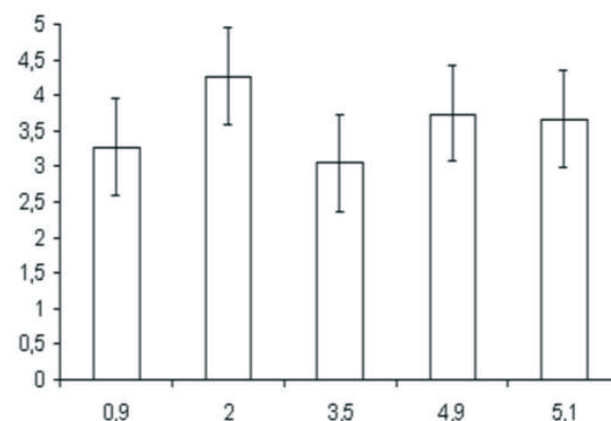


Figura 3. Variações da salinidade da hemolinfa do *Anomalocardia brasiliana* nas diferentes condições do meio, após 60 minutos de experimento.

Quando submetidos a 90 minutos em cada salinidade dos meios analisados, o fluido visceral dos animais apresentou o mínimo de $3,4 \pm 0,47$ BRIX, quando a salinidade do meio foi de 2 BRIX, e o máximo de $4,2 \pm 0,80$ BRIX, quando a salinidade do meio foi 4,9 BRIX (Fig.4).

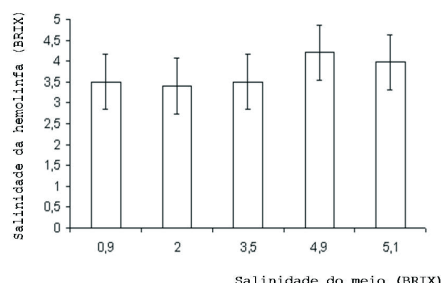


Figura 4. Variações na salinidade da hemolinfa de *Anomalocardia brasiliana* nas diferentes condições do meio, após 90 minutos de experimento.

Considerando o tempo de 120 minutos, a salinidade do fluido visceral dos animais apresentou um mínimo de $4,04 \pm 0,66$ BRIX, quando a salinidade do meio foi 4,9 BRIX, e um máximo de $4,27 \pm 0,58$ BRIX, quando a salinidade do meio foi 3,5 BRIX (Fig.5). Não existiu diferença significativa na salinidade do fluido visceral entre todos os intervalos de tempo, em todos os meios a que os animais foram submetidos (Kruskal-Wallis test, $P = 0,2065$).

A diferença entre as salinidades em *Anomalocardia brasiliana* durante todo o experimento não foi significativa (Kruskal-Wallis test, $P = 0,8676$), dadas as diferentes salinidades avaliadas, o que corrobora a hipótese de que esta espécie mostra um comportamento osmorregulatório.

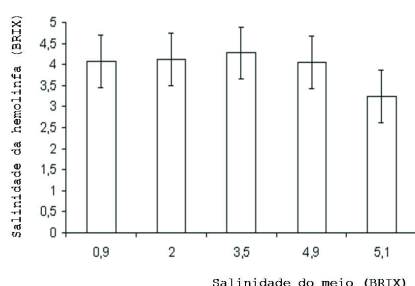


Figura 5. Variações na salinidade da hemolinfa de *Anomalocardia brasiliana* nas diferentes condições do meio, após 120 minutos de experimento.

Quando a capacidade osmorregulatória for expressa como a mudança na osmolaridade na hemolinfa em função da osmolaridade da água, a espécie estuarina *Anomalocardia brasiliana* demonstrou ser um regulador osmótico muito forte (Figura 6).

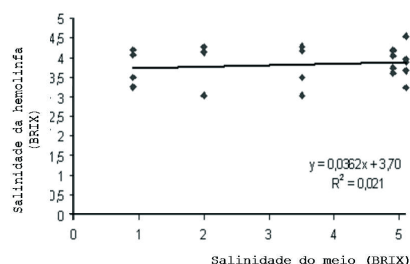


Figura 6. Relação entre a salinidade da hemolinfa (variável dependente) e salinidade da água (variável independente).

A variação da salinidade da água (variável independente) não explica a variação da salinidade da hemolinfa (coeficiente de determinação igual a 0,021). A hipótese nula ($\beta=0$) é aceita pela análise de variância ($F = 0,4525$, $P = 0,50$). A hipótese de osmorregulação no molusco estuarino *Anomalocardia brasiliana* é, portanto, confirmada pelos modelos estatísticos.

4. DISCUSSÃO

Sob condições extremas de salinidade existentes nos ecossistemas estuarinos, ligeiras diferenças na capacidade osmorregulatória das espécies podem ter uma grande influência nas adaptações fisiológicas. A salinidade é um dos principais fatores ambientais que ordena a distribuição horizontal de invertebrados marinhos, dulcícolas e de água mixohalina que vivem em estuários tropicais [16].

A resposta de aclimação é similar ou idêntica à plasticidade fenotípica, cuja presença ou ausência, geralmente, determina a capacidade de um animal para viver em certos habitats e, desse modo, pode determinar os limites ecológicos de distribuição da espécie [17].

Por outro lado, Araújo & Barreira [18] explicam que a tolerância relativamente limitada do molusco *Anomalocardia brasiliana* a salinidades mais baixas é responsável por um fenômeno bastante comum, relatado pelos “catadores de búzios” da região do litoral cearense, segundo os quais, durante o período chuvoso, esses organismos aparecem moribundos devido ao excesso de água doce no estuário, tornando-os impróprios para o consumo humano. Níveis mais baixos de salinidade podem, então, afetar mais esses animais nessas condições.

A presença de moluscos com osmorregulação é bem documentada em bivalves. Em resposta ao inchamento celular induzido por estresse hipo-osmótico, uma liberação de aminoácidos e outras moléculas orgânicas foi registrada, principalmente, em mexilhões e ostras [19, 20, 21, 22, 23].

Segundo Boehs & Magalhães [10], o fato de habitar em áreas protegidas da ação de ondas e de correntes e de enterrar-se superficialmente no substrato auxilia o berbigão *Anomalocardia brasiliana* a diminuir o impacto das oscilações de salinidade ocorrentes na coluna d'água do ambiente estuarino.

Moluscos estuarinos são geralmente confrontados com mudanças na salinidade devido à influência da água marinha.

Muitas espécies eurihalinas, como o molusco em estudo, são hábeis para enfrentar o estresse a que são submetidos através de regulação osmótica e iônica. A aclimação de moluscos eurihalinos à água marinha diluída é acompanhada por mudanças morfológicas, etológicas e fisiológicas. O efluxo de aminoácidos é um mecanismo primário para regulação do volume celular em muitos moluscos expostos a estresse hiposmótico. Desse modo, a permeabilidade de íons em moluscos pode ser sinergicamente potencializada quando os níveis de Ca^{2+} e Mg^{2+} são reduzidos [24].

Barreira & Araújo [25] afirmam que a salinidade é um dos principais fatores reguladores do ciclo reprodutivo de moluscos nos estuários. Neste estudo, foi observado que a diminuição da salinidade, em razão do aumento da precipitação pluviométrica no período chuvoso, pode influenciar a reprodução dos animais, uma vez que induz as células do animal à realização de ajustes da osmolaridade.

Boehs et.al. [11] cogitam que mecanismos fisiológicos e comportamentais provavelmente auxiliam o molusco *Anomalocardia brasiliana* na redução de estresses ambientais, possíveis de ocorrer, tanto durante as baixas marés, quanto nas preamarés (e.g., em função de choque osmótico). Com relação à salinidade, a espécie é classificada como eurialina, com grande tolerância aos meios hiperosmóticos, o que provavelmente favorece a sua sobrevivência durante períodos de entrada da água oceânica, ou seja, nas marés altas.

De acordo com Péqueux [4], existem duas grandes categorias de invertebrados eurialinos, em se tratando de regulação hiperosmótica: os “strong regulators”, que são capazes de manter a osmolaridade de sua hemolinfa quase constante sob variações significativas de salinidade do exterior; e os “weak regulators”, que somente alcançam a osmorregulação dentro de uma mudança estreita dos valores da salinidade do ambiente, tendo ainda a seguinte peculiaridade: a osmolaridade da hemolinfa cai mais ou menos em paralelo com a linha isosmótica, quando a salinidade do meio cai abaixo de limite fisiológico.

A investigação do estresse osmótico tem sido o objetivo de análises de vários organismos como bactérias, plantas, invertebrados e mamíferos. Pesquisas realizadas com invertebrados foram realizadas principalmente em crustáceos e moluscos [26, 23, 27]. Neste experimento, demonstra-se a importância da regulação osmótica no molusco estuarino *Anomalocardia brasiliana*. Novos estudos poderão ser desenvolvidos sobre o tema em apreço, assim como a avaliação de moléculas orgânicas envolvidas no processo osmorregulatório, a fim de aprofundar o conhecimento sobre os efeitos osmóticos da salinidade em moluscos estuarinos tropicais.

5. AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem à Dra. Ana de Fátima Fontenele Uraño Carvalho e à Dra. Maria Raquel Alcântara de Miranda a infraestrutura laboratorial disponibilizada. Este trabalho contou com o apoio financeiro da FUNCAP, do CNPq e da CAPES.

6. REFERÊNCIAS

1] D. S. McLusky. The estuarine ecosystem. Blackie, Glasgow,

1989. 2a ed. 215 p.

[2] E.P. Odum, G.W. Barrett Fundamentos de Ecologia. Cengage Learning, São Paulo, 2008, 5a ed. 612p.

[3] L. B. M. Miranda, B. M. Castro, B. Kjerfve. Princípios de Oceanografia Física de Estuários. EDUSP, São Paulo, 2002. 1a ed. 424p.

[4] A. Péqueux. Osmotic regulation in crustaceans. Journal of Crustacean Biology, 15: 1-60, 1995.

[5] K. Schmidt-Nielsen. Fisiologia animal, Santos Livraria Editora, São Paulo, 2002. 5a ed. 611p.

[6] R. P. Rand, V. A. Parsegian, D.C. Rau. Intracellular osmotic action. Cellular and Molecular Life Sciences, 57:1018-1032, 2000.

[7] M. P. Jahn, G. M. Cavagni, D. Kaiser, L. C. Kucharski. Osmotic effect of choline and glycine betaine on the gills and hepatopancreas of the *Chasmagnathus granulata* crab submitted to hyperosmotic stress Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 334:1-9, 2006.

[8] S.D. McCormick, D. Bradshaw Hormonal control of salt and water balance in vertebrates. General and Comparative Endocrinology, 147:3-8, 2006.

[9] E.C. Rios. Seashells of Brazil. Editora da Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande.1994.

[10] G. Boehs, A.R.M. Magalhães. Simbiontes associados com *Anomalocardia brasiliana* (Gmelin, 1791) (Mollusca, Bivalvia, Veneridae) na Ilha de Santa Catarina e região continental adjacente, Santa Catarina, Brasil. Revista Brasileira de Zoologia, 21, (4):865-869, 2004.

[11] G. Boehs, T.M. Absher, A.C. Cruz-Kaled. Ecologia populacional de *Anomalocardia brasiliana* (Gmelin, 1791) (Bivalvia, Veneridae) na baía de Paranaguá, Paraná, Brasil. Boletim do Instituto de Pesca, 34 (2), 259-270, 2008.

[12] Marcelino, A.M.T. Caracterização dos ecossistemas costeiros dos Estados do Rio Grande do Norte, Ceará e Piauí. Disponibilizado in: <http://www.bdt.fat.org.br/workshop/costa/nordeste/> Acesso em: 18 jun. 2005.

[13] L. P. Maia, J. R. L. V. Leal, G. L. Castro, M. P. C. Branco, L. H. M. Uchoa, A. L. V. Cruz, H. M. A. Lessa, Mapeamento das unidades geoambientais da zona costeira do estado do Ceará (ZEE – Zoneamento Ecológico Econômico do litoral do Ceará), 2005, 226p.

[14] N. Romano, C. Zeng, The effects of salinity on the survival, growth and haemolymph osmolality of early juvenile blue swimmer crabs, *Portunus pelagicus*. Aquaculture in press.2006

[15] J. H. Zar , Bioestatistical analysis. Prentice Hall, United States, 1994.

[16] E. Gonzáles-Ortegón, E. Pascual, J.A. Cuesta, P. Drake, Field distribution and osmoregulation capacity of shrimps in a temperate European estuary (SW Spain). Estuarine, Coastal

and Shelf Science, 67:293-302, 2005.

[17] S. D. McCormick, D. Bradshaw, Hormonal control of salt and water balance in vertebrates. General and Comparative Endocrinology, 147, 3-8, 2006.

[18] M. L. R. Araújo, C. A. R. Barreira, Distribuição espacial de *Anomalocardia brasiliana* (Gmelin, 1791) (Mollusca, Bivalvia, Veneridae) na praia do Canto da Barra, Fortim, Ceará, Brasil. Boletim Técnico-Científico do CEPENE, 12, (1):11-21, 2004.

[19] S.E. Shumway, A. Youngson, The effects of fluctuating salinity on the physiology of *Modiolus demissus*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 40:167-181, 1979.

[20] S. H. Wright, T. M. Wunz, A.L. Silva, Betaine transport in the gill of a marine mussel, *Mytilus californianus*. The American Journal of Physiology, 263:226-332, 1992.

[21] A.L. Silva, S.H. Wright, Short term-cell volume regulation in *Mytilus californianus* gill. The Journal of Experimental Biology, 194:47-68, 1994.

[22] D. S. Neufeld, S. H. Wright, Response of cell volume in *Mytilus* gill to acute salinity change. The Journal of Experimental Biology, 199:473-484, 1996.

[23] L. A. Perrino, S. K. Pierce, Betaine aldehyde dehydrogenase kinetics partially account for oyster population differences in glycine betaine synthesis. Journal Experimental Zoology 286: 238-249, 2000.

[24] D. L. Lovett, C. A. Tanner, K. Glomski, T. M. Ricart, D. W. Borst, The effect of seawater composition and osmolality on hemolymph levels of methyl farnesoate in the green crab *Carcinus maenas*. Comparative Biochemistry and Physiology, Part A 143:67-77, 2006.

[25] C. A. R. Barreira, M. L. R. Araújo, Ciclo Reprodutivo de *Anomalocardia brasiliana* (Gmelin, 1791) (Mollusca, Bivalvia, Veneridae) na praia do Canto da Barra, Fortim, Ceará, Brasil. Boletim do Instituto de Pesca, 31 (1):9-20, 2005.

[26] S. K. Pierce, J. Dragolovich, B. N. Crombie, Variations in intracellular choline levels may account for differences in glycine betaine synthesis between conspecific oysters populations responding to hyperosmotic stress. Journal Experimental Zoology, 278:283-289, 1997.

[27] L. E. Deaton, Hyperosmotic volume regulation in the gills of the ribbed mussels, *Geukensia demissa*: rapid accumulation of betaine and alanine. Journal of Experimental Biology and Ecology, 260:185-297, 2001.