

**RESPOSTA RÁPIDA DE *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835)
(GASTROPODA: SUBULINIDAE) A CONDIÇÕES AMBIENTAIS, EM
GERAÇÕES SUCESSIVAS DE LABORATÓRIO: EFEITO MATERNO E
ANTAGONISMO ENTRE RESISTÊNCIA À DESSECAÇÃO E SUCESSO
REPRODUTIVO**



RAQUEL DE SEIXAS REZENDE

Juiz de Fora

2017

Universidade Federal de Juiz de Fora
Pós-Graduação em Ciências Biológicas
Mestrado em Comportamento e Biologia Animal

Raquel de Seixas Rezende

**RESPOSTA RÁPIDA DE *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835)
(GASTROPODA: SUBULINIDAE) A CONDIÇÕES AMBIENTAIS, EM
GERAÇÕES SUCESSIVAS DE LABORATÓRIO: EFEITO MATERNO E
ANTAGONISMO ENTRE RESISTÊNCIA À DESSECAÇÃO E SUCESSO
REPRODUTIVO.**

Juiz de Fora

2017

RAQUEL DE SEIXAS REZENDE

**RESPOSTA RÁPIDA DE *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835)
(GASTROPODA: SUBULINIDAE) A CONDIÇÕES AMBIENTAIS, EM
GERAÇÕES SUCESSIVAS DE LABORATÓRIO: EFEITO MATERNO E
ANTAGONISMO ENTRE RESISTÊNCIA À DESSECAÇÃO E SUCESSO
REPRODUTIVO.**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração: Comportamento e Biologia Animal da Universidade Federal de Juiz de Fora, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre.

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

Juiz de Fora

2017

Aos meus pais Regina e Célio, e a minha irmã Beatriz por estarem sempre ao meu lado, me apoiando e incentivando durante todos os momentos.

A vocês meu eterno agradecimento.

AGRADECIMENTOS

À Deus primeiramente, pelo dom da vida e por todas as bênçãos alcançadas até hoje.

A Nossa Senhora de Aparecida que sempre me abençoou e protegeu em todos os momentos de dificuldades, me mostrando que o impossível não existe quando se tem fé.

À minha mãe Regina e ao meu pai Célio, ao qual devo agradecer minha vida. Obrigada mãe por toda paciência, orações, companheirismo e ensinamentos. Saiba que se cheguei até aqui hoje, foi porque me inspirei na sua vontade de lutar contra todas as dificuldades, mesmo quando se tem poucas chances de vencer. Obrigada pai por toda calma, e por me mostrar que simplicidade e a paciência são elementos essenciais na jornada da vida.

À minha irmã Beatriz por toda amizade, companheirismo e por toda paciência nos momentos mais difíceis, sem seu apoio nada seria possível.

À professora Stéfane D'ávila não tenho palavras para agradecer por todos ensinamentos, orientações e também pela amizade. Obrigada por ter me proporcionado viver essa experiência, que sempre foi algo muito distante para mim.

Ao meu afilhado Augusto que mesmo tão pequeno consegue me ensinar que não existem dificuldades quando temos força de vontade.

Aos meus familiares (tias, tios e primos) que de alguma forma contribuíram com a realização desse sonho.

À todos os amigos de Arantina, Barra Mansa e Juiz de Fora, que sempre me apoiaram e acreditaram no meu potencial.

Ao Museu de Malacologia Professor Maury Pinto de Oliveira da Universidade Federal de Juiz de Fora pela concessão de toda a infra-estrutura necessária para a realização do trabalho.

À todas as amigas do Museu de Malacologia. À Ana Carolina que me apresentou o Museu com maior boa vontade e sempre esteve presente em toda minha trajetória. À Carlota por sempre esteve presente comigo nas coletas, experimentos, dias difíceis e em nossos saborosos almoços. À Camilla por sempre me contagiar com sua alegria e bom humor, pela amizade e caronas até a Universidade. À Flaviane por me acompanhar nos experimentos, sempre disposta, sem sua contribuição nada disso seria possível. À Cidinha por todo carinho, amizade e orações. À Fabíola pelas nossas conversas e todo apoio. À Maria Alice por toda alegria, amizade e carinho. Não tenho palavras para agradecer a amizade de vocês durante esses

três anos de convivência. Obrigada por todo carinho, atenção e paciência, espero poder levar a amizade de vocês para o resto da minha vida.

À amiga Tati, que além de contribuir com suas excelentes aulas de inglês, sempre esteve presente me incentivando a fazer o melhor e não ter medo de errar.

Aos amigos da república em Juiz de Fora, por toda paciência e apoio.

À todos os amigos da Pós Graduação por dividirem momentos e experiências que com certeza serão sempre lembrados e que deixarão saudades. As amigas Anne e Rafa que se tornaram mais que companheiras de mestrado.

Aos secretários da Pós Graduação Marlu e Osmar por estarem sempre dispostos a me ajudar.

Ao Programa de Pós Graduação em Comportamento e Biologia Animal, e todo seu corpo docente, pela oportunidade de aprendizado.

À Universidade Federal de Juiz de Fora, pela oportunidade e espaço cedido.

À FAPEMIG pelas bolsas concedidas durante os 24 meses de estudo.

À todos que de alguma maneira contribuíram com meu crescimento, e principalmente com a realização desse sonho, o meu muito obrigada!

“As coisas são semelhantes: isto faz a ciência possível; as coisas são diferentes: isto faz a ciência necessária.” (Levins e Lewontin)

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Distribuição da espécie *Leptinaria unilamellata*. Pontos coloridos, distribuição no mundo: (Preto) Brasil, (Laranja) Bolívia, (Vermelho) Caribe e (Verde) Peru. Pontos pretos, distribuição da espécie no Brasil, de acordo com ARAÚJO, (1982).....18
- Figura 2:** Localização geográfica dos dois pontos de coleta de *Leptinaria unilamellata*, nos municípios de Chácara e Leopoldina, Minas Gerais. Representação da concha dos indivíduos de cada localidade. Barra=10mm25
- Figura 3:** 1: Medidas lineares aferidas; 2: Índice espiral e 3: Razão entre comprimento da abertura e largura da concha. Medidas realizadas em mm. Barra=4mm.....26
- Figura 4:** Análise de componentes principais, realizada a partir de medidas lineares da concha de indivíduos das populações de Chácara (símbolo azul) e Leopoldina (símbolo verde) em quatro gerações. (A) Molusco campo, (B) F1, (C) F2 e (D) F3.30
- Figura 5:** Morfologia externa da concha de *Leptinaria unilamellata*, decorrentes das localidades de Leopoldina e Chácara. Barra=3mm.....32
- Figura 6:** Análise dos componentes principais a partir das medidas lineares das conchas das populações de Leopoldina e Chácara, submetidas a condição favorável de umidade e dessecação. (A) F2 Leopoldina e (B) F3 Leopoldina sob condições favoráveis: símbolo roxo. Moluscos submetidos a condições de dessecação: símbolo verde; (C) F2 Chácara e (D) F3 Chácara. Moluscos submetidos a condições favoráveis: símbolo azul, moluscos submetidos a condição de dessecação: símbolo vermelho.366

LISTA DE TABELAS

Tabela I: Morfometria comparada de <i>Leptinaria unilamellata</i> das populações de Chácara e Leopoldina (medidas em milímetros).....	31
Tabela II: Índice espiral, número de filhotes e diâmetro dos filhotes produzidos por <i>Leptinaria unilamellata</i> das populações de Leopoldina e Chácara, em gerações sucessivas de laboratório.....	333
Tabela III: Morfometria comparada da concha de indivíduos da espécie <i>Leptinaria unilamellata</i> , decorrentes das populações de Chácara e Leopoldina, mantidos sob condição favorável e dessecação, na geração F2 (medidas em milímetros)	377
Tabela IV: Morfometria comparada da concha de indivíduos decorrente das populações de Chácara e Leopoldina, mantidos sob condição favorável e dessecação, na geração F2 (medidas em milímetros).....	388
Tabela S1. Comprimento e largura da concha de <i>Leptinaria unilamellata</i> , das populações de Leopoldina e Chácara, em gerações sucessivas. Letras iguais representam diferenças significativas entre os pares.....	55
Tabela S2. Comprimento e largura da abertura da concha de <i>Leptinaria unilamellata</i> , das populações de Leopoldina e Chácara, em gerações sucessivas. Letras iguais representam diferenças significativas entre os pares.....	56
Tabela S3. Comprimento da volta corporal, comprimento da penúltima volta e comprimento da espira da concha de <i>Leptinaria unilamellata</i> , das populações de Leopoldina e Chácara, em gerações sucessivas. Letras iguais representam diferenças significativas entre os pares.....	57
Tabela S4: Morfometria comparada da concha dos indivíduos da população de Leopoldina e Chácara.....	58
Tabela S5: Correlação entre índice espiral e número de filhotes produzidos por indivíduos das populações de Leopoldina e Chácara, em gerações sucessivas de laboratório.	60
Tabela S6: Correlação entre índice espiral e diâmetro dos filhotes de <i>Leptinaria unilamellata</i> das localidades de Leopoldina e Chácara, em gerações sucessivas.	60
Tabela S7: Correlação entre a razão CA/LA e o número de filhotes produzidos por indivíduos da espécie <i>Leptinaria unilamellata</i> das populações de Leopoldina e Chácara, em gerações sucessivas.....	60

Tabela S8: Correlação entre razão CA/LA e diâmetro dos filhotes produzidos por indivíduos da espécie <i>Leptinaria unilamellata</i> , das populações de Leopoldina e Chácara, em gerações sucessivas.....	61
Tabela S9: Correlação entre a razão CA/LA e diâmetro dos filhotes de indivíduos da espécie <i>Leptinaria unilamellata</i> das populações de Leopoldina e Chácara, em gerações sucessivas.	61
Tabela S10: Morfometria comparada da concha de indivíduos da espécie <i>Leptinaria unilamellata</i> , da população de Leopoldina, mantidos sob condição favorável e dessecação (medidas em milímetros).	62
Tabela S11: Morfometria comparada da concha de indivíduos da espécie <i>Leptinaria unilamellata</i> , da população de Chácara, mantidos sob condição favorável e dessecação (medidas em milímetros).	63

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

CA	Comprimento da abertura da concha
CC	Comprimento da concha
CE	Comprimento da espira
CPV	Comprimento da penúltima volta
CVC	Comprimento da volta corporal
CA/LA	Razão entre comprimento da abertura e largura da abertura
CC/LC	Razão entre comprimento da concha e largura da concha
DF	Diâmetro dos filhotes
F1	Primeira geração
F2	Segunda geração
F3	Terceira geração
IE	Índice espiral
NF	Número de filhotes
QGIS	Informação geográfica livre

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	13
Variabilidade morfológica.....	13
Plasticidade fenotípica e determinação genética.....	15
<i>Leptinaria unilamellata</i> (D'ORBIGNY, 1835).....	16
RESPOSTA RÁPIDA DE <i>Leptinaria unilamellata</i> (Orbigny,1835) (GASTROPODA: SUBULINIDAE) A CONDIÇÕES AMBIENTAIS, EM GERAÇÕES SUCESSIVAS DE LABORATÓRIO: EFEITO MATERNO E ANTAGONISMO ENTRE RESISTÊNCIA À DESSECAÇÃO E SUCESSO REPRODUTIVO.....	
RESUMO.....	19
ABSTRACT.....	20
INTRODUÇÃO.....	21
MATERIAL E MÉTODOS.....	24
Obtenção e manutenção dos moluscos.....	24
Caracterização dos sítios de coleta.....	24
Estudo morfométrico.....	25
Variabilidade interpopulacional.....	26
Morfologia da concha ao longo das gerações.....	26
Relação entre índice espiral, tamanho da abertura da concha e sucesso reprodutivo.....	27
Efeito da dessecação sobre a morfologia da concha e sucesso reprodutivo e gerações sucessivas.....	28
RESULTADOS.....	29
Variabilidade interpopulacional.....	29
Variabilidade intrapopulacional ao longo de gerações sucessivas.....	32
Número e tamanho dos filhotes produzidos ao longo de gerações sucessivas.....	32
Relação entre índice espiral, tamanho da abertura e sucesso reprodutivo....	33
Efeito da dessecação sobre a morfologia da concha e sucesso reprodutivo.....	34
Morfometria comparada entre os grupos mantidos sob condição favorável e dessecação.....	35

Efeito dos tratamentos (favorável x dessecação) nas duas populações.....	36
Morfometria comparada entre populações sob dessecação.....	37
DISCUSSÃO.....	39
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	44
ANEXO.....	55

INTRODUÇÃO GERAL

Variabilidade morfológica

O estudo da morfologia e das características das conchas compõe um conjunto de ferramentas necessárias na análise da variabilidade de populações de gastrópodes, sendo relevantes para sistemática dos grupos. O conhecimento da variabilidade da concha, juntamente com estudos morfológicos mais detalhados como anatomia do sistema reprodutor e a utilização de marcadores moleculares, permite uma identificação mais detalhada das espécies, bem como também uma redescrição daquelas que foram descritas apenas em caracteres da concha. Além disso, a concha dos gastrópodes terrestres apresentam como função principal a proteção, e através delas os moluscos conseguem se adaptar a ambientes bem complexos (MACHIN, 1967; CAMERON, 1978).

Estudos demonstraram que a morfologia da concha reflete pressões ecológicas (DAVISON, 2002; CONDE-PADIN *et al.*, 2007; WALKER & GRAHAME, 2011; GUSTAFSON *et al.*, 2014; MÁRQUEZ *et al.*, 2015; CAZENAVE & ZANATTA, 2016) e que esta variabilidade pode está intimamente relacionada com seu habitat particular (GOODFRIEND, 1986; HELLER, 1987; COOK, 2001).

Fatores ambientais como clima, altitude do local, profundidade de serapilheira, umidade, pluviosidade, tipo de vegetação local e competição interespecíficas são os principais fatores responsáveis por essa variabilidade morfológica (DEWITT & HUCKO, 1999; CHIBA & DAVISON, 2006; OKAJIMA & CHIBA, 2009; WADA & CHIBA, 2013). Essas diferenças de condições nos habitats das espécies, podem atuar tanto no desenvolvimento, bem como também no comportamento e reprodução desses animais (LEAHY, 1980; ROFF 1992; KINZIE III, 1992; PIGLIUCCI *et al.*, 2001; PARDO & JOHNSON, 2005).

Em observação aos aspectos da morfologia da concha, SANTOS & MONTEIRO (2001) verificaram que os moluscos que habitavam áreas com maior alteração antrópica, apresentaram uma menor largura na abertura da concha, devido as temperaturas altas e o risco de dessecação, fazendo com que a espécie consiga sobreviver em climas alterados. Verificou também que moluscos que habitam lugares com maior umidade e temperaturas menores apresentam um maior crescimento da concha.

A variação na amplitude da abertura da concha vem sendo estudada sob o contexto da regulação de perda de água (GOODFRIEND, 1986; CAMERON, 1981; ARAD *et al.*, 1989; ARAD, 1990; ARAD *et al.*, 1992; ARAD *et al.*, 1993; CHIBA, 1996; GITTENBERGER, 1996; CHIBA, 2004; GIOKAS *et al.*, 2004; CHIBA & DAVISON, 2006; RAZ *et al.*, 2012). Machin (1967) descobriu que espécies simpátricas de gastrópodes terrestres, que a perda de água através da abertura aumentou de acordo com o tamanho da abertura.

Perrott *et al.* (2007) verificaram também em uma espécie de molusco terrestre sob condições controladas em a relação entre tamanho e a taxa de dessecação, e a partir de seus resultados foi observado que o tamanho da abertura da concha tem relação importante na perda de água, principalmente em indivíduos menores.

Os moluscos pulmonados diminuíam a perda de água para o ambiente através de suas estruturas, processos fisiológicos e estratégias comportamentais. Uma das estratégias utilizadas por alguns moluscos terrestres conhecida como processo de desaceleração metabólica, no qual o animal armazena carboidratos, lipídeos e aminoácidos. Este processo ocorre devido às alterações sazonais de temperatura e umidade, fazendo com que consigam sobreviver em condições extremamente secas, durante um determinado período. Durante esse período de seca, os animais permanecem enterrados no solo como resposta a essas variações. Normalmente, em condições ambientais, o processo de estivação dos moluscos ocorre nas estações mais secas e quentes, podendo durar alguns meses (PAKAY *et al.*, 2002).

Alguns estudos com o de Riddle (1983) relatou que o tamanho do corpo do animal tem relação com a resistência a dessecação, onde moluscos com um tamanho maior, resultam em uma menor perda de água no tecido, implicando assim a diferença dos indivíduos em relação à suscetibilidade a dessecação. Arad (1992) compara as relações hídricas e resistência a dessecação em três espécies de caramujo terrestre, onde observou que a resistência a dessecação está correlacionada com o micro-habitat das espécies, observando que espécies mais expostas ao calor, tendem a perder mais água.

Plasticidade fenotípica e determinação genética

As conchas dos gastrópodes pulmonados terrestres e límnicos foram tradicionalmente utilizadas como importantes caracteres taxonômicos (WILKE *et al.*, 2002). No entanto, devido as condições ecológicas, as conchas podem não ser bons caracteres taxonômicos devido à plasticidade fenotípica, presença de polimorfismos e a variabilidade morfológica resultante de pressões ambientais distintas, ou similaridade morfológica resultante de pressões semelhantes, leva à incerteza na identificação de espécies cujas diagnoses são baseadas nesse único caráter (GOODFRIEND, 1986; FIORENTINO *et al.*, 2008).

A plasticidade fenotípica é denominada como qualquer tipo de variação na fisiologia ou morfologia dos organismos, induzida pelo ambiente, sendo responsável por grande parte da variabilidade das espécies (SCHILICHTING, 1986; SCHEINER, 1993; AGRAWAL, 2001; PIGLIUCCI, 2001; PFENNING *et al.*, 2010). Essas variações fenotípicas fazem com que as espécies apresentem vantagens para sobreviverem em condições ambientais distintas (HOLLANDER & BUTLIN, 2010; BUTLIN *et al.*, 2014).

Alguns autores sugerem que os fenótipos induzidos pelo ambiente necessitam de um tempo para acontecer, e que estas mudanças podem ocorrer durante o período ontogenético (WEST-EBERHARD, 2003). Em um estudo de resposta plástica entre duas espécies de caramujo uma invasora e outra nativa, Kistner & Dybdahl (2014) verificaram a variação morfológica da concha dessas espécies em quatro locais, através de dos resultados obtidos, verificaram que as duas espécies responderam de forma semelhante as condições ambientais.

Estudos relatando a plasticidade fenotípica e a variação geneticamente determinadas, são grande importância para a sistemática dos moluscos. Alguns estudos sobre variação nas características da forma da concha foram investigados com o objetivo de verificar se as diferenças presentes são decorrentes de uma determinação genética ou uma plasticidade fenotípica (JOHANNESSON & JOHANNESSON, 1996; CONDE-PADIN *et al.*, 2009; GUSTAFSON *et al.* 2014; DOWLE *et al.*, 2015). Conde-Padín *et al.* (2009) verificaram em seu estudo que a determinação genética é o principal fator responsável pelo processo de adaptação de *Littorina saxatilis* no ambiente. Gustafson *et al.* (2014) analisaram dois morfotipos de uma espécie do gênero *Physa* em laboratório, sob as mesmas condições, e verificaram que as diferenças encontradas na forma da concha, são respostas plásticas decorrentes da variabilidade ambiental.

***Leptinaria unilamellata* (D'ORBIGNY, 1835)**

O Filo Mollusca é conhecido como o segundo maior animal com mais de 100.000 espécies válidas e sendo agrupados em oito classes: Solenogastres ou Neomeniomorpha, Caudofoveata ou Chaetodermomorpha, Polyplacophora, Monoplacophora, Bivalvia, Gastropoda, Cephalopoda e Scaphopoda (PONDER & LINDBERG, 2008; HASZPRUNAR & WANNINGER, 2012). Considerados como animais sensíveis à dessecação, os moluscos apresentam estratégias fisiológicas e comportamentais responsáveis pelo sucesso do grupo nos ambientes terrestres, podendo assim, colonizar ambientes extremos (STOREY, 2002; GIOKAS *et al.*, 2005; ANSART *et al.*, 2007; UDAKA *et al.*, 2007)

Conhecidos como a mais diversificada, a classe Gastropoda engloba indivíduos de uma grande variabilidade morfológica. Dentro da classe estão presentes caramujos aquáticos, caracóis e lesmas terrestres. Os gastrópodes terrestres podem ser considerados como pragas agrícolas, e como um problema de saúde pública, podendo atuar como hospedeiros intermediários de *Angiostrongylus cantonensis* e *A. costaricensis* (Nematoda: Chromadorea), agentes etiológicos da meningoencefalite eosinofílica e da angiostrongilíase abdominal, respectivamente (BARKER, 2002).

Dentre os pulmonados terrestres, a família Subulinidae Fischer & Crosse, 1877, possui ampla distribuição, com maior diversidade na África, América do Sul, América Central e sudeste da Ásia, incluindo cerca de nove subfamílias, 81 gêneros e, aproximadamente, 820 espécies (TRYON & PILSBRY, 1906; NAGGS, 1994; SCHILEYKO, 1997). A sistemática da família foi inteiramente baseada em características conchiliológicas, porém, sabe-se que as características da concha são insuficientes para a distinção, devido a possibilidade de existência de polimorfismos.

Leptinaria unilamellata (D'ORBIGNY, 1835) é um molusco pulmonado terrestre com aproximadamente 11mm de comprimento e 5mm de largura, possuindo cerca de 5 a 6 voltas de espira, e uma concha cônica. Normalmente possui suturas bem evidentes, volta corporal um pouco maior que as demais, abertura da concha ovolada com perístoma cortante, com um bordo columelar uma lamela lisa. Possui crescimento indeterminado, entretanto após a maturidade sexual, ocorre uma diminuição, pois a energia é dividida entre crescimento e reprodução (ARAÚJO, 1982; CARVALHO *et al.*, 2009).

De acordo com estudo de Carvalho *et al.* (2009), a espécie *Leptinaria unilamellata* pode apresentar uma abertura da concha arredondada, ampla e ovalada; como também suturas marcantes, profundas e suaves; volta corporal ampla, arredondada e pouco globosa; bem como lamelas bem desenvolvidas, como também pouco desenvolvida ou até mesmo ausente.

A distribuição da espécie está restrita à América tropical, com ocorrência registrada para o Caribe (HAAS, 1962; BAKER, 1962), Brasil (JAECKEL, 1952; SALGADO & COELHO, 2003), Peru (HAAS, 1949; RAMÍREZ *et al.*, 2001) e Bolívia (SIMONE, 2006). No Brasil, populações dessa espécie ocorrem no Amazonas, Pará, Rondônia, Pernambuco, Bahia, Mato Grosso, Minas Gerais, Rio de Janeiro e São Paulo (ARAÚJO, 1982) (Figura 1).

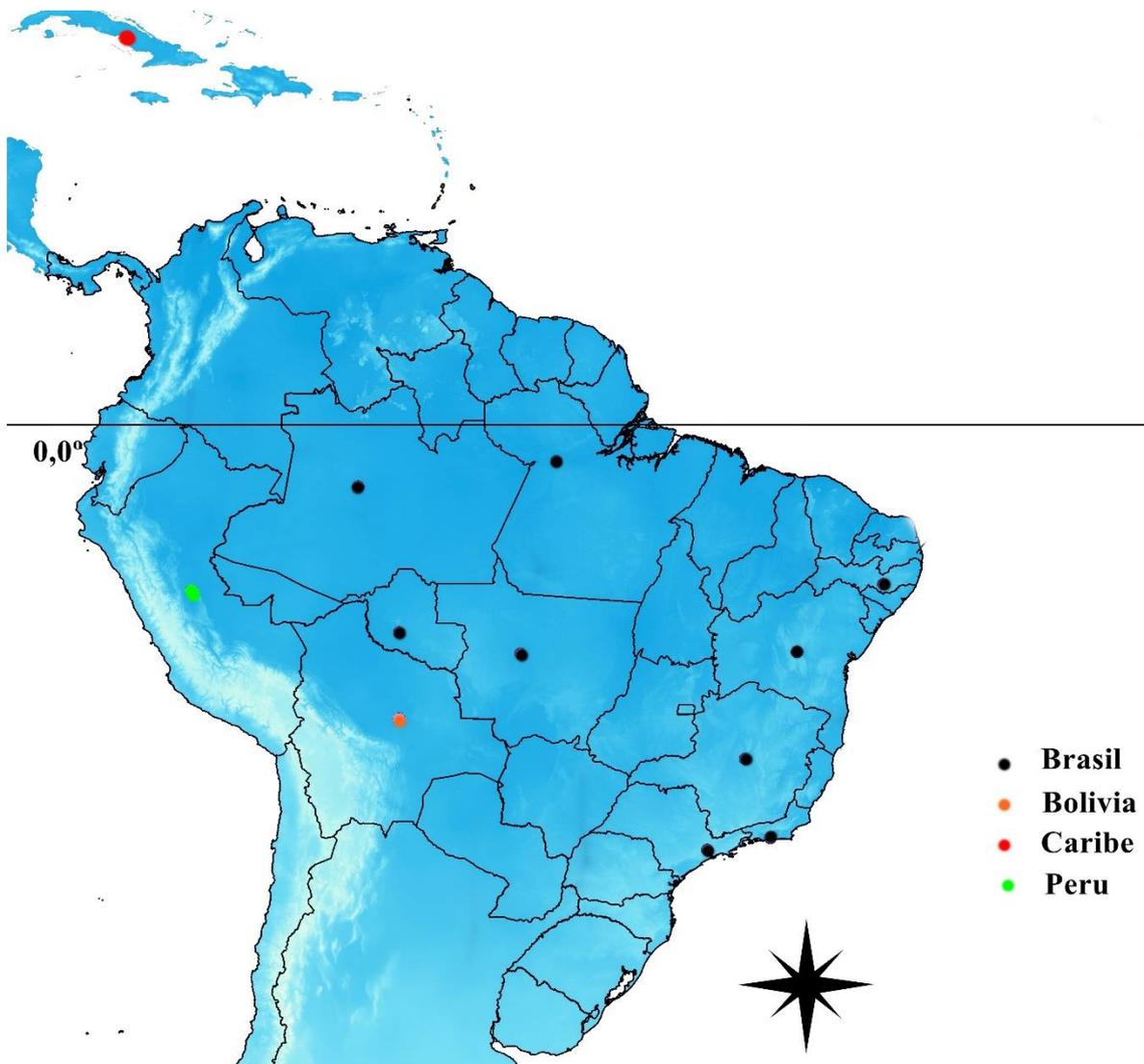


Figura 1: Distribuição da espécie *Leptinaria unilamellata*. Pontos coloridos, distribuição no mundo: (Preto) Brasil, (Laranja) Bolívia, (Vermelho) Caribe e (Verde) Peru. Pontos pretos, distribuição da espécie no Brasil, de acordo com ARAÚJO (1982).

As descrições para o gênero *Leptinaria* foram baseadas principalmente na morfologia da concha (TRYON & PILSBRY, 1906). D'Orbigny (1835) descreveu a espécie baseando-se apenas nos caracteres conquiliológicos. Características sobre a biologia e morfologia da espécie foram obtidas por ARAÚJO (1982), DUTRA (1988), SCHILEYKO (1997), ALMEIDA & BESSA (2001), BRANDOLINI & GOMES (2002), CARVALHO *et al.* (2009) e MEDEIROS *et al.* (2013).

D'ÁVILA *et al.* (2004) verificaram a capacidade de resistência a dessecação de *Leptinaria unilamellata* em laboratório, e concluiu que os moluscos conseguiram suportar cerca de 36 horas sob condições de dessecação. Carvalho *et al.* (2009) verificaram a estratégia de vida de da espécie, sendo caracterizada por um longo tempo de vida, com uma curta fase jovem. A estratégia reprodutiva de *Leptinaria unilamellata* é caracterizada por numerosos eventos reprodutivos ao longo da vida e um pequeno esforço reprodutivo em cada evento, sendo caracterizada K-estrategista (CARVALHO *et al.*, 2009). A espécie possui capacidade de retenção de embriões no oviduto, ocorrendo a eclosão do indivíduo jovem dentro do corpo do parental (BAUR, 1994; DUTRA, 1988; ALMEIDA & BESSA, 2001; HELLER, 2001).

RESPOSTA RÁPIDA DE *Leptinaria unilamellata* (Orbigny,1835) (GASTROPODA: SUBULINIDAE) A CONDIÇÕES AMBIENTAIS, EM GERAÇÕES SUCESSIVAS DE LABORATÓRIO: EFEITO MATERNO E ANTAGONISMO ENTRE RESISTÊNCIA À DESSECAÇÃO E SUCESSO REPRODUTIVO.

RESUMO

Existem evidências da relação entre morfologia da concha e pressões ambientais. Entretanto, não se sabe, se os mecanismos responsáveis por essa variabilidade da forma da concha seriam decorrentes de uma plasticidade fenotípica, determinação genética ou até mesmo efeito materno. Alguns estudos, abordam apenas os aspectos da concha, desconsiderando a relação entre a morfologia da concha, proteção contra dessecação e reprodução. Neste contexto, o presente estudo teve dois grandes objetivos: o primeiro, verificar se a existência de dois padrões morfológicos (conchas abauladas e conchas alongadas) observados para espécie *Leptinaria unilamellata* a existência de um antagonismo entre proteção contra dessecação e sucesso reprodutivo. E a segunda pergunta seria: qual o papel da plasticidade fenotípica em relação a esses dois padrões? Para investigar a resposta, foi realizado um estudo morfométrico comparativo entre duas populações em gerações sucessivas de laboratório e quantificado o número de filhotes produzidos por cada indivíduo do primeiro evento reprodutivo em cada geração. Para verificar o efeito da dessecação sobre a morfologia da concha ao longo das gerações sucessivas, os moluscos foram submetidos as duas condições de tratamentos. Os resultados do presente estudo confirmam a hipótese de que as variáveis morfométricas que influenciam a forma da volta corporal e a dimensão da abertura da concha influenciam o sucesso reprodutivo da espécie. Foi observado também que as variáveis morfométricas entre as duas populações se tornaram menos evidentes ao longo das gerações sucessivas de laboratório, evidenciando uma resposta adaptativa rápida de *Leptinaria unilamellata*, decorrente do efeito materno. A maior produção de filhotes foi observada para população de Chácara em todas as gerações, onde a forma abaulada, determina a presença de volta corporal e aberturas maiores, permitindo uma expansão do oviduto. Os resultados evidenciam também que moluscos com conchas mais alongadas e aberturas menores não investem em filhotes maiores.

Palavras-chave: Variabilidade morfológica, plasticidade fenotípica, reprodução, molusco terrestre.

ABSTRACT

There is evidence of the relation between shell morphology and environmental pressures. However, it is not known whether the mechanisms responsible for the shell shape variability results from phenotypic plasticity, genetic determination or even to maternal effect. Some studies address just shell aspects and disregard the relation among shell morphology, protection against desiccation and reproduction. Thus, the present study has two main aims. The first aim is to investigate whether the existence of two morphological patterns (rotund shells and elongate shells) found in *Leptinaria unilamellata* the antagonism between protection against desiccation and reproductive success. The second one is to find the answer to the following question: what is the role played by phenotypic plasticity in these two patterns? A morphometric study comparing two populations derived from successive laboratory generations was performed to find such answer. In addition, the number of progenies produced by each individual born in the first reproductive event in each generation was quantified. The mollusks were subjected to two treatment conditions to investigate the effect of desiccation on shell morphology over successive generations. The results of the present study confirmed the hypothesis that the morphometric variables influencing the body whorls' shape and the shell opening size have also influenced the species' reproductive success. The morphometric variables between the two populations became less evident throughout the successive laboratory generations, thus showing the fast-adaptive response of *Leptinaria unilamellata* resulting from the maternal effect. The highest progeny production was found in the population of Chácara in all generations, wherein the rotund shape determined the presence of body whorls and larger openings, which enabled oviduct expansion. The results have also shown that mollusks presenting more elongated shells and smaller openings do not invest in large progenies.

Keywords: Morphological variability, phenotypic plasticity, reproduction, terrestrial mollusk.

INTRODUÇÃO

Nas últimas décadas, as variações intra e interespecíficas nas conchas de gastrópodes vêm sendo investigadas sob a ótica de diferentes áreas da ciência, tais como a taxonomia, a biologia evolutiva, biologia reprodutiva, sistemática filogenética e ecologia (CAMERON, 1981; KEMP & BERTNESS, 1984; DUPOUY *et al.*, 1993; MADEC & GUILLER, 1993; DOURIS *et al.*, 1995; DEWITT *et al.*, 2000; SAMADI *et al.*, 2000; TRUSSELL & ETTER, 2001; CHIU *et al.*, 2002; HAASE, 2003; MARTINS, 2005; CHIBA & DAVISON, 2006; NAKANO & SPENSER, 2007; FIORENTINO *et al.*, 2008; THIETGES *et al.*, 2009; STANKOWSKI, 2011; DESOUKY & BUSAIS, 2012; RAMAJO *et al.*, 2013; COLLADO *et al.*, 2014; HIRANO *et al.*, 2015). O conhecimento gerado a partir desses estudos tem evidenciado os mecanismos responsáveis por essa variabilidade (SAMADI *et al.*, 2000; HIRANO *et al.*, 2015), com importantes implicações para a taxonomia (KEMP & BERTNESS, 1984; HURTREZ-BOUSSÈS *et al.*, 2005; FIORENTINO *et al.*, 2008; DESOUKY & BUSAIS, 2012) bem como as consequências funcionais da morfologia da concha para a sobrevivência e reprodução das espécies (COLLADO *et al.* 2014) e, como consequência, para sua conservação (BACKELJAU *et al.*, 2001; BUCKLEY *et al.*, 2011).

Uma questão frequentemente abordada nos estudos que investigam os mecanismos responsáveis pela variabilidade da forma da concha é o papel relativo da determinação genética e plasticidade fenotípica (TRUSSELL & ETTER, 2001; MADEC *et al.*, 2003; CONDE-PADÍN *et al.*, 2006; BRÖNMARK *et al.*, 2011; COLLADO *et al.*, 2014; KISTNER & DYBDAHL, 2014; DOWLE *et al.*, 2015) bem como o efeito materno que é reconhecido como uma informação não genética, transmitida para os embriões em desenvolvimento. Essa informação é responsável por mediar a plasticidade em resposta às condições ambientais, causando mudanças no comportamento alimentar, locomoção e na morfologia (MOUSSEAU & FOX, 1998; GOLAB & LIPINSKA, 2009; IVASHKIN *et al.*, 2015; SEPPALA & LANGELOH, 2016).

Dentre os fatores bióticos e abióticos apontados como possíveis pressões que determinam a forma da concha estão o parasitismo, risco de predação e dessecação (CHIBA, 1996; CHIBA, 1999; DEWITT & HUCKO, 1999; CHIBA & DAVISON, 2006; OKAJIMA & CHIBA, 2009; THIETGES *et al.*, 2009, BRÖNMARK *et al.*, 2011, WADA & CHIBA, 2013).

As adaptações morfológicas a estas pressões podem incluir variações no índice espiral, abertura da concha, largura da abertura, comprimento da espira e da volta corporal, presença de ornamentações na abertura e diferenças na coloração (DEWITT *et al.*, 2000; TRUSSELL & ETTEN, 2001; CHIU *et al.*, 2002; HAASE, 2003; MADEC & BELLIDO, 2007; PHIFER-RIXEY *et al.*, 2008; MILLER & DENNY, 2011; QUEIROGA *et al.*, 2011; STANKOWSKI, 2011; SOBREPENA & DEMAYO, 2014; SULIKOWSKA-DROZD *et al.*, 2014).

Considerando que algumas espécies respondem a mudanças nas condições ambientais durante todo o período ontogenético, enquanto outras apenas em um momento específico do desenvolvimento (HOVER & RELYEA, 2007), são necessários estudos que acessem a ontogenia da forma da concha, ou que utilizem como modelo espécies para as quais essas informações já estejam disponíveis.

A maior parte dos estudos que investigam os aspectos funcionais da morfologia da concha em gastrópodes terrestres apontam o risco de dessecação como uma pressão importante, que influencia particularmente a forma e dimensão da abertura, bem como o índice espiral (CAMERON, 1981; GIOKAS *et al.*, 2004; MORENO-RUEDA, 2007; RAZ *et al.*, 2012). A morfologia desses componentes da concha influencia também a reprodução, no entanto, poucos autores discutiram o papel do antagonismo entre proteção contra dessecação e sucesso reprodutivo na determinação da forma da concha em espécies de gastrópodes terrestres (D'ÁVILA *et al.*, 2013; SULIKOWSKA-DROZD *et al.*, 2014; MEDEIROS *et al.*, 2015).

A maturidade sexual, atividades de corte, cópula, ovipostura e a sobrevivência dos filhotes, em gastrópodes terrestres, apresentam forte relação com os mecanismos de preservação da água e resistência à dessecação (TOMPA, 1979; BAUR, 1988; TOMIYAMA, 1994; BAUR & BAUR, 2000; CHUKWUKA *et al.*, 2014). Dessa forma, as estratégias reprodutivas exibidas pelas diferentes espécies, ou populações, são altamente dependentes das condições climáticas (PARMAKELIS & MILONAS, 2002; HORN *et al.*, 2005). Nesse sentido, esse grupo de moluscos constitui um modelo particularmente interessante para o teste de hipóteses relacionadas ao papel adaptativo da concha em resposta à necessidade de proteção contra dessecação e, ao mesmo tempo, aos processos envolvidos na reprodução.

Em um estudo prévio sobre variabilidade morfológica interpopulacional em *Leptinaria unilamellata*, D'ávila *et al.* (2013) e Medeiros *et al.* (2015) observaram a presença de populações com conchas abauladas, que apresentavam volta corporal e abertura amplas e populações com conchas alongadas, volta corporal e abertura estreitas. Os autores discutiram os aspectos funcionais da reprodução em *L. unilamellata* e a possível relação entre a morfologia

da concha e o sucesso reprodutivo, sem confirmar, no entanto, de forma empírica, a existência dessa relação. Esses autores levantaram duas questões, que são objeto do presente estudo. A primeira delas: os dois padrões morfológicos observados (conchas alongadas e abauladas) seriam relacionados à existência de antagonismo entre sucesso reprodutivo e proteção contra dessecação? E a segunda: qual o papel da plasticidade fenotípica no desenvolvimento desses padrões?

MATERIAL E MÉTODOS

Obtenção e manutenção dos moluscos

Para o desenvolvimento do estudo foram coletados no mesmo período moluscos da espécie *L. unilamellata* nos municípios de Chácara e Leopoldina, Estado de Minas Gerais. Com estes moluscos foram estabelecidas duas criações matrizes de laboratório, cada uma contendo 30 indivíduos, provenientes de cada localidade. Esses espécimes foram acondicionados em caixas plásticas transparentes com 20cm diâmetro e 9 cm altura, fechadas com tecidos de algodão, contendo cerca de 4cm de terra vegetal esterilizada. Os terrários foram mantidos em uma câmara incubadora BOD, sob temperatura de 23 °C e umidade relativa do ar de 61%. As caixas foram umedecidas com 10 ml de água, a intervalos de dois dias e, assim, o substrato foi mantido constantemente úmido. Os moluscos foram alimentados *ad libitum*, com alimento para aves enriquecido com carbonato de cálcio (proporção de 3:1) (BESSA & ARAUJO, 1995).

Caracterização dos sítios de coleta (Figura 2)

As localidades foram caracterizadas com bases nas informações disponibilizadas no site do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE, 2016).

O município de Chácara (-21.671797/-43.213837) localiza-se na mesorregião da Zona da Mata, microrregião de Juiz de Fora, apresentando clima tropical de altitude (inverno seco e verão quente), com uma temperatura média anual de 19,3°C e umidade relativa do ar em torno de 75%. Caracteriza-se pelo Bioma de Mata Atlântica, com altitude de 800m e precipitação média anual de 1.600mm.

O município de Leopoldina (-21.526731/-42.636027) situa-se na mesorregião da Zona da Mata, apresentando clima tropical (invernos secos e amenos, com verões chuvosos e temperaturas moderadamente elevadas), com temperatura média anual de 21°C meses frios e 29°C nos outros meses e umidade relativa do ar em torno de 87%. Caracteriza-se pelo Bioma de Mata Atlântica, com altitude de 225m e precipitação média anual de 1.307mm.

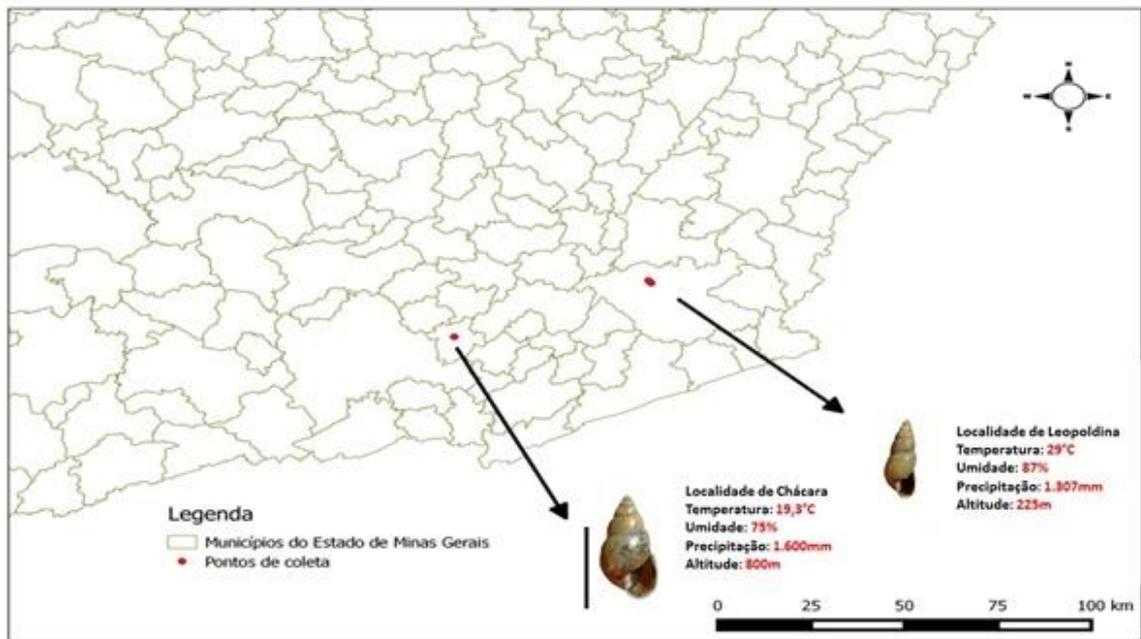


Figura 2: Localização geográfica dos dois pontos de coleta de *Leptinaria unilamellata*, nos municípios de Chácara e Leopoldina, Minas Gerais. Representação da concha dos indivíduos de cada localidade. Barra=10mm.

Estudo morfométrico

Para realização das análises morfométricas, os moluscos foram fotografados sob microscópio estereoscópico da marca Olympus, modelo SZX7As com câmera Sony modelo H.CE3000. As medidas lineares da concha foram obtidas a partir das imagens, com o software Image-Pro Plus 6.0. Foram aferidas as seguintes medidas lineares: comprimento total (CC), largura total (LC), comprimento da abertura (CA), largura da abertura (LA), comprimento da volta corporal (CVC), comprimento da penúltima volta (CPV) e comprimento da espira (CE) além do índice espiral (CC/LC) e da razão entre o comprimento e a largura da abertura (CA/LA) (Figura 3). Tais medidas foram estabelecidas seguindo a metodologia adaptada por Medeiros *et al.* (2015).

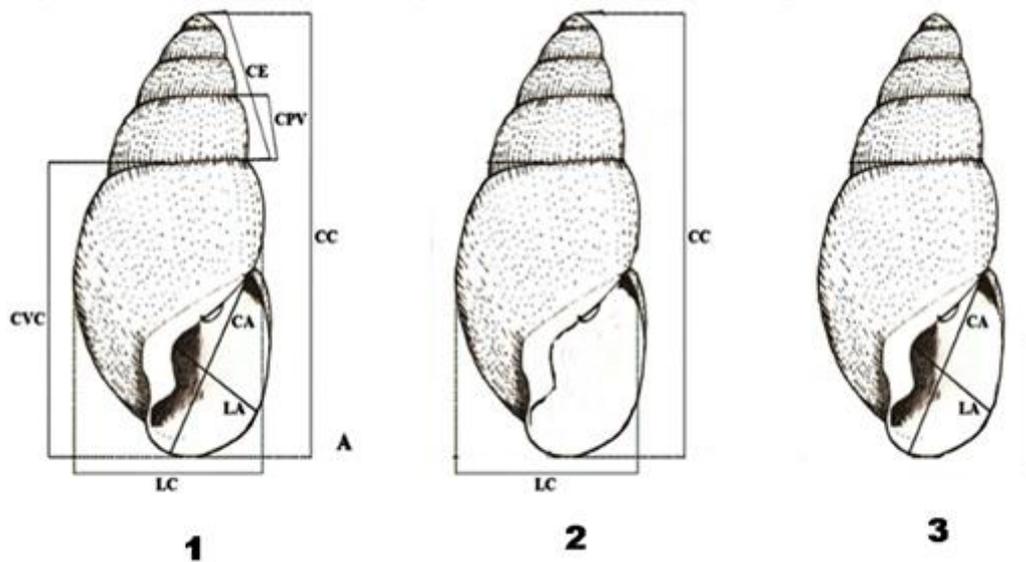


Figura 3: 1: Medidas lineares aferidas; 2: Índice espiral e 3: Razão entre comprimento da aberutra e largura da concha. Medidas realizadas em mm. Barra = 4mm.

Variabilidade interpopulacional

Para analisar a variabilidade morfológica interpopulacional, os valores médios das medidas lineares descritas foram comparados entre as duas populações, através do teste ANOVA, seguido pelo teste de Tukey, com intervalo de confiança de 95%. A análise de componentes principais foi realizada a partir das mesmas medidas lineares, para verificar os componentes que mais contribuíram com a variância e covariância. Todas as análises foram desenvolvidas no programa SPSS 15.0.

Morfologia da concha ao longo das gerações

Para verificar se os padrões morfológicos da concha, observados nas duas populações se mantinham ao longo de gerações sucessivas de laboratório, a morfometria da concha foi analisada nos indivíduos do campo de cada população, bem como em três gerações de laboratório. Para tanto, após 15 dias do estabelecimento das criações matrizes, os moluscos do campo, das duas populações, foram separados em terrários individuais com 5cm de diâmetro e 6cm altura, até a liberação de filhotes. Após a reprodução, o número de filhotes produzidos por indivíduo do campo foi quantificado e 30 filhotes foram separados para compor os grupos experimentais referentes à geração F1. A manutenção dos indivíduos parentais em terrários individuais permitiu a obtenção de filhotes de diversos indivíduos, aumentando a

representatividade genética da população de origem. Os moluscos da geração F1 foram mantidos isolados até a idade de 90 dias, época aproximada do alcance da maturidade sexual, de acordo com Carvalho *et al.* (2009). Nesse momento, as conchas dos moluscos foram fotografadas para a posterior análise morfométrica e os indivíduos foram agrupados por 15 dias para assegurar a realização de fecundação cruzada. Após esse período, os indivíduos foram mantidos isolados até a liberação dos filhotes. Os filhotes foram separados para compor os grupos experimentais referentes à geração F2 e fotografados para a obtenção da medida do diâmetro da concha nepiônica. O procedimento descrito acima foi repetido até a obtenção da geração F3, para as duas populações.

As medidas lineares das conchas dos indivíduos adultos das quatro gerações (campo, F1, F2 e F3) foram comparadas na mesma população e entre as duas populações através da análise de variância ANOVA, seguida pelo teste de Tukey, com intervalo de confiança de 95%. A análise de componentes principais (PCA) foi realizada a partir das mesmas medidas lineares, para verificar os componentes que mais contribuíram com a variância e covariância. As medidas do diâmetro da concha dos filhotes foram utilizadas para verificar a relação entre o sucesso reprodutivo e a morfologia da concha, como descrito a seguir.

Relação entre índice espiral, tamanho da abertura da concha e sucesso reprodutivo

Para testar a hipótese de existência de antagonismo entre características da concha que conferem proteção contra dessecação e o sucesso reprodutivo, foi verificada a existência de correlação entre características das conchas dos adultos e características relacionadas aos filhotes, consideradas como descritores do sucesso reprodutivo, tais como o número de filhotes e o diâmetro da concha dos filhotes. Para tanto, foi quantificado o número de filhotes produzidos por indivíduo no primeiro evento reprodutivo, em todas as gerações. As medidas morfométricas foram obtidas a partir dos indivíduos adultos do campo das duas populações e em sucessivas gerações. Os dados foram submetidos a testes de normalidades e posterior aplicação dos testes de correlação de Spearman ou Pearson. Foi investigada a existência de correlação entre ¹o índice espiral da concha dos parentais e o diâmetro da concha nepiônica dos filhotes; ²entre o índice espiral da concha dos parentais e o número de filhotes, ³entre a razão CA/LA (comprimento da abertura/ largura da abertura) da concha dos parentais.

Efeito da dessecação sobre a morfologia da concha e sucesso reprodutivo em gerações sucessivas

Para verificar o efeito da dessecação sobre a morfologia da concha, ao longo de três gerações sucessivas, os moluscos das duas populações foram submetidos a dois tratamentos. Para o estabelecimento dos grupos experimentais, foram separados 30 filhotes recém-eclodidos dos moluscos do campo (geração F1) de cada população. Os filhotes foram acondicionadas em caixas plásticas individuais com 5cm de diâmetro e 6cm de altura. Os terrários foram mantidos em câmara climatizada BOD, com umidade relativa do ar média de 61% e temperatura média de 23°. Os moluscos ficaram isolados por 90 dias, até atingirem a maturidade sexual, quando foram agrupados por 15 dias para a realização de fecundação cruzada. Após 15 dias, os moluscos foram novamente isolados até a liberação dos filhotes (geração F2), que foram contados e fotografados para a obtenção do número de filhotes por indivíduo e do diâmetro da concha nepiônica dos filhotes. Nesse momento, os adultos também foram fotografados para a obtenção das medidas lineares da concha.

Os moluscos da geração F2 foram submetidos a um regime de dessecação e um regime favorável. Para tanto, os moluscos foram mantidos em terrários individuais, totalizando 60 indivíduos de cada população (30 em regime de dessecação e 30 em regime favorável). Nesta etapa, os terrários dos moluscos em condições de dessecação foram umedecidos somente uma vez por semana. Os terrários submetidos a condições favoráveis foram umedecidos a intervalo de dois dias, com 8ml de água de torneira. A umidade relativa do ar e temperatura foram mantidas constantes. Os moluscos foram isolados por 90 dias, até o alcance da maturidade sexual, quando foram agrupados por 15 dias e isolados novamente até a liberação de filhotes (geração F3). O mesmo procedimento foi realizado com a geração F3, até a obtenção da geração F4.

As medidas lineares da concha dos indivíduos das gerações sucessivas foram comparadas no mesmo tratamento e entre os dois tratamentos distintos, nas duas populações, através da análise de variância ANOVA, seguida pelo teste Tukey, com intervalo de confiança de 95%. A análise de componentes principais (PCA) foi realizada a partir das mesmas medidas lineares, para verificar os componentes que mais contribuíram com a variância e covariância

RESULTADOS

Variabilidade interpopulacional (Tabelas I, S1, S2 e S3; Figuras 4 e 5)

Considerando as populações do campo, foram observadas diferenças significativas no comprimento e largura da concha, comprimento e largura da abertura, comprimento da volta corporal e comprimento da espira. A análise dos componentes principais revelou que a largura da abertura apresentou 82,18% de variância e o comprimento da abertura 13,25%.

Para a primeira geração (F1), foram observadas diferenças significativas entre as populações no comprimento e largura da concha, comprimento e largura da abertura, e comprimento da volta corporal. A análise de componentes principais revelou que o comprimento da abertura apresentou 75,5% de variância e a largura da abertura 20,98%.

Na segunda geração (F2), apenas o comprimento da espira e o índice espiral apresentaram valores significativamente diferentes entre as duas populações. A análise de componentes principais revelou que só o primeiro eixo, o comprimento da concha, explicou 95,07% da variação observada.

Na terceira geração (F3) a única medida linear que diferiu significativamente entre as populações foi comprimento da concha. A análise de componentes principais revelou que o comprimento da concha apresentou 85,02% de variância e o comprimento da volta corporal 11,82%.

Esses resultados indicam que as diferenças morfométricas observadas entre os indivíduos do campo das duas populações, se mantiveram na geração F1 (com exceção de uma variável morfométrica), sendo a variação melhor explicada pelo comprimento e largura da abertura. Os resultados da análise de componentes principais mostram que o comprimento e a largura da abertura são os componentes que melhor explicam as variações observadas entre os indivíduos do campo e F1 das populações de Chácara e Leopoldina.

As diferenças morfométricas entre as duas populações se tornaram cada vez menos evidentes nas gerações F2 e F3. A partir da segunda geração de laboratório não foram observadas diferenças em cinco medidas lineares que diferiram significativamente entre os indivíduos do campo das duas populações, assim como entre os indivíduos da geração F1. Considerando a análise de componentes principais, a variação observada nessas duas gerações

não é mais explicada pelo comprimento e largura da abertura e sim pelo comprimento da concha. Esses resultados indicam que as gerações de laboratório das duas populações se tornaram mais semelhantes em relação à amplitude da abertura da concha.

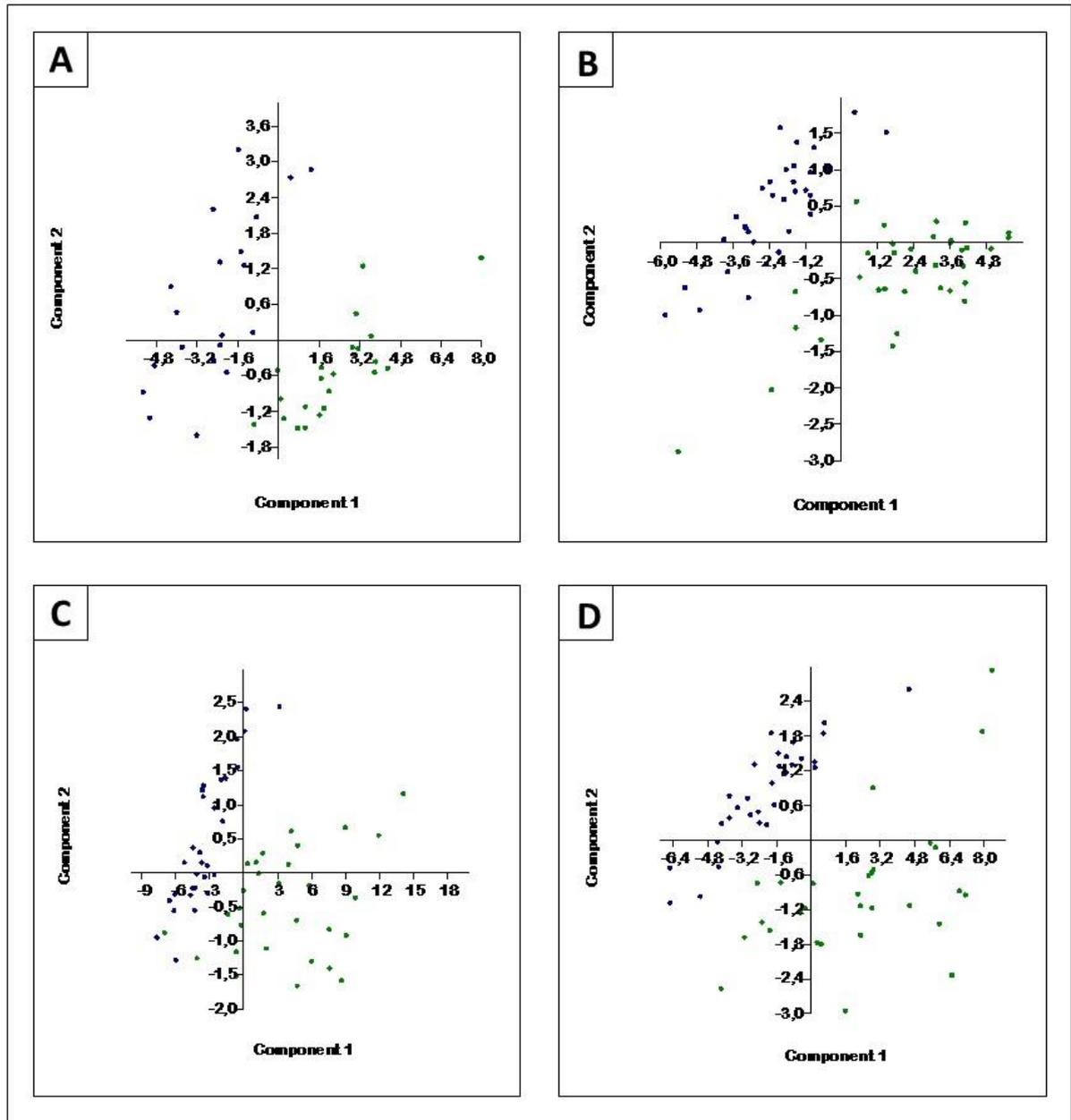


Figura 4: Análise de componentes principais, realizada a partir de medidas lineares da concha de indivíduos das populações de Chácara (símbolo azul) e Leopoldina (símbolo verde) em quatro gerações. (A) Molusco campo, (B) F1, (C) F2 e (D) F3.

Tabela I: Morfometria comparada de *Leptinaria unilamellata* das populações de Chácara e Leopoldina (medidas em milímetros).

	Leopoldina			Chácara	
	Média±DP (CV%)	Amplitude	Média±DP (CV%)	Amplitude	Teste de Tukey
Moluscos do campo					
CC	16,09±1,45 (8,77)	14,28 - 19,38	17,73±1,35 (7,28)	16,04 - 21,85	*F=12,25 - p= 0,001
LC	7,07±0,87 (11,92)	5,96 - 9,4	9,12±0,34 (11,92)	7,76 - 11,35	*F=60,76 - p=0,001
CA	6,16±0,55 (9,13)	5,06 - 7,03	8,32±0,79 (9,36)	7,11 - 10,68	*F=135,1 - p=0,001
LA	4,33±0,53 (12,65)	3,08 - 5,23	5,79±0,55 (9,45)	4,97 - 7,62	*F=95,5 - p=0,001
CVC	8,94±0,80 (9,06)	7,47 - 10,4	11,53±0,97 8,41)	10,1 - 14,4	*F=103,3 - p=0,001
CPV	2,78±0,29 (10,81)	2,34 - 3,29	2,81±0,23 (8,11)	2,56 - 3,6	F=2,96 - p=0,092
CE	7,33±0,99 (12,90)	6,01 - 9,69	6,48±0,48 (7,44)	5,91 - 7,81	*F=26,48 - p=0,001
CC/CL	2,27±0,1 (4,43)	2,06 - 2,47	1,96±0,06 (3,1)	1,88 - 2,10	F=164,1 - p=2,82
CA/LA	1,44±0,11 (7,56)	1,29 - 1,78	1,45±0,05 (3,74)	1,33 - 1,62	F=0,31 - p=0,58
Moluscos da geração F1					
CC	12,05±1,24 (10,52)	8,97 - 14,63	14,46±1,66 (11,82)	8,35 - 16,27	*F=38,78 - p=0,001
LC	5,76±0,48 (8,23)	4,84 - 7,09	7,67±0,85 (11,16)	5,06 - 9,08	*F=109,6 - p=0,001
CA	5,16±0,52 (10,03)	3,91 - 6,33	7,52±0,86 (11,70)	5,1 - 8,68	*F=154,4 - p=0,001
LA	2,94±0,26 (8,94)	2,13 - 3,46	3,87±0,58 (15,39)	2,69 - 5,07	*F=58,97 - p=0,001
CVC	7,41±0,61 (8,34)	6,01 - 8,81	9,93±1,09 (11,17)	6,53 - 11,35	*F=124,80 - p=0,001
CPV	1,99±0,28 (14,37)	1,3 - 2,38	2,08±0,33 (16,88)	0,87 - 2,44	F=0,227 - p=0,635
CE	4,61±0,66 (14,63)	3,05 - 5,83	4,46±0,72 (16,85)	1,83 - 5,16	F=2,37 - p=0,129
CC/CL	2,03±0,08 (4,24)	1,85 - 2,18	1,85±0,1 (5,38)	1,65 - 2,29	F=59,34 - p=9,84
CA/LA	1,8±0,13 (7,01)	1,48 - 2	1,96±0,14 (7,07)	1,67 - 2,16	F=31,31 - p=4,75
Moluscos da geração F2					
CC	12,75±1,91 (14,95)	9,47 - 17,78	17,13±3,15 (18,46)	9,87 - 24,16	F=42,23 - p=1,90
LC	5,94±0,66 (10,92)	4,82 - 7,95	8,61±1,73 (19,58)	5,07 - 12,26	F=71,27 - p=9,82
CA	5,05±0,58 (11,69)	3,68 - 6,56	7,61±1,72 (21,31)	4,46 - 11,44	F=88,64 - p=2,34
LA	3,06±0,60 (18,58)	2,35 - 4,97	4,47±1,35 (28,66)	2,42 - 8,08	F=32,56 - p= 3,95
CVC	7,04±0,81 (11,53)	5,61 - 9,38	10,46±2,09 (19,80)	5,79 - 14,52	F=76,85 - p=2,81
CPV	2,37±0,37 (15,72)	1,63 - 3,34	2,93±0,57 (19,45)	1,87 - 4,41	F=18,57 - p=6,29
CE	5,63±1,18 (20,31)	3,94 - 8,59	6,7±1,25 (18,78)	4,33 - 9,97	*F=7,21 - p=0,009
CC/LC	2,13±0,11 (5,37)	1,86 - 2,30	1,95±0,08 (4,37)	1,74 - 2,07	F=45,2 - p=7,95
CA/LA	1,61±0,16 (10,17)	1,3 - 1,83	1,71±0,21 (11,92)	1,33 - 2,20	*F=12,52 - p=0,001
Moluscos da geração F3					
CC	14,3±1,75 (12,34)	10,53 - 19,19	16,15±2,53 (15,62)	11,49 - 21,54	*F=12,98 - p=0,001
LC	6,35±0,62 (9,84)	4,94 - 8,22	8,16±1,23 (14,97)	5,91 - 10,03	F=59,06 - p=2,066
CA	5,61±0,65 (11,70)	4,2 - 7,51	7,86±1,14 (14,60)	5,85 - 9,57	F=88,10 - p=3,079
LA	3,68±0,48 (12,96)	2,94 - 4,91	5,17±0,99 (19,30)	3,56 - 6,81	F=52,62 - p=1,097
CVC	7,56±0,87 (11,58)	5,79 - 10,1	10,23±1,57 (15,46)	7,51 - 12,82	F=68,14 - p=2,295
CPV	2,83±0,35 (12,65)	2,07 - 3,67	2,66±0,40 (14,78)	2 - 4,03	F=0,25 - p=0,617
CE	6,95±0,99 (14,63)	4,67 - 9,09	6,14±1,35 (21,25)	3,93 - 10,26	F=1,61 - p=0,209
CC/LC	2,25±0,09 (3,86)	2,06 - 2,41	1,99±0,13 (6,71)	1,45 - 2,19	F=89,38 - p=2,383
CA/LA	1,53±0,11 (7,39)	1,24 - 1,75	1,51±0,14 (9,01)	1,37 - 1,95	F=0,467 - p=0,497

Legenda: *Diferença significativa. **CC:** comprimento da concha, **LC:** largura da concha, **CA:** comprimento da abertura, **LA:** largura da abertura, **CVC:** comprimento da volta corporal, **CPV:** comprimento da penúltima volta, **CE:** comprimento da espira, **CC/LC:** comprimento da concha/largura da concha, **CA/LA:** comprimento da abertura/largura da abertura

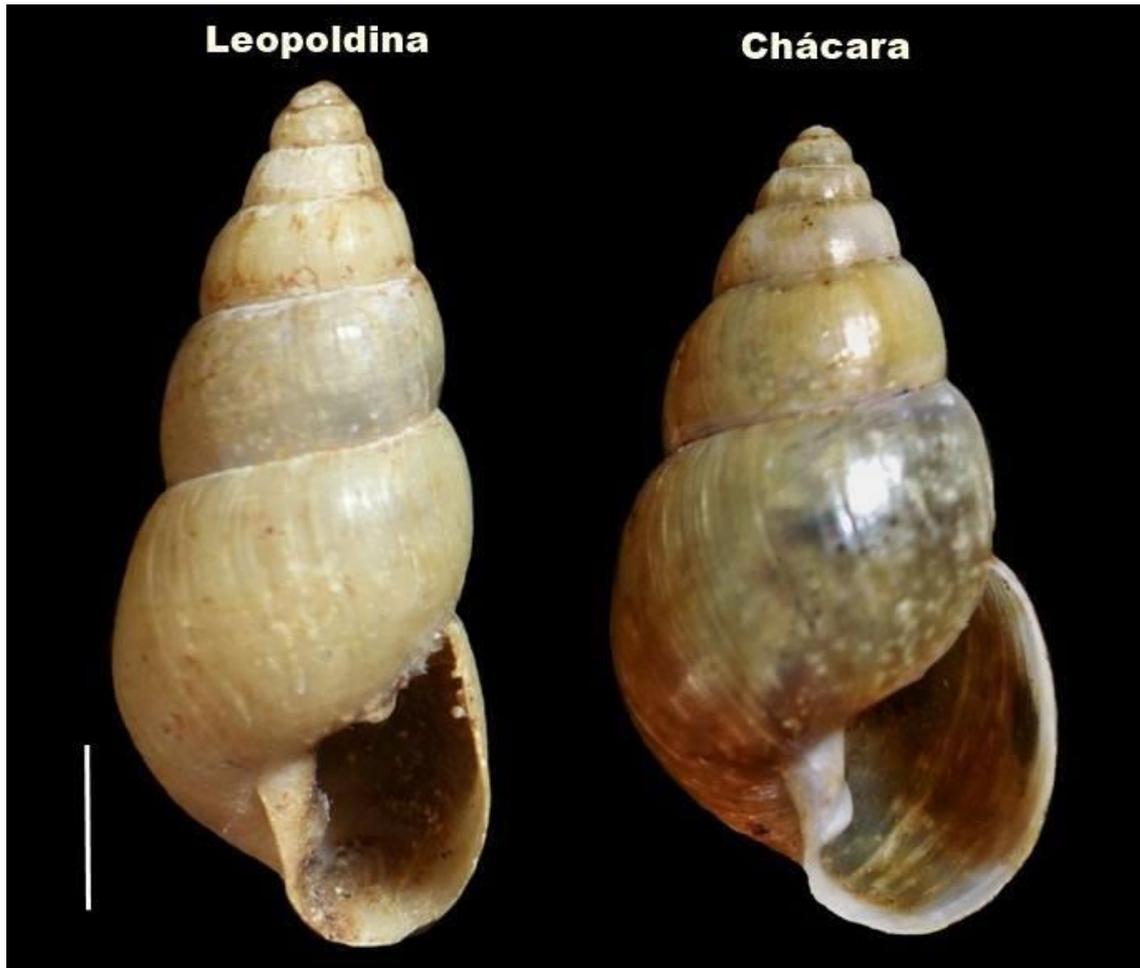


Figura 5: Morfologia externa da concha de *Leptinaria unilamellata*, decorrentes das localidades de Leopoldina e Chácara. Barra=3mm.

Variabilidade intrapopulacional ao longo de gerações sucessivas (Tabela S4)

Os resultados evidenciam a mudança na forma da concha, através do aumento do índice espiral ao longo da sucessão das gerações F1, F2 e F3 de Leopoldina e das gerações F1 e F2 de Chácara, bem como o aumento na dimensão da abertura da concha, na sucessão da geração F1 para F3 de Leopoldina e F1 para F2 de Chácara.

Número e tamanho dos filhotes produzidos ao longo de gerações sucessivas

Os indivíduos da população de Chácara produziram maior número de filhotes em todas as gerações e filhotes com maior diâmetro na geração F3 (Tabela 2).

Tabela II: Índice espiral, número de filhotes e diâmetro dos filhotes produzidos por *Leptinaria unilamellata* das populações de Leopoldina e Chácara, em gerações sucessivas de laboratório.

	Leopoldina		Chácara		
	Média±DP (CV%)	Intervalo	Média±DP (CV%)	Intervalo	Teste de Tukey
Moluscos da geração F1					
IE	2,03±0,08 (4,24)	1,85 - 2,18	1,85±0,10 (5,38)	1,65 - 2,29	F= 59,34 - p=9,835
NF	5±2,21 (46,54)	1,0 - 8,0	6±5,92 (76,46)	1,0 - 19	*F=6,276 - p=0,015
DF	2,09±0,19 (8,98)	1,61 - 2,47	2,2±0,25 (10,96)	1,9 - 2,85	*F=8,82 - p=0,004
Moluscos da geração F2					
IE	2,13±0,11 (5,37)	1,86 - 2,3	1,95±0,08 (4,37)	1,74 - 2,07	F=45,2 - p=7,951
NF	3±0,88 (30,19)	1,0 - 5,0	5±3,65(64,00)	1,0 - 13	*F=13,25 - p=0,001
DF	2,09±0,29 (13,89)	1,73 - 2,65	2,51±0,33 (12,93)	1,89 - 3,31	F=2,02 - p=4,605
Moluscos da geração F3					
IE	2,26±0,09 (3,86)	2,06 - 2,41	1,99±0,13 (6,71)	1,45 - 2,19	F=89,38 - p=2,383
NF	7±3,47 (54,45)	1,0 - 12	11±8,24 (61,64)	2,0 - 31	*F=11,85 - p=0,001
DF	2,12±0,24 (10,68)	1,99 - 2,76	2,52±0,43 (16,74)	1,82 - 3,55	*F=6,752 - p=0,014

Legenda:*Diferença significativa. **IE:** Índice espiral (razão entre o comprimento e a largura da concha), **NF:** Número de filhotes e **DF:** Diâmetro dos filhotes.

Relação entre índice espiral, tamanho da abertura e sucesso reprodutivo

Índice espiral e número de filhotes (Tabela S5)

Não foi observada correlação entre índice espiral e número de filhotes produzidos pelos indivíduos das gerações F1, F2 e F3 em nenhuma das duas populações.

Índice espiral e diâmetro dos filhotes (Tabela S6)

Não foi observada correlação entre índice espiral e diâmetro dos filhotes produzidos pelos indivíduos das gerações F1, F2 e F3. Entretanto, foi observada correlação positiva entre índice espiral e diâmetro dos filhotes produzidos pelos moluscos da geração F1 de Chácara ($r = 0,579 - p = 0,000$).

Razão CA/LA e o número de filhotes (Tabela S7)

Foi observada correlação positiva entre a razão CA/LA e número de filhotes na geração F1 da população de Leopoldina ($r=0,494$ – $p=0,0014$). O mesmo padrão foi observado nos moluscos da geração do campo da população de Chácara ($r=0,494$ – $p=0,014$).

Razão CA/LA e diâmetro dos filhotes (Tabela S8)

Não foi observada correlação entre razão CA/LA e diâmetro dos filhotes produzidos pelos indivíduos das gerações F1, F2 e F3 em nenhuma das duas populações.

Efeito da dessecação sobre a morfologia da concha e sucesso reprodutivo (Tabela S9)***Relação entre a razão CA/LA e o diâmetro dos filhotes***

Não houve correlação significativa em nenhuma geração, das duas populações, entre a razão CA/LA e o diâmetro dos filhotes, sob condição favorável e dessecação.

Relação entre razão CA/LA e número de filhotes

Considerando a geração F2, apenas os indivíduos da população de Chácara, mantidos sob dessecação, apresentaram correlação significativa entre a razão CA/LA e o número de filhotes produzidos ($r=0,418$; $p=0,027$).

Considerando a geração F3, houve correlação entre a razão CA/LA e o número de filhotes produzidos pelos indivíduos da população de Leopoldina mantidos sob condição favorável ($r=0,418$; $p=0,024$), e pelos indivíduos da mesma população, mantidos sob condições de dessecação ($r=0,468$; $p=0,016$).

Morfometria comparada entre os grupos mantidos sob condição favorável e dessecação

População de Leopoldina (Tabela S10)

Os indivíduos da geração F2 mantidos sob condição favorável apresentou valor significativo apenas para largura da concha ($F=3,98 - p=0,051$).

Na geração F3, os indivíduos mantidos sob condição favorável apresentaram diferenças significativas no comprimento da concha ($F=8,125 - p=0,006$), comprimento da abertura ($F=6,568 - p=0,013$), comprimento da volta corporal ($F=6,154 - p=0,016$), comprimento da penúltima volta ($F=7,431 - p=0,008$), comprimento da espira ($F=6,47 - p=0,014$) e índice espiral ($F=12,24 - p=0,001$).

População de Chácara (Tabela S11)

Não foram observadas diferenças significativas nas medidas lineares e razões analisadas entre os dois tratamentos, na geração F2. Na geração F3, os indivíduos mantidos sob condição favorável, apresentaram valores significativos na largura da concha ($F=4,152 - p=0,046$).

Efeito dos tratamentos (favorável x dessecação) nas duas populações

Os resultados da análise de componentes principais mostraram que as medidas lineares e razão não apresentaram variação suficiente para separar as populações mantidas sob condições favoráveis e sob dessecação (Figura 6).

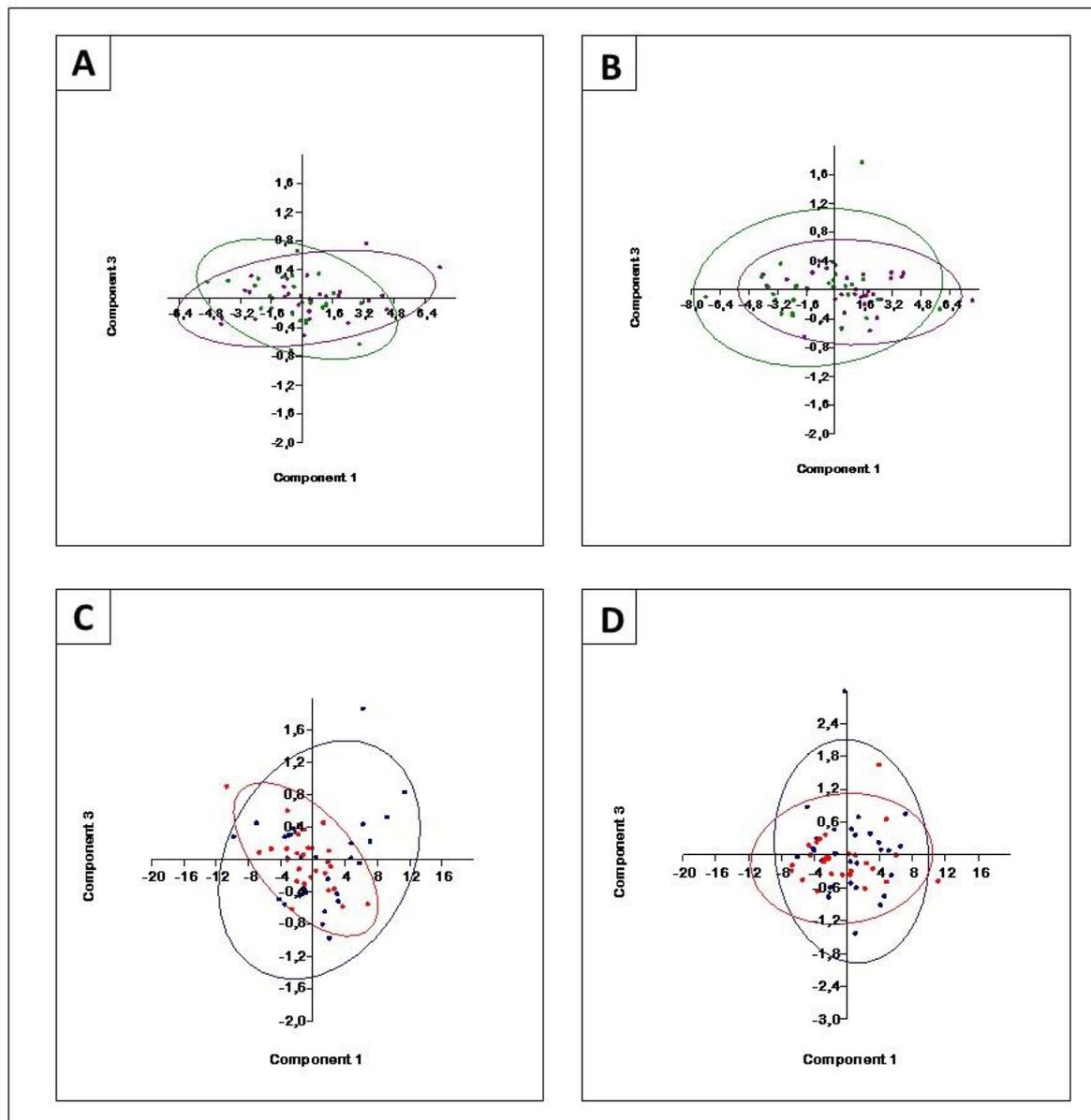


Figura 6: Análise dos componentes principais a partir das medidas lineares das conchas das populações de Leopoldina e Chácara, submetidas a condição favorável de umidade e dessecação. (A) F2 Leopoldina e (B) F3 Leopoldina sob condições favoráveis: símbolo roxo. Moluscos submetidos a condições de dessecação: símbolo verde; (C) F2 Chácara e (D) F3 Chácara. Moluscos submetidos a condições favoráveis: símbolo azul, moluscos submetidos a condição de dessecação: símbolo vermelho.

Morfometria comparada entre populações sob dessecação (Tabelas III e IV)

Foi observada diferença significativa no comprimento da espira, na razão CA/LA e comprimento da penúltima volta entre os indivíduos das populações de Chácara e Leopoldina, da geração F2, mantidos sob dessecação.

Observamos também uma significativa no índice espiral e razão CA/LA entre os indivíduos das populações de Chácara e Leopoldina, da geração F3, mantidos sob dessecação.

O antagonismo entre características de proteção contra dessecação e o sucesso reprodutivo foi evidenciado nos indivíduos da geração F2 da população de Leopoldina, submetidos à dessecação, que apresentaram menores valores de largura da concha quando comparados aos indivíduos mantidos sob condições favoráveis. O mesmo resultado foi observado nos indivíduos da geração F3 da população de Chácara, submetidos à dessecação. A população de Chácara só respondeu ao regime de dessecação, através de mudança na forma da concha, na geração F3.

Tabela III: Morfometria comparada da concha de indivíduos da espécie *Leptinaria unilamellata*, decorrentes das populações de Chácara e Leopoldina, mantidos sob condição favorável e dessecação, na geração F2 (medidas em milímetros).

	Média±DP(CV%)	Amplitude	Média±DP(CV%)	Amplitude	Teste de Tukey
	Geração F2 Dessecação				
	Leopoldina		Chácara		
CC	12,37±2,78 (23,18)	8,9 -15,2	15,92±2,33 (14,59)	8,87 - 21,57	F=34,95 - p=2,12
LC	5,64±1,2 (21,68)	4,82 - 6,8	8,15±1,12 (13,61)	5,29 - 10,59	F=78,39 - p=3,11
CA	4,99±1,02 (21,28)	4,2 - 5,61	7,55±1,07 (14,17)	4,78 - 9,93	F=103,4 - p=2,48
LA	2,97±0,67 (22,74)	2,45 - 3,9	4,16±0,68 (15,86)	2,58 - 5,43	F=55,81 - p=5,78
CVC	6,85±1,47 (22,28)	5,22 - 8,19	9,79±1,48 (15,11)	5,37 - 12,85	F=66,72 - p=4,09
CPV	2,27±0,54 (24,31)	1,58 - 2,89	2,81±0,44 (16,54)	1,56 - 3,74	F=13,32 - p=0,001*
CE	5,60±1,40 (25,59)	3,76 - 7,87	6,44±1,02 (16,20)	3,48 - 8,63	F=6,66 - p=0,012*
CC/LC	2,15±0,12 (5,38)	1,99 - 2,46	1,94±0,10 (5,29)	1,68 - 2,08	F=60,49 - p=2,54
CA/LA	1,64±0,14 (8,68)	1,30 - 1,91	1,82±0,17 (9,55)	1,26 - 2,19	F=17,06 - p=0,001*

Legenda: *Diferença significativa. **CC:** comprimento da concha, **LC:** largura da concha, **CA:** comprimento da abertura, **LA:** largura da abertura, **CVC:** comprimento da volta corporal, **CPV:** comprimento da penúltima volta, **CE:** comprimento da espira, **CC/LC:** comprimento da concha/largura da concha, **CA/LA:** comprimento da abertura/largura da abertura.

Tabela IV: Morfometria comparada da concha de indivíduos decorrente das populações de Chácara e Leopoldina, mantidos sob condição favorável e dessecação, na geração F2 (medidas em milímetros).

	Geração F3 Dessecação				
	Leopoldina		Chácara		
CC	13,26±1,93 (15,11)	8,29 - 17,83	14,62±2,79 (17,91)	11,39 - 23,24	F=18,48 - p=7,392
LC	5,91±0,70 (11,78)	4,26 - 8,03	7,22±1,52 (19,58)	5,48 - 12,01	F=31,14 - p=8,363
CA	5,08±0,56 (10,88)	3,74 - 6,32	6,97±1,44 (19,47)	5,47 - 11,47	F=55,91 - p=7,698
LA	3,43±0,64 (18,59)	2,21 - 5,71	4,24±1,17 (25,66)	3,08 - 7,69	F=18,96 - 6,147
CVC	6,82±0,77 (11,16)	4,95 - 9,02	9,08±1,77 (18,33)	7,29 - 14,97	F=52,87 - p=1,651
CPV	2,54±0,45 (18,11)	1,44 - 3,59	2,67±0,50 (18,40)	1,83 - 3,67	F=3,00 - p=0,089
CE	5,97±1,26 (21,00)	3,33 - 8,95	5,95±1,13 (18,37)	4,18 - 8,5	F=0,289 - p=0,593
CC/LC	2,17±0,14 (6,81)	1,86 - 2,41	2,04±0,08 (4,07)	1,84 - 2,19	F=15,08 - p=0,001*
CA/LA	1,55±0,15 (9,97)	1 - 1,79	1,63±0,15 (9,24)	1,47 - 2,07	F=9,221 - p=0,004*

Legenda: *Diferença significativa. **CC:** comprimento da concha, **LC:** largura da concha, **CA:** comprimento da abertura, **LA:** largura da abertura, **CVC:** comprimento da volta corporal, **CPV:** comprimento da penúltima volta, **CE:** comprimento da espira, **CC/LC:** comprimento da concha/largura da concha, **CA/LA:** comprimento da abertura/largura da abertura.

DISCUSSÃO

No presente estudo, as diferenças morfométricas entre as duas populações de *L. unilamellata* se tornaram cada vez menos evidentes ao longo das gerações sucessivas de laboratório. Esse resultado evidencia o papel importante da plasticidade fenotípica na variabilidade interpopulacional observada (CONDE-PADIN *et al.*, 2009; BRONMARK *et al.*, 2011; DOWLE *et al.*, 2015). Respostas plásticas à variação em características abióticas, determinando a presença de morfotipos distintos de uma mesma espécie do gênero *Physa*, foram observadas por Gustafson *et al.* (2014). Os autores mantiveram, sob condições idênticas de laboratório, indivíduos de duas populações com morfologia da concha distinta (conchas alongadas com abertura estreita e conchas abauladas com abertura ampla), provenientes de ambientes com características distintas em relação ao fluxo de água. Assim como foi observado no presente estudo, a geração F1 das duas populações apresentou morfometria da concha muito semelhante aos parentais do campo. Essa semelhança é provavelmente explicada pelo efeito materno e não pela determinação genética, uma vez que não se manteve nas gerações de laboratório subsequentes à F1.

Estudos recentes têm evidenciado, em espécies de gastrópodes pulmonados, a existência de respostas adaptativas rápidas na prole, mediadas por informações não-genéticas transmitidas pelo organismo materno aos embriões (Ivashkin *et al.*, 2015). Esse processo está associado à vida em ambientes variáveis, que exigem respostas adaptativas imediatas. O organismo materno transmite à prole, em fases específicas do desenvolvimento embrionário, moléculas que mediam a plasticidade fenotípica. Essa plasticidade determina padrões comportamentais, morfológicos e fisiológicos que permitem à prole se adaptar às condições ambientais que o organismo materno vivencia (MOUSSEAU & FOX, 1998; GOLAB & LIPINSKA, 2009; IVASHKIN *et al.*, 2015; SEPPALA & LANGELOH, 2016).

Diferenças na morfologia da concha entre populações de gastrópodes que ocupam áreas com características ambientais distintas têm sido amplamente investigadas (CONDE-PADIN *et al.*, 2009; AVACA *et al.*, 2013; GUSTAFSON *et al.*, 2014; GUSTAFSON & BOLEK, 2015; MÁRQUEZ *et al.*, 2015; CAZENAVE & ZANATTA, 2016; TIRADO *et al.*, 2016). Em alguns desses estudos, para verificar se essas diferenças são devidas à plasticidade fenotípica ou à determinação genética, indivíduos adultos de populações distintas foram mantidos sob condições idênticas, em laboratório, e a morfologia da concha da prole foi analisada (JOHANNESSON & JOHANNESSON, 1996; CONDE-PADIN *et al.*, 2009; GUSTAFSON *et*

al., 2014). Nos estudos de Johannesson & Johannesson (1996) e Conde-Padín *et al.* (2009) a morfologia da concha nos filhotes se manteve semelhante àquela dos parentais do campo e esses autores atribuíram à determinação genética a manutenção das diferenças morfológicas observadas entre populações. Entretanto, uma vez que, nesses estudos, apenas a geração F1 foi analisada, não é possível excluir o efeito materno como fonte de plasticidade fenotípica.

No presente estudo, o comprimento e largura da abertura explicam a variação observada entre as populações apenas nas gerações do campo e F1. Esse resultado indica que nas gerações F2 e F3, as duas populações se tornaram mais semelhantes em relação à amplitude da abertura da concha. Madec *et al.* (2003) observaram igualmente em três gerações, que a largura e comprimento da concha e a largura da abertura foram os componentes que mais contribuíram para as variações encontradas entre populações de *Cornu aspersum*.

Diversos estudos evidenciaram que em espécies de gastrópodes terrestres, o índice espiral e a amplitude da abertura refletem as pressões ambientais relacionadas ao risco de dessecação (CAIN, 1977; GOODFRIEND, 1986; ARAD *et al.*, 1989; ARAD, 1990; ARAD *et al.*, 1992; ARAD *et al.*, 1993; CHIBA, 1996; GITTENBERGER, 1996; CHIBA, 2004; CHIBA & DAVISON, 2006).

A localidade de Chácara apresenta maior pluviosidade e as características da concha dos indivíduos do campo oriundos dessa localidade, bem como a demora na mudança da morfologia da concha em gerações sucessivas, em resposta à condição desfavorável de umidade, podem ser o reflexo da menor pressão relacionada ao risco dessecação. As características de ampla volta corporal e ampla abertura da concha não oferecem proteção contra a dessecação, mas permitem a produção de maior número de filhotes e, conseqüentemente, maior sucesso reprodutivo. Já a localidade de Leopoldina apresenta menor pluviosidade e temperatura média anual alta e, conseqüentemente, maior risco de dessecação. Como provável reflexo dessas características, as conchas dos indivíduos do campo oriundos dessa localidade, apresentam menor abertura e volta corporal mais estreita como estratégia contra a dessecação. Além disso, a população de Leopoldina apresentou resposta mais rápida ao regime de dessecação, o que pode ser interpretado como uma pré-adaptação ao risco de dessecação, relacionada às características climáticas da localidade de origem dessa população.

No laboratório, os terrários foram mantidos constantemente úmidos e sob temperatura e umidade relativa do ar constantes. Dessa forma, as gerações F1, F2 e F3 da população de Leopoldina foram submetidas a condições mais favoráveis, quando comparadas à geração do

campo. A maior semelhança na morfologia da concha entre as duas populações nas gerações de laboratório representa um ajuste às novas condições ambientais, através da mudança na forma da concha ao longo da sucessão das gerações. Essas mudanças se refletiram no aumento do índice espiral ao longo da sucessão das gerações F1, F2 e F3 de Leopoldina e das gerações F1 e F2 de Chácara, bem como o aumento na dimensão da abertura da concha, na sucessão da geração F1 para F3 de Leopoldina e F1 para F2 de Chácara. O fato de a geração F1 ter mantido a forma da concha semelhante à geração do campo é interpretado aqui como resultado do efeito materno, como discutido anteriormente. Esses resultados confirmam a hipótese de que as conchas alongadas e com aberturas menores refletem a necessidade de proteção contra dessecação, bem como a capacidade de resposta rápida de *L. unilamellata* às condições ambientais, através da mudança na morfologia da concha.

A morfologia da concha de gastrópodes terrestres tem sido investigada sob a ótica funcional, na tentativa de elucidar possíveis pressões seletivas que geram a variabilidade intra e interespecífica observada (JOHANNESSON, 1986; QUENSEN & WOODRUFF, 1997; STAIKOU, 1999; CHIBA, 2004; PERROTT *et al.*, 2007; WADA & CHIBA, 2013; LIEW *et al.*, 2014; D'ÁVILA *et al.*, 2013; SULIKOWSKA-DROZD *et al.*, 2014; MEDEIROS *et al.*, 2015). Nesses estudos, o risco de dessecação e predação, bem como a ocupação de substratos verticais e horizontais têm sido apontados como as principais pressões que influenciam a morfologia da concha. Embora alguns autores mencionem a importância das estratégias reprodutivas das espécies (NAKADERA & KOENE, 2013) apenas o estudo de Sulikowska-Drozd *et al.* (2014) demonstrou relação entre a morfologia da concha e os aspectos funcionais da reprodução em gastrópodes terrestres.

Medeiros *et al.* (2015) ao estudar a variabilidade interpopulacional na morfologia da concha de *L. unilamellata*, observaram que as populações oriundas de localidades com maiores índices de pluviosidade e menores temperaturas médias anuais apresentavam conchas mais abauladas e com maior abertura quando comparadas às populações de áreas com menor pluviosidade e maiores temperaturas médias. Os autores discutiram a importância da morfologia da volta corporal e da dimensão da abertura da concha para o sucesso reprodutivo de *L. unilamellata*. Embora não tenham acessado essa relação de maneira empírica, os autores lançaram a hipótese de que conchas mais alongadas, com volta corporal e abertura estreitas oferecem menor risco de dessecação, mas limitam a produção de filhotes, o que caracteriza um antagonismo entre proteção contra dessecação e sucesso reprodutivo.

Os resultados do presente estudo confirmam a hipótese de que as variáveis morfométricas relacionadas à forma da volta corporal e a dimensão da abertura influenciam o sucesso reprodutivo de *L. unilamellata*. A maior produção de filhotes pelos indivíduos da população de Chácara provavelmente não está relacionada apenas à maior dimensão da concha, uma vez que também foi observada nas gerações F2 e F3, quando apenas uma, dentre as sete variáveis lineares medidas, apresentou valores significativamente diferentes entre as duas populações. Embora as diferenças morfométricas entre as duas populações nas gerações F2 e F3 tenha sido explicada pelo comprimento da concha, o aumento desse componente da concha é uma medida indireta do crescimento da concha. O crescimento mais acelerado da concha tem sido relacionado com a formação de conchas abauladas. Medeiros *et al.* (2015) ao estudar populações de *L. unilamellata* com conchas alongadas e abauladas, observaram que não apenas a forma final da concha, no adulto, mas também as relações alométricas durante o processo de formação da concha, foi diferente entre as populações. Os autores observaram que na população de Cruzília, cujos indivíduos apresentavam as conchas mais abauladas, as variáveis comprimento da abertura e comprimento da concha apresentaram relação alométrica positiva. Contrariamente, as populações caracterizadas por conchas mais alongadas apresentaram relação alométrica negativa, significando que o aumento em comprimento da concha não foi acompanhado pelo aumento em comprimento da abertura.

A relação entre o tamanho da concha de *L. unilamellata* e o número de filhotes, diâmetro dos filhotes e tamanho da glândula de albúmen já havia sido demonstrada no estudo de Carvalho *et al.* (2009). Entretanto, o presente estudo, ao comparar populações com dois padrões conchiliomorfológicos, traz pela primeira vez evidências de que a forma, e não apenas o tamanho da concha, influencia o sucesso reprodutivo e as estratégias relacionadas ao balanço entre a proteção contra dessecação e a produção de filhotes. A menor produção de filhotes pelos indivíduos da população de Leopoldina está relacionada à forma da concha alongada que determina a presença de volta corporal e abertura estreitas. Essas características aumentam a proteção contra a dessecação, mas limitam a expansão do oviduto e, conseqüentemente, o número de filhotes produzidos. Esses resultados confirmam a hipótese de que as conchas alongadas e com aberturas menores refletem a necessidade de proteção contra dessecação e implicam em menor sucesso reprodutivo. Os resultados evidenciam também que moluscos com conchas mais alongadas e aberturas menores não investem em filhotes maiores. Essa seria uma estratégia possível, uma vez que, por apresentarem maior relação área e volume corporal, filhotes maiores têm maiores chances de sobrevivência à dessecação (REIMCHEN, 1983;

PERROTT *et al.*, 2007). Possivelmente, a sobrevivência dos filhotes é assegurada pela capacidade de retenção dos ovos no oviduto, apresentada pela espécie *L. unilamellata* (CARVALHO *et al.*, 2009) e não simplesmente pelo tamanho dos filhotes produzidos.

O gênero *Leptinaria* inclui apenas espécies sul-americanas e, portanto, adaptadas ao clima tropical (TRYON & PILSBRY, 1906). A estratégia reprodutiva de *L. unilamellata* é caracterizada pela ovoviviparidade *sensu stricto* e K-estrategismo e, provavelmente, reflete as pressões relacionadas à vida em um ambiente heterogêneo, com certa imprevisibilidade no regime de chuvas. Assim, o risco de dessecação parece ter sido uma pressão seletiva importante durante a evolução das características morfológicas, fisiológicas e comportamentais dessa espécie. Como exemplo, a capacidade de retenção dos ovos no oviduto permite que organismo materno responda às condições ambientais imediatas, assegurando a sobrevivência dos filhotes, ao liberá-los apenas quando as condições de umidade são favoráveis (DUTRA, 1988; ALMEIDA & BESSA, 2001; CARVALHO *et al.*, 2009).

No presente estudo, evidenciamos a capacidade de resposta rápida de *L. unilamellata* às condições ambientais, através da mudança na morfologia da concha mas não estratégia reprodutiva relacionada ao tamanho *versus* número de filhote. O tempo curto para essas mudanças, em apenas três gerações de laboratório, evidencia a importância da plasticidade fenotípica para as respostas adaptativas observadas. Esses resultados, aliados ao conhecimento prévio sobre aspectos reprodutivos, ajudam a compreender o significado das estratégias adotadas por essa espécie em um contexto ecológico e evolutivo. Esses resultados também têm implicações taxonômicas, devido à plasticidade fenotípica, presença de polimorfismos e a variabilidade morfológica resultante de pressões ambientais distintas, ou similaridade morfológica resultante de pressões semelhantes (GOODFRIEND, 1986; FIORENTINO *et al.*, 2008), levando à incerteza na identificação de espécies cujas diagnoses são baseadas nesse único caráter, como no caso das espécies do gênero *Leptinaria* que foram descritas com base na concha (TRYON & PILSBRY, 1906).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGRAWAL, A. A. 2001. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. **Science** 294:321–326. doi:10.1126/ science.1060701
- ALMEIDA, M. N; BESSA, E. C. A. 2001. Estudo do crescimento e da reprodução de *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny) (Mollusca, Subulinidae) em laboratório, **Rev. Bras. Zool.**, vol18, p=1107-1113.
- ANSART, A., MADEC, L. & VERNON, P. 2007. Supercooling ability is surprisingly invariable in eggs of the land snail *Cantareus aspersus*. **Cryobiol.**, 54, 71-76.
- ARAD, Z; GOLDENBERG, S; HELLER, J. 1989. Resistance to desiccation and distribution patterns in the land snail *Sphincterochila*. **Journal of Zoology**, London, 218:353-364.
- ARAD, Z. 1990. Resistance to desiccation and distribution patterns in bush-dwelling land snails. **Journal of Zoology**, London, 221: 113-124.
- ARAD, Z. 1992. Water relations and resistance to desiccation in three Israeli desert snails, *Eremina desertorum*, *Euchondrus desertorum* and *Euchondrus albulus*. **Journal of Arid Environments** 24: 387-395.
- ARAD, Z; GOLDENBERG, S; HELLER, J. 1992. Intraspecific variation in resistance to desiccation and climatic gradients in the distribution of the land snail *Xeropicta vestalis*. **Journal of Zoology**, London, 226: 643-656.
- ARAD, Z; GOLDENBERG, S; HELLER, J. 1993. Intraspecific variation in resistance to desiccation and climatic gradients in the distributions of the bush-dwelling land snail *Trochoidea simulata*. **Journal of Zoology**, London, 229: 249-265.
- ARAÚJO, J. L. B. 1982. **Alguns moluscos terrestres como hospedeiros intermediários de parasitas de animais domésticos, no Brasil: estudos sobre a anatomia, sistemática e participação em helmintos** [thesis]. Itaguaí (RJ): Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Itaguaí. 103p.
- AVACA, M. S; NARVATE, M; MARTIN, P; MOLEN, S. D. 2013. Shell shape variation in the nassariid *Buccinanops globulosus* in northern Patagonia. **Springer** 67:567-577.
- BACKELJAU, T; BAUR, A; BAUR, B. 2001. Population and conservation genetics. In: Biology of terrestrial molluscs. G.M. Baker, Ed. **Cabi Publishing**.
- BRANDOLINI, S. V. P. B; GOMES, A. P. S. 2002. Influência de diferentes dietas sobre o crescimento, sobrevivência e reprodução de *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835) (Gastropoda, Subulinidae) em laboratório. **Rev bras Zootecias** 4: 169-177.
- BAKER, H. B. 1962. Puerto Rican Holopodops. **Nautilus** 75: 116-121.

- BARKER, G. M. Gastropods on land: phylogeny, diversity and adaptive morphology. In: barker, G. M. (Ed.). **The biology of terrestrial molluscs**. CAB International, pp.552. 2002.
- BAUR, B. 1988. Do the risks of egg cannibalism and dessication influence the choice of oviposition sites in the land snail *Arianta arbustorum*? **J. Zool.** 216: 495-502.
- BAUR, B. 1994. Parental care in terrestrial gastropods. - **Experientia** 50: 5-14.
- BAUR, B; BAUR, A. 2000. Social facilitation affects longevity and lifetime reproductive success in a self-fertilizing land snail. **Oikos**, v. 88, p. 612-620.
- BESSA, E. C. A; ARAÚJO, J. L. B. 1995. 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**, v. 12, n. 3, p. 647-654.
- BRÖNMARK, C ; LAKOWITZ, T ; HOLLANDER, J. 2011. Predator-induced morphological plasticity across local populations of a freshwater snail. **PlosOne** 6(7) e217773.
- BUCKLEY, T. R; STRIGER, I; GLEESON, D; HOWITT, R; ATTANAYATE, D; PARRISH, R; SHERLEY, G; ROHAN, M. 2011. A Revision of the New Zealand *Placostylus* land snails using mitochondrial DNA and shell morphometric analyses, with implications for conservation. New Zeal. **J. Zool.** 38 (1): 55-81.
- BUTLIN, R.K; SAURA, M; CHARRIER, G. 2014. Parallel evolution of local adaptation and reproductive isolation in the face of gene flow. **Evolution**, 68, 935–949.
- CAIN, A. J. 1977. Variation in the spire index of some coiled gastropod shells, and its evolutionary significance. **Philosophical Transaction of the Royal Society of London Biology** 277:377-428.
- CAMERO, R. A. D. 1978. Differences in the sites of activity of coexisting species of land mollusc. **Journal of Cochology** 29: 273-278.
- CAMERON, R. A. D. 1981. Functional aspects of shell geometry in some British land snails. **Biol J Linn Soc** 16:157-167.
- CARVALHO, C. M; SILVA, J. P; MENDONÇA, C. L. F; BESSA, E. C. A; D'AVILA, S. 2009. Life history strategy of *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835) (Mollusca, Pulmonata, Subulinidae). **Invert. Rep. Dev.** 53: (4): 211-222.
- CAZENAVE, K.R; ZANATTA, D, T. 2016. Enviromental drivers of shell shape in a freshwater gastropod from small and large lakes. **Freshwater Science**. 2016. 35(3):948–957.
- CHIBA, S. 1996. Ecological and morphological diversification and character displacement in *Mandarina*, na nedemic land snail of the Bonin Islands. **J. Evol. Biol.** 9: 277-291.

- CHIBA, S. 1999. Character displacement, frequency dependent selection, and divergence of shell colour in land snails *Mandarina*. **Biol J Linn Soc** 66: 465-479.
- CHIBA, S. 2004. Ecological and morphological patterns in communities of land snails of the genus *Mandarina* from the Bonin Islands. **J. Evol. Biol.** 17: 131-143.
- CHIBA, S; DAVISON, A. 2006. Shell shape and habitat use in the north-west pacific land snail *Mandarina polita* from Hahajima, Ogasawara: current adaptation or ghost of species past? **Biol J Linn Soc** 91: 149-159.
- CHIUH, YUH-WEN; HON-CHENG, C; SIN-CHE, L. C. A. 2002. Morphometric analysis of shell and operculum variations in the viviparid snail, *Cipangopaludina chinensis* (Mollusca: Gastropoda), in Taiwan. **Zool Stud** 41 (3): 321-331.
- CHUKWUCA, C. O; EJERE, V. C; ASOGWA, C. N; NNAMONU, E. I; OKEKE, O. C; ODII, E. I; UGWU, G. C; OKANYA, L. C; LEVI, C. A. 2014. Eco-physiological adaptation of the land snail *Achatina achatina* (Gastropoda, Pulmonata) in tropical agro-system. **J. Basic. Appl. Zool.** 67: 48-57.
- COLLADO, G. A; SALINAS, H. F; MÉNDEZ, M. A. 2014. Genetic, morphological and life history traits variation in freshwater snails from extremely high environments of the Andean Altiplano. **Zool. Stud.** 53:14.
- CONDE-PADÍN, P; CARRAJAL-RODRÍGUES, A; CARBALLO, M; CABALLERO, A; ROLAN-ALVAREZ, E. 2006. Genetic variation for Shell traits in a direct- developing marine snail involved in a putative sympatric ecological speciation process. **Evol. Ecol.** DOI 10.1007/s10682-006-9142-8
- CONDE-PADÍN, P; GRAHAME, J.W; ROLAN-ALVAREZ, E. 2007. Detecting shape differences in species of the *Littorina saxatilis* complex by morphometric analysis. **J Molluscan Stud** 73: 147–154
- CONDE-PADÍN, P; CABALLERO, A; ROLAN-ALVAREZ, E. 2009. Relative role of genetic determination and plastic response during ontogeny for shell-shape traits subjected to diversifying selection. **Int. J. Org. Evol.** 63 (5):1356-1263.
- COOK, A. 2001. **Behavioural ecology: on doing the right thing, in the right place at the right time.** G.M Barker (Ed.), The Biology of Terrestrial Molluscs, CABI Publishing, UK.
- D'ÁVILA, S.; DIAS, R.J.P.; BESSA, E.C.A.; E. DAEMON. Resistência à dessecação em três espécies de moluscos terrestres: aspectos adaptativos e significado para o controle de helmintos. *Revista Brasileira de Zoociências*, v. 6, p. 115-127, 2004.
- D'ÁVILA, S; MEDEIROS, C; MENDONÇA, C. L. F; CALDEIRA, R. L; CARVALHO, O. S 2013. Shell ontogeny and variability of Shell morphology in populations of *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835) (Mollusca, Pulmonata, Subulinidae). **Açoreana supl.** 8:131.

D'ORBIGNY, A. 1835. **Magasin de Zoologie**. Publié par F.-E. Guérin, A. Paris. v. 44.

DAVISON, A. 2002. Land snails as a model to understand the role of history and selection in the origins of biodiversity. **Population Ecology**, 44, 0129–0136.

DESOUKY, M. M. A; BUSAIS, S. 2012. Phylogenetic relationships of the land snail *Eobania vermiculata* (Müller, 1774) from Egypt and Saudi Arabia. A combined morphological and molecular analysis. **J Basic Appl Zool** 65 (2): 144-151.

DEWITT TJ, S. I. H. A; HUCKO, A. 1999. Trait compensation and cospecialization in a freshwater snail: size, shape and antipredator behaviour. **Anim Behav** 58: 397-407.

DEWITT, T. J; ROBINSON, B. W; WILSON, D. S. 2000. Functional diversity among predators of a freshwater snail imposes an adaptive trade-off for shell morphology. **Ev. Ecol. Res.** 2: 129-148.

DOURIS, V; RODAKIS, G. C; GIOKAS, S; MILONAS, M; LECANIDOU, R. 1995. Mitochondrial DNA and morphological differentiation of *Albinaria* populations (Gastropoda: Clausiliidae). **J. Moll. Stud.** 61: 65-78.

DOWLE, E. J; MORGAN-RICHARDS, M; BRESCIA, F; TREWICK, A. S. 2015. Correlation between shell phenotype and local environment suggests a role for natural selection in the evolution of *Placostylus* snails. **Mol Ecol** 24: 4205-4221.

DUPOUY, J ; ROUSSEAU, D ; DUSSART, G ; LIAUD, M. V ; NASSI, H. 1993. Correspondence analysis of shell morphology in the African freshwater snail *Biomphalaria pfeifferi* (Kraus 1848) (Pulmonata : Gastropoda). **Biol J Linn Soc** 50: 329-338.

DUTRA, A. V. C .1988. Aspectos da ecologia e da reprodução de *Leptinaria unilamellata* (Orbigny, 1835) (Gastropoda, Subulinidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 5, n. 4, p. 581-591.

FIorentino, V; SALOMONE, N; MANGANELLI, G; GIUST, F. 2008. Phylogeography and Morphological variability in land snails: the Sicilian *Marmorana* (Pulmonata, Helicidae). **Biol. J. Linn. Soc.** 94: 809-823.

GIOKAS, S; PAFILIS, P; VALAKOS, E. 2004. Ecological and physiological adaptations of the land snail *Albinaria caerulea* (Pulmonata: Clausiliidae). **J. Moll. Stud.** 71 (1): 15-23.

GIOKAS, S; RAFILIS, E; VALAKOS, E. 2005. Ecological and physiological studies of the land snail *Albinaria caerulea* (Pulmonata: Clausiliidae). **J. Mollusc. Stud** 71: 15-23.

GITTENBERGER, E. 1996. Adaptations of the aperture in terrestrial gastropod pulmonate shells. **Neth J Zool** 46: 191-205.

- GOLAB, M. J, LIPINSKA, A. M. 2009. The effect of parente body size on the egg size and offspring growth in *Helix pomatia* Linnaeus, 1758 (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae). **Folia malacologica**. Vol 17 (2): 69-72.
- GOODFRIEND, G. A. 1986. Variation in land-snail shell form and size and its causes: a review. **Syst Zool** 35: 204-223.
- GUSTAFSON, K. D; KENSINGER, B. J; BOLEK, M. G, LUTTBEG, B. 2014 .Distinct snail (*Physa*) morphotypes from different habitats converge in shell shape and size under common garden conditions. **Evolutionary Ecology Research** 16: 77-89.
- GUSTAFSON, K. D; BOLEK, M. G. 2016. Effects of Trematode Parasitism on the Shell Morphology of Snails From Flow and Nonflow Environments. **J. Morphol.** 277:316–325.
- HAASE, M. 2003. Clinal variation in shell morphology of the freshwater gastropod *Potamopyrgus antipodarum* along two hill-country streams in New Zealand. **J. R. Soc. N. Z.** 33 (2): 549-560.
- HASZPRUNAR, G; WANNINGER, A. 2012. **Molluscs. Curr Biol**, 22 (13):R510 – R514.
- HAAS, F. 1949. Land und süsswassermollusken aus dem Amazonas – Gebiete. Archiv für Molluskenkunde, **Frankfurt am Main**. 78(4–6):149–156.
- HAAS, F. 1962. Caribbean LandMolluscs: Subulinidae and Oleacinidae, Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands. **The Hague**. 13(58):49–60.
- HELLER, J. 2010. Life History Strategies. In: G.M. BARKER (Ed). The biology of terrestrial molluscs. London, **CABI Publishing**, XII+552p, p. 413-445. 2001.
- HIRANO, T; KAMEDA, Y; KIMURA, K; CHIBA, S. 2015. Divergence in the shell morphology of the land snail genus *Aegista* (Pulmonata: Bradybaenidae) under phylogenetic constraints. **Biol. J. Linn. Soc.** 114: 229-241.
- HOLLANDER, J; BUTLIN, R. 2010. The adaptive value of phenotypic plasticity in two ecotypes of a marine gastropod. **BMC Evolutionary Biology**, 10, 33
- HORN, A. C. M; ACHAVAL, M; ZANCAN, D. M. 2005. The annual reproductive cycle of the snail *Megalobulimus abbreviatus* (Bequaert, 1948) (Gastropoda, Pulmonata). **Braz. J. Biol.** 65(3): 459-467.
- HOVERMAN, J. T; RELYEA LA. 2007. How flexible is phenotypic plasticity? Developmental Windows for trait induction and reversal. **Ecology** 88:693–705.
- HURTREZ-BOUSSÈS, S; PENDINO, A; BARNABÉ, C; DURAND, P; RONDELAUD, D; DURAND, C; MEUNIER, C; HURTREZ, J. E; RENAUD, F. 2005. Comparison between shell morphology and genetic diversity in two simpatric lymnaeid snails, vectors of fasciolosis. **Can. J. Zool.** 83: 1643-1648.

- IVASHKIN, E; KHABAROVA, M. Y; MELNIKKOVA, V; KHARCGENKO, O; VORONEZHSKAYA, E. E; ADAMEYKO, I. 2015. Serotonin mediates maternal effects and directs developmental and behavioral changes in the progeny of snails. **Cell Reports** 12: 1144-1158.
- JAECKEL, S. 1952. Short review of the land and freshwater molluscs of the North-East States of Brasil. **Dusenya**. 3(1):1-10
- JOHANNESSON, B. 1986. Shell morphology of *Littorina saxatilis* Olivi: the relative importance of physical factors and predation. **Journal of Experimental Marine Biol Ecol** 102: 183-195.
- JOHANNESSON, B; JOHANNESSON, K. 1996. Population differences in behaviour and morphology in the snail *Littorina saxatilis*: phenotypic plasticity or genetic differentiation? **J. Zool. Lond.** 240: 475-493.
- KEMP, P; BERTNESS, M. D. 1984. Snail shape and growth rates: evidence for plastic shell allometry in *Littorina littorea*. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA** 81: 811-813.
- KINZIE III, R. A. 1992. Predation by the introduced carnivorous snail *Euglandina rosea* (Ferussac) on endemic aquatic lymnaeid snails in Hawaii. **Biological Conservation** 60: 149-155.
- KISTNER, E. J; DYBDAHL, M. F. 2014. Parallel variation among populations in the shell morphology between sympatric native and invasive aquatic snails. **Biol Invasions**. DOI 10.1007/s10530-014-0691-4.
- LEAHY, W. 1980. Aspectos adaptativos de *Bradybaena similaris* Férussac, 1821 (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) submetido ao jejum e dessecação. **Boletim de Fisiologia Animal** 5: 47-55.
- LIEW, T. S; KOK, A. C. M; SCHILTHUIZEN, M; URDY, S. 2014. On growth and form of irregular coiled-shell of a terrestrial snail: *Plectostoma concinnum* (Fultun, 1901) (Mollusca: Caenogastropoda: Diplommatinidae). **PeerJ**, DOI 10.7717/peerj.383.
- MACHIN, J. 1967. Structural adaptation for reducing water in three species of terrestrial snail. **Journal of Zoology London** 152: 55-65.
- MADEC, L; GUILLER, A. 1993. Observations on distal genitalia and mating activity in three conchologically distinct forms of the land snail *Helix aspersa* Müller. **J. Moll. Stud.** 59: 455-460.
- MADEC, L; BELLIDO, A; GUILLER, A. 2003. Shell shape of the land snail *Cornu aspersum* in North Africa: unexpected evidence of a phylogeographical splitting. **Heredity** 91: 224-231.

- MADEC, L; BELLIDO, A. 2007. Spatial variation of shell morphometrics in the subantarctic land snail *Notodiscus hookeri* from Crozet and Kerguelen Islands. **Polar Biol.** DOI 10.1007/s00300-007-0318-7
- MARTINS, A. M. F. 2005. The shaping of a species: the Azorian Drouetia Gude (Pulmonata: Zonitidae: Oxychilus) as a model. **Rec. West. Aust. Mus. Suppl** 68: 143-157.
- MEDEIROS, C; DANIEL, P. A; SANTOS, E. O; FERREIRA, P. B; CALDEIRA, R. L.; FURTADO, C. L. G; CARVALHO, O. D. O; D'ÁVILA, S. 2013. Macro- and microscopic morphology of the reproductive system of *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835) (Mollusca, Pulmonata, Subulinidae). **Journal of Natural History JCR**, v. 47, p. 2385-2407, 2013.
- MEDEIROS, C; CALDEIRA, R. L; MENDONÇA, C. L. F; CARVALHO, O. S; D'AVILA, S. 2015. Ontogeny and morphological variability of the shell in populations of *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835) (Mollusca, Pulmonata, Subulinidae). **Springer Plus** 4:191.
- MOUSSEAU, T. A; FOX, C. W. 1998. The adaptive significance of maternal effects. **Elsevier Science** vol.10.
- MORENO-RUEDA, G. 2007. Refuge selection by two sympatric species of arid-dwelling land snails: different adaptive strategies to achieve the same objective. **J. Arid. Environ.** 68: 588-598.
- MILLER, L. P; DENNY, M. W. 2011. Importance of behavior and morphological traits for controlling body temperature in litorinid snails. **Biol. Bull.** 220: 209-223.
- NAGGS, F. 1994. The reproductive anatomy of *Paropeas achatinaceum* and a new concept of *Paropeas* (Pulmonata: Achatinoidea: Subulinidae). **Journal of Molluscan Studies** 60, 175-191. 1994.
- NAKADERA, Y; KOENE, J. M. 2013. Reproductive strategies in hermaphroditic gastropods: conceptual and empirical approaches. **Canadian Journal of Zoology**, 91(6): 367-381, 10.1139/cjz-2012-0272.
- NAKANO, T; SPENSER, H. G. 2007. Simultaneous polyphenism and cryptic species in an intertidal limpet from New Zealand. **Mol. Phyl. Evol.** 45: 470-479.
- OKAJIMA, R; CHIBA, S. 2009. Cause of bimodal distribution in the shape of a terrestrial gastropod. **Evolution** 63, 2877-2887.
- PAKAY, J.L; WITHERS, P.C; HOBBS, A.A; GUPPY, M. 2002. In vivo downregulation of protein synthesis in the snail *Helix aspersa* during estivation. **Am. J Physiol** 283: 197-204.
- PARDO, L. M. & JOHNSON, L. E. 2005. Explaining variation in life-history traits: growth rate, size, and fecundity in a marine snail across an environmental gradient lacking predators. **Marine Ecology Progress Series** 296: 229-239.

- PARMAKELIS, A; MILONAS, M. 2002. Aspects of the reproduction and activity of two sympatric *Mastus* (Beck, 1837) species in Crete (Gastropoda: Pulmonata: Buliminidae). **J. Moll. Stud.** 68: 225-233.
- PERROT, J. K; LEVIN, I. I; HYDE, E. A. 2007. Morphology distribution and desiccation in the brown garden snail (*Cantareus asperses*) in northern New Zealand. **N Zeal J Ecol** 31 (1): 60-67.
- PFENNING, D. W; WUND, M.A; SNELL-ROOD, E. C; CRUICKSHANK, T; SCHLICHTING, C.D; MOEZEK, A.P. 2010. Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. **Trends Ecol. Evol.**, 25:459-467.
- PHIFER-RIXEY, M; HECKMAN, M; TRUSSELL, G.C; SCHMIDT, P.S. 2008. Maintenance of clinal variation for shell colour phenotype in the flat periwinkle *Littorina obtusata*. **Journal of Evolutionary Biology** 21: 966-978.
- PIGLIUCCI, M.; MURREN, C. J. & SCHLICHTING, C. D. 2001. Review Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. **The Journal of Experimental Biology** 209: 2362-2367.
- PONDER, W. F; LINDBERG, D. R. 2008. Phylogeny and Evolution of the Mollusca. California: **Univ California Press**; 21:45-47.
- QUEIROGA, H; COSTA, R; LEONARDO, N; SOARES, D; CLEARY, D. F. R. 2011. Morphometric variation in two intertidal littorinid gastropods. **Contr Zool** 80 (3): 201-211.
- QUENSEN, J. F; WOODRUFF, D. S. 1997. Between Shell Morphology and Land Crab Predation in the Land Snail *Cerion*. **Funct Ecol** 11(4): 464-471.
- RAMAJO, L; BALTANÁS, A; TORRES, R; MANRÍQUES, P. H; RODRIGUEZ-NAVARRO, A;LAGOS, N. 2013. Geographical variation in Shell morphology of juvenile snails (*Concholepas concholeps*) along the physical-chemical gradient of the Chilean coast. **J Mar Biol Assoc UK**. DOI 10.1017/S0025315413000891.
- RAMÍREZ, R; CÓRDOVA, S; CARO, K. 2001. Diversity of Land Mollusks in the Bamboo-dominated Forest of the Lower Urubamba Region, Peru. In: Alonso A, Dallmeier F, Campbell P, editors. Urubamba: The Biodiversity of a Peruvian Rainforest. 1st ed. Washington (DC): **Smithsonian Institution**; p. 49–54.
- RAZ, S; SCHWARTZ, N. P; MIENIS, H. K; NEVO, E; GRAHAM, J. H. 2012. Fluctuating helical asymmetry and morphology of snails (Gastropoda) in divergent microhabitats at 'Evolution Canyons I and II', Israel. **PlosOne** 7(7): e41840.
- REIMCHEN, T. E. 1983. Structural relationships between spines and lateral plates in threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). **Evolution** 37: 931-946.

- RIDDLE, W.A. 1983. **Physiological ecology of land snails and slugs**. In: Russell-Hunter WD (ed) *The Mollusca*, vol 6. Ademic, London, pp 431-461.
- ROFF, D. A. 1992. **The evolution of life histories**. Chapman & Hall, London.
- SALGADO, N. C; COELHO, A. C. S. 2003. Moluscos Terrestres do Brasil (Gastrópodes operculados ou não, exclusive Veronicellidae, Milacidae e Limacidae). **Rev Biol Trop 51**: 149-189.
- SAMADI, S; DAVID, P; JARNE, P. 2000. Variation of Shell shape in the clonal snail *Melanooides tuberculata* and its consequences for the interpretation of fossil series. **Evolution** 54 (2): 492-502.
- SANTOS, S.B. & D.P. MONTEIRO. 2001. Composição de gastrópodes terrestres em duas áreas do Centro de Estudos Ambientais e Desenvolvimento Sustentado (CEADS), Vila Dois Rios, Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brasil – um estudo-piloto. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 18, n. 1, p. 181-190. 2001.
- SCHEIN, S. M. 1993. Genetic and evolution of phenotypic plasticity. **Annual Review of Ecology and Systematics** 24, 35-68.
- SCHILEYKO, A. A. 1997. The system of the order Geophila (= Helicida) (Gastropoda: Pulmonata). **Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. USSR**, v.80, pp.44-69. 1997.
- SEPPALA, O; LANGELOH, L. 2016. Estimating genetic and materno effects determining variation in immune function of a mixed-mating snail. **Plos One** 11 (8) 0161584 =. Doc 10.1371. **Journal PONE**. 0161584.
- SIMONE, L. R. L. 2006. **Land and freshwater molluscs of brazil**. São paulo: egb-fapesp. 390 p.
- SOBREPEÑA, J. M. M; DEMAYO, C. G. 2014. Banding pattern and shape morphology variations on shells of the invasive giant African land snail *Achatina fulica* (Bowdich 1822) from the Philippines. **Annals Biol Res** 5(1): 64-79.
- STAIKOU, A. E. 1999. Shell temperature, activity and resistance to desiccation in the polymorphic land snail *Cepaea vindobonensis*. **J. Moll. Stud** 5: 171-184.
- SCHLICHTING, C.D; 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. **Ann Rev Ecol Syst**, 17:667-693.
- STANKOWSKI, S. 2011. Extreme, continuous variation in an island snail: local association of shell form with the current environment. **Biol. J. Linn. Soc.** 104: 756-769.
- STOREY, K.B. (2002).Life in the slow lane: molecular mechanisms of estivation. **Comp. Biochem. Physiol.**, 133, 733-754.

- SULIKOWSKA-DROZD, A; WALCZAK, M; BINKOWSKI, M. 2014. Evolution of shell apertural barriers in viviparous land snails (Gastropoda: Pulmonata: Clausiliidae). **Can. J. Zool.** 92: 205–213 (2014) dx.doi.org/10.1139/cjz-2013-0222.
- THIETGES, D. W; SALDANHA, I; LEUNG, T. L. F; POULIN, R. 2009. Contribution of parasites to intra- and inter- site variation in shell morphology of a marine gastropod. **J Mar Biol Ass UK** 89(3): 563-568.
- TIRADO, T; SAURA, M; RÓLAN-ALVAREZ, E; QUESADA, H. 2016: Historical biogeography of the marine snail *Littorina saxatilis* inferred from haplotype and shell morphology evolution in NW Spain. **Plos One** 11 (8): e0161287. doi:10.1371/journal.pone.0161287.
- TOMIYAMA, K. 1994. Courtship behavior of the giant African snail, *Achatina fulica* (Férussac) (Stylommatophora: Achatinidae) in the field. **J. Moll. Stud.** 60: 47-54.
- TOMPA, A. S. 1979. Oviparity, egg retention and ovoviviparity in pulmonates. **J. Moll. Stud.** 45: 155-160.
- TRYON, G. W; PILSBRY, H. A. 1906. **Manual of conchology Vol. XVIII.** Achatinidae, Stenogyrinae and Coeliacinae. Conchology Dept. Academy of Natural Sciences of Philadelphia.
- TRUSSELL, G. C; ETTER, R J. 2001. Integrating genetic and environmental forces that shape the evolution of geographic variation in a marine snail. **Genetica** 112-113: 321-337.
- UDAKA, H; MORI, M; GOTO, S.G; NUMATA, H. 2007. Seasonal reproductive cycle in relation to tolerance to high temperatures in the terrestrial slug *Lehmannia valentiana*. **Invertebr. Biol.**, 126, 154-162.
- WADA, S; CHIBA, S. 2013. The dual protection of a micro land snail against a micro predatory snail. **PlosOne** 8: 1-5.
- WALKER, T.N; GRAHAME, J.W. 2011. Shell shape variation and fitness variables in the gastropod *Littorina saxatilis*. **Mar Ecol Prog Ser** 430: 103-111.
- WEST-EBERHARD, M. J. 2003. **Developmental plasticity and evolutionary biology.** Oxford University Press: Oxford, p.489 of 794, references and quotation marks omitted.
- WILKE, T.; PFENNINGER, M. & G. M. DAVIS. 2002. Anatomical variation in cryptic mudsnail species: Statistical discrimination and evolutionary significance. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, v. 152, p. 45-66.

ANEXO 1

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1. Comprimento e largura da concha de *Leptinaria unilamellata*, das populações de Leopoldina e Chácara, em gerações sucessivas. Letras iguais representam diferenças significativas entre os pares.

Comprimento da concha			
	Média ± DP (CV%)	Amplitude	
Leo Campo	16,09 ± 1,45(8,77)^{a,d}	14,28 - 19,38	a (p=0,001)
Cha campo	17,73 ± 1,35 (7,28)^f	16,04 - 21,85	b (p=0,001)
Leo F1	12,05 ± 1,24 (10,52)^{b,e}	8,97 - 14,63	c (p=0,003)
Cha F1	14,46 ± 1,66 (11,82)^{a,b,d,g}	8,35 - 16,27	d (p=0,001)
Leo F2	12,75 ± 1,91 (14,95)	9,47 - 17,78	e (p=0,001)
Cha F2	17,13 ± 3,15 (18,46)	9,87 - 24,16	f (p=0,016)
Leo F3	14,3 ± 1,75 (12,34)^c	10,53 - 19,19	g (p=0,001)
Cha F3	16,15 ± 2,53 (15,62)^{c,e,f,g}	11,49 - 21,54	
Largura da concha			
	Média ± DP (CV%)	Amplitude	
Leo Campo	7,07±0,87 (11,92)^{a,c}	5,96 - 9,4	a (p=0,002)
Cha campo	9,12±0,34 (11,92)^b	7,76 - 11,35	b (p=0,004)
Leo F1	5,76±0,48 (8,23)	4,84 - 7,09	c (p=0,011)
Cha F1	7,67±0,85 (11,16)	5,06 - 9,08	
Leo F2	5,94±0,66 (10,92)	4,82 - 7,95	
Cha F2	8,61±1,73 (19,58)	5,07 - 12,26	
Leo F3	6,35±0,62 (9,84)^a	4,94 - 8,22	
Cha F3	8,16±1,23 (14,97)^{b,c}	5,91 - 10,03	

Tabela S2. Comprimento e largura da abertura da concha de *Leptinaria unilamellata*, das populações de Leopoldina e Chácara, em gerações sucessivas. Letras iguais representam diferenças significativas entre os pares.

Comprimento da abertura			
	Média ± DP (CV%)	Amplitude	
Leo Campo	6,16±0,55 (9,13)^{a,b}	5,06 - 7,03	a (p=0,011)
Cha campo	8,32±0,79 (9,36)^c	7,11 - 10,68	b (p=0,001)
Leo F1	5,05±0,58 (11,69)^a	3,68 - 6,56	c (p=0,001)
Cha F1	7,52±0,86 (11,70)^{b,c,d}	5,1 - 8,68	d (p=0,055)
Leo F2	5,05±0,58 (11,69)^b	3,68 - 6,56	
Cha F2	7,61±1,72 (21,31)^d	4,46 - 11,44	
Leo F3	5,61±0,65 (11,70)	4,2 - 7,51	
Cha F3	7,86±1,14 (14,60)	5,85 - 9,57	
Largura da abertura			
	Média ± DP (CV%)	Amplitude	
Leo Campo	4,33±0,53 (12,65)	3,08 - 5,23	a (p=0,045)
Cha campo	5,79±0,55 (9,45)	4,97 - 7,62	b (p=0,012)
Leo F1	2,94±0,26 (8,94)^{a,b}	2,13 - 3,46	c (p=0,001)
Cha F1	3,87±0,58 (15,39)^b	2,69 - 5,07	
Leo F2	3,06±0,60 (18,58)	2,35 - 4,97	
Cha F2	4,47±1,35 (28,66)^c	2,42 - 8,08	
Leo F3	3,68±0,48 (12,96)^{a,c}	2,94 - 4,91	
Cha F3	5,17±0,99 (19,30)	3,56 - 6,81	

Tabela S3. Comprimento da volta corporal, comprimento da penúltima volta e comprimento da espira da concha de *Leptinaria unilamellata*, das populações de Leopoldina e Chácara, em gerações sucessivas. Letras iguais representam diferenças significativas entre os pares.

Comprimento da volta corporal			
	Média ± DP (CV%)	Amplitude	
Leo Campo	8,94±0,80 (9,06)^{a,b}	7,47 - 10,4	a (p=0,001)
Cha campo	11,53±0,97 (8,41)^{c,d}	10,1 - 14,4	b (p=0,001)
Leo F1	7,41±0,61 (8,34)	6,01 - 8,81	c (p=0,030)
Cha F1	9,93±1,09 (11,17)	6,53 - 11,35	d (p=0,001)
Leo F2	7,04±0,81 (11,53)	5,61 - 9,38	
Cha F2	10,46±2,09 (19,80)^c	5,79 - 14,52	
Leo F3	7,56±0,87 (11,58)^a	5,79 - 10,1	
Cha F3	10,23±1,57 (15,46)^{b,c,d}	7,51 - 12,82	
Comprimento da penúltima volta			
	Média ± DP (CV%)	Amplitude	
Leo Campo	2,78±0,29 (10,81)	2,34 - 3,29	
Cha campo	2,81±0,23 (8,11)	2,56 - 3,6	
Leo F1	1,99±0,28 (14,37)	1,3 - 2,38	
Cha F1	2,08±0,33 (16,88)^a	0,87 - 2,44	a (p=0,001)
Leo F2	2,37±0,37 (15,72)^{a,b}	1,63 - 3,34	b (p=0,006)
Cha F2	2,93±0,57 (19,45)	1,87 - 4,41	
Leo F3	2,83±0,35 (12,65)	2,07 - 3,67	
Cha F3	2,66±0,40 (14,78)^b	2 - 4,03	
Comprimento da espira			
	Média ± DP (CV%)	Amplitude	
Leo Campo	7,33±0,99 (12,90)^{a,c}	6,01 - 9,69	a (p=0,001)
Cha campo	6,48±0,48 (7,44)^a	5,91 - 7,81	b (p=0,033)
Leo F1	4,61±0,66 (14,63)	3,05 - 5,83	c (p=0,003)
Cha F1	4,46±0,72 (16,85)	1,83 - 5,16	
Leo F2	5,63±1,18 (20,31)^b	3,94 - 8,59	
Cha F2	6,7±1,25 (18,78)^{b,c}	4,33 - 9,97	
Leo F3	6,95±0,99 (14,63)	4,67 - 9,09	
Cha F3	6,14±1,35 (21,25)	3,93 - 10,26	

Tabela S4: Morfometria comparada da concha dos indivíduos de *Leptinaria unilamellata* da população de Leopoldina e Chácara em gerações sucessivas. Letras = representam diferenças significativas entre os pares.

	Leopoldina	Chácara			
	Média±DP (CV%)	Amplitude	Média±DP (CV%)	Amplitude	
comprimento da concha					
Campo	16,09±1,45(8,77)a	14,28 - 19,38	17,73±1,35 (7,28)	16,04 - 21,85	a (p=0,001)
F1	12,05±1,24 (10,52)	8,97 - 14,63	14,46±1,66 (11,82)	8,35 - 16,27	
F2	12,75±1,91 (14,95)	9,47 - 17,78	17,13±3,15 (18,46)	9,87 - 24,16	
F3	14,3±1,75 (12,34)a	10,53 - 19,19	16,15±2,53 (15,62)	11,49 - 21,54	
Largura da concha					
Campo	7,07±0,87 (11,92)a	5,96 - 9,4	9,12±0,34 (11,92)	7,76 - 11,35	a (p=0,002)
F1	5,76±0,48 (8,23)	4,84 - 7,09	7,67±0,85 (11,16)b	5,06 - 9,08	b (p=0,001)
F2	5,94±0,66 (10,92)	4,82 - 7,95	8,61±1,73 (19,58)b	5,07 - 12,26	
F3	6,35±0,62 (9,84)a	4,94 - 8,22	8,16±1,23 (14,97)	5,91 - 10,03	
Comprimento da abertura					
Campo	6,16±0,55 (9,13)a,b	5,06 - 7,03	8,32±0,79 (9,36)c	7,11 - 10,68	a (p=0,011)
F1	5,16±0,52 (10,03)a	3,91 - 6,33	7,52±0,86 (11,70)c,d	5,1 - 8,68	b (p=0,001)
F2	5,05±0,58 (11,69)b	3,68 - 6,56	7,61±1,72 (21,31)d	4,46 - 11,44	c (p=0,001)
F3	5,61±0,65 (11,70)	4,2 - 7,51	7,86±1,14 (14,60)	5,85 - 9,57	d (p=0,055)
Largura da abertura					
Campo	4,33±0,53 (12,65)	3,08 - 5,23	5,79±0,55 (9,45)	4,97 - 7,62	a (p=0,045)
F1	2,94±0,26 (8,94)a	2,13 - 3,46	3,87±0,58 (15,39)b	2,69 - 5,07	b (p=0,001)
F2	3,06±0,60 (18,58)	2,35 - 4,97	4,47±1,35 (28,66)b	2,42 - 8,08	
F3	3,68±0,48 (12,96)a	2,94 - 4,91	5,17±0,99 (19,30)	3,56 - 6,81	
Comprimento da volta corporal					
Campo	8,94±0,80 (9,06)a	7,47 - 10,4	11,53±0,97 8,41)b	10,1 - 14,4	a (p=0,001)
F1	7,41±0,61 (8,34)	6,01 - 8,81	9,93±1,09 (11,17)	6,53 - 11,35	b (p=0,030)
F2	7,04±0,81 (11,53)	5,61 - 9,38	10,46±2,09 (19,80)b	5,79 - 14,52	
F3	7,56±0,87 (11,58)a	5,79 - 10,1	10,23±1,57 (15,46)	7,51 - 12,82	
Comprimento da penúltima volta					
Campo	2,78±0,29 (10,81)a	2,34 - 3,29	2,81±0,23 (8,11)	2,56 - 3,6	a (p=0,014)
F1	1,99±0,28 (14,37)b	1,3 - 2,38	2,08±0,33 (16,88)	0,87 - 2,44	b (p=0,001)
F2	2,37±0,37 (15,72)a,b,c	1,63 - 3,34	2,93±0,57 (19,45)	1,87 - 4,41	c (p=0,001)
F3	2,83±0,35 (12,65)c	2,07 - 3,67	2,66±0,40 (14,78)	2 - 4,03	

Tabela S4: Continuação

Comprimento da espira					
Campo	7,33±0,99 (12,90) a	6,01 - 9,69	6,48±0,48 (7,44)	5,91 - 7,81	a (p=0,008)
F1	4,61±0,66 (14,63)	3,05 - 5,83	4,46±0,72 (16,85)	1,83 - 5,16	b (p=0,013)
F2	5,63±1,18 (20,31) b	3,94 - 8,59	6,7±1,25 (18,78)	4,33 - 9,97	
F3	6,95±0,99 (14,63) a,b	4,67 - 9,09	6,14±1,35 (21,25)	3,93 - 10,26	
Índice espiral CC/LC					
Campo	2,27±0,1 (4,43) a,b	2,06 - 2,47	1,96±0,06 (3,1) e	1,88 - 2,10	a (p=0,001)
F1	2,03±0,08 (4,24) a,c	1,85 - 2,18	1,85±0,1 (5,38) e,f	1,65 - 2,29	b (p=0,001)
F2	2,13±0,11 (5,37) b,c,d	1,86 - 2,30	1,95±0,08 (4,37) f	1,74 - 2,07	c (p=0,023)
F3	2,25±0,09 (3,86) d	2,06 - 2,41	1,99±0,13 (6,71)	1,45 - 2,19	d (p=0,001)
					e (p=0,001)
					f (p=0,017)
Razão CA/LA					
Campo	1,44±0,11 (7,56)	1,29 - 1,78	1,45±0,05 (3,74)	1,33 - 1,62	
F1	1,8±0,13 (7,01)	1,48 - 2	1,96±0,14 (7,07)	1,67 - 2,16	
F2	1,61±0,16 (10,17)	1,3 - 1,83	1,71±0,21 (11,92)	1,33 - 2,20	
F3	1,53±0,11 (7,39)	1,24 - 1,75	1,51±0,14 (9,01)	1,37 - 1,95	

Tabela S5: Correlação entre índice espiral e número de filhotes produzidos por indivíduos das populações de Leopoldina e Chácara, em gerações sucessivas de laboratório.

Campo	Índice espiral e número de filhotes	
	Leopoldina	Chácara
	r= 0,230 - p=0,317	r=0,156 p=0,466
F1	r=0,078 - p=0,688	r=0,069 - p=0,697
F2	P= -0,145 - p=0,438	r= -0,280 - p=0,135
F3	r=0,08 - p=0,673	r= -0,244 - p=0,274

Legenda: r=correlação de Spearman – P= correlação de Pearson.

Tabela S6: Correlação entre índice espiral e diâmetro dos filhotes de *Leptinaria unilamellata* das localidades de Leopoldina e Chácara, em gerações sucessivas.

	Índice espiral e diâmetro dos filhotes	
	Leopoldina	Chácara
F1	r=0,081 - p=0,653	r=0,579 - p=0,000*
F2	r= -0,125 - p=0,503	r= -0,275 - p=0,142
F3	r=0,096 - p=0,606	r=0,004 - p=0,982

Legenda: *Diferença significativa. r= correlação de Spearman – P= correlação de Pearson

Tabela S7: Correlação entre a razão CA/LA e o número de filhotes produzidos por indivíduos da espécie *Leptinaria unilamellata* das populações de Leopoldina e Chácara, em gerações sucessivas.

Campo	Razão CA/LA e número de filhotes	
	Leopoldina	Chácara
	r= -0,056 - p=0,811	r=0,494 - p=0,014*
F1	r=0,494 - p=0,014*	P= - 0,021 - p=0,906
F2	r=0,199 - p=0,283	r= -0,275 - p=0,140
F3	r= -0,275 - p=0,140	r=0,241 - p=0,198

Legenda:*Diferença significativa. r= correlação de Spearman – P= correlação de Pearson

Tabela S8: Correlação entre razão CA/LA e diâmetro dos filhotes produzidos por indivíduos da espécie *Leptinaria unilamellata*, das populações de Leopoldina e Chácara, em gerações sucessivas.

Razão CA/LA e diâmetro dos filhotes		
	Leopoldina	Chácara
F1	r= - 0,109 - p=0,546	P= 0,083 - p=0,640
F2	r=0,074 - p=0,691	P= -0,130 - p=0,495
F3	P=0,233 - p=0,207	r=0,066 - p=0,734

Legenda: r=correlação de Spearman – P=correlação de Pearson.

Tabela S9: Correlação entre a razão CA/LA e diâmetro dos filhotes de indivíduos da espécie *Leptinaria unilamellata* das populações de Leopoldina e Chácara, em gerações sucessivas.

	Razão CA/LA e diâmetro dos filhotes	Razão CA/LA e número de filhotes
	F2 Favorável	
Leopoldina	r=0,009 - p=0,627	r=- 0,079 - p=0,671
Chácara	P=0,033 - p=0,074	r=0,310 - p=0,096
	F2 Dessecação	
Leopoldina	P=0,231 - p=0,246	r= -0,008 - p=0,969
Chácara	P=0,147 - p=0,454	r=0,418 - p=0,027*
	F3 Favorável	
Leopoldina	r=0,188 - p=0,310	r=0,418 - p=0,024*
Chácara	r=0,066 - p=0,734	r= -0,253 - p=0,257
	F3 Dessecação	
Leopoldina	r=0,042 - p=0,835	r= -0,113 - p=0,575
Chácara	r= -0,096 - p=0,626	r= -0,468 - p=0,016*

Legenda: *Dados significativos.

Tabela S10: Morfometria comparada da concha de indivíduos da espécie *Leptinaria unilamellata*, da população de Leopoldina, mantidos sob condição favorável e dessecação (medidas em milímetros).

	Média±DP(CV%)	Intervalo	Média±DP(CV%)	Intervalo	Teste de Tukey
Moluscos de Leopoldina F2					
	Favorável		Dessecação		
CC	12,75±1,91 (14,95)	9,47 - 17,78	12,37±2,78 (23,18)	8,9 - 15,2	F=1,56 - p=0,216
LC	5,94±0,66 (10,92)	4,82 - 7,95	5,64±1,19 (21,68)	4,82 - 6,8	*F=3,98 - p=0,051
CA	5,05±0,58 (11,69)	3,68 - 6,56	4,99±1,02 (21,28)	4,2 - 5,61	F=0,97 - p=0,327
LA	3,06±0,57 (18,58)	2,35 - 4,97	2,97±0,67 (22,74)	2,45 - 3,9	F=2,21 - p=0,143
CVC	7,04±0,81 (11,53)	5,61 - 9,38	6,85±1,47 (22,28)	5,22 - 8,19	F=1,72 - p=0,194
CPV	2,37±0,37 (15,72)	1,63 - 3,34	2,27±0,54 (24,31)	1,58 - 2,89	F=2,04 - p=0,159
CE	5,63±1,18 (20,31)	3,94 - 8,59	5,60±1,39 (25,59)	3,76 - 7,87	F=1,20 - p=0,277
CC/LC	2,13±0,11 (5,37)	1,86 - 2,30	2,15±0,12 (5,38)	1,99 - 2,46	F=3,23 - p=0,078
CA/LA	1,61±0,16 (10,17)	1,3 - 1,83	1,64±0,14 (8,68)	1,3 - 1,91	F=1,38 - p=0,246
Moluscos de Leopoldina F3					
	Favorável		Dessecação		
CC	14,3±1,75 (12,34)	10,53 - 19,19	13,26±1,93 (15,11)	8,29 - 17,83	*F=8,125 - p=0,006
LC	6,35±0,62 (9,84)	4,94 - 8,22	5,91±0,70 (11,76)	4,26 - 8,03	F=3,513 - p=0,067
CA	5,61±0,65 (11,70)	4,2 - 7,51	5,08±0,56 (10,88)	3,74 - 6,32	*F=6,568 - p=0,013
LA	3,68±0,48 (12,96)	2,94 - 4,91	3,43 - 0,64 (18,59)	2,21 - 5,71	F=2,939 - p=0,092
CVC	7,56±0,87 (11,58)	5,79 - 10,1	6,82±0,77 (11,16)	4,95 - 9,02	*F=6,154 - p=0,016
CPV	2,83±0,35 (12,65)	2,07 - 3,67	2,54±0,45 (18,11)	1,44 - 3,59	*F=7,431 - p=0,008
CE	6,95±0,99 (14,63)	4,67 - 9,09	5,97±1,26 (21,0)	3,33 - 8,95	*F=6,47 - p=0,014
CC/LC	2,25±0,09 (3,86)	2,06 - 2,41	2,17±0,14 (6,81)	1,86 - 2,46	*F=12,24 - p=0,001
CA/LA	1,53±0,11 (7,39)	1,24 - 1,75	1,55±0,15 (9,97)	1,0 - 1,79	F=0,038 - p=0,846

Legenda: *Diferença significativa. CC: comprimento da concha, LC: largura da concha, CA: comprimento da abertura, LA: largura da abertura, CVC: comprimento da volta corporal, CPV: comprimento da penúltima volta, CE: comprimento da espira, CC/LC: comprimento da concha/largura da concha, CA/LA: comprimento da abertura/largura da abertura.

Tabela S11: Morfometria comparada da concha de indivíduos da espécie *Leptinaria unilamellata*, da população de Chácara, mantidos sob condição favorável e dessecação (medidas em milímetros).

	Média±DP(CV%)	Amplitude	Média±DP(CV%)	Amplitude	Teste de Tukey
Moluscos de Chácara F2					
	Favorável		Dessecação		
CC	17,13±3,15 (18,46)	9,87 - 24,16	5,92±0,42 (14,59)	8,87 - 21,57	F=2,44 - p=0,123
LC	8,61±1,73 (19,58)	5,07 - 12,26	8,15±1,12 (13,61)	5,29 - 10,59	F=2,66 - p=0,108
CA	7,61±1,72 (21,31)	4,46 - 11,44	7,55±1,07 (14,17)	4,78 - 9,93	F=1,73 - p=0,193
LA	4,47±1,35 (28,66)	2,42 - 8,08	4,16±0,68 (15,82)	2,58 - 5,43	F=2,52 - p=0,118
CVC	10,46±2,09 (19,80)	5,70 - 14,52	9,79±1,48 (15,11)	5,37 - 12,85	F=2,69 - p=0,106
CPV	2,93±0,57 (19,45)	1,87 - 4,41	2,81±0,44 (16,54)	1,56 - 3,74	F=3,00 - p=0,088
CE	6,7±1,25 (18,78)	4,33 - 9,97	6,44±1,02 (16,20)	3,48 - 8,63	F=1,68 - p=0,200
CC/LC	1,95±0,08 (4,37)	1,74 - 2,07	1,94±0,10 (5,29)	1,68 - 2,03	F=0,01 - p=0,908
CA/LA	1,71±0,21 (11,92)	1,33 - 2,20	1,82±0,17 (9,55)	1,26 - 2,19	F=1,17 - p=0,284
Moluscos de Chácara F3					
	Favorável		Dessecação		
CC	16,15±2,53 (15,62)	11,49 - 21,54	14,62±2,79 (17,91)	11,39 - 23,24	F=0,714 - p=0,402
LC	8,16±1,23 (14,97)	5,91 - 10,03	7,22±1,52 (19,58)	5,48 - 12,01	F=1,481 - p=0,229
CA	7,84±1,14 (14,60)	5,85 - 9,57	6,97±1,44 (19,47)	5,47 - 11,47	F=1,573 - p=0,215
LA	5,17±0,99 (19,30)	3,56 - 6,81	4,24±1,17 (25,68)	3,08 - 7,69	*F=4,152 - p=0,046
CVC	10,23±1,57 (15,46)	7,51 - 12,82	9,08±1,77 (18,33)	7,29 - 14,97	F=1,418 - p=0,239
CPV	2,66±0,40 (14,78)	2 - 4,03	2,67±0,50 (18,40)	1,83 - 3,67	F=0,018 - p=0,893
CE	6,14±1,35 (21,25)	3,93 - 10,26	5,95±1,13 (18,37)	4,18 - 8,5	F=0,335 - p=0,565
CC/LC	1,99±0,13 (6,71)	1,45 - 2,19	2,04±0,08 (4,07)	1,84 - 2,19	F=1,844 - p=0,180
CA/LA	1,51±0,02 (9,01)	1,37 - 1,95	1,63±0,15 (9,24)	1,47 - 2,07	*F=8,022 - p=0,006

Legenda: *Diferença significativa. CC: comprimento da concha, LC: largura da concha, CA: comprimento da abertura, LA: largura da abertura, CVC: comprimento da volta corporal, CPV: comprimento da penúltima volta, CE: comprimento da espira, CC/LC: comprimento da concha/largura da concha, CA/LA: comprimento da abertura/largura da abertura.