

UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
MESTRADO EM COMPORTAMENTO E BIOLOGIA ANIMAL

**CRESCIMENTO, REPRODUÇÃO E MORTALIDADE DE
MOLUSCOS DA ESPÉCIE *Leptinaria unilamellata* (d`Orbigny, 1835)
(GASTROPODA, PULMONATA, SUBULINIDAE) GERADOS POR
FECUNDAÇÃO CRUZADA E AUTOFECUNDAÇÃO E O EFEITO
DA FACILITAÇÃO SOCIAL**

Elizete dos Santos e Alhadas

JUIZ DE FORA

2014

UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
MESTRADO EM COMPORTAMENTO E BIOLOGIA ANIMAL

**CRESCIMENTO, REPRODUÇÃO E MORTALIDADE DE
MOLUSCOS DA ESPÉCIE *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835)
(GASTROPODA, PULMONATA, SUBULINIDAE) GERADOS POR
FECUNDAÇÃO CRUZADA E AUTOFECUNDAÇÃO E O EFEITO
DA FACILITAÇÃO SOCIAL**

Elizete dos Santos e Alhadas

Orientadora: Prof^a Dr^a Sthefane D'ávila

DISSERTAÇÃO APRESENTADA AO INSTITUTO DE
CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, DA UNIVERSIDADE
FEDERAL DE JUIZ DE FORA, COMO REQUISITO
PARCIAL PARA OBTENÇÃO DO TÍTULO DE
MESTRE EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ÁREA DE
CONCENTRAÇÃO EM COMPORTAMENTO E
BIOLOGIA ANIMAL).

JUIZ DE FORA

2014

Ficha catalográfica elaborada através do Programa de geração automática
da Biblioteca Universitária da UFJF,
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Alhadas, Elizete dos Santos e.

CRESCIMENTO, REPRODUÇÃO E MORTALIDADE DE MOLUSCOS DA
ESPÉCIE *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835) (GASTROPODA,
PULMONATA, SUBULINIDAE) GERADOS POR FECUNDAÇÃO CRUZADA E AUTO-
FECUNDAÇÃO E O EFEITO DA FACILITAÇÃO SOCIAL / Elizete dos
Santos e Alhadas. -- 2014.

62 f. : il.

Orientadora: Sthefane D'ávila

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de
Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-
Graduação em Ciências Biológicas: Comportamento Animal, 2014.

1. Autofecundação. 2. Fecundação cruzada. 3. Hermafroditismo.
4. Alocação de energia. 5. Facilitação social. I. D'ávila,
Sthefane, orient. II. Título.

**CRESCIMENTO, REPRODUÇÃO E MORTALIDADE DE MOLUSCOS DA
ESPÉCIE *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835) (GASTROPODA,
PULMONATA, SUBULINIDAE) GERADOS POR FECUNDAÇÃO CRUZADA E
AUTOFECUNDAÇÃO E O EFEITO DE FACILITAÇÃO SOCIAL**

Elizete dos Santos e Alhadass

Orientadora: Prof^a Dr^a Sthefane D'ávila

DISSERTAÇÃO APRESENTADA AO INSTITUTO DE
CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, DA UNIVERSIDADE
FEDERAL DE JUIZ DE FORA, COMO REQUISITO
PARCIAL PARA OBTENÇÃO DO TÍTULO DE
MESTRE EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ÁREA DE
CONCENTRAÇÃO EM COMPORTAMENTO E
BIOLOGIA ANIMAL).

Aprovada em 28 de fevereiro de 2014

Prof^a Dr^a Sthefane D'ávila (Orientadora)

Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF)

Prof. Dr. Jairo Pinheiro da Silva

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ)

Prof^a Dr^a Lidiane Cristina Silva

Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF)

Dedico aos meus pais, Luiz e
Dulcineia, e aos meus filhos,
Mateus e Cristiane.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar a Deus, por este presente.

Aos meus pais, que foram o alicerce de apoio.

Aos meus filhos, Mateus e Cristiane, por aceitarem minha ausência, quando longe, e compreenderem minha “indisponibilidade”, quando perto...

Aos meus irmãos, pelo amparo nos momentos de necessidade...

À minha professora e orientadora, Prof^a Dr^a Sthefane D’ávila¹, pela paciência, compreensão, apoio, estímulo e doação de conhecimentos...

À minha amiga Tércia, pela ajuda no princípio da caminhada...

Às amigas Ana e Carlota, pelo companheirismo e ajuda...

Aos demais integrantes do Museu de Malacologia Prof. Maury Pinto de Oliveira, da Universidade Federal de Juiz de Fora, de modo especial à “Cidinha”, que eu diria ser “dessas pessoas de quem se gosta fácil”...

Aos colegas e funcionários do curso de Mestrado em Ciências Biológicas em Comportamento e Biologia Animal (UFJF).

Ao Prof. Gilson Alexandre de Castro², ao qual tenho grande admiração e carinho, e que foi um incentivador para realização deste trabalho.

À Universidade Federal de Juiz de Fora pela concessão da bolsa de monitoria.

^{1,2}Departamento de Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Juiz de Fora.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	13
SESSÃO 1 – Crescimento, reprodução e mortalidade de moluscos da espécie <i>Leptinaria unilamellata</i> (d’Orbigny, 1835) (Gastropoda, Pulmonata, Subulinidae) gerados por fecundação cruzada e autofecundação.....	15
Resumo.....	15
Abstract.....	16
1 - Introdução	17
2 - Material e Métodos	18
2.1 – Obtenção e manutenção dos moluscos.....	18
2.2 – Grupos experimentais.....	19
2.3 – Parâmetros observados.....	19
2.3.1 – Crescimento.....	19
2.3.2 – Reprodução.....	20
2.3.3 – Mortalidade.....	20
2.4 – Análises Estatísticas.....	20
3 – Resultados	21
3.1 – Desenvolvimento corporal.....	21
3.1.1 – Comprimento da concha.....	21
3.1.2 – Massa corporal.....	22
3.1.3 – Taxa de crescimento.....	23
3.1.4 – Taxa de ganho de massa corporal.....	26
3.2 – Reprodução.....	32
3.3 – Mortalidade.....	38
4 – Discussão	39
5 – Conclusão	41
SESSÃO 2 – Efeito da facilitação social sobre aspectos da história de vida de <i>Leptinaria unilamellata</i> (d’Orbigny, 1835) (Gastropoda, Pulmonata, Subulinidae).....	42
Resumo.....	42
Abstract.....	44
1 - Introdução	45
2 - Material e Métodos	48
3 – Resultados	49
3.1 – Crescimento.....	49
3.2 – Reprodução.....	53
3.3 – Mortalidade.....	55
4 – Discussão	55
5 – Conclusão	58
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	59

LISTA DE TABELAS

SESSÃO 1

- Tabela I.** Comprimentos médios das conchas (cm), de *Leptinaria unilamellata*, com respectivos desvios padrão, medidos em intervalos de aproximadamente 15 dias, e média geral (x) do grupo, com respectivo desvio padrão, e porcentagem relativa ao maior comprimento médio.....31
- Tabela II.** Massas corporais médias (g) de *Leptinaria unilamellata*, com respectivos desvios padrão, aferidas em intervalos de aproximadamente 15 dias, média geral (x) do grupo, com respectivo desvio padrão, e porcentagem relativa à maior massa média.....32
- Tabela III.** Número total de jovens a cada evento reprodutivo e número total de filhotes produzidos pelos espécimes de *Leptinaria unilamellata* mantidos isolados e pareados, gerados por autofecundação, e isolados e por fecundação cruzada.....34
- Tabela IV.** Comprimento (cm) da concha de indivíduos de *Leptinaria unilamellata*, gerados por autofecundação e fecundação cruzada, mantidos em isolamento e pareamento no dia do aparecimento da primeira postura (maturidade sexual), com valores mínimos, máximos, médios, desvio padrão e coeficiente de variação.....35
- Tabela V.** Peso (g) da concha de indivíduos de *Leptinaria unilamellata*, gerados por autofecundação e fecundação cruzada, mantidos em isolamento e pareamento, no dia do aparecimento da primeira postura (maturidade sexual), com valores mínimos, máximos, médios, desvio padrão e coeficiente de variação35
- Tabela VI.** Idade (dias), do alcance da maturidade sexual de indivíduos de *Leptinaria unilamellata*, gerados por autofecundação e fecundação cruzada, mantidos em isolamento e em pareamento, com valores mínimos, máximos, médios, desvio padrão e coeficiente de variação.....35
- Tabela VII.** Fecundidade (total de filhotes/total de eventos reprodutivos) de indivíduos de *Leptinaria unilamellata*, gerados por autofecundação e fecundação cruzada, mantidos em isolamento e em pareamento, com valores mínimos, máximos, médios, desvio padrão e coeficiente de variação.....36
- Tabela VIII.** Número de eventos reprodutivos de indivíduos de *Leptinaria unilamellata*, gerados por autofecundação e fecundação cruzada mantidos em isolamento e em pareamento, com valores mínimos, máximos, médios, desvio padrão e coeficiente de variação.....36

Tabela IX. Intervalos médios (dias), entre os eventos reprodutivos de indivíduos de <i>Leptinaria unilamellata</i> , gerados por autofecundação e fecundação cruzada, mantidos em isolamento e em pareamento, com valores médios, desvio padrão e coeficiente de variação.....	36
Tabela X. Quantidade de filhotes / molusco da espécie <i>Leptinaria unilamellata</i> , gerados por autofecundação e fecundação cruzada, mantidos em isolamento e em pareamento, com valores médios, mínimos e máximos; desvio padrão e coeficiente de variação	37
Tabela XI. Taxa de crescimento da concha (cm/dia), na fase jovem, de moluscos da espécie <i>Leptinaria unilamellata</i> , gerados por autofecundação e fecundação cruzada, mantidos em isolamento e em pareamento, com valores médios, mínimos e máximos, desvio padrão e coeficiente de variação.....	37
Tabela XII. Taxa de crescimento da concha (cm/dia), na fase adulta, de moluscos da espécie <i>Leptinaria unilamellata</i> , gerados por autofecundação e fecundação cruzada, mantidos em isolamento e em pareamento, com valores médios, mínimos e máximos; desvio padrão e coeficiente de variação.....	37
Tabela XIII – Quantidade de espécimes mortos, de <i>Leptinaria unilamellata</i> , com respectivas idades (semanas), oriundos de autofecundação e fecundação cruzada, mantidos sob condições de pareamento e isolamento, durante o período de 12/10/2009 a 07/06/2010, em condições laboratoriais.....	38

SESSÃO 2

- Tabela I-** Comprimentos médios (cm) das conchas de moluscos da espécie *Leptinaria unilamellata* mantidos isolados, semipareados e pareados.....51
- Tabela II-** Detalhamento do Teste de Correlação de Pearson, comparando-se as temperaturas **máximas** médias, na cidade de Juiz de Fora, MG, com a taxa de crescimento médio (cm/dia), em igual período, das conchas de espécimes de *Leptinaria unilamellata*, mantidos em grupos em estado de isolamento, pareamento e semipareamento.....53
- Tabela III-** Detalhamento do Teste de Correlação de Pearson, comparando-se as temperaturas **mínimas** médias, na cidade de Juiz de Fora, MG, com a taxa de crescimento médio (cm/dia), em igual período, das conchas de espécimes de *Leptinaria unilamellata*, mantidos em grupos em estado de isolamento, pareamento e semipareamento.....53
- Tabela IV-** Comprimentos mínimo e máximo de conchas de *L. unilamellata* no dia da constatação da maturidade sexual, com valores modais, médios, desvio padrão e coeficiente de variação para indivíduos mantidos isolados, pareados e semipareados, em laboratório.....54
- Tabela V-** Tempos mínimo e máximo para o aparecimento de jovens, com valores modais, médios, desvio padrão e coeficiente de variação, para indivíduos de *L. unilamellata* mantidos isolados, pareados e semipareados, em condições de laboratório.....54
- Tabela VI-** Quantidades máximas e mínimas de filhotes gerados por cada molusco e por cada grupo, da espécie *L. unilamellata*, em 141 dias, com valores modais, médios, desvio padrão e coeficiente de variação, mantidos isolados, pareados e semipareados, em laboratório.....54
- Tabela VII-** Número médio de eventos reprodutivos realizados por cada molusco da espécie *L. unilamellata*, em 141 dias, com valores modais, médios, desvio padrão e coeficiente de variação, mantidos isolados, pareados e semipareados, em condições de laboratório.....55

LISTA DE FIGURAS

SESSÃO 1

- Figura 1.** Desenho experimental, representando a montagem do experimento com moluscos da espécie *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835) (Gastropoda, Pulmonata, Subulinidae), gerados por fecundação cruzada e autofecundação.....19
- Figura 2.** Temperaturas máximas e mínimas, médias, em intervalos de, aproximadamente 15 dias, durante o período de 12/10/2009 a 2/06/2010, na cidade de Juiz de Fora, MG, Brasil.....21
- Figura 3.** Massa corporal média (g) e respectivos desvios padrão de quatro grupos de molusco da espécie *Leptinaria unilamellata*, inicialmente com 30 indivíduos cada, mantidos em laboratório: gerados por autofecundação e, supostamente por fecundação cruzada e, após eclosão, ambos subdivididos em “isolados” e “pareados”24
- Figura 4.** Comprimentos médios (cm), e respectivos desvios padrão, de conchas de *Leptinaria unilamellata* geradas por autofecundação e fecundação cruzada, mantidas isoladas e pareadas, em laboratório.....25
- Figura 5.** Taxas médias de crescimento da concha de *Leptinaria unilamellata* (cm/dia) e as respectivas temperaturas médias do ar máximas e mínimas.....28
- Figura 6.** Crescimento médio (cm/dia) e respectivos desvios padrão de quatro grupos de molusco da espécie *Leptinaria unilamellata*, inicialmente com 30 indivíduos cada, mantidos em laboratório: gerados por autofecundação e fecundação cruzada, subdivididos em “isolados” e “pareados”, a cada período de, aproximadamente, 15 dias.....29
- Figura 7.** Ganho de massa corporal média (cm/dia) e respectivos desvios padrão de quatro grupos de molusco da espécie *Leptinaria unilamellata*, inicialmente com 30 indivíduos cada, mantidos em laboratório: gerados por autofecundação e fecundação cruzada, subdivididos em “isolados” e “pareados”, a cada período de, aproximadamente, 15 dias.....30
- Figura 8.** Número total de filhotes produzidos pelos grupos Isolados gerados por autofecundação, Pareados gerados por autofecundação, Isolados gerados por fecundação cruzada, e Pareados gerados por fecundação cruzada, em sucessivos eventos reprodutivos.....38

SESSÃO 2

Figura 1. Grupos experimentais (desenho esquemático).....	48
Figura 2. Comprimentos médios e taxas de crescimento das conchas de <i>L. unilamellata</i> , com respectivos desvios padrão, dos grupos mantidos Isolados, Pareados e Semipareados.....	50
Figura 3. Taxas de crescimento médio (cm/dia), desde a eclosão até a maturidade sexual, e após a maturidade sexual até a idade de 137 dias, de <i>L. unilamellata</i> , com respectivos desvios padrão, dos grupos mantidos Isolados, Pareados e Semipareados.....	51
Figura 4. Temperaturas máximas e mínimas médias, em intervalos de, aproximadamente 15 dias, durante o período de 31/1/2013 a 17/6/2013, na cidade de Juiz de Fora, MG, Brasil.....	52
Figura 5. Taxas médias de crescimento da concha de <i>Leptinaria unilamellata</i> (cm/dia) e as temperaturas médias do ar máximas e mínimas, respectivas aos períodos de crescimento analisados nos grupos de moluscos mantidos isolados, pareados, e, semipareados.....	52

RESUMO

Leptinaria unilamellata, espécie de molusco pulmonado terrestre, é hermafrodita simultâneo, e se reproduz tanto por autofecundação quanto por fecundação cruzada. Os objetivos deste estudo foram: (1) investigar e comparar aspectos da história de vida de indivíduos da espécie *L. unilamellata* gerados por autofecundação e fecundação cruzada e mantidos isolados ou pareados, e, (2) comparar aspectos reprodutivos e desenvolvimento corporal de moluscos da espécie *L. unilamellata* mantidos isolados, pareados e pareados impedidos de fecundação cruzada, para se verificar o quanto a presença do coespecífico influencia aspectos da história de vida. Para o primeiro experimento, de criações matrizes, foram obtidos 30 moluscos recém-eclodidos que foram mantidos isolados até gerarem filhotes por autofecundação. Os filhotes recém-eclodidos foram separados em dois grupos experimentais: trinta indivíduos isolados e trinta pareados. Dois grupos-controle foram formados com indivíduos recém-eclodidos, gerados por fecundação cruzada, mantidos isolados e pareados. Para o segundo experimento, trinta moluscos foram criados aos pares, porém, com uma tela dividindo o terrário para impedir cruzamento. Como grupos-controle foram utilizados 30 moluscos isolados e 30 pareados. Foram observados os seguintes parâmetros em ambos os experimentos: crescimento, taxa reprodutiva, mortalidade, tempo para o alcance da maturidade sexual, fecundidade, número total de filhotes produzidos, número de eventos reprodutivos e intervalo entre eventos reprodutivos. No primeiro experimento, desde o alcance da maturidade sexual, até o final do experimento, os moluscos mantidos pareados oriundos de fecundação cruzada apresentaram menor comprimento e massa corporal do que os moluscos pareados oriundos de autofecundação, isolados oriundos de fecundação cruzada e isolados provenientes de autofecundação. Os moluscos mantidos pareados oriundos de fecundação cruzada também apresentaram menor taxa de crescimento antes da maturidade sexual quando comparados aos moluscos isolados oriundos de fecundação cruzada e os moluscos isolados e pareados gerados por autofecundação. Os moluscos isolados gerados por autofecundação, mantidos tanto isolados como pareados produziram, em média, mais filhotes que os moluscos provenientes de fecundação cruzada. No segundo experimento, foi observado que, em alguns aspectos, os moluscos pareados impedidos de encontro com o coespecífico, não foram significativamente diferentes dos moluscos mantidos pareados, como, por exemplo, o tempo para alcance da maturidade sexual e crescimento até essa idade. No entanto, eles se assemelharam aos moluscos mantidos isolados em relação ao número de eventos reprodutivos.

ABSTRACT

Leptinaria unilamellata is a species of hermaphroditic terrestrial pulmonate mollusc. This species reproduces both by selfing and by outcrossing. The aim of this study was to investigate and to compare aspects of the life history of *L. unilamellata* generated by selfing and outcrossing and keeping isolated or in pairs. For this, 30 newly hatched snails were kept isolated to generate offspring by selfing. The newly hatched snails were divided into two experimental groups: 30 individuals were kept in pairs and 30 individuals were kept isolated. Thirty newly hatched snails were kept in pairs to generate offspring by outcrossing. The newly hatched snails were divided into two experimental groups: 30 individuals were kept in pairs and 30 individuals were kept isolated. The following parameters were observed: growth, reproductive rate, mortality, time to reach sexual maturity, fecundity, total number of offspring produced, number of reproductive events and interval between reproductive events. Since the reach sexual maturity until the end of the experiment, the snails kept in pairs generated by outcrossing showed lower length and weight when compared to other treatments. This group also showed lower growth rate prior to sexual maturity when compared to the others. Isolated snails generated by selfing produced, on average, more offspring than those generated by outcrossing. It has been found that the presence of conspecific in this species can lead to an effort allocation for reproduction at the expense of growth, which could explain the reduced growth of individuals kept in pairs generated by outcrossing.

INTRODUÇÃO GERAL

A reprodução dos gastrópodes terrestres é caracterizada por fertilização interna, comportamento de corte frequentemente elaborado e desenvolvimento direto dos embriões. Os pulmonados terrestres são hermafroditas simultâneos, com a gônada inicialmente na fase masculina e predominantemente na fase feminina ao final do ciclo reprodutivo. A fertilização cruzada, combinada com a oviparidade é prevalente, mas a autofertilização e a ovoviviparidade são variações disseminadas que evoluíram em várias linhagens filogenéticas independentemente (GÓMEZ, 2001).

A autofecundação é um modo comum de reprodução em pulmonados. Os mais amplamente estudados são basomatóforos, tais como os planorbídeos afálicos, onde o acasalamento é ausente e a autofecundação é o único modo de reprodução. A autofecundação foi demonstrada em todas as espécies de Basommatophora estudadas e não é incomum em Stylommatophora, apesar de a maioria desses pulmonados aparentemente se reproduzir preferencialmente por fecundação cruzada (GOMOT-DE-VAUFLEURY, 2001).

Os gastrópodes terrestres têm capacidade de dispersão muito baixa. Evidências genéticas e moleculares têm demonstrado que em populações distintas, o acasalamento ocorre predominantemente entre indivíduos geneticamente aparentados e por autofecundação (HELLER, 2001).

Experimentos de cruzamento, utilizando-se a cor do tegumento como marcador das diferenças genéticas, análise de enzimas por eletroforese e análise citogenética, mostraram que diversas espécies de Stylommatophora se reproduzem regularmente por autofecundação, mesmo que alguns dos filhotes sejam produzidos por fecundação cruzada (BACKELJAU *et al.*, 2001). Como consequência dessa estratégia reprodutiva em resposta à baixa capacidade de dispersão, as populações locais de determinada espécie apresentam genótipos únicos, sendo consideradas linhagens, ou cepas, distintas. Dessa forma, genes coadaptados são mantidos juntos e cada população ou linhagem é altamente adaptada às condições locais (BACKELJAU *et al.*, 2001;HELLER, 2001). Essas adaptações podem se refletir em características morfológicas, como a forma da concha, a cor do tegumento e a morfologia dos órgãos do sistema reprodutor, assim como em características da história de vida e do comportamento dos moluscos.

Essa característica inerente às populações de moluscos terrestres torna-se especialmente importante no contexto da conservação da biodiversidade, que deveria ser fundamentada na identificação de espécies e populações com histórias evolutivas independentes. Entretanto, de uma maneira geral, as propostas de conservação e manejo da biodiversidade têm sido baseadas na

identificação de espécies taxonômicas, com base na morfologia, sem considerar as variações entre populações distintas. De acordo com Backeljau *et al.* (2001), populações geneticamente distintas devem ser reconhecidas como unidades apropriadas para a conservação, independentemente do seu status taxonômico. Somente dessa forma pode-se alcançar o objetivo principal da biologia da conservação que é a preservação de adaptações ecológicas únicas e a manutenção do potencial evolutivo.

Aspectos da reprodução de *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835), vêm sendo estudados por diferentes autores (DUTRA, 1988; ALMEIDA & BESSA, 2001; CARVALHO *et al.*, 2009; MEDEIROS *et al.*, 2013). Entretanto, apesar de a capacidade de realizar autofecundação ter sido confirmada para esta espécie, são desconhecidos os aspectos funcionais e viabilidade em termos de sucesso reprodutivo dessa estratégia reprodutiva, em *L. unilamellata*. Além disso, estudos que objetivem investigar os aspectos biológicos e comportamentais relacionados à autofecundação e a viabilidade dos moluscos gerados por meio dessa estratégia reprodutiva são de grande relevância para o entendimento dos processos subjacentes à variabilidade genética e morfológica interpopulacional observada em espécies de moluscos terrestres. Tendo em vista esses aspectos, o objetivo da presente proposta foi comparar as estratégias de história de vida de moluscos da espécie *L. unilamellata* gerados por autofecundação e fecundação cruzada, mantidos isolados e pareados, bem como elucidar o papel da facilitação social na reprodução e crescimento de moluscos dessa espécie.

SESSÃO 1

Crescimento, reprodução e mortalidade de moluscos da espécie *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835) (Gastropoda, Pulmonata, Subulinidae) gerados por fecundação cruzada e autofecundação

RESUMO

Leptinaria unilamellata, sendo uma espécie de molusco pulmonado terrestre, hermafrodita simultâneo, se reproduz tanto por autofecundação quanto por fecundação cruzada. O objetivo deste estudo foi investigar e comparar aspectos da história de vida de indivíduos da espécie *L. unilamellata* gerados por autofecundação e fecundação cruzada e mantidos isolados ou pareados. De criações matrizes, foram obtidos 30 moluscos recém-eclodidos que foram mantidos isolados desde o seu nascimento, até gerarem filhotes por autofecundação. Os filhotes recém-eclodidos foram separados em dois grupos experimentais: trinta indivíduos isolados e trinta pareados. Trinta moluscos recém-eclodidos foram mantidos pareados, desde o seu nascimento, até gerarem filhotes por fecundação cruzada. Os filhotes recém-eclodidos foram separados em dois grupos experimentais: trinta indivíduos isolados e trinta pareados. Foram observados os seguintes parâmetros: crescimento, taxa reprodutiva, mortalidade, tempo para o alcance da maturidade sexual, fecundidade, número total de filhotes produzidos, número de eventos reprodutivos e intervalo entre eventos reprodutivos. Desde o alcance da maturidade sexual, até o final do experimento, os moluscos mantidos pareados oriundos de fecundação cruzada apresentaram menor comprimento e massa corporal quando comparados aos outros tratamentos. Este grupo também apresentou menor taxa de crescimento antes da maturidade sexual quando comparado aos demais. Os moluscos isolados gerados por autofecundação produziram, em média, mais filhotes que os moluscos provenientes de fecundação cruzada. Verificou-se que a presença do coespecífico, nesta espécie, pode levar a uma alocação de energia para a reprodução em detrimento do crescimento, o que explicaria o menor crescimento dos indivíduos pareados oriundos de fecundação cruzada.

PALAVRAS-CHAVE: Autofecundação. Depressão endogâmica. Estratégia de história de vida. Fecundação cruzada. Molusco terrestre. Reprodução.

ABSTRACT

Leptinaria unilamellata is a species of terrestrial mollusk which is hermaphroditic and reproduces both by selfing and by outcrossing. The aim of this study was to investigate and to compare aspects of the life history of *L. unilamellata* generated by selfing and outcrossing and keeping isolated or in pairs. For this, 30 newly hatched snails were kept isolated to generate offspring by selfing. The newly hatched snails were divided into two experimental groups: 30 individuals were kept in pairs and 30 individuals were kept isolated. Thirty newly hatched snails were kept in pairs to generate offspring by outcrossing. The newly hatched snails were divided into two experimental groups: 30 individuals were kept in pairs and 30 individuals were kept isolated. The following parameters were observed: growth, reproductive rate, mortality, time to reach sexual maturity, fecundity, total number of offspring produced, number of reproductive events and interval between reproductive events. Since the reach sexual maturity until the end of the experiment, the snails kept in pairs generated by outcrossing showed lower length and weight when compared to other treatments. This group also showed lower growth rate prior to sexual maturity when compared to the others. Isolated snails generated by selfing produced, on average, more offspring than those generated by outcrossing. It has been found that the presence of conspecific in this species can lead to an effort allocation for reproduction at the expense of growth, which could explain the reduced growth of individuals kept in pairs generated by outcrossing.

KEY WORDS: endogamic depression. Land snail. Life history strategy. Outcrossing. Selfing. Reproduction.

1 - INTRODUÇÃO

A maior parte dos moluscos pulmonados terrestres são hermafroditas simultâneos, com fecundação interna e desenvolvimento direto (HELLER, 1993; GÓMEZ, 2001; DILLEN *et al.*, 2008). A autofecundação é um modo de reprodução comum em estilomatóforos. Entretanto, existem variações entre as espécies em relação ao sucesso reprodutivo obtido através da autofecundação. A frequência de realização da autofecundação também é variável, enquanto algumas espécies a realizam somente quando não há parceiros disponíveis, para outras é um modo de reprodução frequente, mesmo na presença de coespecíficos (BAUR & BAUR, 2000; MEUNIER *et al.*, 2004). Existem ainda espécies, ou populações de uma mesma espécie, que se reproduzem primariamente por autofecundação, sendo a fecundação cruzada raramente observada (JORDAENS *et al.*, 2000; CÁDIZ *et al.*, 2007).

A evolução e manutenção da autofecundação como uma estratégia reprodutiva em espécies hermafroditas têm sido atribuídas a dois aspectos com potencial valor adaptativo: a garantia da reprodução, mesmo na ausência de parceiros sexuais e a transmissão e manutenção na prole de genes que garantem a adaptação a pressões ambientais locais (GHISELIN, 1969; HENRY *et al.*, 2005). Como uma desvantagem da autofecundação, a baixa diversidade genética tem sido apontada como um fator que pode aumentar o risco de extinção de populações expostas à ambientes instáveis (TAKEBAYASHI & MORRELL, 2001; PUURTINEN *et al.*, 2004; ESCOBAR *et al.*, 2011). A deficiência de heterozigotos em populações de moluscos terrestres tem sido apontada como consequência da autofecundação (MUKARATIRWA *et al.*, 1996; WETHINGTON *et al.*, 2007). Entretanto, é interessante observar que para algumas espécies, altas taxas de autofecundação não resultam necessariamente em baixa diversidade genética (JORDAENS *et al.*, 2000) ou em baixo sucesso reprodutivo (JARNE & DELAY, 1990; PUURTINEN *et al.*, 2007).

A evolução dos sistemas de acasalamento mistos, com a possibilidade de realização da fecundação cruzada e autofecundação, e de sistemas que envolvem exclusivamente uma ou outra estratégia, pode ser visualizada como o resultado do conflito entre dois fenômenos: o custo energético do cruzamento (incluindo desde o número de gametas necessários ao sucesso de fertilização, a procura por parceiros e disputa pelo acasalamento, o comportamento de corte, e exposição a predadores durante a cópula) (KREBS & DAVIES, 1996) e o custo da autofecundação, representado pela depressão endogâmica e consequente diminuição da aptidão da progênie (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987).

Leptinaria unilamellata (d'Orbigny, 1835) é uma espécie de estilomatóforo restrita a América do Sul tropical (SIMONE, 2006). Esta espécie apresenta conchas de, aproximadamente, 11 mm de comprimento e 5 mm de largura, e habita o solo sobre e sob serrapilheira (DUTRA, 1988). No Brasil, as populações de *L. unilamellata* estão distribuídas nos estados do Amazonas, Pará, Rondônia, Pernambuco, Bahia, Mato Grosso, Minas Gerais, Rio de Janeiro e São Paulo (ARAÚJO & KELLER, 1983).

Aspectos reprodutivos de *Leptinaria unilamellata* vêm sendo estudados por diferentes autores (DUTRA, 1988; ALMEIDA & BESSA, 2001; CARVALHO *et al.*, 2009; MEDEIROS *et al.*, 2013). Está comprovado que esta espécie realiza autofecundação (ALMEIDA & BESSA, 2001), no entanto, aspectos funcionais desta estratégia, viabilidade da prole, aspectos biológicos e comportamentais relacionados à autofecundação, são campos ainda pouco explorados, e que subsidiam o entendimento da variabilidade genética e morfológica interpopulacional. Assim, objetivamos comparar as estratégias de história de vida de moluscos da espécie *L. unilamellata* gerados por autofecundação e fecundação cruzada, mantidos isolados e pareados, e o papel da facilitação social em moluscos dessa espécie.

2 - MATERIAL E MÉTODOS

2.1 - Obtenção e manutenção dos moluscos

Os moluscos utilizados no presente estudo foram obtidos de criações matrizes de laboratório, formadas a partir de moluscos coletados a campo. Os animais foram mantidos em terrários, formados por caixas plásticas com 14 cm de diâmetro e 9 cm de altura, tendo como substrato três centímetros de terra vegetal, umedecida a intervalos de um dia, com 10 ml de água de torneira, despejada sobre o substrato. Os animais foram alimentados *ad libitum* com ração para frango de corte enriquecida com carbonato de cálcio, na proporção de 3:1. Os moluscos foram mantidos em condições naturais de luz e temperatura, e esta foi aferida através de gráficos fornecidos pelo Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), através do endereço eletrônico http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=home/page&page=rede_estacoes_auto_graf, acessado em 26/04/2014.

2.2 - Grupos experimentais

Das criações matrizes de laboratório, em 16/7/2009, foram retirados 30 moluscos recém-nascidos, que foram mantidos isolados em terrários individuais, e 30 moluscos recém-nascidos mantidos pareados, totalizando 15 terrários. A partir da constatação do alcance da maturidade sexual por estes moluscos, pela presença de filhotes recém-eclodidos no terrário, foram realizadas observações diárias até a liberação dos filhotes. Tais filhotes recém-nascidos, gerados por autofecundação, e por fecundação cruzada, foram separados, em 12/10/2009, para compor quatro grupos experimentais. O primeiro grupo foi formado por trinta indivíduos isolados gerados por autofecundação, o segundo formado por indivíduos pareados gerados por autofecundação, o terceiro formado por indivíduos isolados gerados por fecundação cruzada e o quarto formado por indivíduos pareados gerados por fecundação cruzada (Figura 1).

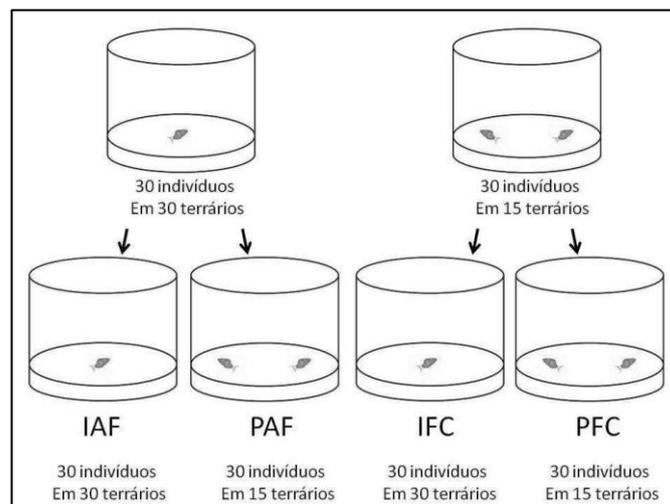


Figura 1. Desenho experimental representando a montagem do experimento com moluscos da espécie *Leptinaria unilamellata*, através de autofecundação e fecundação cruzada, posteriormente mantidos em isolamento e pareamento. **IAF**: moluscos isolados gerados por autofecundação; **PAF**: moluscos pareados gerados por autofecundação; **IFC**: moluscos isolados gerados por fecundação cruzada; **PFC**: moluscos pareados gerados por fecundação cruzada.

2.3 - Parâmetros observados

2.3.1 - Crescimento

Em intervalos de quinze dias, a partir do primeiro dia do experimento, em 12/10/2009, o comprimento da concha dos moluscos foi medido, com auxílio de um paquímetro Kanon (Mardened Stainless 1/28 in 1/20 mm e a massa corporal aferida, por meio da pesagem dos

indivíduos em balança de precisão, até a idade de 233 dias de vida, completados em 2/6/2010. Com os valores obtidos foram calculadas as taxas de crescimento e aumento de massa corporal por dia.

2.3.2 –Reprodução

O aparecimento de filhotes no terrário foi o parâmetro utilizado para a constatação da maturidade sexual dos moluscos e, a partir desse momento, foram realizadas observações diárias para a verificação do número de eventos reprodutivos realizados, do número de filhotes por evento reprodutivo e intervalo entre eventos reprodutivos. A partir desses dados, foi calculada a fecundidade (número total de filhotes produzidos pelo número total de eventos reprodutivos realizados).

2.3.3 - Mortalidade

Para o cálculo da taxa de mortalidade foram realizadas observações diárias e cada morte observada foi registrada.

2.4 - Análises estatísticas

Para a comparação dos valores obtidos de comprimento, massa corporal, tempo para o alcance da maturidade sexual, número total de eventos reprodutivos realizados e número total de filhotes produzidos, taxas de crescimento e ganho de massa corporal entre os grupos experimentais, foi utilizado o teste de Kruskal Wallis (KRUSKAL & WALLIS, 1952) seguido pelo teste Newman-Keuls (MILLIKEN & JOHNSON, 1984), quando houve significância, com intervalo de confiança de 95%. Para determinar o número de filhotes produzidos por molusco dos grupos experimentais nos quais os indivíduos foram mantidos pareados, o número total de filhotes produzido, a cada evento reprodutivo, foi dividido por dois, e o evento reprodutivo foi contabilizado para ambos. Para verificar a existência de correlação entre o número total de filhotes do primeiro evento reprodutivo

e o comprimento médio da concha do adulto ao alcance da maturidade sexual, foi calculado o coeficiente de correlação de Pearson. Para comparação do intervalo médio entre os eventos reprodutivos e a quantidade total de filhotes produzidos a cada evento reprodutivo por cada tratamento, foi utilizado o teste ANOVA, seguido do Teste t de Student quando detectada diferença significativa. Para comparação do crescimento pré e pós-maturidade sexual foi utilizado o Teste T. Para comparação das frequências observadas com frequências esperadas de mortalidade, foi utilizado o Teste do Qui-Quadrado. Diferenças significativas foram consideradas para $p \leq 0.05$ em todos os testes realizados.

3 - RESULTADOS

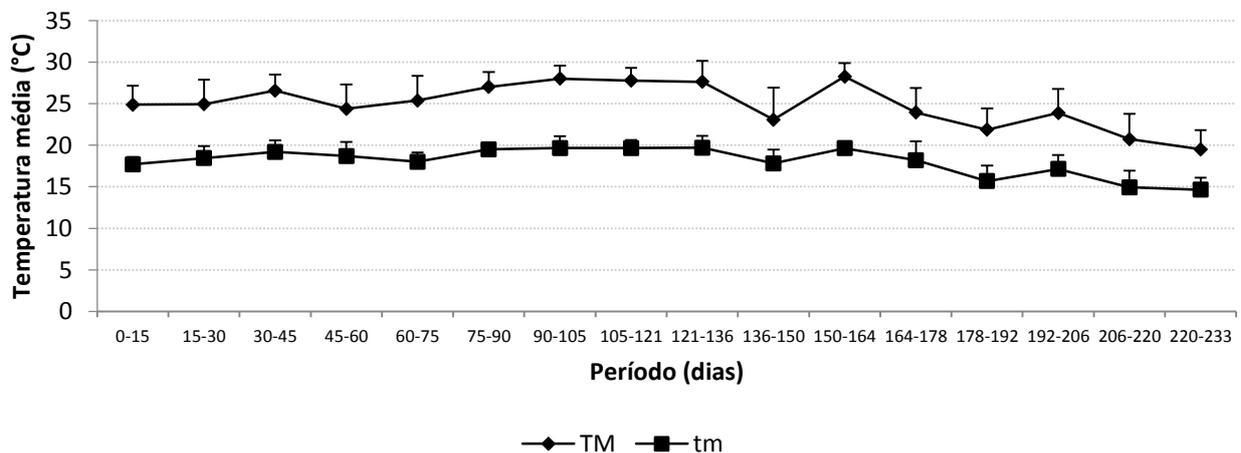


Figura 2. Temperaturas máximas (TM) e mínimas (tm), médias, em intervalos de, aproximadamente 15 dias, durante o período de 12/10/2009 a 2/06/2010, na cidade de Juiz de Fora, MG, Brasil.

3.1 - Desenvolvimento corporal

3.1.1 - Comprimento da concha

Entre o início do experimento e a idade de 60 dias de vida, período correspondente à fase jovem, não houve diferença significativa no comprimento das conchas dos moluscos dos quatro grupos experimentais. Aos 75 dias de vida, os moluscos pareados gerados por autofecundação e pareados gerados por fecundação cruzada apresentaram maiores valores médios de comprimento da

concha, quando comparados aos moluscos isolados gerados por autofecundação ($p = 0,0034$ e $p = 0,0027$, respectivamente) e isolados gerados por fecundação cruzada ($p = 0,0306$ e $p = 0,0270$, respectivamente). A partir dos 90 dias de vida até o fim do experimento, aos 233 dias, os moluscos pareados gerados por fecundação cruzada apresentaram menor tamanho da concha, quando comparados aos moluscos isolados gerados por autofecundação (aos 90 dias $p = 0,0005$; 105 dias $p = 0,0004$; 121 dias $p = 0,0009$; 136 dias $p = 0,0010$; 150 dias $p = 0,0004$; 164 dias $p = 0,0016$; 178 dias $p = 0,0003$; 192 dias $p = 0,0003$; 206 dias $p = 0,0004$; 220 dias $p = 0,0005$; 233 dias $p = 0,0005$), aos pareados gerados por autofecundação (aos 90 dias $p = 0,0010$; 105 dias $p = 0,0009$; 121 dias $p = 0,0034$; 136 dias $p = 0,0043$; 150 dias $p = 0,0002$; 164 dias $p < 0,0001$; 178 dias $p < 0,0001$; 192 dias $p < 0,0001$; 206 dias $p < 0,0001$; 220 dias $p = 0,0006$; 233 dias $p = 0,0010$) e isolados gerados por fecundação cruzada (aos 90 dias $p = 0,0010$; 105 dias $p = 0,0014$; 121 dias $p = 0,0166$; 136 dias $p = 0,0170$; 150 dias $p = 0,0010$; 164 dias $p = 0,0002$; 178 dias $p = 0,0002$; 192 dias $p < 0,0001$; 206 dias $p < 0,0001$; 220 dias $p < 0,0001$; 233 dias $p < 0,0001$) (Tabela I e Figura 4).

3.1.2 - Massa corporal

Como observado para o comprimento da concha, os moluscos pareados gerados por fecundação cruzada apresentaram menor massa corporal em 9 das 10 medições realizadas a partir dos 90 dias de vida. Diferenças na massa corporal entre os grupos experimentais só foram observadas a partir dos 90 dias de vida. A massa corporal dos moluscos pareados gerados por fecundação cruzada foi menor do que dos isolados gerados por autofecundação (aos 90 dias $p = 0,0319$; 105 dias $p = 0,0161$; 150 dias $p = 0,0010$; 164 dias $p = 0,0049$; 178 dias $p = 0,0149$; 206 dias $p = 0,0035$ e 233 dias $p = 0,0359$), pareados gerados por autofecundação (aos 90 dias $p = 0,0129$; 105 dias $p = 0,0086$; 121 dias $p = 0,0036$; 150 dias $p = 0,0220$; 164 dias $p = 0,0004$; 178 dias $p < 0,0001$; 192 dias $p = 0,0006$; 220 dias $p = 0,0008$ e 233 dias $p = 0,0037$) e isolados gerados por fecundação cruzada (aos 90 dias $p = 0,0010$; 105 dias $p = 0,0006$; 121 dias $p = 0,0157$; 150 dias $p = 0,0009$; 164 dias $p < 0,0001$; 178 dias $p < 0,0001$; 192 dias $p = 0,0002$; 206 dias $p = 0,0011$; 220 dias $p = 0,0003$ e 233 dias $p = 0,0102$). A massa corporal dos moluscos pareados gerados por fecundação cruzada foi menor do que dos pareados gerados por autofecundação e isolados gerados por fecundação cruzada aos 121 ($p = 0,0036$ e $p = 0,0157$, respectivamente), 150 ($p = 0,0220$ e $p = 0,0009$, respectivamente), 192 ($p = 0,0006$ e $p = 0,0002$, respectivamente) e 220 dias de vida ($p = 0,0008$ e $p = 0,0003$, respectivamente). Aos 206 dias de vida a massa corporal dos indivíduos pareados gerados por

fecundação cruzada foi menor do que dos isolados gerados por autofecundação ($p= 0,0035$) e isolados gerados por fecundação cruzada ($p= 0,0011$).

Os moluscos isolados gerados por autofecundação apresentaram menor massa corporal quando comparados aos pareados de autofecundação aos 178 dias de vida ($p= 0,0044$) e aos pareados gerados por autofecundação e isolados gerados por fecundação cruzada aos 192 ($p= 0,0037$ e $p= 0,0016$., respectivamente), e 220 dias de vida ($p= 0,0411$ e $p= 0,0328$, respectivamente) (Tabela II e Figura 3).

3.1.3 - Taxa de crescimento

A taxa de crescimento foi significativamente mais alta na fase jovem, quando comparada ao período posterior ao alcance da maturidade sexual nos isolados e pareados gerados por autofecundação ($t = 31,0329$; $p < 0,0001$ e $t = 22,3559$, $p < 0,0001$, respectivamente) e nos isolados e pareados gerados por fecundação cruzada ($t = 25,0271$; $p < 0,0001$ e $t = 25,0508$; $p < 0,0001$, respectivamente). Os moluscos pareados gerados por fecundação cruzada apresentaram menores taxas de crescimento entre 75 e 90 dias de vida, quando comparados aos moluscos isolados gerados por autofecundação ($H= 28,4604$; $p < 0,0001$), isolados gerados por fecundação cruzada ($H= 28,4604$; $p < 0,0001$) e pareados gerados por autofecundação ($H= 26,4604$; $p=0,003$). Não houve diferença significativa nas taxas de crescimento nas idades de 105, 121 e 136 dias de vida. No período entre 150 e 164 dias de vida, os isolados gerados por autofecundação apresentaram a menor taxa média de crescimento, quando comparados aos pareados gerados por autofecundação, e aos isolados gerados por fecundação cruzada ($H= 19,4341$; $p = 0,0001$ e $p = 0,0011$, respectivamente). Os pareados gerados por fecundação cruzada apresentaram a segunda menor taxa média de crescimento, quando comparados também aos pareados gerados por autofecundação e isolados gerados por fecundação cruzada ($H= 19,4341$; $p = 0,0102$ e $p = 0,0481$, respectivamente). Não houve diferença significativa, nas taxas de crescimento, a partir de 164 dias de vida até ao último dia de experimento. Não houve diferença significativa na taxa de crescimento entre os grupos quando considerado todo o período após o alcance da maturidade sexual.

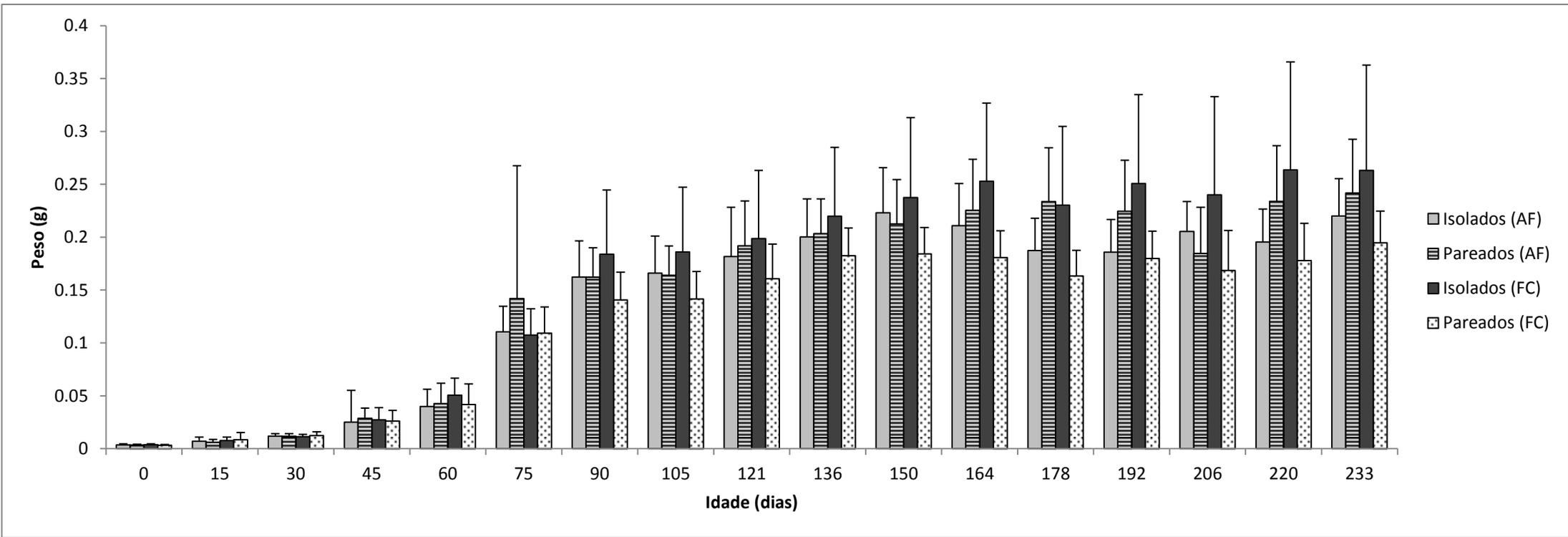


Figura 3. Massa corporal média (g) e respectivos desvios padrão de quatro grupos de molusco da espécie *Leptinaria unilamellata*, inicialmente com 30 indivíduos cada, mantidos em laboratório: gerados por autofecundação (AF) e, após eclosão, mantidos em isolamento; gerados por autofecundação e, após eclosão, acondicionados em pareamento; gerados supostamente por fecundação cruzada (FC) e, após eclosão, mantidos em isolamento, e gerados supostamente por fecundação cruzada e, após eclosão, mantidos em pareamento.

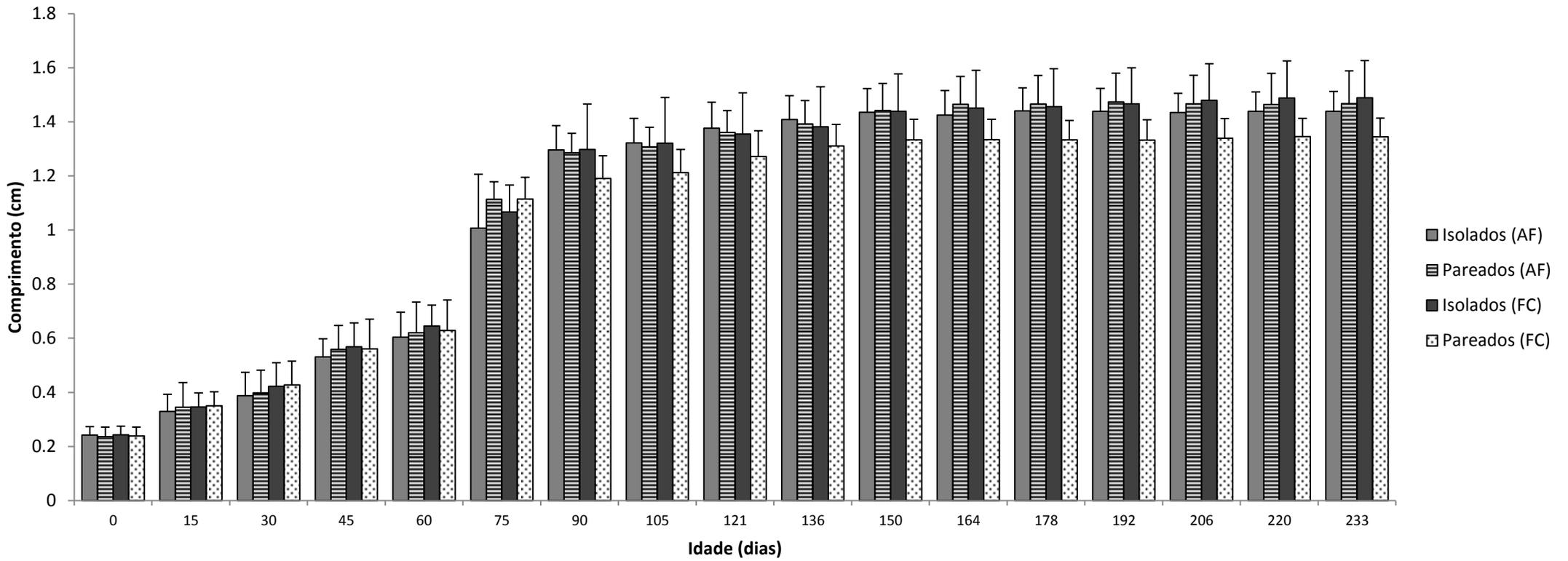


Figura 4. Comprimentos médios (cm), e respectivos desvios padrão, de conchas de *Leptinaria unilamellata* geradas por autofecundação (AF) e fecundação cruzada (FC), mantidas isoladas e pareadas, em laboratório.

3.1.4 - Taxa de ganho de massa corporal

Desde a eclosão até aos 30 dias de vida, os quatro tratamentos não diferiram significativamente em relação à taxa de ganho de massa corporal. Dos 30 aos 45 dias de vida, os isolados gerados por autofecundação apresentaram taxa de ganho de massa corporal média significativamente menor quando comparados aos pareados gerados por autofecundação, isolados e pareados gerados por fecundação cruzada ($H= 11,6339$; $p = 0,0017$, $p = 0,0076$ e $p = 0,0230$, respectivamente). Entre 45 e 75 dias de vida, os quatro tratamentos não diferiram significativamente em relação à taxa de ganho de massa corporal. Entre 75 e 90 e 90 a 105 dias de vida, os isolados gerados por fecundação cruzada apresentaram taxa média de aumento de massa corporal significativamente superior aos pareados também gerados por fecundação cruzada ($H= 8,1609$; $p = 0,0056$; $H= 21,7673$, $p = 0,0020$, respectivamente). Neste último período, também os isolados gerados por autofecundação, apresentaram taxa média de aumento de massa corporal significativamente superior aos pareados gerados também por autofecundação e pareados gerados por fecundação cruzada ($H= 21,7673$; $p = 0,0025$ e $p < 0,0001$, respectivamente). Da idade de 105 até 150 dias, os quatro tratamentos não diferiram significativamente em relação à taxa de ganho de massa corporal. No período compreendido entre 150 e 164 dias de vida, os isolados provenientes de autofecundação apresentaram taxa média de ganho de massa corporal significativamente menor em comparação com os pareados gerados por autofecundação e os isolados gerados por fecundação cruzada ($H= 14,4109$; $p = 0,0417$ e $p = 0,0051$, respectivamente). Neste mesmo período, os pareados gerados por fecundação cruzada também apresentaram taxa média de ganho de massa corporal significativamente menor em comparação também com os pareados gerados por autofecundação e os isolados gerados por fecundação cruzada ($H= 14,4109$; $p = 0,0187$ e $p = 0,0014$, respectivamente). No período seguinte (164 a 178 dias), com exceção dos pareados gerados por autofecundação, todos os tratamentos perderam massa corporal, tendo, desta forma, uma taxa média negativa. No entanto, essa perda de massa corporal foi significativamente maior nos isolados provenientes de autofecundação, quando comparados aos pareados gerados por autofecundação, que ganharam massa corporal, e aos pareados gerados por fecundação cruzada ($H= 24,5294$; $p < 0,0001$ e $p = 0,0423$, respectivamente). O grupo dos pareados gerados por autofecundação, portanto, foi significativamente diferente quando comparado aos três grupos (isolados gerados por autofecundação, como mencionado anteriormente), isolados e pareados gerados por fecundação cruzada ($H= 24,5294$; $p < 0,0001$, $p = 0,0052$, respectivamente). No período de 178 a 192 dias, os grupos provenientes de autofecundação perderam massa corporal, apresentando taxa negativa, e um não foi significativamente diferente do outro ($H= 11,8872$; $p = 0,5887$). Os isolados provenientes de

autofecundação foram significativamente diferentes, em relação à taxa média de ganho de massa corporal, em comparação aos grupos de procedência de cruzamento ($H= 11,8872$; $p = 0,0376$ e $p = 0,0322$, respectivamente), e assim também se comportaram os pareados gerados por autofecundação, sendo significativamente diferentes dos isolados e pareados provenientes de fecundação cruzada ($H= 11,8872$; $p = 0,0078$ e $p = 0,0064$, respectivamente). No período de 192 a 206 dias, somente os isolados gerados por autofecundação tiveram taxa média de ganho de massa corporal positiva, sendo significativamente diferentes em comparação com os pareados gerados por autofecundação e com os isolados e pareados provenientes de cruzamento ($H= 32,0395$; $p < 0,0001$; $p = 0,0010$ e $p = 0,0014$, respectivamente). Os pareados gerados por autofecundação foram significativamente diferentes quando comparados aos isolados provenientes de autofecundação (como já mencionado), aos isolados e pareados gerados por cruzamento ($H= 32,0395$; $p = 0,0122$ e $p = 0,0081$, respectivamente). Da idade de 206 a 220 dias, os isolados provenientes de autofecundação foram os únicos a terem perda de massa corporal, apresentando taxa média negativa, e sendo significativamente diferentes quando comparados aos pareados provenientes de autofecundação, e aos isolados e pareados gerados por fecundação cruzada ($H= 18,1432$; $p < 0,0001$, $p = 0,0014$ e $p = 0,0376$, respectivamente). Os pareados gerados por autofecundação, nesta idade, apresentaram a maior média de taxa de ganho de massa de corporal, quando comparados aos isolados provenientes de autofecundação (como já mencionado), e aos pareados gerados por fecundação cruzada ($H= 18,1432$; $p = 0,0290$). No período que antecede a última medição (220 a 233 dias de vida), somente os dois grupos mantidos isolados foram significativamente diferentes entre si ($H= 12,8159$; $p = 0,0008$), sendo que os provenientes de fecundação cruzada tiveram taxa negativa de ganho de massa corporal.

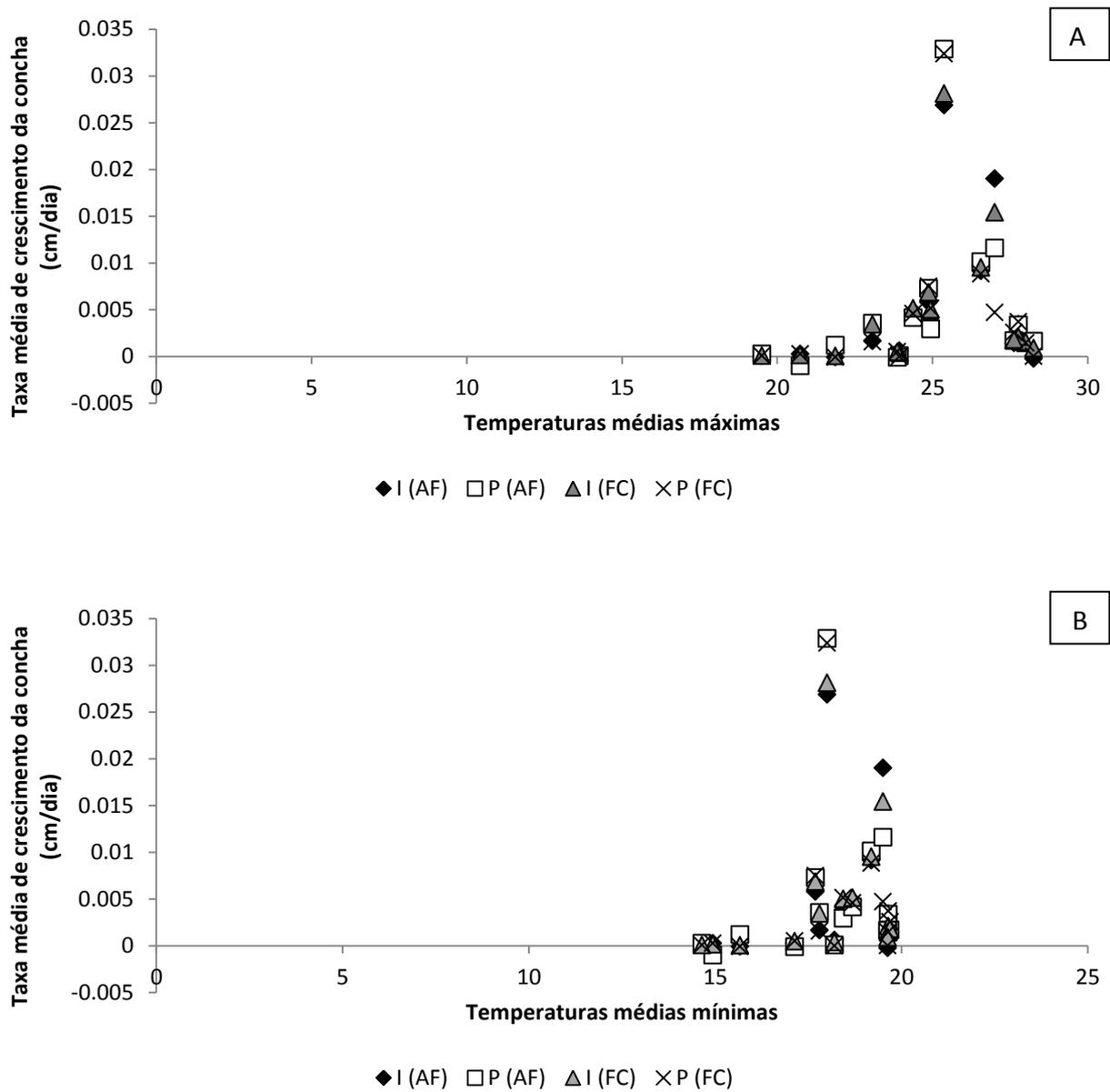


Figura 5. Taxas médias de crescimento da concha de *Leptinaria unilamellata* (cm/dia) e as temperaturas médias do ar máximas **(A)** e mínimas **(B)**, respectivas aos períodos de crescimento analisados nos grupos provenientes de autofecundação (AF) e fecundação cruzada (FC), mantidos isolados (I) e pareados (P).

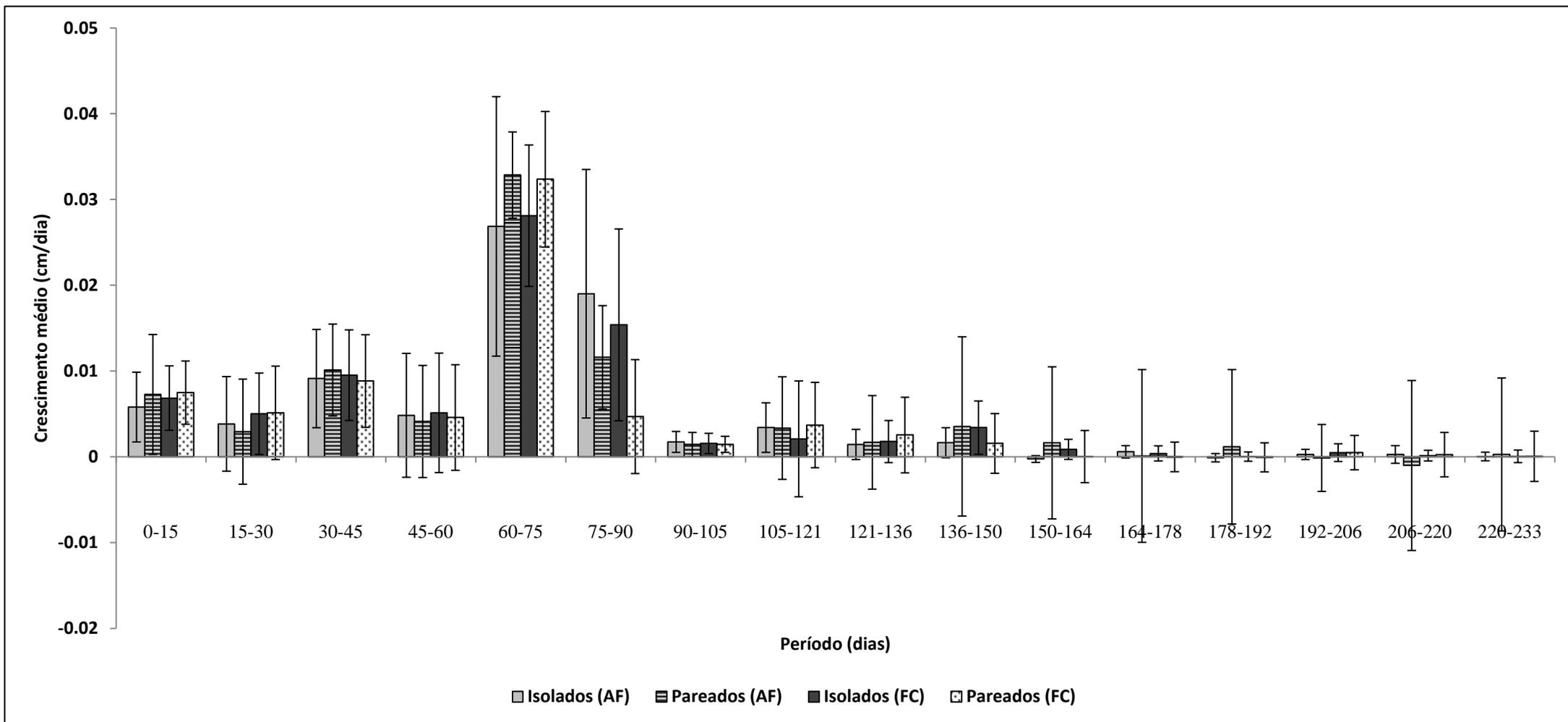


Figura 6. Crescimento médio (cm/dia) e respectivos desvios padrão de quatro grupos de molusco da espécie *Leptinaria unilamellata*, inicialmente com 30 indivíduos cada, mantidos em laboratório: gerados por autofecundação (AF) e, supostamente por fecundação cruzada (FC), subdivididos em “isolados” e “pareados”, a cada período de, aproximadamente, 15 dias.

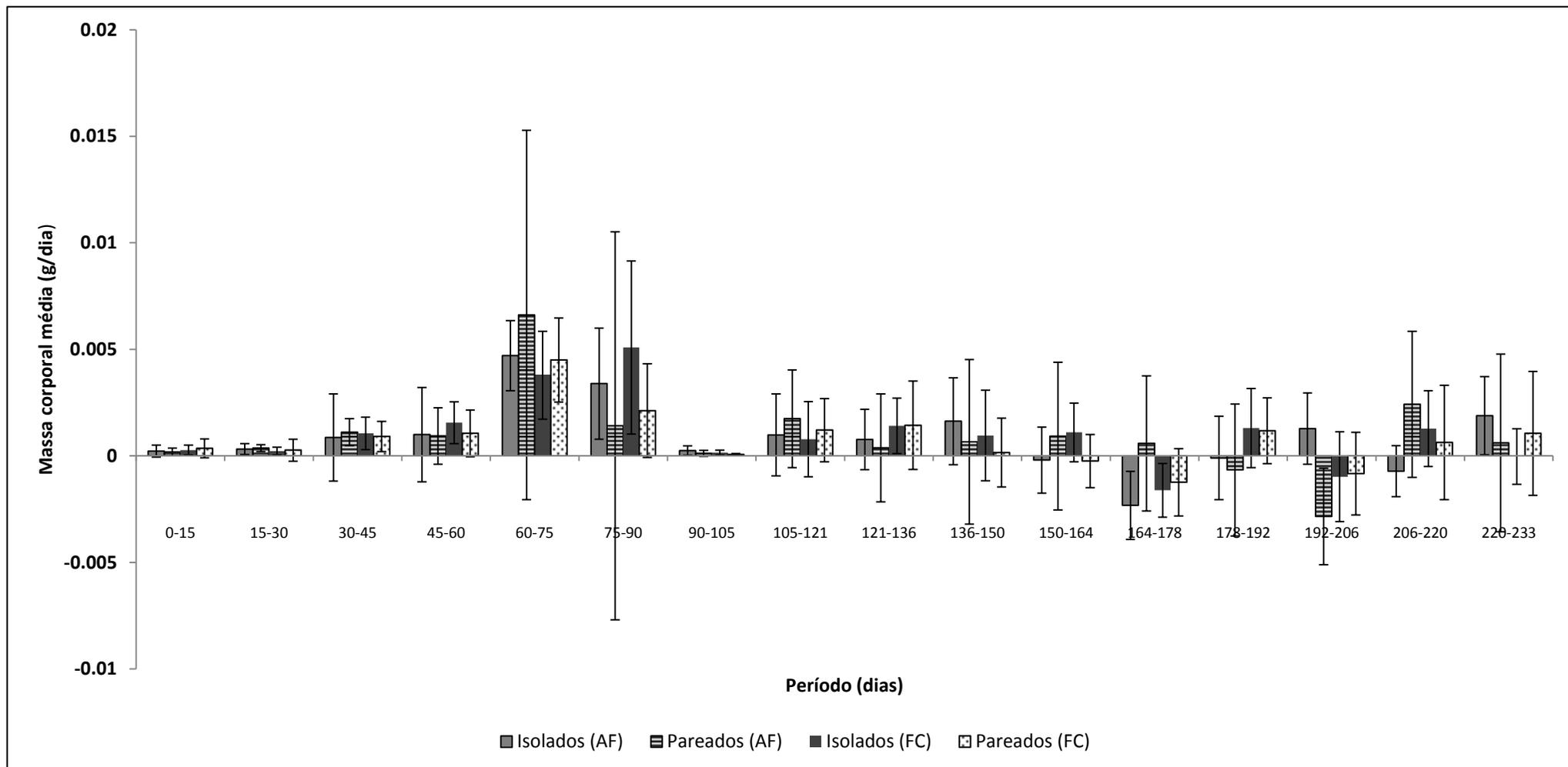


Figura 7. Ganho de massa corporal média (cm/dia) e respectivos desvios padrão de quatro grupos de molusco da espécie *Leptinaria unilamellata*, inicialmente com 30 indivíduos cada, mantidos em laboratório: gerados por autofecundação (AF) e, supostamente por fecundação cruzada (FC), subdivididos em “isolados” e “pareados”, a cada período de, aproximadamente, 15 dias.

Tabela I. Comprimentos médios das conchas (cm), de *Leptinaria unilamellata*, com respectivos desvios padrão, medidos em intervalos de aproximadamente 15 dias, e média geral (x) do grupo, com respectivo desvio padrão (DP), e porcentagem relativa ao maior comprimento médio. Números sobrescritos indicam grupos (1= Isolados gerados por autofecundação; 2= Pareados gerados por autofecundação; 3= Isolados gerados por fecundação cruzada; 4= Pareados gerados por fecundação cruzada), que apresentam valores estatisticamente diferentes, de acordo com o Teste Kruskal-Wallis ($p < 0,05$).

Idade (dias)	Isolados gerados por autofecundação (1)	Pareados gerados por autofecundação (2)	Isolados gerados por fecundação cruzada (3)	Pareados gerados por fecundação cruzada (4)
0	0,2423 ± 0,0313	0,2363 ± 0,0355	0,2433 ± 0,0316	0,2383 ± 0,0330
15	0,3293 ± 0,0633	0,3453 ± 0,0905	0,3460 ± 0,0518	0,3507 ± 0,0516
30	0,3879 ± 0,0861	0,3979 ± 0,0844	0,4224 ± 0,0875	0,4277 ± 0,0880
45	0,5315 ± 0,0665	0,5585 ± 0,0891	0,5682 ± 0,0882	0,5603 ± 0,1104
60	0,6041 ± 0,0924	0,6204 ± 0,1132	0,6450 ± 0,0772	0,6290 ± 0,1123
75	1,0071 ± 0,1993 ^{2,4}	1,1131 ± 0,0657 ^{1,3}	1,0666 ± 0,0996 ^{2,4}	1,1143 ± 0,0803 ^{1,3}
90	1,2958 ± 0,0904 ⁴	1,2860 ± 0,0715 ⁴	1,2975 ± 0,1685 ⁴	1,1904 ± 0,0839 ^{1,2,3}
105	1,3219 ± 0,0910 ⁴	1,3076 ± 0,0722 ⁴	1,3211 ± 0,1684 ⁴	1,2121 ± 0,0855 ^{1,2,3}
121	1,3765 ± 0,0958 ⁴	1,3612 ± 0,0803 ⁴	1,3546 ± 0,1526 ⁴	1,2714 ± 0,0953 ^{1,2,3}
136	1,4083 ± 0,0884 ⁴	1,3921 ± 0,0863 ⁴	1,3814 ± 0,1480 ⁴	1,3107 ± 0,0793 ^{1,2,3}
150	1,4357 ± 0,0869 ⁴	1,4417 ± 0,0997 ⁴	1,4385 ± 0,1387 ⁴	1,3333 ± 0,0758 ^{1,2,3}
164	1,4250 ± 0,0907 ⁴	1,4646 ± 0,1028 ⁴	1,4507 ± 0,1392 ⁴	1,3337 ± 0,0760 ^{1,2,3}
178	1,4404 ± 0,0852 ⁴	1,4658 ± 0,1054 ⁴	1,4563 ± 0,1398 ⁴	1,3335 ± 0,0715 ^{1,2,3}
192	1,4391 ± 0,0844 ⁴	1,4735 ± 0,1061 ⁴	1,4662 ± 0,1332 ⁴	1,3326 ± 0,0747 ^{1,2,3}
206	1,4348 ± 0,0709 ⁴	1,4667 ± 0,1055 ⁴	1,4796 ± 0,1344 ⁴	1,3389 ± 0,0727 ^{1,2,3}
220	1,4386 ± 0,0717 ⁴	1,4635 ± 0,1156 ⁴	1,4879 ± 0,1370 ⁴	1,3454 ± 0,0677 ^{1,2,3}
233	1,4390 ± 0,0730 ⁴	1,4671 ± 0,1216 ⁴	1,4888 ± 0,1382 ⁴	1,3448 ± 0,0688 ^{1,2,3}
x ± DP	1,0916 ± 0,4513	1,1095 ± 0,4528	1,1126 ± 0,4489	1,0392 ± 0,3982
% relativa	-2%	-0,3%	∅	-6,4%

Tabela II. Massas corporais médias (g) de *Leptinaria unilamellata*, com respectivos desvios padrão, aferidas em intervalos de aproximadamente 15 dias, média geral (x) do grupo, com respectivo desvio padrão (DP), e porcentagem relativa à maior massa média. Números sobrescritos indicam grupos (1= Isolados gerados por autofecundação; 2= Pareados gerados por autofecundação; 3= Isolados gerados por fecundação cruzada; 4= Pareados gerados por fecundação cruzada), que apresentam valores estatisticamente diferentes, de acordo com o Teste Kruskal-Wallis ($p < 0,05$).

Idade (dias)	Isolados gerados por autofecundação (1)	Pareados gerados por autofecundação (2)	Isolados gerados por fecundação cruzada (3)	Pareados gerados por fecundação cruzada (4)
0	0,0035 ± 0,0011	0,0034 ± 0,0007	0,0037 ± 0,0009	0,0033±0,0008
15	0,0069 ± 0,0041	0,0061 ± 0,0027	0,0077± 0,0032	0,0086 ± 0,0066
30	0,0118 ± 0,0024	0,0117 ± 0,0026	0,0113 ± 0,0023	0,0125 ± 0,0035
45	0,0250 ± 0,0302	0,0287 ± 0,0097	0,0273 ± 0,0115	0,0261 ± 0,0102
60	0,0400 ± 0,0163	0,0427 ± 0,0191	0,0506 ± 0,0161	0,0419 ± 0,0194
75	0,1105 ± 0,0241	0,1419 ± 0,1256	0,1074 ± 0,0249	0,1094 ± 0,0245
90	0,1623 ± 0,0342 ⁴	0,1622 ± 0,0278 ⁴	0,1837 ± 0,0609 ⁴	0,1407± 0,0262 ^{1,2,3}
105	0,1660 ± 0,0350 ⁴	0,1640 ± 0,0277 ⁴	0,1860 ± 0,0612 ⁴	0,1415 ± 0,0261 ^{1,2,3}
121	0,1817 ± 0,0466	0,1919 ± 0,0423 ⁴	0,1986 ± 0,0646 ⁴	0,1609 ± 0,0327 ^{2,3}
136	0,2003 ± 0,0359	0,2034 ± 0,0327	0,2197 ± 0,0652	0,1824 ± 0,0262
150	0,2230 ± 0,0428 ⁴	0,2126 ± 0,0418 ⁴	0,2375 ± 0,0755 ⁴	0,1843±0,0249 ^{1,2,3}
164	0,2109 ± 0,0399 ⁴	0,2255±0,0481 ⁴	0,2529±0,0737 ⁴	0,1809±0,0252 ^{1,2,3}
178	0,1872±0,0306 ^{2,4}	0,2337 ± 0,0506 ^{1,4}	0,2303±0,0744 ⁴	0,1634 ± 0,0240 ^{1,2,3}
192	0,1859 ± 0,0308 ^{2,3}	0,2245 ± 0,0482 ^{1,4}	0,2508 ± 0,0841 ^{1,4}	0,1800 ± 0,0257 ^{2,3}
206	0,2054 ± 0,0283 ⁴	0,1847 ± 0,0437 ⁴	0,2400 ± 0,0928 ^{2,4}	0,1686 ± 0,0377 ^{1,2,3}
220	0,1954±0,0311 ^{2,3}	0,2339±0,0525 ^{1,4}	0,2636±0,1021 ^{1,4}	0,1779 ± 0,0351 ^{2,3}
223	0,2199 ± 0,0353 ⁴	0,2419 ± 0,0507 ⁴	0,2632±0,0994 ⁴	0,1948 ± 0,0297 ^{1,2,3}
x ± DP	0,1374 ± 0,0816	0,1478 ± 0,0879	0,1608 ± 0,0982	0,1222 ± 0,0701
% relativa	-15%	-8,1%	∅	-24%

3.2 - Reprodução

Os resultados referentes aos aspectos reprodutivos estão apresentados nas tabelas III a XII. Não houve diferença significativa entre os grupos no tempo para o alcance da maturidade sexual. Os moluscos pareados gerados por fecundação cruzada apresentaram menor valor médio de massa corporal e comprimento da concha ao alcance da maturidade sexual, quando comparados aos

moluscos isolados gerados por autofecundação ($p= 0,0476$ e $p= 0,0002$, respectivamente), pareados gerados por autofecundação ($p= 0,0023$ e $p= 0,0006$, respectivamente) e isolados gerados por fecundação cruzada ($p= 0,0001$ e $p= 0,0001$, respectivamente). Os moluscos desse grupo também produziram menor número de filhotes no primeiro evento reprodutivo e apresentaram menor taxa de crescimento no período anterior ao alcance da maturidade sexual, quando comparados aos moluscos isolados gerados por autofecundação ($p < 0,0001$ e $p < 0,0001$ respectivamente), pareados gerados por autofecundação ($p= 0,0105$ e $p= 0,0030$, respectivamente) e isolados gerados por fecundação cruzada ($p= 0,0181$ e $p < 0,0001$, respectivamente). Os moluscos pareados gerados por fecundação cruzada realizaram maior número de eventos reprodutivos e apresentaram menores intervalos entre eventos, quando comparados aos moluscos isolados gerados por autofecundação ($p= 0,0001$ e $p= 0,0102$, respectivamente), e fecundação cruzada ($p < 0,0001$ e $p = 0,0038$, respectivamente). Em relação à fecundidade (número total de filhotes / número total de eventos reprodutivos), (Tabela II), os moluscos gerados por autofecundação produziram, em média, $6,0669 \pm 1,2537$ e $5,2058 \pm 1,1090$ filhotes / evento reprodutivo (isolados e pareados, respectivamente) e foram significativamente diferentes entre si ($p = 0,0130$), mas, não diferiram significativamente dos moluscos mantidos isolados gerados por fecundação cruzada ($5,7337 \pm 2,5792$; $p = 0,1052$ e $p = 0,3581$, respectivamente). Todos os tratamentos diferiram em relação aos moluscos mantidos pareados gerados por fecundação cruzada (média: $4,1257 \pm 0,7816$; $p < 0,0001$; $p = 0,008$ e $p = 0,0002$), segundo o Teste de Kruskal-Wallis ($H = 29,6705$). Não houve diferença significativa no número de eventos reprodutivos e intervalo entre eventos reprodutivos entre os moluscos pareados gerados por autofecundação e fecundação cruzada. Os moluscos isolados gerados por autofecundação produziram maior número médio de filhotes ao fim das observações, quando comparados aos moluscos pareados gerados por autofecundação ($p= 0,0112$), isolados gerados por fecundação cruzada ($p= 0,0191$) e pareados gerados por fecundação cruzada ($p = 0,0014$). Foi observada correlação positiva entre o número de filhotes produzidos no primeiro evento reprodutivo e o comprimento da concha ($r= 0,8286$).

Tabela III. Número total de jovens a cada evento reprodutivo e número total de filhotes produzidos pelos espécimes de *Leptinaria unilamellata* mantidos isolados e pareados, gerados por autofecundação (codificados por 1 e 2, respectivamente), e mantidos isolados e pareados, gerados por fecundação cruzada (codificados por 3 e 4, respectivamente). Números sobrescritos indicam grupos, através dos respectivos códigos numéricos, que apresentam valores estatisticamente diferentes, de acordo com o Teste Kruskal-Wallis ($p < 0,05$).*

Evento reprodutivo	Isolados gerados por Autofecundação (1)	Pareados gerados por autofecundação (2)	Isolados gerados por fecundação cruzada (3)	Pareados gerados por fecundação cruzada (4)
1°	136 ⁴	102 ⁴	140 ⁴	94 ^{1,2,3}
2°	137	155	145	114
3°	175 ^{2,3,4}	60 ^{1,3}	126 ^{1,2}	105 ¹
4°	131 ⁴	136 ⁴	114 ⁴	64 ^{1,2,3}
5°	136	101	147	98
6°	120	151	100	165
7°	127	93	122	117
8°	72 ⁴	55 ⁴	37 ⁴	158 ^{1,2,3}
9°	23	50	21	45
10°	0	17	3	14
11°	0	0	0	15
12°	0	0	0	2
Total de filhotes	1057	920	955	991

* Números sobrescritos indicam grupos (1= Isolados gerados por autofecundação; 2= Pareados gerados por autofecundação; 3= Isolados gerados por fecundação cruzada; 4= Pareados gerados por fecundação cruzada), que mantêm relação de desigualdade estatística com o grupo representado pelo número da base, de acordo com os Testes Kruskal-Wallis e ANOVA ($p < 0,05$).

Tabela IV. Comprimento (cm) da concha de indivíduos de *Leptinaria unilamellata*, gerados por autofecundação (af) e fecundação cruzada (fc), mantidos em isolamento (Iaf e Ifc) e pareamento (Paf e Pfc), no dia do aparecimento da primeira postura (maturidade sexual), com valores mínimos, máximos, médios, desvio padrão e coeficiente de variação*.

Grupos	n	Mínimo	Máximo	Média ± desvio padrão	Coef. Var. (%)
Iaf (1)	26	1,15	1,50	1,3188 ± 0,0935 ⁴	7,0921
Paf (2)	20	1,18	1,43	1,3045 ± 0,0702 ⁴	5,3850
Ifc (3)	28	1,01	1,66	1,3475 ± 0,1672 ⁴	12,4094
Pfc (4)	26	1,00	1,34	1,2104 ± 0,0855 ^{1,2,3}	7,0607

Tabela V. Peso (g) da concha de indivíduos de *Leptinaria unilamellata*, gerados por autofecundação (af) e fecundação cruzada (fc), mantidos em isolamento (Iaf e Ifc) e pareamento (Paf e Pfc), no dia do aparecimento da primeira postura (maturidade sexual), com valores mínimos, máximos, médios, desvio padrão e coeficiente de variação*.

Grupos	n	Mínimo	Máximo	Média ± desvio padrão	Coef. Var. (%)
Iaf (1)	26	0,0922	0,2394	0,1659 ± 0,0361 ⁴	21,7663
Paf (2)	20	0,1276	0,2095	0,1728 ± 0,0201 ⁴	11,6158
Ifc (3)	28	0,1042	0,3385	0,1986 ± 0,0645 ⁴	32,4697
Pfc (4)	26	0,0586	0,1848	0,1446 ± 0,0268 ^{1,2,3}	18,5074

Tabela VI. Idade (dias), do alcance da maturidade sexual de indivíduos de *Leptinaria unilamellata*, gerados por autofecundação (af) e fecundação cruzada (fc), mantidos em isolamento (Iaf e Ifc) e em pareamento (Paf e Pfc), com valores mínimos, máximos, médios, desvio padrão e coeficiente de variação*.

Grupos	n	Mínimo	Máximo	Média ± desvio padrão	Coef. Var. (%)
Iaf (1)	26	90	115	101,3462 ± 7,1465	7,0516
Paf (2)	20	90	105	101,2500 ± 6,4952	6,4150
Ifc (3)	28	90	233	111,4643 ± 26,2331	23,5350
Pfc (4)	28	90	121	101,8571 ± 8,5261	8,3706

*Números sobrescritos indicam grupos (1= Isolados gerados por autofecundação; 2= Pareados gerados por autofecundação; 3= Isolados gerados por fecundação cruzada; 4= Pareados gerados por fecundação cruzada), que mantêm relação de desigualdade estatística com o grupo representado pelo número da base, de acordo com os Testes Kruskal-Wallis e ANOVA ($p < 0,05$).

Tabela VII. Fecundidade (total de filhotes/total de eventos reprodutivos) de indivíduos de *Leptinaria unilamellata*, gerados por autofecundação (af) e fecundação cruzada (fc), mantidos em isolamento (Iaf e Ifc) e em pareamento (Paf e Pfc), com valores mínimos, máximos, médios, desvio padrão e coeficiente de variação.*

Grupos	Mínimo	Máximo	Média ± desvio padrão	Coef. Var. (%)
Iaf (1)	2,5	8,14	6,0669 ± 1,2537 ^{2,4}	20,6645
Paf (2)	3,72	7,25	5,2058 ± 1,1090 ^{1,4}	21,3031
Ifc (3)	1,00	13,00	5,7337 ± 2,5792 ⁴	44,9824
Pfc(4)	2,94	5,69	4,1257 ± 0,7816 ^{1,2,3}	18,9437

Tabela VIII. Número de eventos reprodutivos de indivíduos de *Leptinaria unilamellata*, gerados por autofecundação (af) e fecundação cruzada (fc), mantidos em isolamento (Iaf e Ifc) e em pareamento (Paf e Pfc), com valores mínimos, máximos, médios, desvio padrão e coeficiente de variação.*

Grupos	Mínimo	Máximo	Média ± desvio padrão	Coef. Var. (%)
Iaf (1)	1	9	6,6154 ± 1,8827 ^{2,4}	28,4587
Paf (2)	1	10	7,2308 ± 2,4543 ^{1,3}	33,9427
Ifc (3)	1	10	6,0357 ± 2,4273 ^{2,4}	40,2149
Pfc(4)	7	12	8,6429 ± 1,3420 ^{1,3}	15,5275

Tabela IX. Intervalos médios (dias), entre os eventos reprodutivos de indivíduos de *Leptinaria unilamellata*, gerados por autofecundação (af) e fecundação cruzada (fc), mantidos em isolamento (Iaf e Ifc) e em pareamento (Paf e Pfc), com valores médios, desvio padrão e coeficiente de variação.*

Grupos	Média ± desvio padrão	Coef. Var. (%)
Iaf (1)	20,3437 ± 3,1551 ⁴	15,5090
Paf (2)	16,9591 ± 3,7394	22,0497
Ifc (3)	20,9962 ± 3,6300 ⁴	17,2890
Pfc(4)	14,0868 ± 6,6300 ^{1,3}	47,0656

*Números sobrescritos indicam grupos (1= Isolados gerados por autofecundação; 2= Pareados gerados por autofecundação; 3= Isolados gerados por fecundação cruzada; 4= Pareados gerados por fecundação cruzada), que mantêm relação de desigualdade estatística com o grupo representado pelo número da base, de acordo com os Testes Kruskal-Wallis e ANOVA ($p < 0,05$).

Tabela X. Quantidade de filhotes por molusco da espécie *Leptinaria unilamellata*, gerados por autofecundação (af) e fecundação cruzada (fc), mantidos em isolamento (Iaf e Ifc) e em pareamento (Paf e Pfc), com valores médios, mínimos e máximos; desvio padrão e coeficiente de variação (nos mantidos pareados, as quantidades mínimas e máximas de filhotes, representadas nesta tabela, é uma média de cada molusco do par em questão)**

Grupos	Mínimo	Máximo	Média ± desvio padrão	Coef. Var. (%)
Iaf (1)	5	57	40,6538 ± 13,0536 ^{2,3,4}	32,1090
Paf (2)	3	49,5	32,8571 ± 14,9535 ¹	45,5108
Ifc (3)	1	82	34,1071 ± 18,4036 ¹	53,9581
Pfc(4)	23,5	45,5	33,0333 ± 10,9992 ¹	33,2972

Tabela XI. Taxa de crescimento da concha (cm/dia), na fase jovem, de moluscos da espécie *Leptinaria unilamellata*, gerados por autofecundação (af) e fecundação cruzada (fc), mantidos em isolamento (Iaf e Ifc) e em pareamento (Paf e Pfc), com valores médios, mínimos e máximos; desvio padrão e coeficiente de variação.

Grupos	Mínimo	Máximo	Média ± desvio padrão	Coef. Var. (%)
Iaf (1)	0,0092	0,0134	0,0107 ± 0,0012 ⁴	11,6482
Paf (2)	0,0090	0,0130	0,0106 ± 0,0009 ⁴	8,3025
Ifc (3)	0,0060	0,0138	0,0102 ± 0,0020 ⁴	19,5805
Pfc(4)	0,0079	0,0127	0,0096 ± 0,0012 ^{1,2,3}	12,6815

Tabela XII. Taxa de crescimento da concha (cm/dia), na fase adulta, de moluscos da espécie *Leptinaria unilamellata*, gerados por autofecundação (af) e fecundação cruzada (fc), mantidos em isolamento (Iaf e Ifc) e em pareamento (Paf e Pfc), com valores médios, mínimos e máximos; desvio padrão e coeficiente de variação.

Grupos	Mínimo	Máximo	Média ± desvio padrão	Coef. Var. (%)
Iaf (1)	0,0002	0,0016	0,0009 ± 0,0004	50,2596
Paf (2)	0,0003	0,0028	0,0012 ± 0,0010	85,5132
Ifc (3)	0,0002	0,0022	0,0008 ± 0,0009	110,7491
Pfc(4)	0,0001	0,0027	0,0009 ± 0,0009	98,9387

* Números sobrescritos indicam grupos (1= Isolados gerados por autofecundação; 2= Pareados gerados por autofecundação; 3= Isolados gerados por fecundação cruzada; 4= Pareados gerados por fecundação cruzada), que mantêm relação de desigualdade estatística com o grupo representado pelo número da base, de acordo com os Testes Kruskal-Wallis e ANOVA ($p < 0,05$).

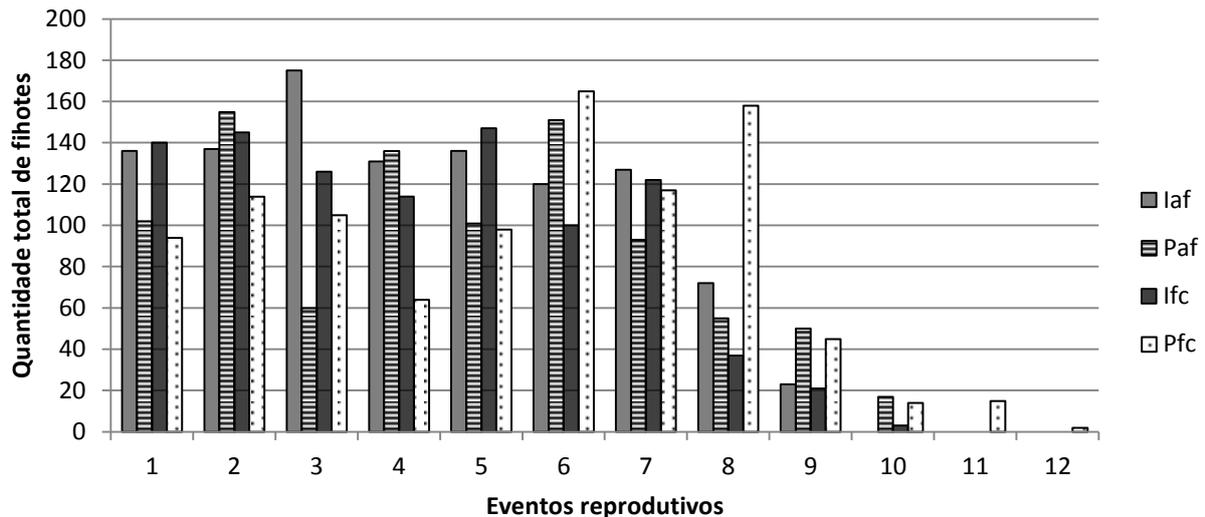


Figura 8. Número total de filhotes produzidos pelos grupos Isolados gerados por autofecundação (IAF), Pareados gerados por autofecundação (PAF), Isolados gerados por fecundação cruzada (IFC), e Pareados gerados por fecundação cruzada (PFC), em sucessivos eventos reprodutivos.

3.3 –Mortalidade

Os pareados e isolados oriundos de autofecundação apresentaram as taxas mais altas de mortalidade (39% e 0,27%, respectivamente, do total de mortos), seguidos pelos isolados e pareados oriundos de fecundação cruzada (18% e 15%, respectivamente) (Tabela XIII). No entanto, esta diferença entre os grupos experimentais não foi significativa ($X^2= 6,4786$; $p= 0,09051$).

Tabela XIII - Quantidade de espécimes mortos, de *Leptinaria unilamellata*, com respectivas idades (semanas), oriundos de autofecundação (Af) e fecundação cruzada (Fc), mantidos sob condições de pareamento e isolamento, durante o período de 12/10/2009 a 07/06/2010, em condições laboratoriais.

Semanas	Período	Isol – AF	Par - AF	Isol - Fc	Par -Fc
00 04	12/10/09 – 09/11/09				
04 06	09/11/09 – 23/11/09	1	2*	1	
06 08	23/11/09 – 07/12/09	2	2*	1	
08 10	07/12/09 – 21/12/09				
10 12	21/12/09 – 04/01/10				
12 14	04/01/10 – 18/01/10	1	1		2*
14 16	18/01/10 – 01/02/10				
16 18	01/02/10 – 15/02/10	1			
18 20	15/02/10 – 01/03/10	2	1		1
20 22	01/03/10 – 15/03/10			1	
22 24	15/03/10 – 29/03/10				
24 26	29/03/10 – 12/04/10				
26 28	12/04/10 – 26/04/10				
28 30	26/04/10 – 10/05/10	2	2*	3	
30 32	10/05/10 – 24/05/10		2*2*1		2
32 34	24/05/10 – 07/06/10				
	Frequência absoluta	9	13	6	5
	Frequência relativa	0,27	0,39	0,18	0,15
	Frequência relativa %	27%	39%	18%	15%

*indivíduos do mesmo par

4 - DISCUSSÃO

No presente estudo foi observado que moluscos pareados gerados por fecundação cruzada apresentaram menor comprimento de concha após o alcance da maturidade sexual. Esse resultado evidencia que a fecundação cruzada exige um gasto energético maior e, portanto, os filhotes gerados por fecundação cruzada têm menos energia disponível para o crescimento na fase adulta.

Seria esperado que tanto indivíduos mantidos pareados gerados por autofecundação, quanto os isolados gerados por autofecundação apresentassem padrões semelhantes em relação ao crescimento na fase adulta. Entretanto, a condição de isolamento parece propiciar maior tamanho de concha na vida adulta em função do menor gasto energético com a reprodução, o que permite que maior quantidade de energia seja investida em crescimento, mesmo após o alcance da maturidade sexual. O fato de que os indivíduos isolados gerados por autofecundação produziram número médio de filhotes significativamente maior, quando comparados aos demais grupos, evidencia que esses indivíduos apresentaram menor gasto de energia com a reprodução, que pôde ser convertida em número maior de filhotes. Seria esperado que os dois grupos formados por moluscos isolados apresentassem padrões semelhantes quanto ao número de filhotes produzidos. Entretanto os moluscos isolados gerados por fecundação cruzada produziram número menor de filhotes, o que confirma que a fecundação cruzada é uma forma de reprodução energeticamente mais custosa e que os filhotes produzidos dessa forma dispõem de menos energia para a reprodução quando atingem a fase adulta.

No presente estudo foi observada a existência de correlação entre tamanho da concha e número de filhotes produzidos. Essa correlação foi observada para *L. unilamellata* por Carvalho *et al.* (2009) e para *Subulina octona* por D'ávila & Bessa (2005b). Carvalho *et al.* (2009), encontraram relação positiva entre o número de embriões contidos no útero e tamanho da concha, o número de embriões e o número de voltas na concha, e o número de embriões e o tamanho do útero. Espécies com crescimento indeterminado apresentam certa plasticidade na alocação de energia para o crescimento e reprodução. Dessa forma, podem continuar crescendo após o alcance da maturidade sexual e esse crescimento representa um investimento em sucesso reprodutivo em longo prazo, pois o aumento da concha se reflete em um aumento da capacidade do útero de abrigar embriões.

As alterações (ganho/perda) de massa corporal nos moluscos relacionam-se à reserva x gasto de energia metabólica com crescimento e reprodução (específicos da autofecundação e fecundação

cruzada), presença ou não de filhotes no útero, e, também, à provável perda de água corporal em períodos de baixa umidade relativa do ar.

No presente estudo, os moluscos pareados, independentemente da sua origem por autofecundação ou fecundação cruzada, apresentaram maiores tamanhos de concha quando comparados aos indivíduos mantidos isolados no período anterior ao alcance da maturidade sexual. Almeida & Bessa (2001) observaram igualmente que indivíduos de *L. unilamellata* mantidos agrupados atingiram a maturidade sexual com tamanho superior a indivíduos mantidos isolados. Esse resultado pode ser explicado pelo fenômeno de facilitação sexual, no qual a presença de um coespecífico parece estimular o crescimento. Diferentemente do observado no presente estudo, Baur & Baur (2000) não observaram influência da facilitação social no tamanho dos moluscos da espécie *Balea perversa* ao alcance da maturidade sexual. Outro resultado que suporta a ideia da existência de facilitação social, bem como do maior gasto energético com a fecundação cruzada, é o fato de que indivíduos pareados realizaram número maior de eventos reprodutivos, com menor intervalo entre eventos, quando comparados aos indivíduos mantidos isolados, entretanto não produziram número maior de filhotes.

Diferentemente do observado por Baur & Baur (2000) para a espécie *B. perversa*, a condição de isolamento não influenciou negativamente a produção de filhotes por *L. unilamellata*. Os resultados do presente estudo indicam que a facilitação social afeta o crescimento anterior à maturidade sexual. Os moluscos mantidos pareados realizaram número maior de eventos reprodutivos, com intervalos menores entre eventos, entretanto, no presente estudo, não foi possível dissociar a influência da fecundação cruzada e da mera presença do coespecífico (facilitação social) sobre esses aspectos. Baur & Baur (2000) observaram influência da facilitação social sobre a longevidade de *B. perversa*. Segundo os autores, os moluscos mantidos isolados apresentaram menor tempo de vida e menor período reprodutivo que, no entanto, foi compensado por uma taxa reprodutiva mais alta. No presente estudo, os moluscos não foram observados durante todo o tempo de vida, entretanto, apesar de os isolados terem apresentado maior taxa de mortalidade, essa diferença não foi significativa e, portanto, não foi observada influência da presença de um coespecífico sobre a sobrevivência dos moluscos.

Diversos autores têm observado efeitos deletérios da autofecundação em espécies de moluscos terrestres, como a redução do número de ovos produzidos (JARNE & DELAY, 1990; BAUR & BAUR, 2000) redução no sucesso de eclosão e sobrevivência dos filhotes (JARNE & DELAY, 1990; BAUR, 2007). Entretanto, para algumas espécies, a autofecundação não apresenta

efeito deletério sobre a fecundidade dos moluscos parentais e apenas efeitos sutis sobre a viabilidade da prole (PUURTINEN *et al.*, 2007).

5 – CONCLUSÃO

A autofecundação parece ser uma estratégia reprodutiva de sucesso para *L. unilamellata*. No presente estudo não foi observada redução no sucesso reprodutivo de indivíduos gerados por esta estratégia reprodutiva.

SESSÃO 2

Efeito da facilitação social sobre aspectos da história de vida de *Leptinaria unilamellata*

(d'Orbigny, 1935) (Mollusca, Pulmonata, Subulinidae)

RESUMO

Alguns estudos têm demonstrado que as diferenças observadas na história de vida de moluscos mantidos isolados e aqueles mantidos pareados ou agrupados seriam o resultado de aspectos relacionados à presença de coespecíficos e não apenas aos possíveis efeitos negativos da autofecundação. O objetivo do presente trabalho foi investigar se a percepção da presença do coespecífico interfere na estratégia de alocação de energia para o crescimento e a reprodução, na espécie *Leptinaria unilamellata*. Para isso, foram utilizados 90 moluscos recém-nascidos, que foram separados para compor três grupos experimentais. O primeiro grupo foi formado por trinta indivíduos isolados (um indivíduo por terrário), o segundo grupo foi formado por trinta moluscos mantidos pareados (dois moluscos por terrário) e o terceiro grupo foi formado por trinta moluscos semipareados (dois moluscos mantidos no mesmo terrário, mas separados por uma tela dupla de malha de polipropileno). Os resultados evidenciaram que a presença do coespecífico ou a percepção dessa presença influenciaram o crescimento e o tempo para o alcance da maturidade sexual de *L. unilamellata*. Foi observado que não houve diferença estatística no crescimento e tempo para o alcance da maturidade sexual entre os moluscos mantidos pareados e aqueles mantidos semipareados e que esses atingiram a maturidade sexual mais cedo e cresceram mais quando comparados aos moluscos isolados. Desta forma, podemos concluir que o fenômeno de facilitação social, e não apenas a estratégia reprodutiva adotada (autofecundação versus fecundação cruzada), pode interferir em parâmetros da história de vida dos moluscos em condição de isolamento e pareamento. Os moluscos mantidos pareados realizaram um número maior de eventos reprodutivos. A presença do coespecífico e a fecundação cruzada podem representar um estímulo à reprodução mais intenso. Entretanto, não foi observada diferença no número de filhotes produzidos pelos moluscos dos diferentes grupos experimentais, confirmando a observação de que a autofecundação é uma estratégia reprodutiva viável para *L. unilamellata*. Moluscos mantidos semipareados se comportaram como os moluscos pareados no que diz respeito ao crescimento e tempo para o alcance da maturidade sexual e como os moluscos isolados no que diz respeito ao número de eventos reprodutivos. Esses resultados permitiram concluir que a percepção do coespecífico estimula o crescimento e alcance da maturidade sexual mais cedo. Entretanto, o acasalamento e a

fecundação cruzada representam um estímulo à realização de um número maior de eventos reprodutivos em um dado intervalo de tempo.

Palavras-chave: Alocação de energia. Autofecundação. Facilitação social. Fecundação cruzada. Hermafroditismo. Taxa de crescimento.

ABSTRACT

Some studies have shown that the observed differences in life history of molluscs kept isolated and in pairs, or grouped, would be the result of the influence of the presence of conspecifics and not only of the possible negative effects of inbreeding. The objective of this study was to investigate whether the perception of the presence of conspecific interfere in the energy allocation strategy for growth and reproduction in the species *Leptinaria unilamellata*. For this, 90 newborn snails, which were separated to form three groups, were used. The first group consisted of thirty isolated individuals (one individual per terrarium), the second group consisted of thirty snails maintained paired (two molluscs for terrarium) and the third group was formed by thirty semi paired molluscs (two molluscs kept in the same terrarium , but separated by a double barrier of polypropylene). The results showed that the perception of the presence of a conspecific influenced the growth and time to reach sexual maturity in *L. unilamellata*. It was observed that until the age of 106 days, there was no statistical difference in mean shell length and between the time to reach sexual maturity between the snails maintained in pairs and those kept semi paired. The semi paired snails reached sexual maturity earlier and the minimum time of onset of juveniles in the terrarium was the same and grew more when compared to the isolated molluscs. Thus, we concluded that the phenomenon of social facilitation, and not just the reproductive strategy adopted (self - fertilization versus cross-fertilization), may interfere with the life history parameters of molluscs. The snails kept in pairs performed a greater number of reproductive events. The presence of conspecific and cross-fertilization may represent a more intense motivation to reproduction. However, it was observed no differences in the number of offspring produced by snails from different experimental groups, confirming the observation that self - fertilization is a viable reproductive strategy for *L. unilamellata*. Snails kept semi-paired behaved as those kept in pairs with regard to growth and time to reach sexual maturity ad, in the other hand, as the snails kept isolated with respect to the number of reproductive events. These results showed that the perception of a conspecific stimulates growth and earlier attaining of sexual maturity. However, mating and cross-fertilization represents a stimulus to perform a greater number of reproductive events in a given time interval.

KEYWORDS: Allocation of energy. Cross- fertilization. Growth rate. Hermaphroditism. Selfing. Social facilitation.

1 - INTRODUÇÃO

A compreensão dos aspectos funcionais da autofecundação em organismos hermafroditas tem sido um desafio para biólogos evolucionistas (LLOYD, 1992; HOLSINGER, 1988). O termo “hermafrodita” designa um organismo capaz de produzir gametas femininos e masculinos em pelo menos uma parte da vida, podendo, ou não, realizar autofecundação (JARNE & AULD, 2006). Os gastrópodes pulmonados terrestres são hermafroditas simultâneos, havendo certa variabilidade entre as espécies no que diz respeito às estratégias de acasalamento (GÓMEZ, 2001). Algumas espécies realizam exclusivamente a fecundação cruzada, outras podem realizar facultativamente a fecundação cruzada ou autofecundação, enquanto em populações de determinadas espécies, a autofecundação é o único modo de reprodução observado (BAUR & BAUR, 2000; JARNE *et al.*, 2008).

Considerando que os moluscos pulmonados terrestres descendem de formas marinhas gonocóricas e que a densidade populacional desses moluscos é geralmente baixa nos ecossistemas terrestres, a evolução do hermafroditismo é frequentemente explicada pelo modelo de baixa densidade. Segundo esse modelo, o hermafroditismo simultâneo aumentaria a taxa de sucesso de acasalamento durante o encontro aleatório entre dois indivíduos. Outra hipótese propõe a evolução do hermafroditismo a partir de ancestrais gonocóricos, com populações caracterizadas por pequeno tamanho e a existência de desvios na razão sexual. Nesse contexto, o hermafroditismo simultâneo ajustaria a razão sexual da população para 1:1, favorecendo assim o sucesso de acasalamento (GHISELIN, 1969).

Duas hipóteses principais têm sido propostas para explicar a evolução da autofecundação em animais hermafroditas, bem como seu valor adaptativo. A primeira hipótese, conhecida como “garantia de reprodução”, relaciona-se a aspectos populacionais, como densidade associada à capacidade de dispersão dos organismos. Neste contexto, a autofecundação seria vantajosa na ausência de um parceiro para o acasalamento (LLOYD, 1992; HENRY *et al.*, 2005). A segunda hipótese relaciona-se a um possível valor adaptativo da manutenção, na prole, de genótipos semelhantes ao organismo parental (GHISELIN, 1969; HENRY *et al.*, 2005). Essa última explicaria porque em determinadas espécies de moluscos pulmonados terrestres, a autofecundação é mantida como uma estratégia prevalente, mesmo na presença de coespecíficos (GOW *et al.*, 2004).

A evolução da fecundação cruzada versus a autofecundação pode ser visualizada como um conflito entre o custo de cruzamento, possíveis vantagens na manutenção de genótipos semelhantes ao do organismo parental e a depressão endogâmica (CHARLESWORTH 1980, CHARLESWORTH & CHARLESWORTH 1987, 1990; UYENOYAMA *et al.* 1993; HENRY *et al.*, 2005). A depressão por endogamia tem sido apontada como um importante aspecto na evolução de sistemas de acasalamento nos quais a fecundação cruzada é a única, ou a forma preferencial de reprodução (DOUMS *et al.*, 1994). O hermafroditismo sequencial, assim como a existência de um órgão responsável pelo armazenamento de aloesperma, a espermateca, têm sido interpretados com estratégias para evitar a autofecundação, favorecendo a fecundação cruzada (GHISELIN, 1969). Um indivíduo isolado após um acasalamento pode produzir prole por fertilização cruzada, porque o aloesperma é estocado por vários meses (BOYCOTT *et al.*, 1930; PARAENSE, 1955; DUNCAN, 1975; VIANEY-LIAUD, 1989; VIANEY-LIAUD & DUSSART, 1993; JARNE *et al.*, 2008).

Aspectos da história de vida de moluscos mantidos em condição de isolamento e na presença de coespecíficos foram abordados por diversos autores, para diferentes espécies de moluscos pulmonados (PARAENSE & CORRÊA, 1988; JARNE & DELAY, 1990; JARNE *et al.*, 1991; JARNE *et al.*, 2000; BAUR & BAUR, 2000; COSTA *et al.*, 2004; KOENE & MAAT, 2004; CHEN, 2009).

Alguns estudos têm demonstrado que as diferenças observadas na reprodução de moluscos mantidos isolados e aqueles mantidos pareados ou agrupados são o resultado de aspectos relacionados à presença de coespecíficos e não apenas aos possíveis efeitos negativos da autofecundação (VERNON, 1995). A influência da presença de um coespecífico sobre o comportamento de um indivíduo é conhecida como facilitação social (ZAJONC, 1965). Apesar de existir um número considerável de estudos que comparam aspectos da reprodução por autofecundação e fecundação cruzada em gastrópodes pulmonados, poucos estudos foram realizados visando distinguir o efeito da facilitação social. Na maior parte dos estudos, os grupos experimentais são formados por indivíduos isolados e indivíduos pareados ou agrupados, para a análise dos aspectos da reprodução por autofecundação e por fecundação cruzada, respectivamente (JARNE & DELAY, 1990; JARNE *et al.*, 2000; BAUR & BAUR, 2000). Nesses estudos, não é considerado o efeito da mera presença de um coespecífico, isolando-se a possibilidade de reprodução cruzada.

Moluscos da espécie *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835) são pequenos estilomatóforos terrestres, com cerca de 11 mm de comprimento e 5 mm de largura. Esta espécie é restrita a

América do Sul tropical (SIMONE, 2006). No Brasil, as populações de *L. unilamellata* estão distribuídas nos estados do Amazonas, Pará, Rondônia, Pernambuco, Bahia, Mato Grosso, Minas Gerais, Rio de Janeiro e São Paulo (ARAÚJO & KELLER, 1983). Almeida & Bessa (2001) demonstraram que *Leptinaria unilamellata* é capaz de se reproduzir por autofecundação. Posteriormente, a estratégia de história de vida de *L. unilamellata* foi elucidada por Carvalho *et al.* (2009).

O objetivo do presente trabalho foi verificar se a presença do coespecífico interfere em aspectos da história de vida de *Leptinaria unilamellata*. Nós propomos as seguintes questões: (1) seriam diferentes os padrões de crescimento e reprodução sob condições de isolamento, pareamento e isolamento com barreira permeável a pistas químicas? (2) A mera percepção do coespecífico afetaria aspectos da história de vida, como crescimento e reprodução?

2 - Material e Métodos

De criações matrizes de laboratório, formadas a partir de moluscos coletados a campo, foram obtidos 90 moluscos recém-nascidos que foram separados para compor três grupos experimentais. O primeiro grupo foi formado por trinta indivíduos isolados em terrários individuais (um indivíduo por terrário, totalizando 30 terrários). O segundo grupo foi formado por trinta moluscos mantidos pareados (dois moluscos por terrário, totalizando 15 terrários). O terceiro grupo foi formado por trinta moluscos semipareados (dois moluscos mantidos em um mesmo terrário, mas separados por uma tela de malha dupla de polipropileno (Figura 1), permeável às pistas químicas).

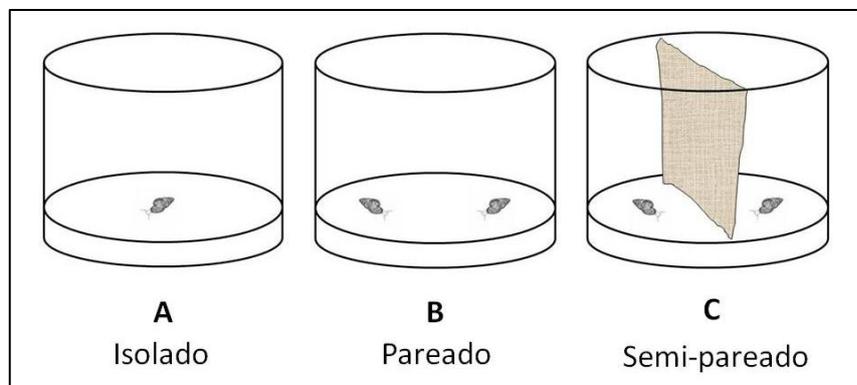


Figura 1. Grupos experimentais. **A.** Moluscos isolados em terrários individuais (um indivíduo por terrário, totalizando 30 terrários). **B.** Moluscos pareados (dois moluscos por terrário, totalizando 15 terrários). **C.** Moluscos semipareados mantidos em um mesmo terrário, mas separados por uma tela de malha dupla de polipropileno.

Os terrários foram formados por caixas plásticas com 14 cm de diâmetro e 9 cm de altura e preenchidos com três centímetros de terra vegetal, umedecida a intervalos de um dia, com 10 ml de água de torneira (despejada sobre o substrato).

Os moluscos foram mantidos sob condições naturais de temperatura e luminosidade e alimentados *ad libitum* com ração para aves de corte enriquecida com carbonato de cálcio (na proporção de 3:1). Os dados de temperatura, no período de realização do experimento, foram obtidos através do site do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), por meio de gráficos gerados pela Estação Automática de Juiz de Fora.

Em intervalos de quinze dias, a partir do primeiro dia do experimento, o comprimento da concha dos moluscos foi aferido com auxílio de um paquímetro Kanon (Mardened Stainless 1/28 in 1/20 mm). O crescimento dos moluscos foi monitorado desde a montagem do experimento, com moluscos recém-eclodidos, até a idade de 138 dias.

O aparecimento de filhotes no terrário foi o parâmetro utilizado para a constatação da maturidade sexual dos moluscos (ALMEIDA & BESSA, 2001). A partir do alcance da maturidade sexual, foram realizadas observações diárias para a verificação da presença de filhotes (os quais eram retirados, quantificados e, em registro, datados). A partir disso, pode-se contabilizar o número de eventos reprodutivos realizados, o número de filhotes por evento reprodutivo e intervalo entre eventos reprodutivos. A cada evento reprodutivo do par, o número de filhotes era dividido por dois e era atribuído um evento para cada molusco, pela impossibilidade de se saber se a prole era proveniente de apenas um ou de ambos.

A partir desses dados, foi calculada a fecundidade (número total de filhotes produzidos pelo número total de eventos reprodutivos realizados). A maturidade sexual também foi um divisor para análise do crescimento juvenil e adulto. Para o cálculo da taxa de mortalidade foram realizadas observações diárias e cada morte observada foi registrada.

Para a comparação dos comprimentos das conchas foi utilizado o teste ANOVA. Exceção feita nas medições aos 15 e 29 dias de vida, que apresentaram distribuições não paramétricas, utilizou-se o Teste de Kruskal-Wallis. Este teste também foi utilizado para comparação dos totais de filhotes produzidos por cada tratamento, da idade de alcance da maturidade sexual, taxas de crescimento, número de eventos reprodutivos, fecundidade e tamanho na maturidade sexual. Para determinar o número de filhotes produzido por cada molusco nos grupos pareados, o número total de filhotes produzido por cada par, a cada evento reprodutivo, foi dividido por dois, para as análises estatísticas. Para verificar a existência de correlação entre o número de eventos reprodutivos e o número de filhotes produzidos foi utilizado o coeficiente de correlação de Spermán, e para comparação das taxas de crescimento no período “pré-maturidade” e “pós-maturidade”, utilizou-se o Teste de Wilcoxon. Diferenças significativas foram consideradas para $p \leq 0.05$.

3 - Resultados

3.1 - Crescimento

Os moluscos continuaram a crescer após o alcance da maturidade sexual, que ocorreu entre os dias 78 e 141 (Fig. 2 e Tab. I). Entretanto, as taxas médias de crescimento no estágio juvenil, de cada grupo, foram significativamente maiores que as do estágio adulto (Fig. 3), de acordo com o Teste de Wilcoxon ($p < 0,0001$).

As taxas de crescimento foram significativamente diferentes dos 15 aos 30 dias entre isolados ($0,0108 \pm 0,0049$ cm/dia) e pareados ($0,0147 \pm 0,0055$ cm/dia; $H = 13,3391$; $p = 0,0160$), e entre

isolados e semipareados ($0,0165 \pm 0,0066$ cm/dia; $H= 13,3391$; $p = 0,0004$). Após esse período, não houve diferença entre os grupos em relação às taxas de crescimento, com exceção entre os dias 107 e 121 quando os moluscos isolados tiveram um crescimento médio superior ao dos pareados e dos semipareados.

A partir dos 15 dias, até aos 106 dias de vida, os moluscos semipareados e pareados não apresentaram diferença significativa em relação ao tamanho médio da concha (Tabela I). A partir dessa idade, até a última medição (137 dias), os semipareados diferiram significativamente não só dos isolados, mas também dos pareados, apresentando os maiores comprimentos médios de concha, seguidos pelos pareados. Os isolados, dessa forma, apresentaram tamanho médio da concha significativamente menor, em todas as medições, quando comparados aos pareados e semipareados.

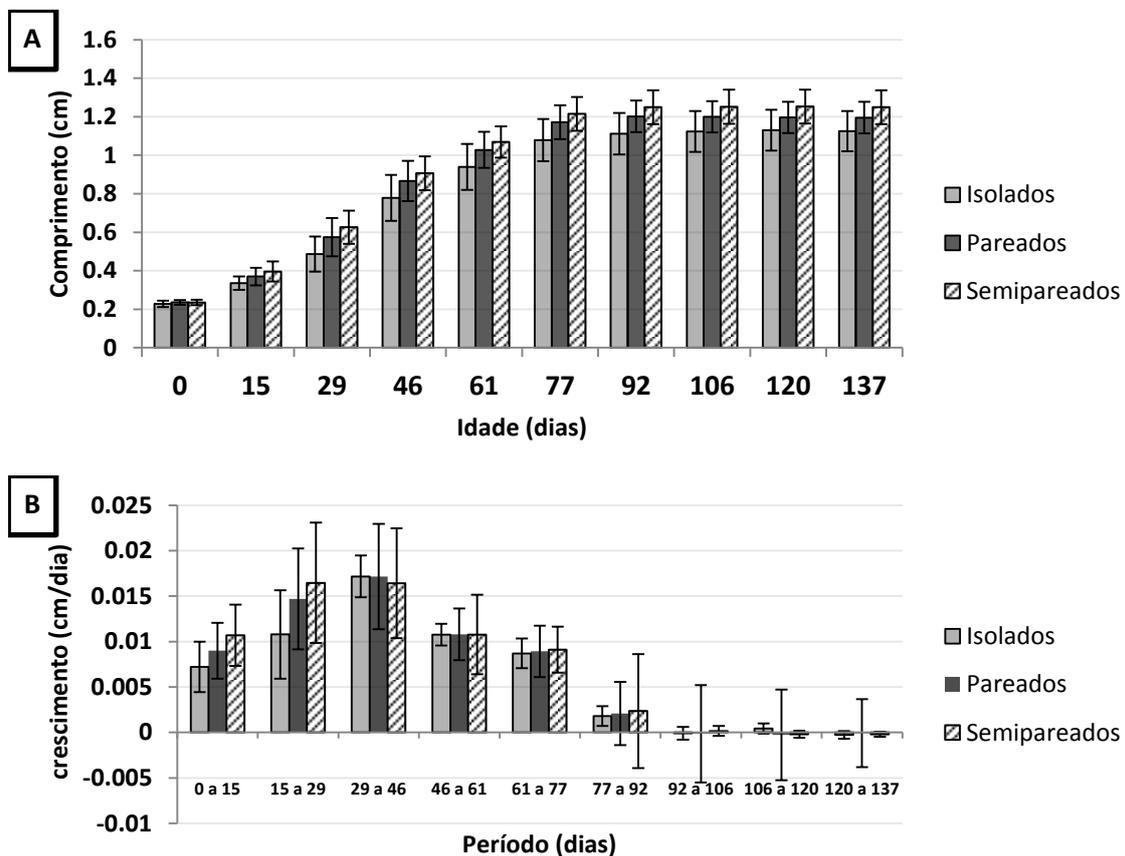


Figura 2. Comprimentos médios (A) e taxas de crescimento (B) das conchas de *L. unilamellata*, com respectivos desvios padrão, dos grupos mantidos Isolados, Pareados e Semipareados.

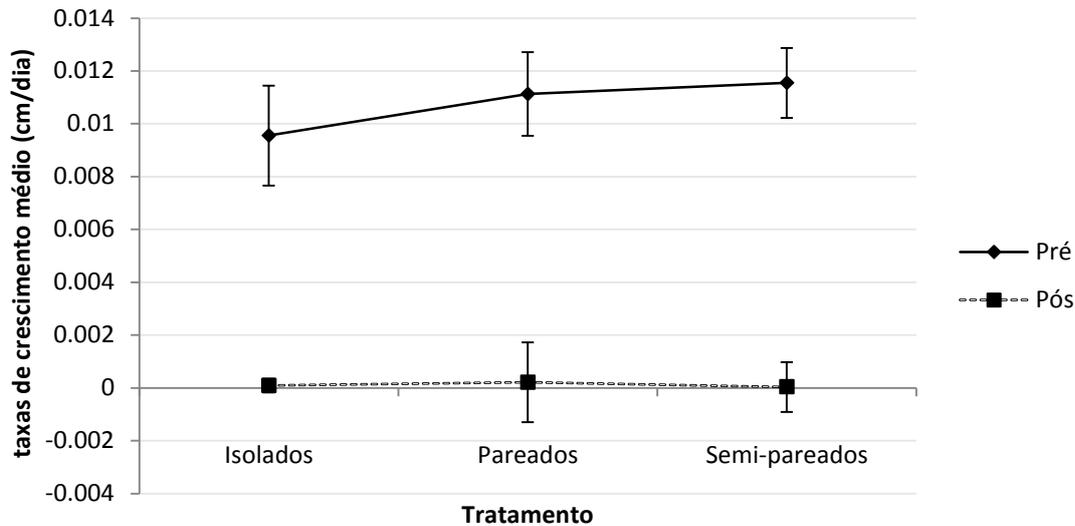


Figura 3. Taxas de crescimento médio (cm/dia), desde a eclosão até a maturidade sexual (“Pré”), e após a maturidade sexual até a idade de 137 dias (“Pós”), de *L. unilamellata*, com respectivos desvios padrão, dos grupos mantidos Isolados, Pareados e Semipareados.

Tabela I- Comprimentos médios (cm) das conchas de moluscos da espécie *Leptinaria unilamellata* mantidos isolados, semipareados e pareados. Letras sobrescritas desiguais, em cada linha, representam valores significativamente diferentes; $p < 0,05$.

Idade (dias)	Isolados	Semipareados	Pareados
0	0,2278 ± 0,0158 ^a	0,2347 ± 0,0140 ^a	0,2353 ± 0,0121 ^a
15	0,3356 ± 0,0348 ^a	0,3959 ± 0,0521 ^b	0,3702 ± 0,0457 ^b
29	0,4865 ± 0,0915 ^a	0,6264 ± 0,0863 ^b	0,5745 ± 0,1000 ^b
46	0,7783 ± 0,1188 ^a	0,9064 ± 0,0876 ^b	0,8659 ± 0,1042 ^b
61	0,9396 ± 0,1192 ^a	1,0680 ± 0,0813 ^b	1,0279 ± 0,0939 ^b
77	1,0787 ± 0,1100 ^a	1,2139 ± 0,0878 ^b	1,1707 ± 0,0880 ^b
92	1,1110 ± 0,1079 ^a	1,2493 ± 0,0877 ^b	1,2020 ± 0,0826 ^b
106	1,1239 ± 0,1061 ^a	1,2516 ± 0,0884 ^b	1,2000 ± 0,0809 ^c
120	1,1300 ± 0,1054 ^a	1,2530 ± 0,0875 ^b	1,1962 ± 0,0809 ^c
137	1,1254 ± 0,1042 ^a	1,2498 ± 0,0878 ^b	1,1948 ± 0,0820 ^c

Temperaturas médias durante o período experimental

Os moluscos foram mantidos em condições naturais de luz e temperatura, e esta foi aferida através de gráficos fornecidos pelo Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), através do endereço eletrônico http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=home/page&page=rede_estacoes_auto_graf, acessado em 26/04/2014.

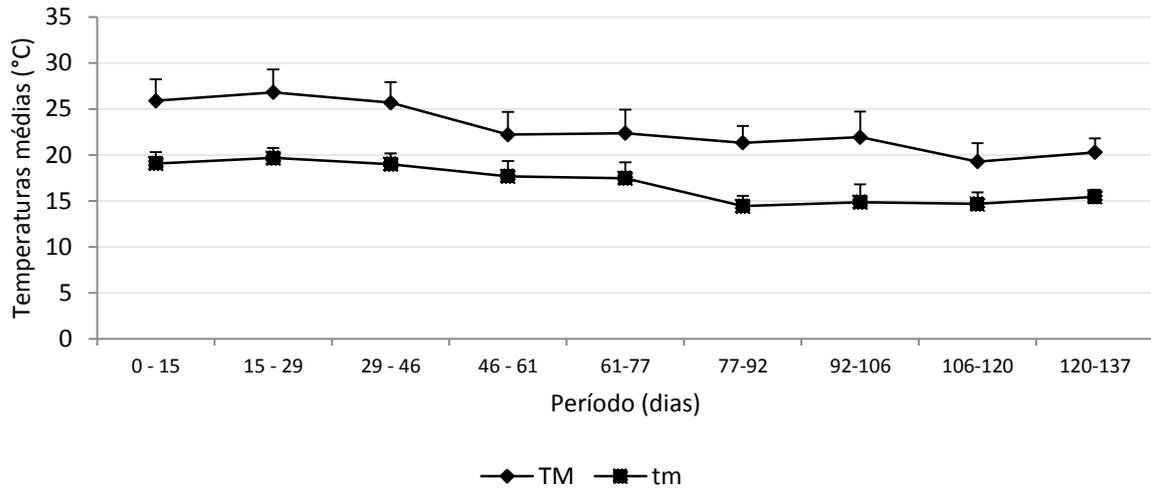


Figura 4. Temperaturas máximas (TM) e mínimas (tm), médias, em intervalos de, aproximadamente 15 dias, durante o período de 31/1/2013 a 17/6/2013, na cidade de Juiz de Fora, MG, Brasil.

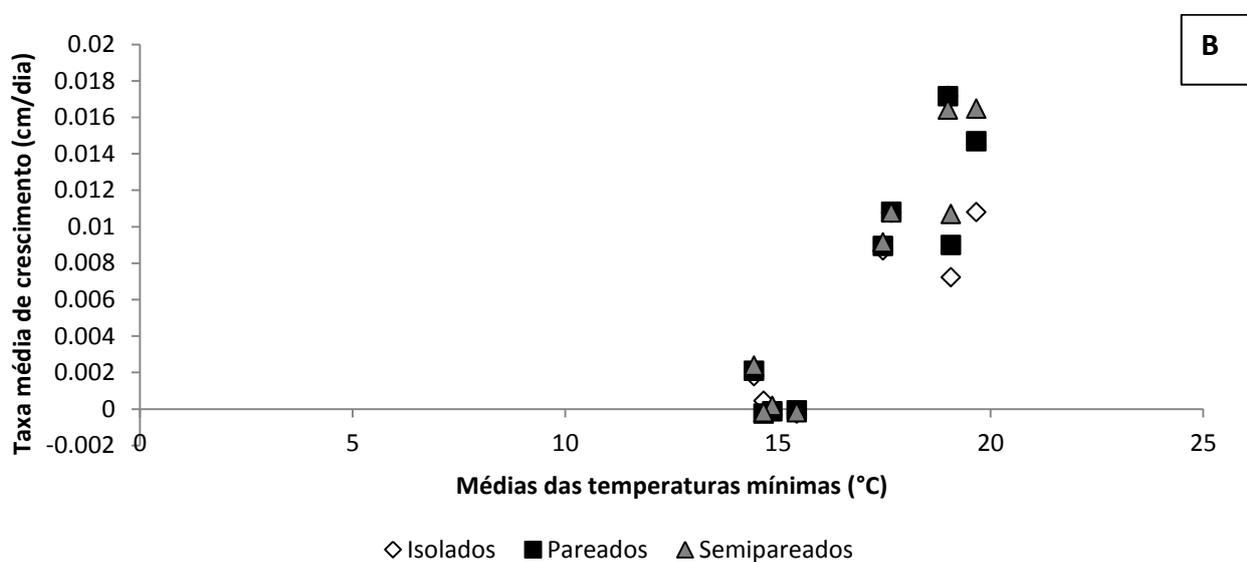
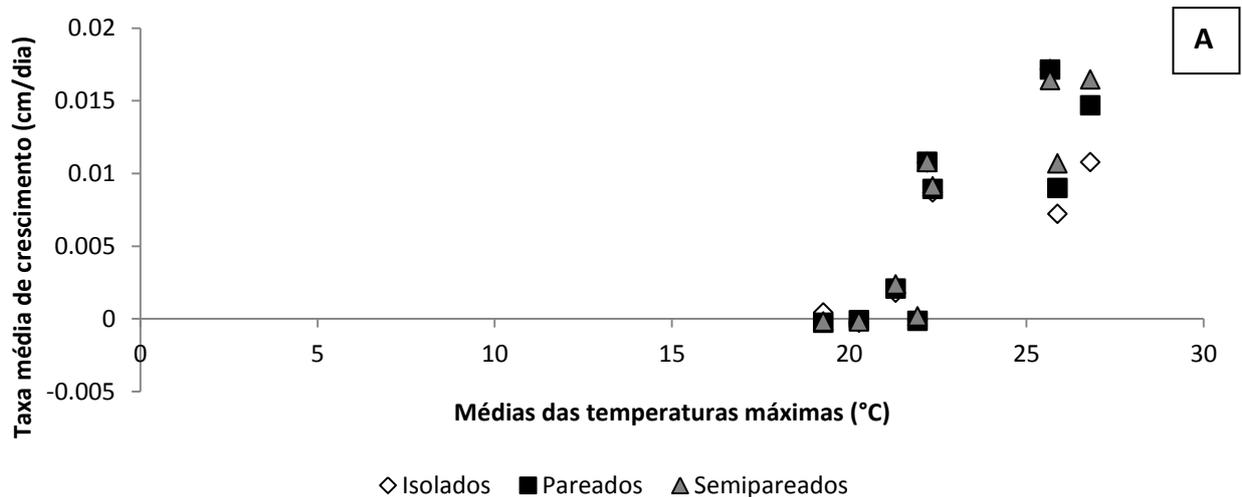


Figura 5. Taxas médias de crescimento da concha de *Leptinaria unilamellata* (cm/dia) e as temperaturas médias do ar máximas (A) e mínimas (B), respectivas aos períodos de crescimento analisados nos grupos de moluscos mantidos isolados, pareados, e, semipareados.

De acordo com o Teste de Correlação de Pearson, houve forte correlação entre as temperaturas máximas e mínimas médias, e as taxas médias de crescimento da concha, nos respectivos períodos, em todos os grupos (Tabela II). No entanto, parece haver uma correlação mais intensa entre crescimento da concha e temperatura mínima, visto que os índices de correlação (r) possuem valores mais elevados, neste caso.

Tabela II- Detalhamento do Teste de Correlação de Pearson, comparando-se as temperaturas **máximas** médias, na cidade de Juiz de Fora, MG, com a taxa de crescimento médio (cm/dia), em igual período, das conchas de espécimes de *Leptinaria unilamellata*, mantidos em isolamento, pareamento e semipareamento.

Detalhamento do Teste	Isolados	Pareados	Semipareados
Número de pares	9	9	9
r (Pearson)	0,7497	0,8417	0,8839
IC 95%	0,17 a 0,94	0,40 a 0,97	0,53 a 0,98
t	2,997	4,1248	5,0000
p	0,02	0,0044	0,0016

Tabela III- Detalhamento do Teste de Correlação de Pearson, comparando-se as temperaturas **mínimas** médias, na cidade de Juiz de Fora, MG, com a taxa de crescimento médio (cm/dia), em igual período, das conchas de espécimes de *Leptinaria unilamellata*, mantidos em grupos em estado de isolamento, pareamento e semipareamento.

Detalhamento do Teste	Isolados	Pareados	Semipareados
Número de pares	9	9	9
r (Pearson)	0,8618	0,9247	0,9511
IC 95%	0,46 a 0,97	0,68 a 0,98	0,78 a 0,99
t	4,4941	6,4288	8,1449
p	0,0028	0,0004	< 0,0001

3.2 - Reprodução

Os três tratamentos foram significativamente diferentes entre si quanto ao comprimento da concha no dia da constatação da maturidade sexual, segundo o Teste de Kruskal-Wallis ($H = 18,6450$); $p = 0,0272$ (isolados e pareados); $p < 0,0001$ (isolados e semipareados); $p = 0,0257$ (pareados e semipareados) (Tabela IV).

Tabela IV- Comprimentos mínimo e máximo de conchas de *L. unilamellata* no dia da constatação da maturidade sexual, com valores modais (em intervalos de classes), médios, desvio padrão e coeficiente de variação para indivíduos mantidos isolados, pareados e semipareados em laboratório.

Moluscos	Comprimentos médios da concha (cm) no atingimento da maturidade sexual					
	n	Mínimo	Máximo	Moda	Média ± desvio padrão	Coef. Var. (%)
Isolados	24	0,9629	1,3300	1,147 - 1,208	1,1180 ± 0,1043	9,3285
Pareados	28	1,0179	1,3267	1,173 - 1,224	1,1820 ± 0,0746	6,3151
Semipar.	26	1,1117	1,4150	1,162 - 1,213	1,2433 ± 0,0760	6,1123

Não houve diferença significativa no tempo para o alcance da maturidade sexual, entre indivíduos pareados e semipareados (diferença de postos = 9.3036; $p = 0,1341$) (Tabela V).

Tabela V- Tempos mínimo e máximo para o aparecimento de jovens, com valores modais, médios, desvio padrão e coeficiente de variação, para indivíduos de *L. unilamellata* mantidos isolados, pareados e semipareados, em condições de laboratório.

Moluscos	Tempo de aparecimento de filhotes (dias)					
	n	Mínimo	Máximo	Moda	Média ± desvio padrão	Coef. Var. (%)
Isolados	24	82	112	89	94,7083 ± 8,2839	8,7468
Pareados	28	78	112	78	86,1429 ± 9,0108	10,4603
Semipareados	28	78	141	78	91,3214 ± 14,6289	16,0191

Não houve diferença significativa, entre os tratamentos, em relação à quantidade total de filhotes produzidos por molusco (Tabela VI). No entanto, a fecundidade foi significativamente diferente entre isolados (média: 5,3654 ± 2,8439) e pareados (média: 2,8762 ± 0,7972; $p < 0,0001$), e entre pareados e semipareados (média: 5,3361 ± 2,3008; $p < 0,0001$).

Tabela VI- Quantidades máximas e mínimas de filhotes gerados por cada molusco e por cada grupo (“G”), da espécie *L. unilamellata*, em 141 dias, com valores modais, médios, desvio padrão e coeficiente de variação, mantidos isolados, pareados e semipareados, em condições de laboratório.

Moluscos	Número total médio de filhotes produzidos por cada molusco em 141 dias					
	Mínimo	Máximo	Moda	Média ± desvio padrão	Coef. Var. (%)	Total (G)
Isolados	3	17	10	9,8077 ± 4,5236	47,0365	255
Pareados	6	13	13	10,3929 ± 2,3955	23,4727	291
Semipar.	5	19	12	11,3333 ± 4,2687	38,3093	340

Os moluscos mantidos pareados realizaram maior número médio de eventos reprodutivos (Tabela VII), e foram significativamente diferentes dos isolados e semipareados, segundo o Teste de Kruskal-Wallis ($H = 44,6850$; $p < 0,0001$).

Tabela VII- Número médio de eventos reprodutivos realizados por cada molusco da espécie *L. unilamellata*, em 141 dias, com valores modais, médios, desvio padrão e coeficiente de variação, mantidos isolados, pareados e semipareados, em condições de laboratório.

Moluscos	Número total médio de eventos reprodutivos de cada molusco em 141 dias				
	Mínimo	Máximo	Moda	Média ± desvio padrão	Coef. Var. (%)
Isolados	1	4	2	1,7692 ± 0,7994	45,1839
Pareados	2	5	4	3,6786 ± 0,6576	17,8757
Semipareados	1	4	3	2,1667 ± 0,9690	44,7214

Houve correlação positiva entre quantidade de filhotes produzidos e eventos reprodutivos realizados para os moluscos isolados ($r_s = 0,5283$; $p = 0,0055$); os moluscos pareados ($r_s = 0,5619$; $p = 0,0018$) e os semipareados de ($r_s = 0,6384$; $p = 0,0001$).

3.3 - Mortalidade

No grupo dos moluscos mantidos isolados, a taxa de mortalidade foi de 23,33%, seguido pelo grupo dos semipareados, 10%, e, finalmente, o grupo dos pareados, 6,67%. Dentre os registros de mortalidade, 58,33% foram no estágio juvenil, e 41,67% no estágio adulto. Não houve diferença significativa na taxa de mortalidade entre os grupos experimentais.

4 - DISCUSSÃO

A teoria da facilitação social refere-se à influência, sobre o comportamento, da presença compartilhada entre indivíduos (ZAJONC, 1965; MARKUS, 1978). Essa teoria tem sido aplicada em estudos de comportamento animal, tendo sido demonstrada a influência da presença de coespecíficos sobre o comportamento de aves (RAJECKI *et al.*, 1976), mamíferos (JAMES, 1953; LEVINE *et al.*, 1974; DINDO *et al.*, 2009), artrópodes (HOSEY *et al.*, 1985; KATVALA & KAITALA, 2003; CHABAUD *et al.*, 2009), moluscos (BAUR & BAUR, 2000), incluindo espécies sociais e não sociais.

Estudos experimentais visando comparar aspectos da história de vida de moluscos mantidos em condição de isolamento e na presença de um coespecífico foram desenvolvidos para diferentes espécies de moluscos pulmonados terrestres (BAUR & BAUR, 2000; CHEN, 2009) e de água doce (PARAENSE & CORRÊA, 1988; JARNE & DELAY, 1990; JARNE *et al.*, 1991; JARNE *et al.*, 2000; COSTA *et al.*, 2004; KOENE & MAAT, 2004). Em alguns desses estudos, a menor produtividade de indivíduos mantidos isolados é atribuída a efeitos deletérios da autofecundação (HOFMANN, 1987; PARAENSE & CORRÊA, 1988; JARNE & DELAY, 1990; COSTA *et al.*, 2004). Entretanto, em algumas espécies, moluscos isolados que se reproduzem por autofecundação, apresentam igual ou maior produtividade quando comparados a moluscos que se reproduzem por fecundação cruzada. Esses resultados são interpretados em termos energéticos. Uma explicação reside no fato de que, em algumas espécies, a reprodução dos moluscos mantidos isolados é tardia. Esse tempo de espera para o início da reprodução garante o acúmulo de maior reserva energética que, mais tarde, é destinada à reprodução (TSITRONE *et al.*, 2003a, b; HENRY *et al.*, 2005). Uma segunda explicação reside nos custos envolvidos com a fecundação cruzada, que não estariam presentes na autofecundação. Esses fatores podem justificar, no presente estudo, a maior produção de filhotes por evento reprodutivo através de autofecundação (isolados e semipareados).

No presente estudo, os indivíduos isolados apresentaram menor tamanho da concha em todas as medições realizadas. Esse resultado foi devido à menor taxa de crescimento apresentada por esses moluscos nos primeiros 30 dias de vida, quando comparados aos moluscos mantidos pareados e semipareados. Os moluscos isolados também demoraram mais tempo para realizar o primeiro evento reprodutivo. Esses resultados indicam que a facilitação social influencia o crescimento de *L. unilamellata*. A maior taxa de crescimento dos moluscos pareados e semipareados durante a fase jovem, em resposta à percepção da presença do coespecífico, pode ser interpretada como uma estratégia relacionada à hipótese de garantia da reprodução. Existe relação entre tamanho corporal e parâmetros reprodutivos em espécies de moluscos terrestres (D'ÁVILA & BESSA, 2005b; CARVALHO *et al.*, 2009). Desse modo, na ausência de coespecíficos para o acasalamento, *L. unilamellata* é capaz de retardar o alcance da maturidade sexual, através da manutenção de uma menor taxa de crescimento. Por outro lado, na presença de coespecíficos, o crescimento é acelerado, levando ao alcance da maturidade sexual mais cedo, o que garante a realização de fecundação cruzada.

Almeida & Bessa (2001), também verificaram que indivíduos isolados de *L. unilamellata*, em laboratório, apresentaram comprimentos de conchas menores ao atingirem a maturidade sexual, quando comparados com indivíduos agrupados, e que após os 15 dias de vida, indivíduos agrupados

adquiriram um ritmo de crescimento mais rápido que os indivíduos isolados. Além disso, a partir da idade de 105 dias, o ritmo de crescimento dos indivíduos agrupados se manteve constante, e o crescimento dos indivíduos isolados tornou-se mais rápido. Os resultados obtidos por estes autores corroboram a observação, no presente estudo, de que indivíduos mantidos agrupados tornam-se maduros sexualmente mais cedo que indivíduos mantidos isolados.

Carvalho *et al.* (2009), ao investigar a estratégia de história de vida de *L. unilamellata*, verificaram um considerável aumento na taxa de crescimento entre os dias 30 e 45, durante o estágio juvenil, e um declínio progressivo da mesma no decorrer da vida do adulto. Almeida & Bessa (2001) observaram que o intervalo entre proles em *L. unilamellata*, num estudo realizado por 180 dias, foi menor nos indivíduos agrupados. Carvalho *et al.* (2009) num período de estudo de 994 dias, com moluscos da espécie *L. unilamellata* mantidos previamente agrupados e isolados após a maturidade sexual, constataram uma média de 6,72 filhotes por evento reprodutivo de cada molusco. Também verificaram uma correlação positiva entre o número de filhotes e o número de eventos reprodutivos de cada indivíduo ao longo do tempo de vida.

Carvalho *et al.* (2009) observaram baixa taxa de mortalidade no estágio juvenil (33%) e pouco tempo depois de atingirem a maturidade sexual 24% dos indivíduos morreram, corroborando nossos resultados.

O atraso no tempo para o início da reprodução em moluscos isolados, comparados a moluscos pareados ou agrupados é referido como *tempo de espera* e tem sido interpretado como um fator chave na evolução de estratégias reprodutivas em moluscos hermafroditas (TSITRONE *et al.*, 2003a, b; HENRY *et al.*, 2005).

Baur & Baur (2000), estudando efeitos da facilitação social em *Balea perversa*, verificaram que moluscos mantidos isolados não diferiram dos moluscos mantidos pareados em relação à idade e tamanho ao atingirem a maturidade sexual. Entretanto, *B. perversa* é uma espécie que realiza preferencialmente autofecundação, mesmo quando mantida na presença de um coespecífico (WIRTH *et al.* 1997) e, portanto, para essa espécie não há tempo de espera na condição de isolamento. No entanto, os autores constataram que, o tempo de vida do adulto e a duração da vida reprodutiva em *B. perversa* foram menores nos moluscos mantidos isolados que nos mantidos pareados, embora ambos tenham se reproduzido exclusivamente por autofecundação. Desta maneira, eles concluíram que tais diferenças não seriam um efeito deletério da autofecundação, mas sim um efeito da facilitação social sobre a longevidade.

A autofecundação está frequentemente associada à baixa fecundidade em moluscos terrestres e de água doce (HOFFMANN, 1987; PARAENSE & CORRÊA, 1988; JARNE & DELAY, 1990; COSTA *et al.*, 2004). O efeito do isolamento sobre a reprodução, levando à diminuição da fecundidade e ao menor sucesso da prole em função da depressão endogâmica, têm sido referido como depressão por autofecundação (JARNE *et al.*, 1991). Nesse sentido, a realização de fecundação cruzada é interpretada como a estratégia mais vantajosa em termos de sucesso reprodutivo. A manutenção de taxas residuais de autofecundação em espécies que se reproduzem por fecundação cruzada é interpretada como uma estratégia para assegurar a reprodução na ausência de oportunidade de realização de fecundação cruzada. Nesse contexto, o tempo de espera para o início da reprodução, observado em moluscos isolados, seria uma evidência de que a autofecundação é uma estratégia alternativa que garante a reprodução, mas não é a estratégia preferencial para a espécie.

5 – CONCLUSÃO

Conclui-se que a facilitação social interfere em aspectos da história de vida de *L. unilamellata*, estimulando o crescimento anterior à maturidade sexual, propiciando-a mais rapidamente.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, Marcelo Nocelle de; BESSA, Elisabeth Cristina de Almeida. Estudo do crescimento e da reprodução de *Leptinaria unilamellata* (D'Orbigny) (Mollusca, Subulinidae) em laboratório. **Revista Brasileira de Zoologia**, v.18, n. 4, p. 1107-1113, 2001.
- ARAÚJO, José Luiz de Barros; KELLER, Darli Grativol. Moluscos de importância econômica no Brasil III. Subulinidae, *Leptinaria unilamellata* (Orbigny) (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Stylommatophora). **Revista Brasileira de Zoologia**, v.10, n. 3, p. 499-507, 1983.
- BACKELJAU, Thierry.; BAUR, Anette.; BAUR, Bruno. Population and conservation genetics. In: BARKER, G. M. ed. **The biology of terrestrial molluscs**. New York, CABI Publishing, 2001.
- BAUR, Bruno; BAUR, Anette. Social facilitation affects longevity and lifetime reproductive success in a self-fertilizing land snail. **Oikos**, v. 88, p. 612–620, 2000.
- BAUR, Bruno. Reproductive biology and mating conflict in the simultaneously hermaphroditic land snail *Arianta arbustorum*. **American Malacological Bulletin**, v. 23, p. 157-172, 2007.
- BOYCOTT, A.E. et al. The inheritance of sinistrality in *Lymnaea peregra*. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, v. 219 (serie B), p. 51-131, 1930.
- CÁDIZ, Francisco J. & GALLARDO, Carlos S.. *Arion intermedius* (Gastropoda: Stylommatophora); first record of this introduced slug in Chile, with notes on its anatomy and natural history. **Revista Chilena de História Natural**, v. 80, p.99-108, 2007.
- CARVALHO, Camilla De Medeiros; SILVA, Jairo Pinheiro da; MENDONÇA, Cristiane Lafeté Furtado; BESSA, Elisabeth Cristina de Almeida; D'ÁVILA, Sthefane. Life history strategy of *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835) (Mollusca, Pulmonata, Subulinidae). **Invertebrate Reproduction and Development**, v. 53, n. 4, p. 211-222, 2009.
- CHABAUD, Marie-Ange et al. Social facilitation of long-lasting memory retrieval in *Drosophila*. **Current Biology** v. 19, p. 1654-1659, 2009.
- CHARLESWORTH, Brian. The cost of sex in relation to mating systems. **Journal of Theoretical Biology**, v.84, p. 655-671, 1980.
- CHARLESWORTH, Deborah; CHARLESWORTH, Brian. Inbreeding depression with heterozygote advantage and its effect on selection for modifiers changing the outcrossing rate. *Evolution*, v. 44, p. 870-888, 1990.
- CHARLESWORTH, Deborah; CHARLESWORTH, Brian. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 18, p. 237-268, 1987. Disponível em: www.annualreviews.org. Acesso em: 29 set. 2013.
- CHEN, Xiao Feng. Self-fertilization and cross-fertilization in the land snail *Arianta arbustorum* (Mollusca, Pulmonata: Helicidae), **Journal of Zoology** v. 232, p. 465- 471, 2009.
- COSTA, Marta Julia F.S., GRAULT, Carlos Eduardo; CONFALONIERI, Ulisses E. C. Comparative study of the fecundity and fertility of *Biomphalaria glabrata* (Say, 1818) and *Biomphalaria straminea* (Dunker, 1848) in a laboratory through self-fertilization and cross-fertilization. **Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo** v. 46, p. 157-163, 2004.
- D'ÁVILA, Sthefane; BESSA, Elisabeth Cristina de Almeida. Influência do substrato sobre a reprodução de *Subulina octona* (Brugüière) (Mollusca, Subulinidae), sob condições de laboratório. **Revista Brasileira de Zoologia** v. 22, n. 1, p. 205-211. 2005b.

- DILLEN, Lobke; JORDAENS Kurt, DIELEMAN W, BACKELJAU Thierry. Effects of isolation and body size on the mating behavior of the hermaphroditic land snail *Succinea putris*. **Animal Behaviour** v. 75, p. 1401–1411, 2008.
- DINDO, Marietta; WHITEN, Andrew; DE WALL, Franciscus Bernardus Maria. Social facilitation of exploratory foraging behavior in capuchin monkeys (*Cebus apella*). **American journal of Primatology** v. 71, p. 419-426, 2009.
- DOUMS, Claudie; DELAY, Bernard; JARNE, Philippe. A problem with the estimate of self-fertilization depression in the hermaphrodite freshwater snail *Bulinus truncatus*: the effect of grouping. *Evolution*, v. 48, n. 2, p. 498-504, 1994. Disponível em: <http://www.jstor.org/stable/2410108> Acesso em: 26 jan. 2013.
- DUNCAN, Christopher John. Reproduction. In: Fretter, V. & Peake, J. (Eds). **Pulmonates**, Volume I, Functional Anatomy and Physiology, Academic Press London, p. 309-365, 1975.
- DUTRA, Ana Virginia Calógeras. Aspectos da ecologia e da reprodução de *Leptinaria unilamellata* (Orbigny, 1835) (Gastropoda, Subulinidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 5, n. 4, p. 581-591, 1988.
- ESCOBAR, Juan S. et al. Patterns of mating-system evolution in hermaphroditic animals: correlations among selfing rate, inbreeding depression, and the timing of reproduction. **Evolution**, v. 65, p. 1233-1253, 2011.
- GHISELIN, Michael T. The evolution of hermaphroditism among animals. **The Quarterly Review of Biology**, v. 44, n 2, p. 189-208, 1969. Disponível em: <http://www.jstor.org/stable/2819439>. Acesso em: 20 ago. 2013.
- GÓMEZ, B.J.. **Structure and functioning of the reproductive system**. In: BARKER, G.M. (Ed.). The biology of terrestrial molluscs. CAB International, 552p., 2001.
- GOMOT de VAUFLEURY, Annette. 2001. Regulation of growth and reproduction, p. 331-355. In M.G. Barker (ed.). The biology of terrestrial mollusks. CABI, New York, New York, USA.
- GOW, Jennifer L. *et al.*. High levels of selfing are revealed by a parent-offspring analysis of the medically important freshwater snail, *Bulinus forskalli* (Gastropoda: Pulmonata). **Journal of Molluscan Studies**, v. 7, p. 175-180, 2004.
- HELLER, Joseph. Life history strategies. In: BARKER, G.M. (Ed.). **The biology of terrestrial molluscs**. CAB International, 2001.
- HELLER, Joseph. Hermaphroditism in molluscs. **Biological Journal of the Linnean Society** , v. 48, 1993.
- HENRY, Pierre-Yves *et al.*. Partial selfing, ecological disturbance and reproductive assurance in an invasive freshwater snail. **Heredity**, v. 95, p. 428-436, 2005.
- HOLSINGER, Kent E.. Inbreeding depression doesn't matter: the genetic basis of mating-system evolution. **Evolution**, v. 42, p. 1235-1244, 1988. Disponível em: <http://www.jstor.org/stable/2409007>. Acesso em 04 out. 2013.
- HOFMANN, Paulo Roberto Petersen. **Aspectos da biologia e do polimorfismo enzimático em três espécies do gênero *Biomphalaria***. 1987. Tese – Universidade de São Paulo, São Paulo, 1987. Disponível em <http://www.scielo.br/pdf/mioc/v92n6/3214.pdf>. Acesso em 25 jan. 2014.
- HOSEY, Geoff R. et al. Social facilitation in a non-social animal, the centipede *Lithobius forficatus*. **Behavioural Processes**, v. 10, ns.1-2, p. 123-130. 1985.

- JAMES, William T.. Social facilitation of eating behavior in puppies after satiation. **Journal of Comparative and Physiological Psychology**, v. 46, n. 6, p. 427-428, 1953.
- JARNE, Philippe; AULD, Josh R.. Animals mix it up too: the distribution of self-fertilization among hermaphroditic animals. **Evolution**, v. 60, n. 9, p. 1816-1824, 2006.
- JARNE, Philippe; DELAY, Bernard. Inbreeding depression and self-fertilization in *Lymnaea peregra* (Gastropoda: Pulmonata). **Heredity**, v. 64, p. 169-175, 1990.
- JARNE, Philippe; FINOT, Luc; DELAY, Bernard; THALER, Louis. Self-fertilization versus cross-fertilization in the hermaphroditic freshwater snail *Bulinus globosus*. **Evolution**, v. 45, n. 5, p. 1136 – 1146, 1991.
- JARNE, Philippe et al. The influence of self-fertilization and grouping on fitness attributes in the freshwater snail *Physa acuta*: population and individual inbreeding depression. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 13, p. 645-655, 2000.
- JARNE, Philippe; VIANEY-LIAUD, Marc; DELAY, Bernard. Selfing and outcrossing in the hermaphrodite freshwater gastropods (Basommatophora): where, when and why. **Biological Journal of the Linnean Society** v. 49, n. 2, p. 99-125, 2008.
- JORDAENS, Kurt et al. Is there a geographical pattern in the breeding system of a complex of hermaphroditic slugs (Mollusca: Gastropoda: *Carinarion*)? **Heredity** v. 85, p. 571-579, 2000.
- KATVALA, Mari; KAITALA, Arja. Conspecifics enhance egg production in an egg –carrying bug. **Behavioral ecology** v.14, n. 6, p. 897-901, 2003.
- KOENE, Joris M.; MAAT, Andries Ter. Energy budgets in the simultaneously hermaphroditic pond snail, *Lymnaea stagnalis*: A trade-off between growth and reproduction during development. **Belgian Journal of Zoology**, v. 134, n.2/1, p. 41-45, 2004.
- KREBS, John Richard; DAVIES Nick B. **Introdução à Ecologia Comportamental**. São Paulo, Atheneu, 420p., 1996.
- LEVINE, John M.; ZENTALL, Thomas R. Effect of a conspecific's presence on deprived rats' performance: social facilitation vs distraction/imitation. **Animal Learning & Behavior**, v. 2, n. 2, p. 119-122, 1974.
- LLOYD, David G.. Self- and cross-fertilization in plants. II. The selection of self fertilization. **International Journal of Plant Science**, v. 153, n. 3, p. 370–380, 1992.
- MARKUS, Hazel. The effect of mere presence on social facilitation: an unobtrusive test. **Journal of experimental Social Psychology** v. 14, p. 389-397, 1978.
- MEUNIER, Cecile et al. Field and experimental evidence of preferential selfing in the freshwater mollusk *Lymnaea truncatula* (Gastropoda, Pulmonata). **Heredity** v. 92, n.4, p. 316-22, 2004.
- MEDEIROS, Camilla et al. Macro- and microscopic morphology of the reproductive system of *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835) (Mollusca: Pulmonata: Subulinidae). **Journal of Natural History** 47(37-38): 2385-2407, 2013.
- MILLIKEN, George A. and JOHNSON Dallas E.. **Analysis of messy data; designed experiments**. New York: Van Nostrand Reinhold. 1984. 485 p.
- MUKARATIRWA, Sydney et al. Genetic structure and parasite compatibility of *Bulinus globosus* (Gastropoda: Planorbidae) from two areas of different endemicity of *Schistosoma haematobium* in Zimbabwe. **International Journal of Parasitology** 26: 269-280, 1996.
- PARAENSE, W. Lobato. Self and cross-fertilization in *Australorbis glabratus*. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** v. 53, p. 285-891, 1955.

- PARAENSE, W. Lobato; CORRÊA, L.R. Self-fertilization in the freshwater snails *Helisoma duryi* and *Helisoma trivolvis*. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** v. 83, p. 405-409, 1988.
- PUURTINEN, Mikael et al. The effects of mating system and genetic variability on susceptibility to trematode parasites in a freshwater snail, *Lymnaea stagnalis*. **Evolution** **58**: 2747 – 2753, 2004.
- PUURTINEN, Mikael et al. Predominance of outcrossing in *Lymnaea stagnalis* despite low apparent fitness costs of self-fertilization. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 20, p. 901-912, 2007.
- RAJECKI, D.W.; WILDER, David A.; KIDD, Robert F.; JAEGER, James. Social facilitation of pecking and drinking in “satiated” Chikens. **Animal Learning & Behavior** v. 4, n. 1a, p. 30-32, 1976.
- SIMONE, Luiz Ricardo Lopes de. **Land and freshwater mollusks of Brazil**. EGB, Fapesp, São Paulo, 2006.
- TAKEBAYASHI, Naoki; MORREL, PeterL. Is self-fertilization an evolutionary dead end? Revisiting an old hypothesis with genetic theories and a macro evolutionary approach. **American Journal of Botany** **88** (7): 1143–1150, 2001.
- TSITRONE, Anne; DUPERRON, Sébastien; DAVID, Patrice. Delayed selfing as an optimal mating strategy in preferentially outcrossing species: theoretical analysis of the optimal age at first reproduction in relation to mate availability. **American Naturalist** **162**: 318–331, 2003a.
- TSITRONE, Anne; JARNE, Philippe.; DAVID, Patrice. Delayed selfing and resource reallocations in relation to mate availability in the freshwater snail *Physa acuta*. **American Naturalist** v. 162, p. 474-488, 2003b.
- UYENOYAMA, Marcy K.; HOLSINGER, Kent E.; WALLER, Donald M.. Ecological and genetic factors directing the evolution of self-fertilization. **Oxford Survey of Evolutionary Biology** v. 9, p. 327-381, 1993.
- VIANEY-LIAUD, Marc. Growth and fecundity in a black-pigmented and an albino strain of *Biomphalaria glabrata* (Gastropoda: Pulmonata), **Malacological Review** v. 22, p. 25-32, 1989.
- VERNON, Jennifer G. Low reproductive output of isolated, self-fertilising snails: inbreeding depression or absence of social facilitation? **Proceedings of the Royal Society B**, v. 259, p. 131-136, 1995.
- VIANEY-LIAUD, Marc; DUSSART, Georges. Starvation, desiccation and use of allosperm in the hermaphroditic freshwater snail *Biomphalaria glabrata* (Gastropoda: Pulmonata), **Journal of Molluscan Studies** v. 60, p. 255-262, 1993.
- WETHINGTON, Amy R. and LYDEARD, Charles. A molecular phylogeny of Physidae (Gastropoda: Basommatophora) based on mitochondrial DNA sequences. **Journal of Molluscan Studies**, v. 73, p. 241-257, 2007.
- WIRTH, Thierry; BAUR, Anette; BAUR, Bruno. Mating system and genetic variability in the simultaneously hermaphroditic terrestrial gastropod *Balea perverse* on the Baltic island of Öland, Sweden. **Hereditas**, v.126, p. 199-209, 1997.
- ZAJONC, Robert B.. Social facilitation. a solution is suggested for an old unresolved social psychological problem. **Science** v. 149, n. 3681, p. 269-274, 1965.