

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

Emily Oliveira Santos

**ASPECTOS DA REPRODUÇÃO, CRESCIMENTO E
COMPORTAMENTO AGREGATIVO DE *Allopeas
gracilis* (Hutton, 1834) (Mollusca, Subulinidae)**

Juiz de Fora

2013

Emily Oliveira Santos

**ASPECTOS DA REPRODUÇÃO, CRESCIMENTO E
COMPORTAMENTO AGREGATIVO DE *Allopeas
gracilis* (Hutton, 1834) (Mollusca, Subulinidae)**

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas (Área de Concentração em Comportamento e Biologia Animal).

Orientadora: Prof^ª Dr^ª Sthefane D'ávila de Oliveira e Paula

Juiz de Fora

2013

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

Santos, Emily Oliveira.

Aspectos da reprodução, crescimento e comportamento agregativo de *Allopeas gracilis* (Hutton, 1834) (Mollusca, Subulinidae) / Emily Oliveira Santos. -- 2013.

67 p. : il.

Orientador: Sthefane Dávila
Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas: Comportamento Animal, 2013.

1. Crescimento. 2. Reprodução. 3. Comportamento agregativo.
4. Molusco terrestre. I. Dávila, Sthefane, orient. II. Título.

**ASPECTOS DA REPRODUÇÃO, CRESCIMENTO E
COMPORTAMENTO AGREGATIVO DE *Allopeas gracilis* (Hutton,
1834) (Mollusca, Subulinidae)**

Emily Oliveira Santos

Orientadora: Prof^ª Dr^ª Sthefane D'ávila de Oliveira e Paula

Dissertação apresentada ao Instituto de
Ciências Biológicas, da Universidade
Federal de Juiz de Fora, como parte dos
requisitos para obtenção do Título de
Mestre em Ciências Biológicas (Área de
Concentração em Comportamento e
Biologia Animal).

Aprovada em 28/02/2013



Prof^ª Dr^ª Sthefane D'ávila de Oliveira e Paula – Orientadora
Universidade Federal de Juiz de Fora



Prof. Dr. Roberto Júnio Pedrosa Dias
Universidade Federal de Juiz de Fora



Prof^ª Dr^ª Cristiane Lafetá Furtado de Mendonça
FiOCruz – Centro de Pesquisas René Rachou

AGRADECIMENTOS

A Deus e a Nossa Senhora Aparecida por mais essa etapa concluída, pela vida, saúde e força para seguir em frente.

À minha orientadora, professora Dra. Sthefane D'Ávila de Oliveira e Paula, que sempre acreditou em minha capacidade, e que mais que uma orientadora, foi amiga, irmã, psicóloga. Por isso e por muito mais, meu muito obrigada!

À professora Dra. Elisabeth Cristina de Almeida Bessa, departamento de Zoologia, ICB da UFJF, por ter me recebido carinhosamente em seu núcleo de pesquisa e por toda atenção dedicada.

Aos professores prof. Dr. Roberto Júnio Pedroso Dias, departamento de Zoologia, ICB da UFJF; profa. Dra. Florence Mara Rosa, departamento de Parasitologia, ICB da UFJF, profa. Dra. Priscila Faria, departamento de Bioquímica, ICB da UFJF e profa. Dra. Cristiane Lafeté do Instituto Oswaldo Cruz – Centro de Pesquisa René Rachou pelas sugestões que contribuíram muito para a melhoria do meu trabalho.

À amiga Tércia por sempre estar disponível para solucionar minhas dúvidas e pela ajuda com as análises estatísticas.

À amiga Patrícia pelo companheirismo e amizade. Caminhando sempre junto comigo, dividindo todos os momentos, felizes e infelizes. Sem você a caminhada seria menos agradável. Obrigada por tudo!

Às amigas Sarah e Gabriane pela amizade e palavras de estímulo.

Ao amigo Vinícius pela amizade e conversas cheias de muitas risadas.

À amiga Rafaella pela amizade e torcida.

Aos colegas de mestrado pelas conversas e amizade.

Às amigas de Guarani, Natália e Manoela, pela amizade, por me aturarem desde a nossa infância e me mostrarem o que realmente é amizade verdadeira.

À minha mãe, Maria de Lourdes, pelo amor, dedicação, carinho, compreensão, amizade, companheirismo, estímulo e por sempre acreditar que eu seria capaz.

Ao meu pai, Anibal, pela confiança, companheirismo, estímulo e carinho. Vencendo batalhas diárias para que eu pudesse trilhar o caminho por mim escolhido.

À minha irmã, Ludmilla, pelo companheirismo e torcida!

Ao meu cunhado, Alex, pela amizade e torcida.

Ao Vinícius pelo estímulo e palavras (sempre) doces.

À toda minha família, que mesmo à distância, esteve presente em todos os momentos e sempre acreditaram no meu sucesso.

À Rita e ao Osmar, secretários da PPGCB, pela paciência e disposição.

Ao Programa de Ciências Biológicas – Comportamento e Biologia Animal da Universidade Federal de Juiz de Fora pela oportunidade de desenvolver esse projeto.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pela bolsa de estudo.

O CARACOL

Caracol vem devagar,
sem ter perna, sem ter pé.
Mas então como é que é
que consegue caminhar?

Pois eu sei o que ele tem
bem debaixo da casinha!
É uma sola molhadinha,
que desliza muito bem.

Na geleia que ela solta,
vai nadando o caracol,
e depois do por do sol
eu espio à toda a volta:

vejo um rastro como esteira
prateando o chão escuro.
Caracol subiu no muro,
foi dormir lá na videira!

Ruth Salles

RESUMO

O objetivo do presente trabalho foi descrever a história de vida da espécie *Allopeas gracilis*, através da avaliação do crescimento e reprodução. Avaliou-se também a influência do isolamento sobre esses aspectos, o investimento reprodutivo, o comportamento de retenção de ovos no oviduto e o comportamento agregativo. Para tanto, foram realizados quatro experimentos. No primeiro experimento, que objetivou avaliar o crescimento e a reprodução de indivíduos mantidos pareados e isolados, realizou-se o acompanhamento do ciclo biológico de 60 moluscos, dos quais 30 foram mantidos aos pares e 30 foram mantidos em isolamento durante 120 dias. *A. gracilis* apresentou grande plasticidade na forma de alocação de energia entre crescimento e reprodução de acordo com a forma de criação, sendo a reprodução e o crescimento maior para os animais mantidos pareados. No segundo experimento, que teve como objetivo caracterizar o investimento reprodutivo da espécie acompanhou-se durante 180 dias 60 moluscos, dos quais 30 moluscos foram mantidos isolados e 30 moluscos foram mantidos pareados. Após o nascimento dos filhotes, os moluscos parentais e respectiva prole foram pesados para o cálculo do investimento reprodutivo. Na idade de 120 dias, os moluscos mantidos isolados tiveram um investimento reprodutivo maior do que os moluscos pareados, nas idades de 150 dias e 165 dias foram os moluscos mantidos pareados que apresentaram um maior investimento reprodutivo. Já na idade de 180 dias não houve diferença significativa entre os investimentos reprodutivos dos dois grupos. O terceiro experimento teve como objetivos caracterizar o comportamento de retenção de ovos no oviduto. Para tanto foram separados 60 moluscos recém-eclodidos em caixas individuais formando dois grupos experimentais de 30 moluscos cada e observados até a detecção da presença de filhotes no oviduto e constatação da maturidade sexual. Na primeira fase do experimento, um grupo foi mantido em condições favoráveis de umidade do substrato, enquanto o outro foi mantido em condições de dessecação. Foi verificada a frequência de liberação de filhotes pelos moluscos de ambos os grupos. Após um período de 40 dias, o substrato da caixa em que foi mantido o grupo submetido à dessecação foi novamente umedecido, por mais 20 dias, constituindo a segunda fase do experimento. Observou-se que o grupo mantido em condições desfavoráveis de umidade reproduziu menos do que o grupo mantido em condições favoráveis, mostrando que com a falta de umidade os moluscos retêm os ovos no

oviduto. No quarto experimento, que teve como objetivo caracterizar o comportamento agregativo de *A. gracilis*, foram obtidos 150 moluscos, que foram distribuídos em 15 caixas plásticas. Em cada caixa foram colocados quatro discos plásticos identificados, em posição equidistante, os quais serviram de abrigos para os animais. Foram colocados 10 animais no centro de cada caixa. Após 24, 48, 72, 96, 120 e 168 horas foram observados o número de agregados formados, a posição dos agregados (sob qual disco), o número de indivíduos por agregado e o número de indivíduos isolados. Após 168 horas de experimento os indivíduos foram transferidos para outras caixas, contendo terra vegetal, três novos discos e o disco que continha o maior agregado após as 168 horas. Foi verificado, após 24 e 48 horas, o número de indivíduos sob o disco condicionado. Constatou-se que *A. gracilis* apresenta comportamento agregativo, assim como outras espécies de subulinídeos. Em todas as caixas utilizadas e em todos os intervalos de tempo ao longo das primeiras 168 horas e das 48 horas seguintes houve a formação de agregados.

Palavras-Chave: Crescimento. Reprodução. Comportamento agregativo. Molusco terrestre.

ABSTRACT

The aim of this work was to describe the life history of the species *Allopeas gracilis*, through the assessment of growth and reproduction. We also evaluated the influence of isolation, the reproductive investment, the eggs retention behavior and aggregative behavior of *A. gracilis*. Therefore, four experiments were conducted. The first experiment aimed to evaluate the growth and reproduction of individuals kept in isolation or in pairs. *A. gracilis* showed great plasticity in the energy allocation between growth and reproduction, the egg production and growth rates being higher for paired animals. The second experiment aimed to evaluate the reproductive effort of *A. gracilis*. After the birth of the juveniles, the offspring and parental individuals were weighed to calculate the reproductive investment. At the age of 120 days, the snails kept isolated showed higher reproductive effort than paired snails. At the age of 180 days there was no significant difference between the two groups. The third experiment aimed to characterize the behavior of eggs retention. Sixty newly hatched snails were assigned to individual boxes. The molluscs were observed until the detection of embryos in the oviduct, which confirmed that the snails have attained sexual maturity. In the first phase of the experiment, one group was kept in a favorable moisture condition, while the other was maintained in a desiccation condition. At the second phase of the experiment, after a period of 40 days, the substrate of the boxes in which the snails subjected to desiccation were maintained has been moistened. It was observed that the group kept in unfavorable moisture condition produced fewer eggs than the group kept in a favorable condition, retaining these egg in the oviduct and releasing then when the terrário were moistened again. The fourth experiment aimed to characterize the aggregative behavior of *A. gracilis*. For this, 150 molluscs were distributed in 15 plastic boxes. In each box four labeled plastic disks were placed in equidistant positions. These disks have served as shelters for the snails. Ten snails were placed in the center of each box. After 24, 48, 72, 96, 120 and 168 hours the number of aggregates formed were observed, as well the position of the aggregates (in which disk) and the number of individuals per aggregate. After 168 hours of experiment the snails were transferred to boxes containing new substrate, three new disks and disk that contained the largest aggregate after 168 hours (conditioned disk). After 24 and 48 hours, the number of individuals in the conditioned

disk was observed. It was found that *A. gracilis* exhibits aggregative behavior like other species of subulinids.

Key-words: Growth. Reproduction. Aggregative behavior. Land snail.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

2. Revisão Bibliográfica

Figural: Mapa de distribuição da espécie *Allopeas gracilis* (Hutton, 1834) (pontos amarelos) ----- 18

Fotografia 2: *Allopeas gracilis* a: ovos; b: indivíduo jovem; c: indivíduo adulto; d: enterrando-se no substrato do terrário ----- 19

3. Autofecundação e aspectos da história de vida de moluscos da espécie *Allopeas gracilis* (Hutton, 1834) (Mollusca, Subulinidae), mantidos isolados e pareados

Fotografia 3: a: Indivíduos da espécie *Allopeas gracilis* se alimentando. b: Terrários utilizados para criação dos moluscos ----- 29

Gráfico 4: Altura da concha (cm) dos moluscos isolados e pareados em relação à idade (dias) ----- 30

Gráfico 5: Número médio de filhotes por indivíduo em relação à idade (dias) ---- 33

4. Investimento reprodutivo e retenção de ovos de *Allopeas gracilis* (Hutton, 1834) (Mollusca, Subulinidae)

Gráfico 6: Investimento reprodutivo, indicado em porcentagem, em relação à idade (dias) ----- 45

Gráfico 7: Número médio de filhotes dos grupos “controle” e “tratado” em relação ao período em que foram mantidos dessecados e após a reidratação ao longo de todo o período do experimento ----- 46

5. Comportamento agregativo em *Allopeas gracilis*

Fotografia 8: Comportamento agregativo em *Allopeas gracilis*: (a) agregado com cinco indivíduos; formado sob o disco A, após 120 horas de observação; (b) discos usados como abrigo, indivíduos agregados entre os discos C e D ----- 52

LISTA DE TABELAS

3. Autofecundação e aspectos da história de vida de moluscos da espécie *Allopeas gracilis* (Hutton, 1834) (Mollusca, Subulinidae), mantidos isolados e pareados

Tabela I: Taxa de crescimento e coeficiente de variação dos moluscos mantidos pareados e isolados ao longo dos 120 dias de vida ----- 32

5. Comportamento agregativo em *Allopeas gracilis*

Tabela II. Número mínimo, máximo e médio de agregados, indivíduos por agregado e indivíduos isolados, da espécie *Allopeas gracilis*, observados durante 168 horas ---- 52

Tabela III. Número de indivíduos da espécie *Allopeas gracilis*, localizados sob os discos A, B, C e D, entre os discos (A e B, B e C, C e D, D e A) e no centro da caixa, durante 168 horas de observação ----- 54

Tabela IV. Número de indivíduos da espécie *Allopeas gracilis*, localizados sob os discos A, B, C e D, entre os discos (A e B, B e C, C e D, D e A) e no centro da caixa, após 24 e 48 horas do início do experimento II ----- 55

SUMÁRIO

1. Introdução -----	16
2. Revisão Bibliográfica -----	18
2.1 A espécie <i>Allopeas gracilis</i> (Hutton, 1834) -----	18
2.2 Reprodução em moluscos terrestres -----	19
2.3 Investimento reprodutivo -----	22
2.4 Crescimento em moluscos terrestres -----	23
3. Autofecundação e aspectos da história de vida de moluscos da espécie <i>Allopeas gracilis</i> (Hutton, 1834) (Mollusca, Subulinidae), mantidos isolados e pareados -	26
3.1 MATERIAL E MÉTODOS -----	28
3.1.1 Local dos experimentos e condições experimentais -----	28
3.1.2 Obtenção e manutenção dos moluscos -----	28
3.1.3 Observações sobre o crescimento e reprodução de moluscos mantidos isolados e agrupados -----	28
3.1.4 Parâmetros analisados -----	28
3.1.4.1 Crescimento -----	28
3.1.4.2 Reprodução -----	29
3.1.5 Análise estatística dos dados -----	29
3.2 RESULTADOS -----	30
3.2.1 Crescimento -----	30
3.2.2 Reprodução -----	32
3.3 DISCUSSÃO -----	34
3.4 CONCLUSÕES -----	38
4. Investimento reprodutivo e retenção de ovos de <i>Allopeas gracilis</i> (Hutton, 1834) (Mollusca, Subulinidae) -----	39
4.1 MATERIAL E MÉTODOS -----	42
4.1.1 Obtenção e manutenção dos moluscos -----	42
4.1.2 Experimento I – Investimento Reprodutivo -----	42
4.1.3 Experimento II – Caracterização do comportamento de retenção de ovos no oviduto -----	43
4.2 RESULTADOS -----	44
4.2.1 Experimento I - Investimento Reprodutivo -----	44

4.2.2 Experimento II – Caracterização do comportamento de retenção de ovos no oviduto -----	45
4.3 DISCUSSÃO -----	47
4.4 CONCLUSÕES -----	48
5. Comportamento agregativo em <i>Allopeas gracilis</i> -----	49
5.1 MATERIAL E MÉTODOS -----	51
5.1.1 Local dos experimentos e condições experimentais -----	51
5.1.2 Obtenção e manutenção dos moluscos -----	51
5.1.3 Experimento I -----	51
5.1.4 Experimento II -----	51
5.2 RESULTADOS -----	52
5.3 DISCUSSÃO -----	56
5.4 CONCLUSÕES -----	58
6 CONSIDERAÇÕES FINAIS -----	59
7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS -----	60

INTRODUÇÃO

O filo Mollusca compreende um filo animal altamente diverso com mais de 100.000 espécies reconhecidas (WILKE *et al.*, 2002), sendo o terceiro maior grupo de animais em diversidade de espécies as quais habitam todos os ambientes (HYMAN, 1969; SOUTH, 1992). No ambiente terrestre, constituem um dos grupos de maior sucesso e diversidade e são encontrados principalmente em áreas de florestas e bosques, ocupando preferencialmente locais com alta umidade (SIMONE, 1999; HELLER, 2001).

Apesar de serem animais sensíveis à falta de umidade, os moluscos apresentam estratégias comportamentais e fisiológicas, que garantiram o sucesso na colonização do ambiente terrestre (STOREY, 2002). Tais estratégias permitiram a colonização desses animais em ambientes extremos como regiões congeladas e desérticas (STOREY, 2002; GIOKAS *et al.*, 2005; ANSART *et al.*, 2007; UDAKA *et al.*, 2007).

Apresentando importância em várias áreas, os moluscos terrestres atuam como hospedeiros de parasitos do homem e de animais domésticos são essenciais para a continuidade do ciclo de vida de diversos helmintos, como pragas de vegetais cultivados e podem ser utilizados na alimentação (BARROS-ARAÚJO, 1982; LEAHY, 1984; AGUDO, 2006). Além disso, os moluscos terrestres podem ser utilizados para controle biológico de espécies praga, são importantes agentes de reciclagem de nutrientes nos ecossistemas, e ainda fontes de substâncias medicinais (SIMONE, 1999).

Embora apresentem grande diversidade e importância, os moluscos terrestres têm sido proporcionalmente pouco estudados. A maior parte dos estudos sobre estratégias de história de vida de moluscos terrestres foi realizada com espécies de climas temperados (BAUR & BAUR, 2000; HELLER, 2001; HOMMAY *et al.*, 2001; OCAÑA, 2003). São estimadas aproximadamente 580 espécies de gastrópodes terrestres no Brasil, sendo muitas dessas praticamente desconhecidas em termos de biologia e ecologia (SIMONE, 1999; THOMÉ *et al.*, 2006).

Atualmente existe o risco eminente da extinção de espécies da malacofauna nativa, devido principalmente, à introdução de espécies exóticas e à degradação de habitat (REYES-TUR & RAMIRES-ÁLVAREZ, 2002; TELES & FONTES, 2002; FISCHER & COLLEY, 2005). Muitos trabalhos relatam a introdução de espécies de moluscos terrestres em várias partes do mundo; geralmente, a distribuição dessas espécies está relacionada à ocupação humana e o conseqüente resultado da modificação de hábitat

(COWIE 1998, CAMERON, 2002). Algumas, cuja origem não pode ser identificada, são denominadas espécies sinantrópicas, possuindo ampla distribuição geográfica, ocorrendo em diversos países. A maior parte das introduções recentes foram provavelmente acidentais através de ornamentação e plantas de horticultura (COWIE, 2001), sendo que a modificação ou destruição do hábitat facilita o estabelecimento de espécies não nativas (COWIE, 1998). O risco eminente da extinção de espécies da malacofauna nativa evidencia a grande necessidade de estudos sobre a biologia e a ecologia desses animais que visem auxiliar a conservação e o manejo de espécies (BIDART *et al.*, 1998).

Algumas espécies exóticas de gastrópodes terrestres são facilmente criadas em laboratório por apresentarem ciclos de vida relativamente curtos e alta capacidade de resistência e adaptação a condições ambientais variáveis. Essas espécies têm servido como bons modelos biológicos para o entendimento de diversos aspectos da história de vida de gastrópodes terrestres. O estabelecimento de metodologias de estudo e o aprofundamento do conhecimento sobre a reprodução em moluscos terrestres constituem a base para estudos futuros sobre espécies nativas (SILVA, 2007).

Allopeas gracilis (Hutton, 1834) é uma espécie de molusco terrestre, introduzida em diversas regiões do globo e que, por isso, atualmente apresenta ampla distribuição geográfica (SIMONE, 2006).

O objetivo desse trabalho é caracterizar aspectos da reprodução e do crescimento de *A. gracilis* (Hutton, 1834), bem como o efeito do isolamento sobre tais parâmetros. Paralelamente, foi investigada a ocorrência de comportamento agregativo nessa espécie.

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 A espécie *Allopeas gracilis* (Hutton, 1834)

Allopeas gracilis (Hutton, 1834) é um gastrópode terrestre da família Subulinidae, a qual compreende aproximadamente três quartos do número total de espécies do filo Mollusca.

Não se conhece ao certo a localidade de origem dessa espécie. Roth (1997) relata que *A. gracilis* tem origem incerta e, Cowie (1998), por sua vez, afirma que sua origem é desconhecida, mas sugere que possa ser neotropical. Esta espécie ocorre nas regiões temperadas dos dois hemisférios, provavelmente introduzida pelo comércio (OLAZARRI, 1986; ROTH, 1997; BIELER & SLAPCINSKY, 2000). Na América tem vasta distribuição: nas Antilhas, na América Central (tropical e subtropical) e na América do Sul. É encontrada também nas regiões tropicais de ambos os hemisférios (PILSBRY, 1926; BERG, 1994). Sua distribuição é considerada mundial por MIQUEL & PARENT (1996). CHRISTENSEN & KIRCH (1986) relatam sua ocorrência no Havá em período pré-histórico.

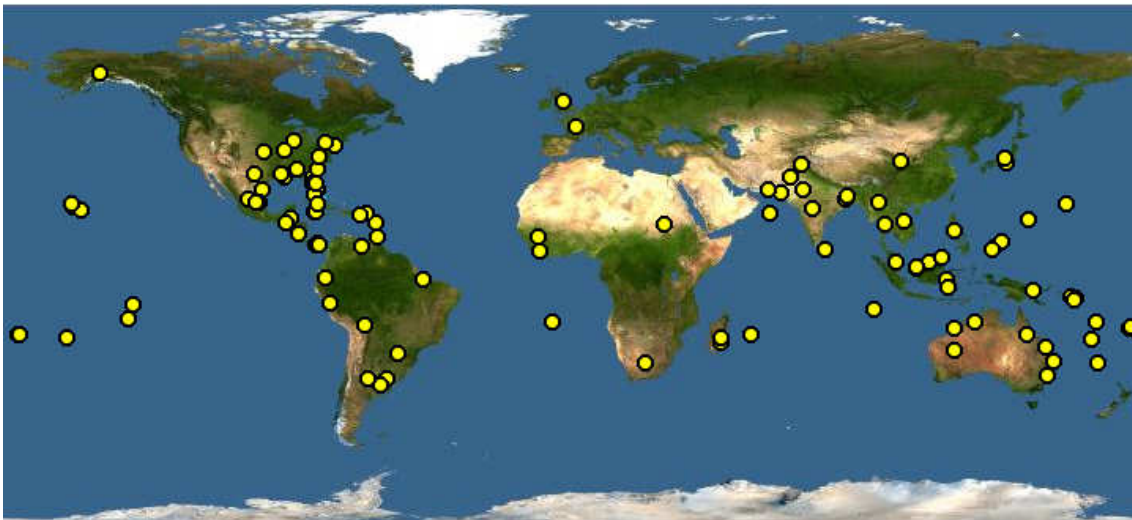


Figura1: Mapa de distribuição da espécie *Allopeas gracilis* (Hutton, 1834) (pontos amarelos).

Fonte: <http://www.discoverlife.org/mp/20m?kind=Lamellaxis+gracilis> (acessado em 28 de janeiro de 2013)

Os moluscos espécie *A. gracilis* são herbívoros, se protegem sob talos, folhas e hastes caídas em épocas secas, evitando a luz solar direta e, conseqüentemente, a dessecação (OLAZARRI, 1986; SIMONE, 2006). Esses moluscos são encontrados em

ambientes muito variados, embaixo de pedras, enterrados entre raízes e em solos arenosos e serra pilheira (MIQUEL & PARENT, 1996; ROTH, 1997). É uma espécie sinantrópica (comumente encontrada próxima às habitações humanas) (NUNES, 2009).



Fotografia 2: *Allopeas gracilis* a: ovos; b: indivíduo jovem; c: indivíduo adulto; d: enterrando-se no substrato do terrário.

Fotos: Emily O. Santos

2.2 Reprodução em moluscos terrestres

Entre estes moluscos geralmente é observada a oviparidade, com o desenvolvimento dos embriões no ambiente externo, após a ovipostura. Entretanto, como uma modificação deste processo, pode ocorrer a retenção dos ovos no oviduto por um período variável e tais ovos só são depositados no ambiente em um estágio avançado de desenvolvimento dos embriões (TOMPA, 1979). Em outros casos, os ovos são retidos até a eclosão dos filhotes no interior do organismo parental, que são liberados diretamente no ambiente, o que caracteriza a ovoviviparidade. Viviparidade verdadeira é observada em poucas espécies, cujos embriões apresentam uma estrutura sacular junto ao pé, o podocisto, com funções presumivelmente de nutrição e circulação (HELLER, 2001). Acredita-se que a retenção dos embriões no organismo parental, caracterizando a

retenção de ovos ou a ovoviviparidade, ocorra em resposta a condições desfavoráveis do ambiente e aumente as chances de sobrevivência dos filhotes, que só são liberados quando as condições ambientais tornam-se novamente propícias. Dentre os fatores que provocam alteração na liberação da prole destacam-se as condições ambientais, densidade populacional e da presença de predadores, entre outros (HYMAN, 1969; BAUR, 1994; HELLER, 2001).

Os pulmonados terrestres realizam a fertilização cruzada mais frequentemente, porém esses animais são capazes de realizar a autofecundação (HELLER, 1993). Normalmente ambos os parceiros atuam como macho e fêmea simultaneamente, sendo a corte e cópula são recíprocas (HELLER, 2001).

Em muitas espécies observa-se a autofecundação. A ocorrência desse processo varia entre as espécies, sendo regular em algumas e rara ou ausente em outras (BESSA & ARAÚJO, 1995; ALMEIDA & BESSA, 2001 a,b; SILVA *et al.*, 2008). A autofertilização muitas vezes é dificultada por mecanismos morfológicos e fisiológicos de modo a garantir a variação genética das populações (SELANDER & KAUFMAN, 1973; LEAHY, 1984; HELLER, 1993). Porém, a habilidade de se auto fertilizar é uma característica importante desses animais, já que muitas vezes pode garantir a recolonização do ambiente em caso de declínio populacional (HELLER, 2001).

Geralmente a oviposição está relacionada às condições ambientais. Em moluscos terrestres tropicais o desenvolvimento do aparelho reprodutor é contínuo, a produção de gametas acontece durante o ano todo, porém a oviposição pode ser apenas sazonal. Fatores ambientais como temperatura e umidade podem antecipar ou retardar a maturação desses animais (DUNCAN, 1975).

A fecundidade de moluscos terrestres também é influenciada por fatores como a temperatura, assim como o período reprodutivo (SOUTH, 1992). A estrutura do substrato (D'ÁVILA & BESSA, 2005; JUNQUEIRA *et al.*, 2008) o fotoperíodo (HOMMAY *et al.*, 2001), a altitude (BAUR & BAUR, 1988), a umidade (D'ÁVILA & BESSA, 2005) e a distribuição geográfica da espécie também são fatores que influenciam a fecundidade e o período reprodutivo (HELLER, 2001).

South (1992) verificou para as espécies *Deroceras caucasicum* (Simroth, 1901), *D. reticulatum* (Müller, 1774) e *Arion intermedius* Normand, 1852 (Müller, 1774) que o tempo de incubação, bem como a viabilidade dos embriões varia de acordo com a temperatura. Segundo esse autor a temperatura ótima varia de acordo com a espécie.

Para a espécie *Bradybaena similaris* (Férussac, 1821), por exemplo, observa-se oviposição durante todo o ano, porém a fecundidade é mais expressiva nos períodos de maior temperatura e pluviosidade (LEAHY, 1984; ALMEIDA & BESSA, 2001a). Para essa espécie verificou-se a interferência da qualidade do substrato sobre parâmetros de crescimento e reprodutivos (JUNQUEIRA *et al.*, 2008). Possivelmente a capacidade de retenção de água dos substratos foi o fator decisivo para o diferente desempenho dos moluscos, conforme o verificado para *Subulina octona* (Brugüière, 1789) em estudo similar (D'ÁVILA & BESSA, 2005).

Um fator limitante para a sobrevivência e a reprodução de moluscos terrestres é a umidade do substrato (COOK, 2001). Condições favoráveis de umidade são fundamentais para o bom funcionamento de processos como a espermiogênese e a frequência cardíaca, assim como o período de atividade, alimentação, deslocamento, produção de ovos e desenvolvimento embrionário (LEAHY, 1980, 1984; COOK, 2001; FURTADO *et al.*, 2004).

Outro fator que exerce influência direta na biologia de moluscos terrestres é o fotoperíodo, visto que interfere diretamente nos processos metabólicos que culminam na reprodução (HOMMAY *et al.*, 2001; GARCIA & PINHEIRO, 2007).

Populações da espécie *Theba pisana* (Müller, 1774) que habitam regiões geográficas diferentes apresentaram variação quanto à estratégia reprodutiva, observando-se ciclo reprodutivo anual, seguido da morte dos moluscos (semelparidade) e ciclo bianual (iteroparidade) (COWIE, 1984). O autor relaciona a plasticidade do ciclo reprodutivo dessa espécie às condições climáticas, o que mostra a capacidade de adaptação da espécie.

Ovachlamys fulgens (Gude, 1900), uma espécie de gastrópode terrestre tropical, apresenta ciclo de vida anual, com liberação de ovos na estação chuvosa (BARRIENTOS, 1998). Segundo o autor, essa característica de liberação dos ovos durante o período de chuvas pode ser uma característica de espécies de gastrópodes terrestres tropicais, visto a dependência da umidade para desenvolvimento dos embriões. Outras espécies tropicais como *Polymita muscarum* (Lea, 1834) e *Polymita venusta* (Gmelin, 1792) também apresentaram ciclo reprodutivo anual (BIDART *et al.*, 1998).

Entre os gastrópodes terrestres a duração do ciclo de vida também pode variar. Espécies tropicais, frequentemente, apresentam ciclos de vida curtos, sendo a

longevidade, muitas vezes, relacionada ao tamanho do corpo do animal (JOHNSON & BLACK, 1991). De acordo com esses autores, espécies de pequeno tamanho corporal tendem a ter um ciclo reprodutivo curto com duração de um a dois anos. Já espécies maiores, como *Achatina fulica* Bowdich 1822, apresentam tempo de vida superior a três anos.

Existem duas categorias as quais os pulmonados terrestres podem ser classificados: aqueles com tempo de vida curto, que se reproduzem durante uma única estação podendo viver por até dois anos, e aqueles com tempo de vida longo, que vivem por mais de dois anos e se reproduzem por ao menos duas estações (HELLER, 2001). Todavia, as observações relatadas por este autor se referem em grande parte a moluscos de climas temperados e ainda não há uma resolução clara sobre os contextos de história de vida que favorecem estratégias com curto ou longo tempo de vida, especialmente para as espécies de clima tropical.

2.3 Investimento reprodutivo

A atividade reprodutiva de moluscos requer uma alta atividade metabólica e alto investimento de energia, pois desde a busca por parceiros até a oviposição, ela é dependente do sucesso de vários processos metabólicos energeticamente dispendiosos, entre os quais estão incluídos elaborados comportamentos de corte, oogênese, produção de vitelo e calcificação do ovo (TOMPA, 1984). Os moluscos geralmente acumulam energia no período anterior à maturidade sexual, de modo a suprir os gastos energéticos da reprodução (STEARNS, 1989).

Entre os processos mais dispendiosos energeticamente estão a maturação das gônadas e a produção de gametas (TOMPA, 1984; CHICON, 1999), sendo necessária, portanto, a mobilização das reservas energéticas previamente acumuladas (DA SILVA & ZANCAN, 1994).

O investimento reprodutivo não retorna para o indivíduo parental, sendo seus benefícios verificados em termos de sucesso reprodutivo da prole produzida (RICKFLES, 2004). Para que a prole obtenha elevado sucesso reprodutivo, faz-se necessário alto investimento energético do parental. Desse modo, a quantidade de energia investida no processo reprodutivo presente torna-se um importante traço da

história de vida, já que a forma como os recursos são distribuídos está diretamente relacionada ao tempo de vida do animal (STEARNS, 1989; HELLER, 1990). Normalmente observa-se na natureza uma distribuição parcimoniosa da energia entre o crescimento somático, a reprodução e a longevidade das espécies, visando maior sucesso reprodutivo (STEARNS, 1989).

A proporção e a forma nas quais a energia é empregada, principalmente no processo reprodutivo, são fatores decisivos na história de vida de uma espécie. Diferentes espécies, ou populações da mesma espécie submetidas a diferentes condições podem apresentar estratégias diferentes de alocação dos recursos destinados à reprodução (BAUR & RABOUD, 1988; STAIKOU & LAZARIDOU-DIMITRIADOU, 1990; MADEC *et al.*, 2000; JORDAENS *et al.*, 2006). O gasto parcial ou total das reservas energéticas leva à diferenciação de duas estratégias reprodutivas distintas: a semelparidade (em que há o gasto parcial das reservas energéticas) e iteroparidade (em que há o gasto total das reservas energéticas) (HELLER, 1990; CLARK *et al.*, 1994; HELLER, 2001).

2.4 Crescimento em moluscos terrestres

A taxa de crescimento de moluscos terrestres sofre grande influência de diversos fatores, como temperatura (DIMITRIEVA, 1975; SOUTH, 1982), umidade e qualidade do substrato (D'ÁVILA & BESSA, 2005), disponibilidade de alimentos (THOMAS *et al.*, 1975; LEAHY, 1980), densidade populacional (LAZARIDOU-DIMITRIADOU & DAGUZAN, 1981; ALMEIDA & BESSA, 2001a,b; AUFDERHEID *et al.*, 2006) e competição intraespecífica e interespecífica (PEARCE, 1997). Tais fatores exercem influência direta nas taxas de crescimento com implicações no processo reprodutivo desses animais (RAUT *et al.*, 1992; FURTADO *et al.*, 2004).

A umidade influencia vários aspectos, tais como a alimentação, o ritmo de batimento cardíaco, a locomoção, o crescimento, a produtividade, a espermatogênese, a produção e incubação dos ovos (HODASI, 1979, 1982; LEAHY, 1980; TUAN & SIMÕES, 1984; COOK, 2001; FURTADO *et al.*, 2002).

Um dos principais efeitos de condições favoráveis de temperatura e umidade está relacionado ao aumento da atividade de locomoção e alimentação (DAILTON, 1973; WAREING & BAILEY, 1985), o que implica também em maior consumo de

carboidratos, os quais representam os principais recursos energéticos utilizados por moluscos terrestres para manutenção do organismo, para o crescimento somático e para reprodução.

Quando submetidos a condições desfavoráveis de umidade, os moluscos terrestres exibem uma série de mudanças comportamentais, fisiológicas e bioquímicas, que caracterizam o estado de estivação (RICHARDOT, 1977a, b; STOREY, 2002). Essas mudanças têm início com a seleção de locais protegidos, seguida pela retração da massa cefalopodal no interior da concha e imobilização, que persiste até o retorno das condições favoráveis (ELWELL & ULMER, 1971; RICHARDOT, 1977a, b, 1978). Durante a estivação, os moluscos não se alimentam e as suas reservas de energia são utilizadas apenas para sustentar o metabolismo basal. Conseqüentemente, não há energia disponível para o crescimento (STOREY, 2002).

A perda de água pelo tegumento, sem reidratação posterior, pode levar a uma mudança na osmolaridade da hemolinfa, com implicações sobre o controle da alimentação, do batimento cardíaco e da locomoção (COOK, 2001). Dessa forma, moluscos submetidos à dessecação podem ter sua atividade reduzida e conseqüentemente uma menor produtividade e crescimento (HODASI 1979, 1982).

Espécies distintas apresentam diferentes estratégias para diminuir os efeitos de condições adversas (HELLER, 2001). Meireles *et al.* (2010) sugerem que a redução da taxa de crescimento e da fecundidade sejam estratégias de *Bulimulus tenuissimus* para minimizar os efeitos da densidade populacional.

A densidade populacional tem sido mencionada como um fator que influencia a biologia de moluscos, sendo muitas vezes encontrada uma relação inversa entre taxas de crescimento e reprodução desses animais (LUCARZ & GOMOT, 1985; ALMEIDA & BESSA, 2000; MAYORAL *et al.*, 2004).

Meireles *et al.* (2008) observaram que a densidade influencia o crescimento de *B. tenuissimus*, sendo verificadas maiores taxas de crescimento em animais mantidos em isolamento em comparação aos mantidos em grupos.

Todavia, efeitos positivos da densidade populacional já foram registrados para *Bradybaena similares* (OLIVEIRA *et al.*, 2008). Do mesmo modo, para *Leptinaria unilamellata* não foi verificada alterações no crescimento em densidades elevadas (ALMEIDA & BESSA, 2000).

Além da maior competição entre os animais em altas densidades, interações químicas e comportamentais entre os indivíduos, como verificado para *Cepaea nemoralis* (Linné, 1758), podem ser responsáveis pela redução da taxa de crescimento (WILLIANSO *et al.*, 1976). DAN & BAILEY (1982) demonstraram que o grande acúmulo de muco associado às altas densidades afetou negativamente o crescimento de *H. aspersa*. BAUR (1988) sugere que o aumento do número de indivíduos na população ocasiona impalatabilidade do alimento gerada pelo acúmulo de muco. Essa impalatabilidade seria, portanto, responsável pelo crescimento lento dos moluscos jovens e redução na fecundidade desses.

3. Autofecundação e aspectos da história de vida de moluscos da espécie *Allopeas gracilis* (Hutton, 1834) (Mollusca, Subulinidae), mantidos isolados e pareados

Os gastrópodes pulmonados são animais hermafroditas que apresentam estratégias reprodutivas diversas e, frequentemente, tão ou mais complexas do que aquelas exibidas por animais gonocóricos (HODASI, 1979, 1982; MONTEIRO & KAWANO, 1998; CICON, 1999; ALMEIDA & BESSA, 2001a, b; GUTIERREZ *et al.*, 2001; HELLER, 2001; KISS *et al.* 2004). A adoção de determinados padrões de alocação de energia pode levar à maximização do sucesso reprodutivo (CICON, 1999; NORTON & BRONSON, 2005).

Estudos relativamente recentes têm evidenciado a existência de estratégias relacionadas a aspectos antes considerados exclusivos de animais de sexos separados, como o conflito sexual, seleção sexual e competição espermática (REISE, 1995; POMIANKOWSKI & REGUERA, 2001; HAASE & KARLSSON, 2004; KOENE & MAAT, 2004; EVANNO *et al.*, 2005; JORDAENS *et al.*, 2005; BEESE *et al.*, 2006; BAUR, 2007; BEESE *et al.*, 2008; JORDAENS *et al.*, 2009). Esses conhecimentos têm, portanto, estimulado a realização de estudos que visam testar hipóteses sobre o valor adaptativo de tais estratégias. A visão ecológica da reprodução, tem igualmente levado à interpretação das estratégias de história de vida como um produto de diferentes pressões e contextos ecológicos (CICON, 1999; NORTON & BRONSON, 2005).

Muitas espécies de gastrópodes pulmonados são capazes de realizar autofecundação (PARAENSE, 1955). Essa forma de reprodução pode ser prevalente em condições de isolamento ou baixa densidade populacional, ou mesmo na presença de coespecíficos. A autofecundação continua sendo um dos aspectos mais enigmáticos da biologia reprodutiva de gastrópodes pulmonados. O que confere valor adaptativo a essa característica? Porque é tão prevalente entre as espécies, apesar dos prejuízos da endogamia relacionados à manutenção da variabilidade genética?

A maior parte dos estudos se restringe a demonstrar a capacidade de realização de autofecundação pelos moluscos em condições de isolamento, sem testar premissas amplamente aceitas, como por exemplo, de que a reprodução cruzada resulta em maior fecundidade e viabilidade da prole. De fato, a observação dos resultados de estudos que comparam a fecundidade de indivíduos criados isolados, e que por isso se reproduzem por autofecundação e indivíduos criados agrupados, e que se reproduzem por

fecundação cruzada, mostra que não existe um padrão comum às diferentes espécies. Ao contrário, a reprodução por autofecundação para algumas espécies pode resultar em igual ou maior sucesso reprodutivo, quando comparada a reprodução cruzada, enquanto para outras espécies, resulta em menor fecundidade e viabilidade da prole (HYMAN, 1967; GOMES, 1975; MILWARD-DE-ANDRADE, 1979; DUIVENBODEN *et al.*, 1985; FREITAS *et al.*, 1997).

Espécies de moluscos terrestres da família Subulinidade (Pulmonata, Stylommatophora) têm se mostrado bons modelos biológicos em estudos sobre reprodução, pela facilidade de criação em condições controladas de laboratório e ciclo de vida relativamente curto (MARCUS & MARCUS, 1968; OLIVEIRA *et al.*, 1971; PEAKE, 1978; MEAD, 1978; OLZANI, 1986; BESSA & ARAÚJO, 1995 a,b; D'ÁVILA & BESSA, 2005b; CARVALHO *et al.*, 2009).

Allopeas gracilis é uma espécie de subulinídeo neotropical, cuja localidade de origem é considerada incerta por alguns autores (ROTH, 1997; COWIE, 1998). Espécie tipo do gênero *Allopeas* Baker, 1935, *A. gracilis* apresenta concha fina, translúcida e brilhante, de coloração amarelada e com 7 a 9 voltas. O ápice é arredondado e ângulo obtuso, protoconcha lisa, abertura alongada, com margens simples e columela reta (DUNDEE, 1986; SCHILEYKO, 1999).

Allopeas gracilis ocorre nas regiões tropicais do novo e velho mundo (PILSBRY, 1926; BERG, 1994; SCHILEYKO, 1999) e nas regiões temperadas, provavelmente introduzida pelo comércio de plantas (OLAZARRI, 1986; ROTH, 1997; BIELER & SLAPCINSKY, 2000). Apresenta-se amplamente distribuída na América Central e América do Sul. *Allopeas gracilis* é uma espécie sinantrópica comumente encontrada próxima às habitações humanas (NUNES, 2009). Esses moluscos são herbívoros, frequentemente associados à serrapilheira (OLAZARRI, 1986; MIQUEL & PARENT, 1996; ROTH, 1997; SIMONE, 2006).

O presente trabalho teve por objetivos caracterizar a história de vida de moluscos da espécie *Allopeas gracilis*; ¹verificar se estes moluscos realizam autofecundação e ²comparar aspectos do crescimento e reprodução de moluscos mantidos isolados e pareados.

MATERIAL E MÉTODOS

3.1.1 Local dos experimentos e condições experimentais

Os experimentos foram realizados no Laboratório Avançado de Zoologia (LAZ) do Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas – Comportamento e Biologia Animal da Universidade Federal de Juiz de Fora. Os experimentos foram realizados à temperatura ambiente e sob condições de luz natural.

3.1.2 Obtenção e manutenção dos moluscos

Os 60 moluscos recém-eclodidos foram obtidos de diferentes criações matrizes presentes no mesmo laboratório. 30 indivíduos foram mantidos isolados e 30 indivíduos foram mantidos pareados. Os moluscos foram divididos em 45 caixas plásticas com 9 cm de diâmetro e 6 cm de altura (Fotografia 3b), forradas com tecido de algodão escaline e elástico para escritório, tendo como substrato três centímetros de terra vegetal, umedecida a intervalos de dois dias, com 10 mL de água (despejada sobre o substrato) e alimentados “ad libitum” com ração para pinto de corte (composta por uma mistura de farinha de milho, farinha de soja, farelo de trigo, farelo de glúten, carne de galinha e farinha de ossos, farinha de peixe, fosfato de cálcio, e cloreto de sódio) suplementada com carbonato de cálcio (na proporção de 3 medidas de ração para 1 medida de carbonato de cálcio) (BESSA & ARAÚJO 1995a, b)(Fotografia 3a). Os moluscos foram mantidos à temperatura ambiente e sob condições de luz natural.

3.1.3 Observações sobre o crescimento e reprodução de moluscos mantidos isolados e agrupados

3.1.4 Parâmetros analisados

3.1.4.1 Crescimento

O comprimento da concha dos moluscos foi medido em intervalos de quinze dias, com auxílio de um paquímetro Kanon (Mardened Stainless 1/28 in 1/20 mm). A taxa de crescimento foi calculada através da razão entre o comprimento da concha e o número de dias entre as medições. O crescimento dos moluscos foi acompanhado até os 120 dias de vida.

3.1.4.2 Reprodução

Foram observados os seguintes parâmetros reprodutivos: ¹tempo para o alcance da maturidade sexual e ²fecundidade (razão entre o número total de filhotes e o número total de eventos reprodutivos realizados). O aparecimento de filhotes no oviduto, visíveis por transparência da concha, foi o parâmetro utilizado para a constatação da maturidade sexual dos moluscos.

3.1.5 Análise estatística dos dados

Para cada parâmetro analisado foi realizada a análise estatística descritiva com o cálculo da média, desvio padrão, coeficiente de variação e valores mínimos e máximos. A normalidade dos dados foi testada e verificou-se que os valores da observação não eram normais ($p < 0,000$). Para comparar os aspectos da história de vida de moluscos mantidos pareados e isolados foi utilizado o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis, com intervalo de confiança de 95%.



Fotografia 3: a: Terrários utilizados para criação dos moluscos. b: Indivíduos da espécie *Allopeas gracilis* se alimentando.

Fotos: Emily O. Santos

RESULTADOS

3.2.1 Crescimento

O crescimento dos moluscos foi monitorado durante 120 dias após o nascimento (16 semanas). Os moluscos continuaram a crescer após o alcance da maturidade, que para os moluscos mantidos pareados ocorreu no 75º dia de experimento e para os moluscos isolados ocorreu no 90º dia de vida.

Foi observado o aumento da média do comprimento da concha de *A. gracilis* com a sucessão dos eventos reprodutivos, tanto para os indivíduos mantidos isolados, quanto para os indivíduos mantidos pareados.

O gráfico 4, da altura da concha em função da idade, mostra que ao longo de todas as idades os moluscos mantidos pareados apresentaram maiores alturas do que os moluscos mantidos isolados. O teste estatístico Kruskal-Wallis ($p < 0,05$) demonstrou haver diferença significativa entre as médias das alturas das conchas dos indivíduos dos dois grupos aos 15 dias ($H = 14,6556$; $p = 0,0001$), 30 dias ($H = 12,0452$; $p = 0,0005$), 45 dias ($H = 16,978$; $p = 0$), 60 dias ($H = 14,4462$; $p = 0,0001$), 75 dias: ($H = 16,4646$; $p = 0$), 90 dias: ($H = 19,9613$; $p = 0$), 105 dias ($H = 15,5014$; $p = 0,0001$) e 120 dias de vida ($H = 8,3139$; $p = 0,0039$).

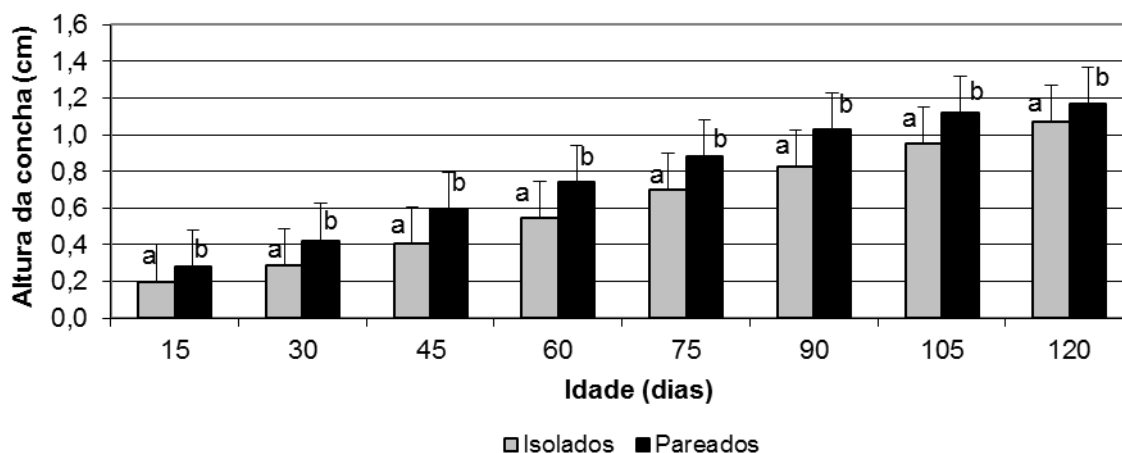


Gráfico 4: Altura da concha (cm) dos moluscos isolados e pareados em relação à idade (dias).

* Médias seguidas de letras desiguais diferem significativamente de acordo com o teste de Kruskal-Wallis ($p < 0,05$).

Isolados e pareados apresentaram uma diminuição na taxa de crescimento aos 75 dias de idade.

Um considerável declínio na taxa de crescimento dos moluscos mantidos pareados ocorreu entre 60 e 75 dias de vida, durante a fase jovem. Declinando progressivamente ao longo da fase adulta (Tabela I). O maior comprimento médio da concha, 1,17 cm e o maior comprimento absoluto da concha, 1,43 cm, foram registrados aos 120 dias de vida, durante a fase adulta.

Um considerável aumento na taxa de crescimento dos moluscos mantidos isolados ocorreu entre 30 e 45 dias de vida, durante a fase jovem. Entretanto, a taxa de crescimento declinou progressivamente ao longo da fase adulta, voltando a aumentar entre 105 e 120 dias de vida (Tabela I). O maior comprimento médio da concha, 1,16 cm e o maior comprimento absoluto da concha, 1,43 cm, foram registrados aos 120 dias de vida, durante a fase adulta.

No presente trabalho, os animais da espécie *A. gracilis* criados pareados e isolados apresentaram um crescimento indeterminado (o crescimento continua após o início da reprodução, durante toda a vida do animal, ou desacelera-se e finalmente cessa). Além da tendência à desaceleração do crescimento, foi observada uma tendência para uma maior homogeneidade (menor variação em relação à média) no comprimento da concha, com o passar do tempo e a sucessão dos eventos reprodutivos. Essa tendência é evidenciada pela diminuição progressiva dos coeficientes de variação (Tabela I).

Tabela I: Taxa de crescimento e coeficiente de variação dos moluscos mantidos pareados e isolados ao longo dos 120 dias de vida.

Taxa de crescimento		Coeficiente de variação	
Pareados	Isolados	Pareados	Isolados
0,01	0,006	28%	20%
0,01	0,007	35%	27%
0,01	0,01	28%	35%
0,01	0,01	23%	31%
0,009	0,009	19%	18%
0,006	0,007	16%	12%
0,003	0,07	16%	11%
		16%	11%

3.2.2 Reprodução

Através do estudo da biologia de *Allopeas gracilis*, foi possível observar que esta espécie é ovípara, e forma ninhos no substrato, onde os ovos são depositados, aparentemente sem nenhum tipo de proteção secretada pelo molusco parental. Verificou-se a ocorrência de autofecundação nesta espécie. Todos os 30 indivíduos que foram mantidos isolados, se reproduziram por autofecundação.

Os resultados do presente estudo evidenciaram diferenças nos aspectos da reprodução de indivíduos que realizaram autofecundação (isolados e pareados) e fecundação cruzada (pareados).

No 44° dia do experimento, foi observado o aparecimento de ovos no útero para os indivíduos mantidos pareados e para os mantidos isolados observou-se no 55° dia.

Indivíduos mantidos pareados ovipositaram mais cedo que indivíduos mantidos isolados. Para os indivíduos mantidos pareados, o tempo para a primeira oviposição foi de 75 dias e para os indivíduos mantidos isolados foi de 90 dias (gráfico 5). O grupo que possuía apenas moluscos mantidos pareados reproduziu 4,65 vezes mais que o grupo que possuía apenas moluscos mantidos isolados. Idade de 61-75 dias ($H = 0,0371$; $p = 0,8473$), 76-90 dias ($H = 6,1116$; $p = 0,0134$), 91-105 dias ($H = 5,4536$; $p = 0,0195$), 106-120 dias ($H = 40,4351$; $p = 0$).

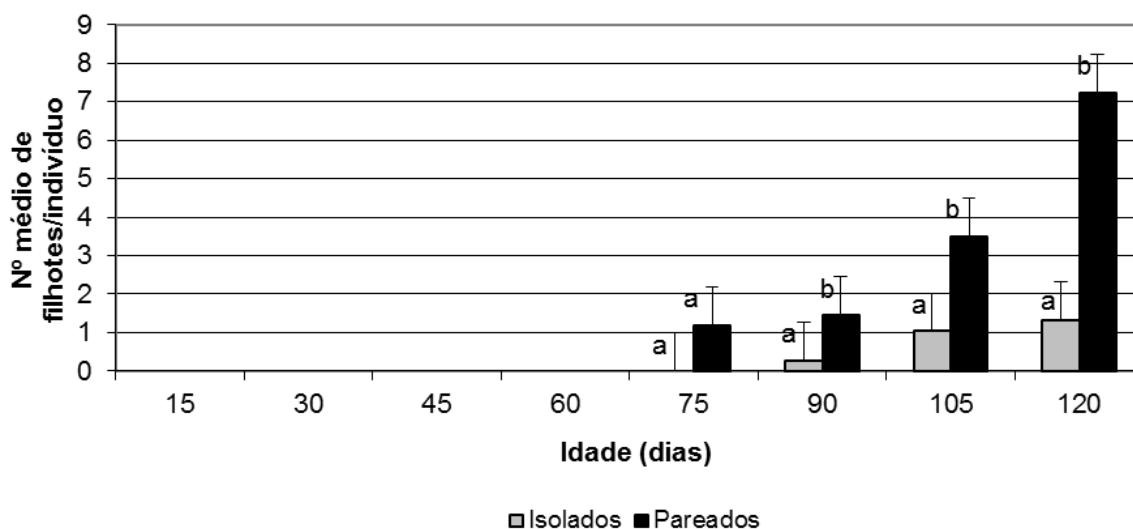


Gráfico 5: Número médio de filhotes por indivíduo em relação à idade (dias).

* Médias seguidas de letras desiguais diferem significativamente de acordo com o teste de Kruskal-Wallis ($p < 0,05$).

Os indivíduos isolados realizaram 7 eventos reprodutivos e os indivíduos pareados 8 eventos, em que os primeiros obtiveram o máximo de 127 filhotes e mínimo de 20 por evento reprodutivo e os últimos apresentaram máximo de 193 filhotes e mínimo de 13 por evento reprodutivo. *A. gracilis* é uma espécie iterópara, que apresenta pelo menos três ciclos reprodutivos durante a vida.

Os moluscos mantidos isolados apresentaram fecundidade média de 17,7 filhotes por indivíduo (20 - 127), a qual não foi significativamente diferente em relação aos moluscos mantidos pareados que exibiram fecundidade média de 23,5 (13 - 193) ($p = 0,6358$; $F = 0,2414$).

DISCUSSÃO

No crescimento determinado, antes do início da reprodução ou logo após o primeiro evento reprodutivo, toda energia excedente é direcionada para a reprodução em detrimento do crescimento somático. Diferentemente, animais com crescimento indeterminado continuam a crescer após o início da reprodução. O crescimento somático pode ser contínuo, durante toda a vida do animal, ou diminuir e finalmente cessar (CICHON 1999, D'ÁVILA & BESSA 2005b). No presente trabalho, os moluscos apresentaram crescimento indeterminado (os animais continuam a crescer após o início da reprodução) foi a estratégia exibida por *A. gracilis*. Estratégia igualmente observada em outras espécies de subulinídeos, como *Subulina octona* (D'ÁVILA & BESSA 2005b) e *Leptinaria unilamellata* (CARVALHO *et al.* 2009).

No presente estudo, os moluscos mantidos isolados e pareados apresentaram diminuição na taxa de crescimento na mesma idade. Esse fato pode ser considerado uma evidência indireta de que a alocação de recursos energéticos para a reprodução ocorreu ao mesmo tempo nos dois grupos. Nesse contexto, apesar de os moluscos mantidos isolados terem se reproduzido depois dos moluscos mantidos pareados, eles estavam fisiologicamente prontos para a reprodução na mesma época, o que sugere que o atraso na reprodução deste grupo deveu-se principalmente a aspectos comportamentais, notadamente a ausência de coespecíficos na condição de isolamento. A ausência de um parceiro para a reprodução cruzada poderia retardar a alocação de energia para a reprodução, e como consequência, os indivíduos isolados investiram mais tempo no crescimento somático. Geralmente, uma relação entre tamanho corporal e fecundidade é estabelecida para moluscos, como foi verificada em *Subulina octona* (D'ÁVILA & BESSA, 2005). Assim, o atraso para início da atividade reprodutiva, verificado para os moluscos isolados, pode ter sido uma estratégia para aumentar o sucesso reprodutivo futuro, através do investimento na função feminina, com o acúmulo de reservas e do aumento do tamanho do oviduto, consequentes do aumento do tamanho corporal. Outra possibilidade seria o desvio da energia destinada à reprodução por autofecundação, o que demandaria investimento nas funções feminina e masculina, para o investimento no crescimento somático e função masculina, energeticamente menos dispendiosa. Koene & Maat (2004) e Dillen *et al.* (2008) observaram que moluscos das espécies *Lymnaea stagnalis* e *Succinea putris*, respectivamente, em condição de isolamento, alocam

energia para o crescimento corporal e a função masculina (refletida no aumento do tamanho da glândula prostática e menor tamanho da glândula de albúmen).

Isso implica que, na fase adulta, os recursos energéticos são alocados não apenas ao esforço reprodutivo, mas também ao crescimento e à sobrevivência. Entretanto, o crescimento durante a fase adulta foi menos pronunciado do que na fase jovem, indicando a existência de antagonismo entre a reprodução e o crescimento e o número total de eventos reprodutivos durante a fase adulta. Dessa forma, nos adultos, grande parte da energia obtida através da alimentação é convertida para a reprodução, especialmente para a formação dos ovos (MEIRELES *et al.*, 2008).

O crescimento continuado, associado à distribuição do esforço reprodutivo em muitos eventos durante a vida, representa uma estratégia que aumenta o sucesso reprodutivo. A distribuição do esforço reprodutivo compensa, em longo prazo, as desvantagens causadas pelo antagonismo entre o crescimento e reprodução no evento reprodutivo atual. Mais tarde na vida, os moluscos são maiores e podem produzir um número maior de filhotes.

Com relação à tendência para uma maior homogeneidade do comprimento da concha, Bessa e Araújo (1995a) obtiveram resultados semelhantes. Em suas observações sobre o crescimento de 32 indivíduos da espécie *Subulina octona*, mantidos isolados por 120 dias, após o aparecimento do primeiro indivíduo com ovo, registraram uma diminuição progressiva do coeficiente de variação da altura da concha de 11,39% para 6,01%. Almeida e Bessa (2001a, b) registraram um decréscimo progressivo da variação, em relação à média, da altura da concha de indivíduos da espécie *Bradybaena similis*, mantidos isolados e *Leptinaria unilamellata* mantidos agrupados. O coeficiente de variação da altura da concha de *B. similis* diminuiu de 44,53%, aos 45 dias de vida, para 12,83% aos 180 dias de vida, e de *L. unilamellata* de 12,11%, aos 45 dias de vida, para 4,9% aos 180 dias. Esta tendência não foi muito evidente para indivíduos da espécie *L. unilamellata* mantidos isolados. O coeficiente de variação diminuiu até o 90º dia de vida, voltando a aumentar até o 180º dia.

Entre os pulmonados terrestres, a fertilização cruzada é prevalente, entretanto a autofecundação evoluiu em várias linhagens e é uma estratégia particularmente importante na colonização de novos ambientes e como alternativa para a reprodução na ausência de coespecíficos. Os mais amplamente estudados são basomatóforos, tais como os planóbídeos afálicos, onde o acasalamento é ausente e a autofecundação é o único

modo de reprodução. A autofertilização foi demonstrada em todas as espécies de Basommatophora estudadas e não é incomum em Stylommatophora, mas a maioria desses pulmonados aparentemente se reproduz primariamente por fecundação cruzada (GOMOT-DE-VAUFLEURY, 2001).

A ocorrência de autofecundação em Subulinidae é comum e foi assinalada por Marcus & Marcus (1968) em *Allopeas* (*Allopeas*) *clavulinus* (Potiez & Michaud, 1838), *Allopeas* (*Allopeas*) *mauritanus* (Pfeiffer, 1852) e *Allopeas* (*Leptopeas*) *mizius* (Marcus & Marcus, 1968) por Marcus & Marcus (1968) e Bessa & Araújo (1995b) em *Subulina octona*; por Oliveira *et al.* (1971) e Olzarri (1986) em *Allopeas gracilis* (Hutton, 1834); por Peake (1978) e Mead (1979) em *Rumina decollata* (Linnaeus, 1857).

Em estudos sobre espécies com longo tempo de vida, é possível examinar a contribuição das diferentes fases do ciclo de vida para o sucesso reprodutivo e sobrevivência (BROWN, 1988). *Allopeas gracilis* apresenta um longo tempo de vida, atingindo a maturidade cedo na vida. A reprodução é caracterizada pela realização de inúmeros eventos reprodutivos e não é limitada a uma estação reprodutiva, mas é contínua através de todo período do ano. Pode-se concluir, com base nessas características, que *A. gracilis* é uma espécie *K-estrategista*.

Em moluscos a conceituação de oviparidade e viviparidade são controversas (DUTRA, 1988). Essa classificação se baseia no local do desenvolvimento do embrião (dentro do duto reprodutivo ou não), na origem dos nutrientes e no meio de obtê-lo pelo embrião (MACKIE, 1978; TOMPA, 1979). Assim como *A. gracilis*, a maior parte dos gastrópodes é ovípara e os ovos são liberados nas fases iniciais do desenvolvimento embrionário.

A retenção dos ovos no útero parece ser vantajosa durante condições desfavoráveis de umidade do ambiente e permite que os filhotes sejam protegidos, no interior do molusco parental, sendo liberados quando as condições ambientais voltam a ser favoráveis. Um ovo internamente fertilizado pode ser provido com vitelo nutritivo, bem como com coberturas protetoras que asseguram maior proteção ao filhote (EGONMWAN, 2007). Entre os moluscos, o ovo com casca calcificada oferece proteção mecânica ao embrião, no ambiente externo. Após o nascimento a casca do ovo representa a primeira fonte alimentar de cálcio para o filhote (TOMPA, 1979).

O hábito de escavar a terra para realizar a deposição dos ovos e o processo de reposição da terra, ocultando os ovos, formando ninhos, verificado no presente estudo,

foi similar ao comportamento descrito por Leahy (1984) para o molusco terrestre, *Bradybaena similaris*. Segundo este autor, uma vez coberto o local, torna-se difícil a visualização do ninho externamente, não sendo observados indícios da presença dos ninhos. Em *B. similaris* o autor observou que os moluscos protegem os ovos com uma secreção mucosa deixada na área do ninho que pode ser confundida com marcas de muco deixadas na locomoção dos mesmos, o que não acontece com ninhos de *A. gracilis*. De qualquer forma, os ovos de *A. gracilis*, assim como os de *B. similaris* ficam livres do ataque de predadores.

Os resultados deste trabalho diferem dos resultados de Hyman (1967), que observou que indivíduos isolados de *Lymnaea columella* (Say, 1817) produziram maior número de ovos do que indivíduos mantidos pareados. Gomes *et al.* (1975), observaram que a média de ovos por massa ovígera de *L. columella* foi maior em indivíduos isolados quando comparados com indivíduos agrupados. Em outra espécie do gênero, *Lymnaea stagnalis apressa* (Say) indivíduos isolados depositaram em média 0,5 ovos/dia e indivíduos agrupados depositaram em média 0,3 ovos/dia (DUIVENBODEN *et al.*, 1985). *Biomphalaria tenagophila* (d'Orbigny, 1835) albina produziu uma média de 9,5 embriões/massa ovígera em condições de isolamento e quando foram colocadas em pares produziram uma média de 7,5 embriões/massa ovígera (FREITAS *et al.*, 1997). Segundo Milward-de-Andrade (1979), *Helisoma duryi* (Wetherby, 1879) produziu, respectivamente, quando isolados, em pares e em grupos de cinco indivíduos: 83; 44,8 e 21,8 desovas. O número de ovos por caramujo também foi maior nos indivíduos isolados (2093 ovos), quando comparados com indivíduos mantidos em pares (947,5 ovos) e grupos de cinco indivíduos (415,8 ovos).

No presente estudo, o fato de os moluscos mantidos pareados terem se reproduzido mais cedo do que os isolados pode ser explicado pelo fenômeno de facilitação social, no qual a presença de um coespecífico estimula a reprodução, possivelmente por estímulos químicos e comportamentais (BAUR & BAUR, 2000).

No presente trabalho, foi observada a diminuição do número de ovos produzidos por *A. gracilis*, com o tempo. Esse resultado difere daquele encontrado para outras espécies de subulinídeos que apresentam crescimento indeterminado. D'ávila & Bessa (2005b) e Carvalho *et al.* (2009) observaram que moluscos das espécies *Subulina octona* e *Leptinaria unilamellata* continuam a crescer após o alcance da maturidade sexual e o número de filhotes produzidos aumenta com a sucessão dos eventos

reprodutivos. Os autores explicam a maior produção de filhotes como sendo um reflexo do maior tamanho corporal dos moluscos, o que proporciona maior espaço no útero para abrigar um maior número de ovos, assim como maior quantidade de reservas energéticas destinadas à reprodução. Os resultados do presente trabalho mostram que *A. gracilis* exibe uma estratégia diferente das espécies supracitadas, apresentando crescimento indeterminado, com diminuição da produção de ovos nos eventos reprodutivos sucessivos. Entretanto, a baixa mortalidade observada e a realização de vários eventos reprodutivos com a produção de um número relativamente pequeno número de ovos indicam que *A. gracilis* é uma espécie k-estrategista, como *L. unilamellata* (CARVALHO *et al.*, 2009). A diminuição da produção de ovos pode ter ocorrido em função da depleção das reservas de espermatozoides. De acordo com as nossas observações sobre a morfologia do sistema reprodutor de *A. gracilis*, corroboradas pelo trabalho de Dundee (1986), essa espécie apresenta um complexo da espermateca (também chamado de vesícula seminal) bem desenvolvido. Essa estrutura destina-se ao armazenamento de alo e autoespermatozóides que podem se manter viáveis por períodos longos e utilizados para a fertilização de oócitos em diferentes eventos reprodutivos (BEESE & BAUR, 2006).

CONCLUSÕES

Os resultados obtidos nesse estudo evidenciam que os moluscos da espécie *A. gracilis* apresentam crescimento indeterminado, são ovíparos e realizam autofecundação.

Observou-se que os moluscos pareados, além de crescerem mais que os moluscos mantidos isolados, tornam-se maduros sexualmente antes desses.

4. Investimento reprodutivo e retenção de ovos de *Allopeas gracilis* (Hutton, 1834) (Mollusca, Subulinidae)

Os efeitos da temperatura sobre os aspectos da biologia dos moluscos terrestres relacionam-se ao equilíbrio hídrico desses animais. Dessa forma, as respostas fisiológicas e comportamentais dos moluscos a altas temperaturas estão vinculadas também ao fator umidade.

Alguns aspectos da biologia dos gastrópodes pulmonados são influenciados pela umidade, tais como a alimentação, o crescimento, o ritmo de batimento cardíaco, a locomoção, a espermatogênese, a produção e incubação dos ovos (HODASI, 1979, 1982; LEAHY, 1980; TUAN & SIMÕES, 1984; COOK, 2001; FURTADO, 2002). Os moluscos terrestres perdem água pelo tegumento e reidratam-se pela superfície da sola em contato com o substrato úmido (COOK, 2001). A perda de água sem reidratação posterior pode levar a uma alteração na osmolaridade da hemolinfa, com consequências sobre o controle do batimento cardíaco, da locomoção e da alimentação (COOK, 2001). Assim, moluscos submetidos à dessecação podem ter sua atividade reduzida e conseqüentemente um menor crescimento e produtividade (HODASI, 1979; 1982).

Várias espécies possuem estratégias comportamentais e fisiológicas, tais como o enterramento, a retração da massa cefalopodal no interior da concha e a estivação, as quais garantem a sobrevivência dos moluscos durante períodos desfavoráveis, com altas temperaturas e baixas umidades (ARAD, 1993; EMBERTON, 1994).

Dentre os fatores abióticos que influenciam a biologia de moluscos terrestres, a umidade destaca-se, visto que afeta aspectos fisiológicos, comportamentais e ecológicos desses animais (RAUT & PANIGRAHI, 1988; COOK, 2001; NEKOLA, 2003; FURTADO *et al.*, 2004; SULIKOWSKA-DROZD, 2005). Assim, este fator parece ser uma das mais importantes pressões seletivas que atuam sobre o grupo, haja vista os diversos mecanismos adaptativos desenvolvidos por esses animais para evitar as perdas de água (D'ÁVILA & BESSA, 2005). Quando os moluscos terrestres se movem, seus corpos são expostos à atmosfera e eles perdem água através do muco liberado durante a locomoção e por evaporação (COOK, 2001), o que explica a preferência destes animais por habitats úmidos para evitar a dessecação e facilitar a reidratação através do tegumento (THOMÉ & LOPES, 1973).

Condições favoráveis de umidade são fundamentais para o bom funcionamento de processos como a frequência cardíaca e espermatogênese, assim como o período de atividade, alimentação, deslocamento, produção de ovos e desenvolvimento embrionário (DIMITRIEVA, 1975; LEAHY, 1980, 1984; COOK, 2001; FURTADO *et al.*, 2004).

Segundo Vaufleury (2001), o desenvolvimento e a biologia reprodutiva dos gastrópodes terrestres são fortemente influenciados pelo ambiente onde vivem. Nos meses mais secos do ano os moluscos terrestres tendem a diminuir suas atividades biológicas e entrar em um processo de estivação. Nesse período ocorre um intenso consumo de reservas energéticas implicando em menores taxas de crescimento e reprodução. A maior parte dos gastrópodes terrestres são pulmonados Stylommatophora, provavelmente excedendo 30.000 espécies. Entre estes moluscos pode ser observada a oviparidade, com o desenvolvimento dos embriões no ambiente externo, após a ovipostura. Entretanto, como uma modificação deste processo, pode ocorrer a retenção dos ovos no oviduto por um período variável e tais ovos só são depositados no ambiente em um estágio avançado de desenvolvimento dos embriões. Em outros casos, os ovos são retidos até a eclosão dos filhotes no interior do organismo parental, que são liberados diretamente no ambiente, o que caracteriza a ovoviviparidade. Viviparidade verdadeira é observada em poucas espécies, cujos embriões apresentam uma estrutura sacular junto ao pé, o podocisto, com funções presumivelmente de nutrição e circulação (HELLER, 2001). Acredita-se que a retenção dos embriões no organismo parental, caracterizando a retenção de ovos ou a ovoviviparidade, ocorra em resposta a condições desfavoráveis do ambiente e aumente as chances de sobrevivência dos filhotes, que só são liberados quando as condições ambientais tornam-se novamente propícias.

O processo reprodutivo gera grande dispêndio energético para o animal, sendo essa energia perdida para o organismo, já que não há retorno do investimento em um filhote para o indivíduo parental (RICKFLES, 2004). Desse modo, para que o processo reprodutivo ocorra perfeitamente, grande parte das reservas acumuladas deve ser mobilizada ao desenvolvimento do trato reprodutivo, gametogênese, produção de ovos e filhotes (TOMPA, 1979, 1984; LOCHER & BAUR, 2002).

A alocação de recursos para o processo reprodutivo é um aspecto fundamental na história de vida de animais, com consequências ecológicas e evolutivas (STEARNS,

1992). Em animais hermafroditas, como os moluscos terrestres, isso se torna particularmente importante, pois alterações nas estratégias de alocação de energia podem ser empregadas para a maximização do sucesso reprodutivo (LOCHER & BAUR, 2002).

Desse modo, foram objetivos desse trabalho caracterizar o investimento reprodutivo de moluscos da espécie *Allopeas gracilis* em cada evento reprodutivo, a partir do alcance da maturidade sexual e verificar se, em condições desfavoráveis de umidade do solo, estes moluscos retêm os ovos no oviduto.

MATERIAL E MÉTODOS

4.1.1 Obtenção e manutenção dos moluscos

De diferentes criações matrizes, foram coletados indivíduos recém-eclodidos e posteriormente mantidos em caixas plásticas com 14 cm de diâmetro e 9 cm de altura, fechadas com tecido de algodão escaline e elástico para escritório, tendo como substrato três centímetros de terra vegetal, umedecida a intervalos de um dia, com 10 mililitros de água (despejada sobre o substrato) e alimentados com ração para pinto de corte enriquecida com carbonato de cálcio (na proporção de 3:1) (BESSA & ARAÚJO, 1995a, b).

4.1.2 Experimento I – Investimento Reprodutivo

Os moluscos recém-eclodidos foram separados em caixas formando dois grupos experimentais de trinta moluscos cada, um grupo com trinta moluscos mantidos isolados e um grupo com trinta moluscos pareados.

A intervalos de 15 dias os moluscos foram pesados em balança analítica de precisão até a idade de 45 dias de vida. A partir desta idade, os moluscos foram observados, sob microscópio estereoscópico, para verificar a presença de filhotes no oviduto visíveis por transparência da concha. Este foi o parâmetro utilizado para a constatação da maturidade sexual dos moluscos.

Após o alcance da maturidade sexual, os moluscos foram observados diariamente até a liberação dos filhotes. Sempre após o nascimento dos filhotes, os moluscos parentais e respectiva prole eram pesados para o cálculo do investimento reprodutivo. O investimento reprodutivo (IR) foi estimado dividindo-se o valor da massa de filhotes pela massa corporal dos moluscos parentais, multiplicando o valor final por cem para a obtenção de valores percentuais. O IR foi verificado em todos os eventos reprodutivos realizados durante o período de observação de 180 dias.

4.1.3 Experimento II – Caracterização do comportamento de retenção de ovos no oviduto

Os moluscos recém-eclodidos foram separados em caixas individuais formando dois grupos experimentais de trinta moluscos cada e observados até a detecção da presença de filhotes no oviduto e constatação da maturidade sexual. Os moluscos dos dois grupos experimentais foram mantidos em condições naturais de luz, temperatura e umidade relativa do ar. Na primeira fase do experimento, um grupo foi mantido em condições favoráveis de umidade do substrato (grupo controle), o qual foi umedecido a intervalos de dois dias, enquanto o outro foi mantido em condições de dessecação (grupo tratado), uma vez que o substrato não foi mais umedecido a partir da constatação da maturidade sexual dos indivíduos. Foi verificada a frequência de liberação de filhotes pelos moluscos de ambos os grupos e estes filhotes foram quantificados. As observações foram conduzidas durante 40 dias. Após este período, os substratos das caixas do grupo tratado foram novamente umedecidos a intervalos de dois dias, por mais 20 dias, constituindo a segunda fase do experimento. A frequência de liberação de filhotes e o número de filhotes liberados foram verificados.

Foram realizadas observações sobre o comportamento dos moluscos durante a liberação de filhotes, através do método de amostragem “ad libitum” proposto por ALTMANN (1974).

Ao final do experimento I, os dados referentes ao número de filhotes liberados pelos moluscos dos dois grupos experimentais, nas duas fases do experimento, foram comparados entre si pelo teste de análise de variância (ANOVA – teste t, $p < 0,05$) e no experimento II, os dados referentes ao número de filhotes liberados na seca e após a reidratação, foram comparados entre si pelo teste Kruskal-Wallis.

RESULTADOS

4.2.1 Experimento I - Investimento Reprodutivo

No 56º dia de vida, os moluscos dos dois grupos apresentaram os primeiros ovos no oviduto. A partir dessa data até o término do experimento (180º dia) foi calculado o investimento reprodutivo (IR) de cada molusco em cada evento reprodutivo.

Nos indivíduos isolados, o investimento reprodutivo aumentou nos três primeiros eventos reprodutivos, no quarto evento o diminuiu, no quinto diminuiu novamente, no sexto aumentou e no sétimo voltou a diminuir. Nos indivíduos pareados, o investimento reprodutivo oscilou atingindo o valor máximo no quinto evento reprodutivo e mínimo no segundo evento.

Tanto os indivíduos isolados quanto pareados produziram filhotes com massa corporal entre 0,002-0,004g. Não foram detectadas diferenças significativas entre as médias de massa corporal dos filhotes recém-eclodidos de indivíduos isolados e pareados.

De acordo com o teste estatístico teste t, na idade de 120 dias, os moluscos mantidos isolados tiveram um investimento reprodutivo significativamente maior do que os moluscos pareados ($p = 0,0067$, $p = 0,0134$), nas idades de 150 dias ($p = 0,0248$, $p = 0,0496$) e 165 dias ($p = 0,0107$, $p = 0,0215$) foram os moluscos mantidos pareados que apresentaram um maior investimento reprodutivo. Já na idade de 180 dias não houve diferença significativa entre os investimentos reprodutivos dos dois grupos (Gráfico 6).

O tempo para o aparecimento de filhotes no terrário não diferiu entre os moluscos mantidos pareados e os mantidos isolados ($H = 0,9208$, $p = 0,3373$).

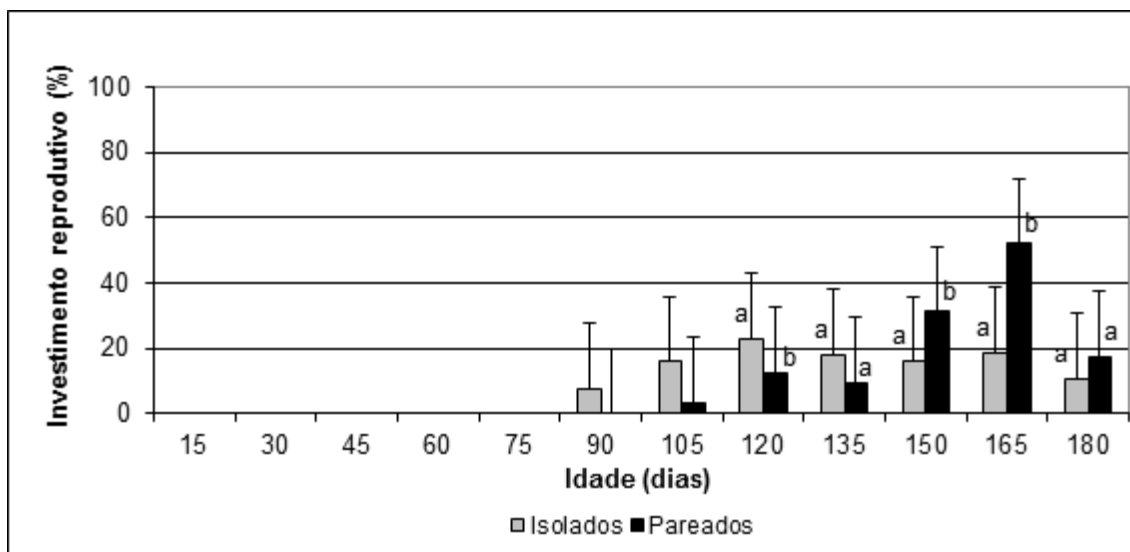


Gráfico 6: Investimento reprodutivo, indicado em porcentagem, em relação à idade (dias).

* Médias seguidas de letras desiguais diferem significativamente de acordo com o teste t ($p < 0,05$).

4.2.2 Experimento II – Caracterização do comportamento de retenção de ovos no oviduto

Com relação ao experimento em que foi verificada a retenção de ovos no oviduto em condições desfavoráveis, observou-se que *A. gracilis* é capaz de estar sem apresentar produção de epifragma e que, logo após alguns dias mantidos em condições desfavoráveis de umidade os moluscos começam a enterrar-se no substrato.

No 50° dia de vida todos os moluscos apresentavam ovos no oviduto, fato verificado pela observação de tais ovos por transparência da concha. No 88° dia de vida, houve o primeiro aparecimento de ovos no terrário tanto para o grupo controle quanto para o grupo tratado. A partir do 93° dia apenas os indivíduos pertencentes ao controle apresentaram filhotes, sendo que no total o grupo controle obteve 12 filhotes e o grupo tratado não apresentou filhotes até o dia em que os terrários foram novamente umedecidos (107° dia). No 115° dia, o grupo tratado se reproduziu sendo que 6 moluscos apresentaram filhotes no terrário. Depois de umedecer os terrários até o término do experimento, o grupo controle obteve 316 filhotes e o grupo tratado apresentou 63 filhotes. Ao final do experimento (122° dia), os moluscos do grupo controle apresentaram no total 328 filhotes, enquanto os do grupo tratado obtiveram 63 filhotes.

O número de filhotes durante os 40 dias de dessecação não foi significativamente diferente para ambos os grupos ($H = 1,3425$; $p = 0,2466$), mas no período acompanhado após a reidratação, o grupo controle apresentou significativamente mais filhotes que o grupo tratado ($H = 22,0138$; $p = 0$) (Gráfico 7). Os resultados demonstraram que a redução da umidade do substrato influenciou negativamente a fecundidade dos moluscos.

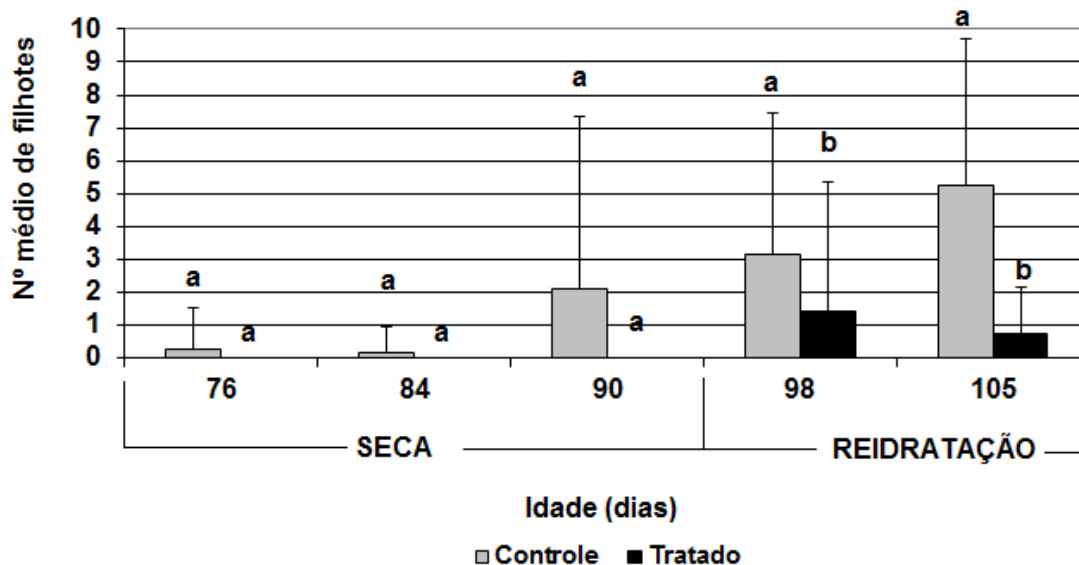


Gráfico 7: Número médio de filhotes dos grupos “controle” e “tratado” em relação ao período em que foram mantidos dessecados e após a reidratação ao longo de todo o período do experimento.

* Médias seguidas de letras desiguais diferem significativamente de acordo com o teste de Kruskal-Wallis ($p < 0,05$).

DISCUSSÃO

Para *Allopeas gracilis* registrou-se menor fecundidade no primeiro ciclo reprodutivo havendo, desse modo, menor investimento energético nesse período, mas que geraria um dispêndio energético e conseqüente redução das reservas.

O enterramento no substrato constitui uma resposta comportamental exibida por diversas espécies de moluscos pulmonados, durante condições desfavoráveis de temperatura e umidade (HYMAN, 1967; DIMITRIEVA, 1975). Esse comportamento, muito frequente em *Subulina octona*, mesmo em condições favoráveis (DUTRA, 1988; D'ÁVILA, 2003), diminui o risco de dessecação, já que o substrato fornece a umidade necessária à sobrevivência dos moluscos e pode funcionar como uma barreira física à evaporação da água corporal (COMBRINCK & VAN EEDEN, 1975).

A influência da umidade sobre o crescimento dos moluscos pulmonados terrestres foi confirmada por D'Ávila & Bessa (2005b) com *Subulina octona*. Entretanto, de acordo com Hyman (1967), dentre os fatores abióticos, aquele que exerce maior influência sobre a taxa de crescimento dos moluscos pulmonados é a temperatura.

Houve grande influência da umidade do substrato sobre a fecundidade de *A. gracilis*. Assim como o observado, a produção de ovos tende a ser menor em condições desfavoráveis de umidade do substrato. Quando submetidos à dessecação, moluscos tendem a cessar sua atividade e iniciam o processo de estivação. Esse processo se caracteriza por uma intensa redução das taxas metabólicas e consumo contínuo das reservas energéticas acumuladas no organismo. A redução dessas reservas energéticas implica diretamente em menores taxas de crescimento e fecundidade (STOREY, 2002).

A redução da umidade do substrato também pode influenciar a atividade reprodutiva dos moluscos por afetar a produção de células germinativas. Em *Bradybaena similares* (Férussac 1821), a produção de células germinativas foi afetada por condições de baixa umidade relativa do ar (FURTADO *et al.*, 2004). Nessa espécie, foi também verificado maior fecundidade nos períodos de maiores índices pluviométricos e, conseqüentemente, maiores índices de umidade relativa do ar e no solo (LEAHY, 1984).

Segundo Dias *et al.* (2007), a umidade do substrato influenciou a resistência à dessecação de *S. octona* e conseqüentemente a sobrevivência dos indivíduos. Esses autores verificaram que, em substrato úmido e temperatura elevada, indivíduos desta

espécie apresentaram menor retração da massa cefalopodal no interior da concha e maior sobrevivência do que aqueles indivíduos mantidos em igual condição de temperatura e substrato seco.

Algumas espécies de gastrópodes terrestres podem apresentar grande resistência a condições adversas de umidade. A espécie *B. similares* sobrevive por um período de 24 dias submetidos ao jejum e a dessecação, e retornam a atividade normal logo que recolocados em ambientes úmidos e com alimento (LEAHY, 1980). A resistência à dessecação também pode ser diferenciada entre moluscos terrestres.

CONCLUSÕES

Os resultados do presente estudo mostraram que moluscos mantidos isolados e moluscos mantidos pareados produziram filhotes de peso significativamente iguais, indicando que foi a quantidade de filhotes produzidos que caracterizou um investimento reprodutivo maior ou menor.

A umidade influencia negativamente a fecundidade dos moluscos da espécie *A. gracilis*, e em condições desfavoráveis estes moluscos retêm os ovos no oviduto.

5. Comportamento agregativo em *Allopeas gracilis*

Gastrópodes aquáticos e terrestres apresentam comportamento agregativo (CHASE *et al.*, 1980; COOK, 1992; KLEEWEIFN, 1999; ANSELL, 2000, 2001; FRATINI *et al.*, 2001; KOBAC, 2001; MARTELL *et al.*, 2002; MORTON *et al.*, 2002). Temporariamente, os moluscos podem se agregar para a reprodução, durante períodos com maior risco de dessecação, apresentar permanentemente uma distribuição agregada em uma área restrita e para alimentação (KLEEWEIFN, 1999; ANSELL, 2000, 2001; FRATINI *et al.*, 2001; KOBAC, 2001; MARTELL *et al.*, 2002; MORTON *et al.*, 2002). A alimentação agregada pode fornecer aos gastrópodes benefícios tanto competitivos quanto metabólicos (ANSELL, 2001).

O comportamento agregativo (DUNDEE *et al.*, 1975) é uma das estratégias que permitem a sobrevivência e o sucesso reprodutivo desses organismos, sob condições desfavoráveis de umidade. A umidade influencia aspectos do ciclo de vida dos moluscos pulmonados, tais como a alimentação, o ritmo de batimento cardíaco, a locomoção, o crescimento, a produtividade, a espermatogênese, a produção e incubação dos ovos (HODASI, 1979, 1982; LEAHY, 1980; TUAN & SIMÕES, 1984; COOK, 2001; FURTADO *et al.*, 2002). De uma forma geral, os gastrópodes pulmonados apresentam um grande poder de resistência e adaptação a períodos de condições adversas (PIERI & JURBERG, 1981).

Alguns fatores favorecem a agregação tais como: características do ambiente (diferenças no microclima, heterogeneidade do habitat e distribuição em manchas de recursos) e fatores relacionados à reprodução e à sobrevivência dos moluscos, como a probabilidade de encontrar um parceiro sexual e o risco de dessecação (KLEEWEIFN, 1999; COOK, 1992).

O comportamento agregativo pode ser estimulado pelo contato físico entre indivíduos (KOBAC, 2001) ou por fatores químicos (ANSELL, 2000, 2001; CHEVALIER *et al.*, 2000; FRATINI *et al.*, 2001; MORTON *et al.*, 2002). Por meio de observações a campo e de experimentação em laboratório estudos têm encontrado evidências de que compostos químicos influenciam sobre o comportamento agregativo de moluscos gastrópodes (COOK, 1992; ANSELL, 2000; CHEVALIER *et al.*, 2000; FRATINI *et al.*, 2001; VIANEY-LIAUD & DUSSART, 2002).

O objetivos deste trabalho foram: ¹verificar a existência de comportamento agregativo e ²obter evidências da medição química na espécie *Allopeas gracilis* (Hutton, 1834) (Subulinidae).

MATERIAL E MÉTODOS

5.1.1 Local dos experimentos e condições experimentais

Os experimentos foram realizados no Laboratório Avançado de Zoologia (LAZ) do Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas – Comportamento e Biologia Animal da Universidade Federal de Juiz de Fora. Os experimentos foram realizados à temperatura ambiente e sob condições de luz natural.

5.1.2 Obtenção e manutenção dos moluscos

Os 150 moluscos adultos foram obtidos de diferentes criações matrizes presentes no mesmo laboratório. Os moluscos foram distribuídos em 15 caixas plásticas (10 indivíduos por caixa) com 14 cm de diâmetro e 9 cm de altura, fechadas com tecido de algodão escaline e elástico para escritório, tendo como substrato três centímetros de terra vegetal, umedecida a intervalos de dois dias, com 10 mL de água (colocada sobre o substrato). Em cada caixa foram colocados quatro discos plásticos (4 cm de diâmetro e 1 cm de altura) identificados (discos A, B, C, D), em posição equidistante, os quais serviram de abrigos para os animais.

5.1.3 Experimento I

Foram colocados 10 animais no centro de cada caixa. Após 24, 48, 72, 96, 120 e 168 horas foram observados o número de agregados formados, a posição dos agregados (sob qual disco ou entre os discos), o número de indivíduos por agregado e o número de indivíduos isolados. Quando mais de um agregado era formado em um mesmo intervalo de tempo e em uma mesma caixa, aquele com o maior número de indivíduos foi chamado de agregado 1, o segundo de agregado 2, e o terceiro, com número menor de indivíduos, agregado 3.

5.1.4 Experimento II

Os indivíduos foram transferidos para outras caixas, contendo terra vegetal, três novos discos e o disco que continha o maior agregado após as 168 horas do experimento I (denominado disco condicionado). Foi verificado, após 24 e 48 horas, o número de indivíduos sob o disco condicionado.

RESULTADOS

Assim como outras espécies da família Subulinidae, *Allopeas gracilis* apresenta comportamento agregativo.



Fotografia 8: Comportamento agregativo em *Allopeas gracilis*: (a) agregado com cinco indivíduos; formado sob o disco A, após 120 horas de observação; (b) discos usados como abrigo, indivíduos agregados entre os discos C e D.

Em todas as caixas utilizadas e em todos os intervalos de tempo ao longo do experimento I e do experimento II houve a formação de agregados (Fotografia 8).

Houve um aumento significativo do número de indivíduos por agregado ($p = 0,0004$, $F = 5,4579$) e uma diminuição do número de indivíduos isolados ($p = 0,0003$; $F = 5,5621$) ao final do experimento I (ANOVA, $p < 0,005$) (Tabela II).

Tabela II. Número mínimo, máximo e médio de agregados, indivíduos por agregado e indivíduos isolados, da espécie *Allopeas gracilis*, observados durante 168 horas.

Tempo (horas)	Número de agregados			Número de indivíduos por agregado									Número de indivíduos isolados		
				Agregado 1			Agregado 2			Agregado 3					
	Mín	Máx	Média ± desvio padrão	Mín	Máx	Média ± desvio padrão	Mín	Máx	Média ± desvio padrão	Mín	Máx	Média ± desvio padrão	Mín	Máx	Média ± desvio padrão
24	0	2	0,84 ± 1,00	0	5	1,68 ± 2,28	0	3	0,73 ± 1,09	0	0	0	3	10	2,32 ± 7,13
48	0	3	0,83 ± 1,13	0	8	2,39 ± 3,00	0	3	0,66 ± 1,17	0	2	0,13 ± 0,51	2	10	2,73 ± 6,20
72	0	2	0,59 ± 1,06	0	8	2,31 ± 3,33	0	2	0,82 ± 0,40	0	0	0	2	10	2,34 ± 6,26
96	1	3	0,83 ± 1,86	2	5	0,89 ± 3,33	0	3	1,24 ± 1,40	0	2	0,53 ± 0,91	1	7	2,18 ± 4,73
120	1	3	1,6 ± 0,82	2	5	2,93 ± 1,16	0	4	1,00 ± 1,36	0	2	0,4 ± 0,82	0	8	5,66 ± 2,89
168	1	3	0,83 ± 2,13	2	7	1,53 ± 3,93	0	3	1,11 ± 1,66	0	2	0,8 ± 1,01	1	7	1,80 ± 3,60

Nas caixas 5, 8 e 15 os discos sob os quais se formaram agregados com maior número de indivíduos nas primeiras 24 horas, continuaram abrigando agregados até o fim do experimento existindo tendência ao aumento do número de indivíduos sob estes discos. O mesmo padrão foi observado na caixa 2 após 48 horas de experimento, na caixa 10 após 72 horas e nas caixas 3, 6 e 13 após 96 horas de experimento. Nas caixas 1, 4, 7, 11 e 14 os maiores agregados foram observados sob diferentes discos ao longo do experimento, não sendo evidenciada preferência por um disco particular. Nas caixas 9 e 12, os discos sob os quais se formaram os maiores agregados nas primeiras 24 horas continuou abrigando os maiores números de indivíduos até as 120 e 96 horas de experimento, respectivamente. Após esses períodos, os maiores agregados foram deslocados para outro disco (Tabela III).

No experimento II, após 24 horas, seis das 15 caixas apresentavam agregados sob o disco condicionado, e após 48 horas, sete caixas, sendo estes os agregados com maior número de indivíduos (Tabela IV).

Tabela III. Número de indivíduos da espécie *Allopeas gracilis*, localizados sob os discos A, B, C e D, entre os discos (A e B, B e C, C e D, D e A) e no centro da caixa, durante 168 horas de observação.

	A	A e B	B	B e C	C	C e D	D	D e A	centro		A	A e B	B	B e C	C	C e D	D	D e A	centro
Caixa 1										Caixa 9									
24 h	-	-	2	-	5	1	2	-	-	24 h	-	-	-	3	6	1	-	-	-
48 h	2	-	1	1	2	1	2	-	1	48 h	-	-	-	4	3	1	-	-	2
72 h	-	1	4	-	2	1	1	2	-	72 h	-	-	1	-	8	-	-	-	1
96 h	-	1	1	3	2	1	1	1	-	96 h	1	-	-	-	6	2	-	-	1
120 h	2	-	-	3	1	2	1	1	-	120 h	3	-	-	-	6	-	1	-	-
168 h	1	1	-	-	5	-	2	-	1	168 h	-	-	7	3	-	-	-	-	-
Caixa 2										Caixa 10									
24 h	1	-	1	1	-	4	2	-	1	24 h	-	-	-	-	3	1	6	-	-
48 h	1	1	4	-	-	-	3	-	1	48 h	-	-	-	-	2	6	2	-	-
72 h	1	1	5	1	-	-	1	1	-	72 h	3	-	-	-	-	2	5	-	-
96 h	1	1	4	1	-	-	2	-	1	96 h	2	-	-	1	4	-	3	-	-
120 h	-	1	3	1	-	2	1	-	2	120 h	-	-	1	1	1	1	6	-	-
168 h	1	1	5	1	-	-	-	1	1	168 h	-	-	-	1	2	6	1	-	-
Caixa 3										Caixa 11									
24 h	2	-	2	-	-	-	2	-	4	24 h	1	-	2	1	-	1	5	-	-
48 h	1	2	3	-	-	-	3	-	1	48 h	2	1	3	-	-	2	1	-	1
72 h	3	-	5	-	-	-	2	-	-	72 h	1	-	1	2	2	1	1	-	2
96 h	2	3	3	-	-	1	-	-	1	96 h	3	1	1	-	1	2	2	-	-
120 h	5	-	4	-	-	-	1	-	-	120 h	-	1	3	-	2	3	-	1	-
168 h	2	-	8	-	-	-	-	-	-	168 h	2	-	1	1	2	-	4	-	-
Caixa 4										Caixa 12									
24 h	2	-	3	-	-	1	3	-	1	24 h	2	-	3	-	-	-	4	-	1
48 h	-	5	2	-	1	-	1	-	1	48 h	2	-	4	-	-	-	4	-	-
72 h	5	2	1	-	-	-	1	-	1	72 h	1	-	4	-	-	1	4	-	-
96 h	-	5	3	-	-	1	-	-	1	96 h	3	-	4	-	-	-	3	-	-
120 h	2	6	1	-	-	1	-	-	-	120 h	2	-	4	-	-	1	3	-	-
168 h	3	1	4	-	-	-	2	-	-	168 h	2	-	4	-	-	-	3	1	-
Caixa 5										Caixa 13									
24 h	5	1	1	1	-	-	-	2	-	24 h	-	5	2	1	-	-	2	-	-
48 h	6	-	2	1	-	-	-	1	-	48 h	-	2	2	3	2	-	1	-	-
72 h	6	-	2	1	-	-	-	1	-	72 h	-	3	3	-	1	-	2	1	-
96 h	5	-	2	1	-	-	-	1	1	96 h	2	3	5	-	-	-	-	-	-
120 h	7	-	1	1	-	-	-	1	-	120 h	-	2	4	1	1	-	2	-	-
168 h	7	2	-	1	-	-	-	-	-	168 h	-	1	5	-	3	-	1	-	-
Caixa 6										Caixa 14									
24 h	-	-	-	-	2	2	2	1	3	24 h	2	-	4	-	2	-	2	-	-
48 h	1	-	3	-	2	2	1	-	1	48 h	6	-	-	1	2	-	1	-	-
72 h	1	2	2	1	1	-	1	-	2	72 h	4	1	2	-	2	-	1	-	-
96 h	3	-	2	-	2	-	1	-	2	96 h	4	-	4	-	1	-	1	-	-
120 h	-	-	2	-	5	-	3	-	-	120 h	2	-	4	-	2	-	2	-	-
168 h	3	3	3	-	-	-	1	-	-	168 h	5	-	2	-	2	-	1	-	-
Caixa 7										Caixa 15									
24 h	1	-	1	-	2	-	4	1	1	24 h	-	-	2	-	-	-	8	-	-
48 h	2	-	1	-	2	1	2	1	1	48 h	-	3	2	1	-	-	4	-	-
72 h	-	-	-	1	2	3	3	1	-	72 h	-	1	2	-	-	-	7	-	-
96 h	-	-	3	-	2	1	-	3	1	96 h	-	1	2	-	-	-	7	-	-
120 h	4	-	2	-	-	-	4	-	-	120 h	-	-	1	-	-	-	9	-	-
168 h	-	-	-	1	3	-	5	1	-	168 h	-	1	2	-	-	-	7	-	-
Caixa 8																			
24 h	7	-	-	-	-	1	-	-	2										
48 h	8	-	-	-	1	-	1	-	-										
72 h	8	-	-	-	-	-	-	-	2										
96 h	3	-	-	-	-	-	2	4	1										
120 h	6	-	-	-	-	-	3	-	1										
168 h	7	1	-	-	1	-	-	-	1										

Caixa 1	2	1	-	-	2*	3	1	1	-
Caixa 2	3	-	1*	-	1	2	3	-	-
Caixa 3	2	-	3*	1	2	-	1	1	-
Caixa 4	-	2	-	-	3	-	3	2	-
Caixa 5	5*	1	2	1	-	-	-	1	-
Caixa 6	2	-	2	-	2	-	4	-	-
Caixa 7	-	-	2	2	1	-	5	-	-
Caixa 8	4*	2	-	-	-	-	1	-	3
Caixa 9	1	1	2*	-	1	-	3	-	2
Caixa 10	1	-	1	1	1	1	4*	1	-
Caixa 11	-	2	-	2	2	-	1*	-	3
Caixa 12	5	-	1*	-	4	-	-	-	-
Caixa 13	-	4	-	-	3	-	2	-	1
Caixa 14	1*	-	1	-	5	-	1	-	2
Caixa 15	2	-	3	1	1	-	3*	-	-

*número de indivíduos agregados sob o disco condicionado

DISCUSSÃO

Moluscos terrestres possuem a superfície externa do corpo provida de células neurosensoriais. Essas células são muito abundantes ao longo das margens do pé e na região anterior do corpo, incluindo os tentáculos e as pregas orais (HYMAN, 1967; CHEVALIER *et al.*, 2000), o que faz com que os moluscos terrestres tenham uma quimiorrecepção bem desenvolvida.

Entre os gastrópodes terrestres, a quimiorrecepção está associada à percepção do ambiente, à comunicação entre indivíduos de uma mesma espécie, aos processos de corte e cópula (COOK, 1992; VIANEY-LIAUD & DUSSART, 2002), à escolha e encontro de alimentos (STEPHENSON, 1979; IGLESIAS & CASTILLEJO, 1999; CHEVALIER *et al.*, 2000) e ao comportamento agregativo (DUNDEE *et al.*, 1975).

O comportamento gregário de *A. gracilis* é semelhante ao observado por Dundee *et al.* (1975) em lesmas da família Veronicellidae, como *Veronicella ameghini* (Gambeta) e *Veronicella floridana* (Leidy). Daguzan & Verly (1989) afirmaram que vários gastrópodes possuem tendência a se agruparem por diversos fatores. Tanto Dundee *et al.* (1975), Chase & Boulanger (1978) e Daguzan & Verly (1989) sugeriram a existência de uma substância lipídica, que serve como feromônio de agregação, produzido pela glândula pedial, o qual seria o fator de agregação nos moluscos gastrópodes. Para Chase (1980) a base sensorial do comportamento gregário é olfativa.

Os gastrópodes pulmonados são capazes de reconhecer compostos químicos não voláteis e voláteis por dois mecanismos distintos: a percepção gustativa e olfativa, respectivamente (STEPHENSON, 1979; IGLESIAS & CASTILLEJO, 1999; CHEVALIER *et al.*, 2000). Stephenson (1979), observou que os tentáculos de *Deroceras reticulatum* provavelmente atuam na detecção de compostos químicos voláteis e não-voláteis. Townsend (1974) afirmou que indivíduos da espécie *Biomphalaria glabrata* (Say) são capazes de seguir suas próprias trilhas de muco e também as estabelecidas por outros indivíduos da mesma espécie. Skingsley *et al.* (2000) descreveram diferenças na composição do muco que parecem ser específicos para cada espécie.

O presente estudo sugere a existência de um estímulo à agregação nos locais com maior número de indivíduos. A agregação pode representar uma estratégia para a conservação da água corporal para os moluscos terrestres. Os agregados usualmente

envolvem muito contato entre os indivíduos, diminuindo a área de superfície corporal exposta e sujeita perda de água pelo tegumento (DUNDEE *et al.*, 1975). Em *Deroceras reticulatum* (Müller) (Limacidae) e *Arion intermedius* (Normand, 1852) (Arionidae) a agregação relaciona-se à umidade do solo (BOHAN *et al.*, 2000).

Para a espécie *Achatina fulica* (Bowdich, 1822) observou-se que o grau de agregação está relacionado com a idade dos animais, com a sua relação genética e com a hora do dia. Moluscos eclodidos recentemente agregam menos do que animais mais velhos. A agregação é maior quando a população amostral consiste em animais eclodidos de uma mesma ninhada do que quando ela é derivada de ninhadas diferentes. A agregação é maior à noite do que durante as horas diurnas (CHASE, 1908).

Provavelmente, o comportamento agregativo favorece o encontro de parceiros para o acasalamento. Talvez, os moluscos se agreguem apenas durante o período reprodutivo, atraídos pelos seus coespecíficos por meio da liberação de feromônios. Também, é provável que durante o processo de corte e cópula o reconhecimento químico de indivíduos coespecíficos seja importante em espécies de moluscos terrestres. Adamo & Chase (1988) e Reise (1995) observaram o início de um reconhecimento, que antecede a cópula em *Helix aspersa* Müller (Helicidae) e *Deroceras rodnae* Grossu & Lupo, 1965 e *D. praecox* Wiktor, 1966 (Agriolimacidae), respectivamente. Esse comportamento pré-cópula envolvia, segundo Reise (1995), uma “pesquisa mútua com os tentáculos”. Adamo & Chase (1988) também observaram que os moluscos se tocavam com os tentáculos e lábios.

O comportamento agregativo foi observado em outras espécies de moluscos terrestres como *Veronicella ameghini* (Gambetta) e *Veronicella floridana* (Leidy) (DUNDEE *et al.* 1975), *Leptinaria unilamellata* (ALMEIDA & BESSA, 2001) e em *Subulina octona* (D’ÁVILA *et al.*, 2006). Esse comportamento gregário também é importante para criar um microclima úmido dentro do grupo, resultando em condições fisiológicas mais adequadas quando o ambiente se torna mais seco.

CONCLUSÕES

Os resultados desse estudo evidenciam o comportamento agregativo em *A. gracilis*. Tal comportamento aliado à capacidade de realizar autofecundação parece ser uma estratégia para viabilizar a reprodução em animais com capacidade de deslocamento limitada, tais como os moluscos terrestres.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A espécie *A. gracilis* é ovípara e é capaz de realizar autofecundação.

O crescimento indeterminado, com o declínio progressivo do aumento do comprimento da concha, após a maturidade é a estratégia exibida por essa espécie.

A espécie mostrou ser capaz de alterar a forma de alocação de recursos entre os parâmetros de crescimento, reprodução de acordo com as condições na qual está submetida. Tal capacidade indica a possível capacidade de adaptação a condições adversas no ambiente natural.

Sob condições experimentais a umidade influenciou negativamente a fecundidade dos moluscos da espécie *A. gracilis*.

Os resultados desse estudo evidenciaram que indivíduos da espécie *A. gracilis* apresentam comportamento agregativo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMO, S. A. & CHASE, R. 1988. Courtship and copulation in the terrestrial snail *Helix aspersa*. **Canadian Journal of Zoology**, Toronto, **66**: 1446-1453.
- ALMEIDA, M.N. & E.C.A. BESSA. 2001a. Estudo do crescimento e da reprodução de *Leptinaria unilamellata* (D'Orbigny) (Mollusca, Subulinidae) em laboratório. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, **18** (4): 1107-1113.
- ALMEIDA, M.N. & E.C.A. BESSA. 2001b. Estudo do crescimento e da reprodução de *Bradybaena similaris* (Mollusca, Xanthonychidae) em laboratório. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, **18** (4): 1115-1122.
- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behaviour: Sampling methods. **Behaviour** **49** (3-4): 1115-1122.
- AMATO, S. B. & V. L. M. ROSA. 1982. Observações sobre a biologia de *Lymnaea (Pseudosussinea) columella* Say. Número médio de ovos por massa ovígera relacionado ao tamanho do caramujo. **Ciência e Cultura**, São Paulo, **34** (12): 1640-1642.
- ANSELL, A. D. 2000. Drilling and nondrilling predation in gastropod aggregations in the intertidal zone of a New Zealand harbour. **Journal of Molluscan Studies**, Londres, **66**: 419-422.
- ANSELL, A. D. 2001. Dynamics of aggregation of a gastropod predator/scavenger on a New Zealand harbour beach. **Journal of Molluscan Studies**, Londres, **67**: 329-341.
- ANTKOWIAK, T. & R. CHASE. 2003. Sensory innervation of the ovotestis in the snail *Helix aspersa*. **Journal of Experimental Biology**, **206**: 3913-3921.
- ARAD, Z. 1993. Water relations and resistance to desiccation in three Israeli desert land snails, *Eremina desertorum*, *Euchondrus desertorum* and *Euchondrus albulus*. **Journal of Arid Environments**, **24**: 387- 395.
- BAUR, B. & A. BAUR. 2000. Social facilitation affects longevity and lifetime reproductive success in a self-fertilizing land snail. **Oikos** **88** (3): 612-620.
- BAUR, B. 2007. Reproductive biology and mating conflict in the simultaneously hermaphroditic land snail *Arianta arbustorum*. **American Malacological Bulletin** **23**: 157-172.
- BEESE, K. & Baur, B. 2006. Expandable spermatheca influences sperm storage in the simultaneously hermaphroditic snail *Arianta arbustorum*. **Invertebrate Reproduction and Development** **49**: 93-101.
- BEESE, K., Armbruster G.F.J, Beier, K. & Baur, B. 2008. Evolution of female sperm-storage organs in the Carrefour of stylommatophoran gastropods. **Journal of Zoological Systematics Evolutionary Research** **47** (1): 49-60.
- BESSA, E.C.A. & J.L.B. ARAÚJO. 1995a. Oviposição, tamanho de ovos e medida do comprimento da concha em diferentes fases do desenvolvimento de *Subulina octona* (Brugüière) (Pulmonata, Subulinidae) em condições de laboratório. **Revista Brasileira de Zoologia** **12** (3): 647-654.

- BESSA, E.C.A. & J.L.B. ARAÚJO. 1995b. Ocorrência de autofecundação em *Subulina octona* (Brugüière) (Pulmonata, Subulinidae) em condições de laboratório. **Revista Brasileira de Zoologia** **12** (3): 719-723.
- BIELER, R. & J. SLAPCINSKY. 2000. A case study for the development of an Island fauna: recent terrestrial mollusks of Bermuda. **Nemouria** **44**: 2-99.
- BOFFI, A.V. 1979. **Moluscos brasileiros de interesse médico e econômico**. FAPESP. Editora Hucitec, 182 pp.
- BOHAN, D.A., D.M. GLEN, C.W. WILTSHIRE & L. HUGHES. 2000. Parametric intensity and the spatial arrangement of the terrestrial herbivores *Deroceras reticulatum* and *Arion intermedius*. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, **69**: 1031-1046.
- BROWN, D. 1988. Components of lifetime reproductive success. p. 439-453. In: T.H. CLUTTONBROCK (Ed.) **Reproductive success**. Chicago, Chicago University Press, +538p.
- CAMERON, R.A.D. 2002. The land molluscs of North Ronaldsay, Orkney: human intervention and island faunal diversity. **Journal of Conchology** **37** (5): 445-453.
- CARVALHO, C. M.; SILVA, J. P.; MENDONÇA, F. L. C.; BESSA, E. C. A. & D'ÁVILA, S. 2009. Life history strategy of *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835) (Mollusca, Pulmonata, Subulinidae). **Invertebrate Reproduction & Development** **53**, Issue 4.
- CHASE, R. & BOULANGER, C. M. 1978. **Behavioural Biology**, **23**: 107-111.
- CHASE, R.; R. P. CROLL & L. L. ZEICHNER. 1980. Aggregation in snails, *Achatina fulica*. **Behavioral and Neural Biology**, New York, **30**: 218-230.
- CHEVALIER, L.; C. DESBOQUOIS; J. PAPNEAU & M. CHARRIER. 2000. Influence of the quinolizidine alkaloid content of *Lupinus albus* (Fabaceae) on the feeding choice of *Helix aspersa* (Gastropoda: Pulmonata). **Journal of Molluscan Studies**, Londres, **66**: 61-68.
- CHRISTENSEN, C.C. & P.V. KIRCH. 1986. Nonmarine mollusks and ecological change at Barbers Point, O'ahu, Hawai. **Bishop Museum Occasional Papers** **26**: 52-80.
- CICON, M. 1999. Growth after maturity as a suboptimal strategy. **Acta Oecologica**, Paris, **20** (1): 25-18.5
- COOK, A. 1992. The function of trail following in the pulmonate slug *Limax pseudoflavus*. **Animal Behaviour**, Nedlands, **43**: 813-821.
- COOK, A. 2001. Behavioral ecology, p. 447-488. In: G.M. BARKER (Ed.). **The biology of terrestrial mollusks**. New Zeland, CABI Publishing, 558p.
- COWIE, R.H. 1998. Patterns of introduction of non-indigenous non-marine snails and slugs in the Hawaiian Islands. **Biodiversity and Conservation** **7**: 349-368.
- DAGUZAN, J. & Verly, D. 1989. Etude experimentale de l'effet de la densite sur la reproduction de l'escargot petit-gris (*Helix aspersa* Müller). **Hatitotis** **19**: 105-1 15.

- DAJOZ, R. **Ecologia geral**. 4. ed. Petrópolis: Vozes, 1983.
- DAN, N. A. & BAILEY, S. E. R. 1982. **Journal of Molluscan Studies** **48**: 257-265.
- DA SILVA, R.S.M. & ZANCAN, D.M. 1994. Seasonal variation of the carbohydrate and lipid in a land pulmonate gastropod, *Megalobulimus oblongus*. **Comparative Biochemistry Physiology** **108** (2/3): 337-341.
- DAVIES, M. S. & HAWKINS, S. J. 1998. *Advances in Marine Biology*, **34**: 1-71.
- D'ÁVILA, S., R.J.P. DIAS, E.C.A. BESSA & E. DAEMON. 2004. Resistência à dessecação em três espécies de moluscos terrestres: aspectos adaptativos e significado para o controle de helmintos. **Revista Brasileira de Zoociências**, **6** (1): 115-127.
- D'ÁVILA, S. & BESSA, E.C.A. 2005. Influência do substrato sobre o crescimento de *Subulina octona* (Brugüière) (Mollusca, Subulinidae), sob condições de laboratório. **Revista Brasileira de Zoologia**, **22** (1): 205-211.
- D'ÁVILA, S. & E.C.A. BESSA 2005b. Influência do substrato sobre a reprodução de *Subulina octona* (Brugüière) (Mollusca, Subulinidae), sob condições de laboratório. **Revista Brasileira de Zoologia**, **22** (1): 205-211.
- D'ÁVILA, S., R.J.P. DIAS & E.C.A. BESSA. 2006. Comportamento agregativo em *Subulina octona* (Brugüière) (Mollusca, Subulinidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, **23** (2): 357-363.
- DILLEN, L., JORDAENS, K., DIELEMAN, W. & BACKELJAU, T. 2008. Effects of isolation and body size on the mating behavior of the hermaphroditic land snail *Succinea putris*. **Animal Behaviour** **75**: 1401-1411.
- DIMITRIEVA, E.F. 1975. The influence of temperature and moisture of the upper soil layer on the hatching intensity of the slug *Deroceras reticulatum* Müller. **Malacological Review**, Ann Arbor, **10**: 32-45.
- DUIVENBODEN, Y.A. VAN; A.W. PIENEMAN & A. TERMAAT. 1985. Multiple mating suppresses fecundity in the hermaphroditic freshwater snail *Lymnaea stagnalis*: a laboratory study. **Animal Behaviour**, **33** (4): 1184-1191.
- DUNDEE, D. S. 1986. Notes on the habits and anatomy of the introduced land snails, *Rumina* and *Lamellaxis* (Subulinidae). *Nautilus* **100**: 32-37.
- DUTRA, A. V. C. 1988. Aspectos da ecologia e da reprodução de *Leptinaria unilamellata* (Orbigny, 1835) (Gastropoda, Subulinidae). **Revista Brasileira de Zoologia** **5** (4): 581-591.
- EMBERTON, K.C. 1994. Morphology and aestivation behaviour in some madagascan acavid land snails. **Biological Journal of the Linnean Society**, **53**: 175-187.
- EGONMWAN, R.I. 2007. Light and electron microscopy study of late embryonic development in the land snail *Limicolaria flammea* (Muller) (Pulmonata, Achatinidae). **Revista Brasileira de Zoologia** **24** (2): 436-441.

- EVANNO, G., Madec, L. & Arnaud, J-F. 2005. Multiple paternity and postcopulatory sexual selection in a hermaphrodite: what influences sperm precedence in the garden snail *Helix aspersa*? **Molecular Ecology** **14**: 805-812.
- FRATINI, S.; S. CANNICCI & M. VANNINI. 2001. Feeding clusters and olfaction in the mangrove snail *Terebralia palustris* (Linnaeus) (Potamidae: Gastropoda). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, Sydney, **261**: 173-183.
- FREITAS, J.S.; O.P. PAULA & M.O. CARIELLO. 1997. The influence of self-fertilization performance and copulation behaviour in reproduction by cross fertilization in groups of *Biomphalaria tenagophila* (Mollusca, Planorbidae). **Memorial do Instituto Oswaldo Cruz** **92** (6): 739-743.
- FURTADO, M.C.V.; E.C.A. BESSA & M.C.M. CASTAÑÓN. 2002. Hystological characterization of ovotestis of *Bradybaena similaris* (Férussac, 1821) (Mollusca, Xanthonychidae) in different developmental phases, kept isolated or in groups, under laboratorial conditions. **Revista Brasileira de Zoociências**, Juiz de Fora, **4** (2): 229-300.
- FURTADO, M.C.V. 2002. Caracterização histológica do ovotestis de *Bradybaena similares* (Férussac, 1821) (Mollusca, Xanthonychidae) em diferentes fases de desenvolvimento, mantida isolada e agrupada, sob condições de laboratório. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Juiz de Fora. 50p.
- FURTADO, M.C.V., BESSA, E.C.A. & CASTAÑÓN, M.C.M. 2004. Ovoteste de *Bradybaena similaris* (Férussac, 1821) (Mollusca, Xanthonychidae): histologia e produção de gametas. **Revista Brasileira de Zoociências**, **6**: 7-17.
- GAINEY, L. F. 1976. Locomotion in the Gastropoda: functional morphology of the foot in *Neritina reclinata* and *Thais rustica*. **Malacologia**, Ann Arbor, **15** (2): 411-431.
- GOMES, P.A.e.; S. NUERNBERG; M.P. NETO; G.P. OLIVEIRA; H.E.B. REZENDE; J.L.B. ARAÚJO & R.P. MELLO. 1975. Biologia da *Lymnaea columella* Say, 1817. **Arquivo do Museu Nacional**, Rio de Janeiro. **55**: 67-70.
- GÓMEZ, B.J. 2001. **Structure and functioning of the reproductive system**. In: BARKER, G.M. (Ed.). The biology of terrestrial molluscs. CAB International, 552p.
- HAASE, M. & Karlsson, A. 2004. Mate choice in a hermaphrodite: you won't score with a spermatophore. **Animal Behaviour** **67**: 287-291.
- HELLER, J. 2001. Life History Strategies In: BARKER, G. M. 2001 (Ed.). **The biology of terrestrial molluscs**. Cabi Publishing. 552p. 413-445.
- HODASI, J. K. M. 1979. Life story studies of *Achatina (Achatina) achatina* (Linné). **Journal of Molluscan Studies**, Londres, **45**: 328-339.
- HODASI, J. K. M. 1982. The effects of different light regimes on the behaviour and biology of *Achatina (Achatina) achatina* (Linné). **Journal of Molluscan Studies**, Londres, **48**: 283-293.
- HOMMAY, G.; KIENLEN, J. C.; GERTZ, C. & A. HILL. 2001. Growth and reproduction of the slug *Limax valentianus* Férussac in experimental conditions. **Journal of Molluscan Studies** **67**: 191-207.

- HYMAN, L.H. 1967. **The Invertebrates. Mollusca I.** New York, McGraw-Hill Co., 792p.
- IGLESIAS, J. & J. CASTILLEJO. 1999. Field observations on feeding of the land snail *Helix aspersa* Müller. **Journal of Molluscan Studies**, Londres, **65**: 411-423.
- JORDAENS, K., Pinceel, J. & Backeljau, T. 2005. Mate choice in the hermaphroditic land snail *Succinea putris* (Stylommatophora: Succineidae). **Animal Behaviour** **70**: 329-337.
- JORDAENS, K., Dillen, L. & Backeljau, T. 2009. Shell shape and mating behavior in pulmonate gastropods (Mollusca). **Biological Journal of the Linnean Society** **96**: 306-321.
- JUNQUEIRA, F.O.; Arévalo, E.G. & Bessa, E.C.A. 2008. Influência do substrato sobre aspectos do ciclo de vida de *Bradybaena similaris* (Férussac, 1821) (Mollusca, Bradybaenidae), sob condições de laboratório. **Revista Brasileira de Biociências** **6** (4): 347-354.
- KAROWE, D. N.; A. T. Pearce & W. R. Spaller. 1993. Chemical communication in freshwater snails: behavioral responses of *Physa parkeri* to mucous trails of *P. parkeri* (Gastropoda: Pulmonata) and *Campeloma decisum* (Gastropoda: Prosobranchia). **Malacological Review**, Ann Arbor, **26**: 9-14.
- KISS, L., Labaune, C., Magnin, F. and Aubry, S. 2004. Plasticity of the life cycle of *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836), a recently introduced snail in Mediterranean France. **Journal of Molluscan Studies** **71**:221-231.
- KLEWEIN, D. 1999. Population size, density, spatial distribution and dispersal in an Austrian population of the land snail *Arianta arbustorum styriaca* (Gastropoda: Helicidae). **Journal Molluscan Studies**, Londres, **65**: 303-315.
- KOBAK, J. 2001. Light, gravity and conspecifics as cues to site selection and attachment behaviour of juvenile and adult *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771. **Journal of Molluscan Studies**, Londres, **67**: 183-189.
- KOENE, J.M. & Maat, A.T. 2004. Energy budgets in the simultaneously hermaphroditic pond snail, *Lymnaea stagnalis*: a trade-off between growth and reproduction during development. **Belgian Journal of Zoology** **134** (2/1): 41-45.
- LEAHY, W. 1980. Aspectos adaptativos de *Bradybaena similaris* Ferussac, 1821 (Mollusca, gastropoda, Pulmonata) submetido ao jejum e dessecação. **Boletim de Fisiologia Animal**, São Paulo, **5**: 57-55.
- LEAHY, W.M. 1984. Comportamento e características anatomofuncionais da reprodução em *Bradybaena similaris* (Molusco Pulmonado). **Ciência e Cultura**, **36**(8): 1389-1392.
- LOCHER, R. & Baur, B. 2002. Nutritional stress changes sex-specific reproductive allocation in the simultaneously hermaphroditic land snail *Arianta arbustorum*. **Functional Ecology**, **16**: 623-632.
- MACKIE, G.L. 1978. Are Sphaeriid clams ovoviviparous or viviparous? **The Nautilus**, **92**: 145-147.

- MARCUS, E. & Maecus, E. 1968. Über einige Subulinidae (Pulmonata von São Paulo). **Beitrage Neotropical Fauna 5**: 186-208.
- MARTELL, K. A.; V. Tunnicliffe & I. R. Macdonald. 2002. Biological features of a buccinid whelk (Gastropoda, Neogastropoda) at the endeavor venefields of Juan de Fuça ridge, northeast Pacific. **Journal of Molluscan Studies**, Londres, **68**: 45-53.
- MEAD, A.R. 1979. **Pulmonates. Volume 2B, Economic Malacology with particular reference to *Achatina fulica***. London, Academic Press, 150p.
- MEIRELES, L.M.O.; Silva, L.C.; Junqueira, F.O. & Bessa, E.C.A. 2008. The influence of diet and isolation on growth and survival in the land snail *Bulimulus tenuissimus* (Mollusca: Bulimulidae) in laboratory. **Revista Brasileira de Zoologia 25** (2): 224- 227.
- MEIRELES, L.M.O. 2010. História de vida de *Bulimulus tenuissimus* (D' orbigny, 1835) (Mollusca, Bulimulidae): variação no conteúdo dos substratos energéticos de acordo com a idade e sazonalidade. **Dissertação**. Programa de pós graduação em Ciências Biológicas. Instituto de Ciências Biológicas. Universidade Federal de Juiz de Fora.
- MILWARD-DE-ANDRADE. R. 1979. Natalidade de *Helisoma duryi* e *Biomphalaria glabrata* segundo exemplares albinos, pareados. (Mollusca. Planorbidae). **Ciência e Cultura**, São Paulo, **31** (7): 532.
- MIQUEL, S.E. & Parent, H. 1996. Moluscos gasteropodos de la Provincia de Santa Fe, Argentina. **Malacological Review 29**: 107- 112.
- MONTEIRO, W., Almeida, J.R., J.M.G. & Dias. B.F.S. 1984. Sperm sharing in *Biomphalaria* snails: a new behavioral strategy in simultaneous hermaphroditism. **Nature 308**: 727-729.
- MONTEIRO, W. & Dias, B.F.S. 1989. Estratégias reprodutivas em *Biomphalaria* (Mollusca, Planorbidae). **Ciência e Cultura 41**: 1051-1054.
- MONTEIRO, W. & Kawano, T. 1998. Investimento na função masculina em *Biomphalaria tenagophila* (Orbigny) (Mollusca, Planorbidae) avaliado pelo número de espermatozóides. **Revista Brasileira de Biologia 58** (3): 481-490.
- MORTON, B.; G. Blackmore & C. T. Kwok. 2002. Corallivory and prey choice by *Drupella rugosa* (Gastropoda: Muricidae) in Hong Kong. **Journal of Molluscan Studies**, Londres, **68**: 217-223.
- NEKOLA, J.C. 2003. Large-scale terrestrial gastropod community composition patterns in the Great Lakes region of North America. **Diversity and Distributions, 9**: 55-71.
- NUNES, G. K. M. 2009. A comunidade de moluscos terrestres retrata a alteração ambiental da Vila Dois Rios, Ilha Grande, Angra dos Reis, Rio de Janeiro. **Monografia**. Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 77p.
- OCAÑA, T. M. J. 2003. Growth, mortality and longevity in two populations of *Siphonaria pectinata* (Pulmonata) at Gibraltar. **Journal of Molluscan Studies 69**: 162-164.
- OLAZARRI, J. 1986. *Allopeas gracilis* (Hutton, 1834) (Gastropoda: Subulinidae) en el Uruguay. **Comunicaciones de la Sociedad Malacologica del Uruguay VI** (50): 361-364.

- OLIVEIRA, M.P., Vieira, I. & Oliveira, M.H.R.. 1971. Sobre *Bradybaena similaris* Férussac (Gastropoda, Pulmonata, Stylommatophora, Fruticolidae) copula y funcionamiento del oviducto durante el período de fecundación y formación del huevo. **Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay**, 3(21): 155-161.
- OOSTERHOFF, L. M. 1977. **Netherlands Journal Zoology**, 27: 1-132.
- PARAENSE, W.L. 1955. Auto-fecundação e fecundação cruzada em *Australorbis glabratus*. **Memorial do Instituto Oswaldo Cruz** 53 (2,3,4): 277-283.
- PEAKE, J. 1978. Oistribution and ecology ofthe Stylommatophora, p. 429-526. In : V. FRETTER & J. PEAKE (Eds). **Pulmonates**. London, Academic Press, XI+540p.
- PICORAL, M & Thomé, J. W. 1989. Sobre a anatomia do sistema genital de *Bradybaena similaris* (Fèrussac, 1821) (Pulmonata, Stylommatophora, Bradybaenidae) ocorrentes em Porto Alegre, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Memorial do Instituto Oswaldo Cruz**. 84 (4): 435-439.
- PIERI, O. & Jurberg, P. 1981. Aspectos etológicos na sobrevivência dos caramujos vetores da xistosomose ao tratamento com moluscicidas. **Memorial do Instituto Oswaldo Cruz** 76 (1): 47-55.
- PILSBRY, H.A. 1926. The land mollusks of the republic of Panama and the Canal Zone. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia** 78: 57-127.
- POMIANKOWSKI, A. & Reguera, P. 2001. The point of love. **Treds in ecology and evolution** 18 (10): 523-524.
- RAUT, S.K. & Panigrahi, A. 1988. Eggnesting in the garden slug *Laevicaulis alte* (Férussac) (Gastropoda, Soleolifera). **Malacological Review**, Ann Arbor 21: 101-104.
- REISE, H. 1995. Mating behavior of *Derosceras rodnae* Grossu & Lupu, 1956 and *D. praecox* Wiktor, 1966 (Pulmonata, Agriolimacidae). **Journal of Molluscan Studies** 61: 325-330.
- RICKFLES, R.E. 2004. A economia da natureza. Quinta Edição. Guanabara Koogn S.A. Rio de Janeiro. 503p.
- ROTH, B. 1997. "*Aclis*" *californica* Bartsch, 1997: a land snail misintrepeted (Gastropoda: Pulmonata: Subulinidae). **The Veliger** 40 (4): 364-366.
- SCHILEYKO, A.A. 1999. Treatise on recent terrestrial pulmonate molluscs. **Ruthenica Supplements** 2: 564 p.
- SILVA, A. L. 2007. *Habroconus (Pseudoguppya) semenlini* (Moricand, 1845) (Gastropoda, Stylommatophora, Euconulidae) e malacofauna acompanhante de um fragmento de floresta nativa alterada, no campus do Vale da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. **Dissertação**. Programa de pós graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 126p.
- SIMONE, L. R. L. 2006. **Land and Freshwater Molluscs of Brazil**, FAPESP. 184p.

- SELANDER, R. K. & Kaufman, D.W.. 1973. Self- Fertilization and Genetic Population Structure in a Colonizing Land Snail. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States (4)**: 1186-1190.
- SKINGSLEY, D. R.; White, A. J. & Weston, A. 2000. Analysis of pulmonate mucus by infrared spectroscopy. **Journal of Molluscan Studies**, Londres, **45**: 167-171.
- STEARMS, S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University, Oxford, Oxfordshire, United Kingdom.
- STEPHENSON, J. W. 1979. The functioning of the sense organs associated with feeding behaviour in *Deroceras reticulatum* (Müll.). **Journal of Molluscan Studies**, Londres, **45**: 167-171.
- SULIKOWSKA-DROZD, A. 2005. Habitat choice in the Carpathian land snails *Macrogastrea tumida* (Rossmässler, 1836) and *Vestia turgida* (Rossmässler, 1836) (Gastropoda: Clausiliidae). **Journal of Molluscan Studies**, **71**: 105–112.
- THOMAS, J. D., Assefa, B., COWLEY, C. & OFOSU-BARKO, J. 1980. **Comparative Biochemistry and Physiology**, **66C**: 17-27.
- THOMÉ, J.W. & Lopes, V.L.R. 1973. Aulas práticas de zoologia, 1. Dissecção de um molusco gastrópode desprovido de concha. **Iheringia, Série Divulgação**, **3**: 34- 45.
- TOMPA, A. S. 1979. Oviparity, egg retention and ovoviviparity in pulmonates. **Journal of Molluscan Studies** **45**: 155-160.
- TOMPA, A.S. 1984. Land snails (Stylommatophora), p47-139. In A.S. Tompa, N.H. Verdonk & J.A.M. Van Den Biggelaar (eds.). The Mollusca, vol. 7. Reproduction. Academic, New York, New York, USA.
- TOWNSEND, C.R. 1974. Mucus trail following by the snail *Biomphalaria glabrata* (Say). **Animal behaviour**, Nedlands, **22**: 170-177.
- TUAN, R. & Simões, L. C. G.. 1989. Spermatogenesis and desiccation in *Biomphalaria tenagophila* (Orbigny, 1835) (Gastropoda, Planorbidae). **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, **12** (4): 881-885.
- VAUFLEURY, A. G. 2001. Regulation of growth and reproduction. In. Barker, G. M. The biology of terrestrial molluscs. London: **CABI Publishing**.
- VAUGHT, K.C. 1989. **A classification of the living Mollusca**. American Malacologists, Inc. Melbourne. 189p.
- VIANEY-LIAUD, M. & Dussart, G. 2002. Aspects of pairing and reproduction in the hermaphrodite freshwater snail *Biomphalaria glabrata* (Gastropoda; Pulmonata). **Journal of Molluscan Studies**, Londres, **68**: 243-248.