

Um caracol, dois sexos: implicações biológicas do hermafroditismo em gastrópodes terrestres

Sthefane D'ávila^{1,2}, Gabrielle Rabelo Quadra^{2,3}, Carlota Augusta Rocha² & Ana Carolina Rocha Lamego²

¹*Departamento de Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Juiz de Fora*

²*Museu de Malacologia Prof. Maury Pinto de Oliveira, Universidade Federal de Juiz de Fora*

³*Programa de Pós-graduação em Ecologia, Universidade Federal de Juiz de Fora*

APRESENTAÇÃO

Desafiando a antiga crença de que hermafroditas são menos complexos dos que os animais de sexos separados, os resultados de estudos recentes sobre moluscos terrestres têm revelado a presença de comportamentos e estratégias tão ou mais elaboradas que aquelas exibidas pelas espécies gonocóricas (que apresentam indivíduos machos e fêmeas). O estudo do comportamento e das estratégias reprodutivas destes animais contribui para o entendimento da evolução e aspectos funcionais do hermafroditismo.

Os moluscos terrestres, popularmente conhecidos como lesmas e caracóis, são gastrópodes das ordens Pulmonata, Prosobranchia e Systelommatophora. Os gastrópodes pulmonados e as lesmas da família Veronicellidae (Systelommatophora) (**Figura 1**) são animais hermafroditas e apresentam um sistema reprodutor complexo, composto por um aparato reprodutivo masculino, um feminino e uma porção hermafrodita responsável pela produção e o encaminhamento dos gametas (**Figura 2**). Nesses animais existe uma única gônada responsável pela produção de gametas masculinos (espermatozoides) e femininos (oócitos) (**Figura 3**).

Muitas espécies são hermafroditas simultâneos, ou seja, o desenvolvimento de espermatozoides e oócitos ocorre ao mesmo tempo. Algumas espécies são capazes de realizar a autofecundação e se reproduzir na ausência de um parceiro. Este modo de reprodução favorece a colonização de novos ambientes e estabelecimento

de populações a partir de poucos indivíduos. Entretanto, um aspecto negativo da autofecundação é a redução da variabilidade genética, que pode ter efeitos prejudiciais sobre seus descendentes e diminuir a capacidade de resposta das populações a pressões ambientais.

Duas hipóteses principais têm sido propostas para explicar a evolução da autofecundação em animais hermafroditas, bem como seu valor adaptativo. A primeira hipótese, conhecida como “garantia de reprodução”, relaciona-se a aspectos populacionais, como densidade associada à capacidade de dispersão dos organismos. Neste contexto, a autofecundação seria vantajosa na ausência de um parceiro para o acasalamento. A segunda hipótese relaciona-se a um possível valor adaptativo da manutenção, nos seus descendentes, de um conjunto genético semelhante ao organismo parental. Esta última explicaria porque em determinadas espécies de moluscos pulmonados terrestres, a autofecundação é mantida como



Figura 1. Moluscos terrestres estilomatóforos (A-D) e veronicelídeos (E-F). Fotos de Stefane D'ávila (A-E) e Carlota Augusta Rocha de Oliveria (F).

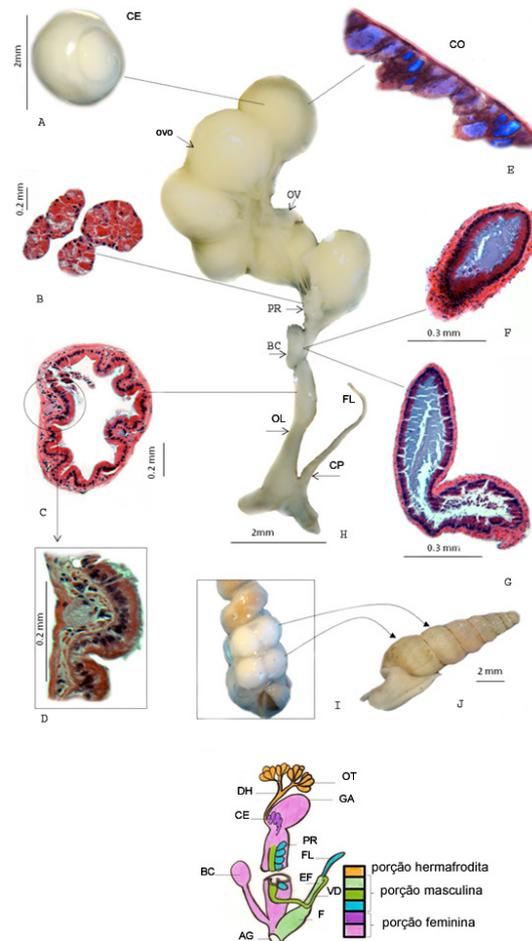


Figura 2. Sistema reprodutor de um gastrópode terrestre estilomatóforo. **A)** embrião; **B)** próstata; **C)** oviduto livre; **D)** epitélio e membrana basal do oviduto livre; **E)** casca do ovo; **F)** e **G)** Bolsa copuladora; **H)** visão geral do aparato reprodutivo; **I)** e **J)** visão geral do corpo mostrando que o oviduto ocupa última volta da concha. Legenda. **CE:** concha do embrião; **CO:** casca do ovo; **OV:** oviduto; **OL:** oviduto livre; **CP:** complexo peniano; **OT:** ovariotestis; **DH:** ducto hermafrodita; **GA:** glândula de albumem; **E:** complexo da espermateca; **PR:** póstata; **FL:** flagelo; **EF:** epifalo; **VD:** vaso deferente; **F:** falo; **BC:** bolsa copuladora; **AG:** abertura genital.

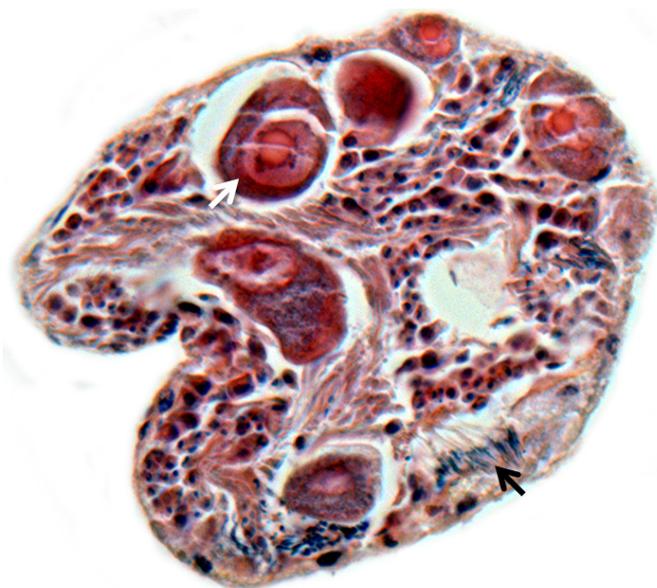


Figura 3. Corte histológico da gônada da espécie *Dysopeas muibum*. A seta escura indica os espermatozoides e a seta clara um oócito. Foto de Sthefane D'ávila.

uma estratégia prevalente, mesmo na presença de organismos da mesma espécie.

A equipe do Museu de Malacologia Prof. Maury Pinto de Oliveira, da Universidade Federal de Juiz de Fora, realiza estudos sobre as estratégias de história de vida de espécies de moluscos terrestres, visando compreender, entre outros

aspectos, qual o papel da fecundação cruzada e autofecundação nas estratégias reprodutivas adotadas por estas espécies. Para a realização destes estudos, os moluscos são separados logo depois de eclodirem do ovo e criados, em condições de laboratório, isolados ou pareados (**Figura 4**). Todo o desenvolvimento dos moluscos é acompanhado: o crescimento, o tempo necessário para o alcance da maturidade sexual, o número de eventos reprodutivos realizados e o intervalo entre eventos e o número de filhotes produzidos em cada evento.

ESTRATÉGIAS DE HISTÓRIA DE VIDA

A estratégia de história de vida de um animal pode ser definida como a adoção de determinados padrões de distribuição de energia para as diferentes funções biológicas (crescimento, reprodução etc.), em resposta a diferentes pressões ambientais. Nossa equipe realizou o estudo da estratégia de história de vida de duas espécies de caracóis, *Leptinaria unilamellata* e *Bradybaena*

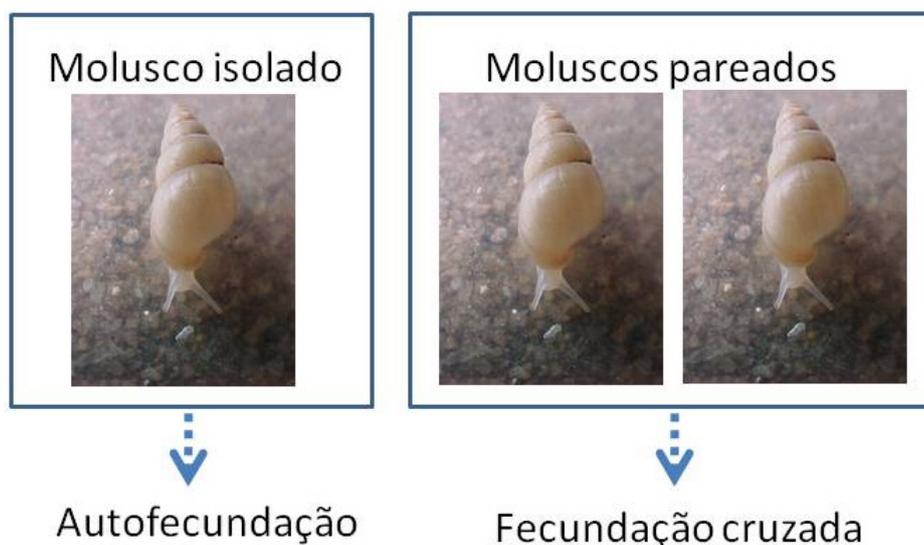


Figura 4. Metodologia para estudar aspectos da reprodução de moluscos terrestres por autofecundação e fecundação cruzada, em laboratório. Fotos de Sthefane D'ávila.

similaris. Os resultados mostraram que as duas espécies apresentam estratégias distintas. *Leptinaria unilamellata* exibe uma história de vida caracterizada por um longo tempo de vida, curta fase jovem em função do rápido alcance da maturidade sexual, com numerosos eventos reprodutivos ao longo da vida, pequeno esforço reprodutivo em cada evento e baixa mortalidade

logo após o primeiro evento reprodutivo (Figura 5). A espécie *Bradybaena similaris*, por outro lado, apresenta menor longevidade, investimento reprodutivo concentrado em poucos eventos, com a produção de muitos ovos (explosão reprodutiva), alta taxa de mortalidade na fase jovem e morte dos adultos pouco tempo depois da reprodução (Figura 6).

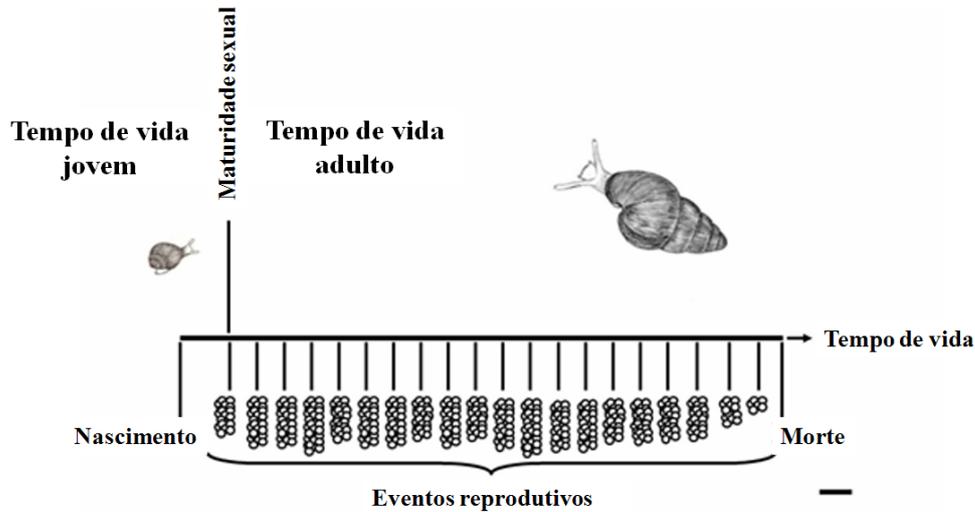


Figura 5. Estratégia de história de vida da espécie de molusco terrestre *Leptinaria unilamellata*.

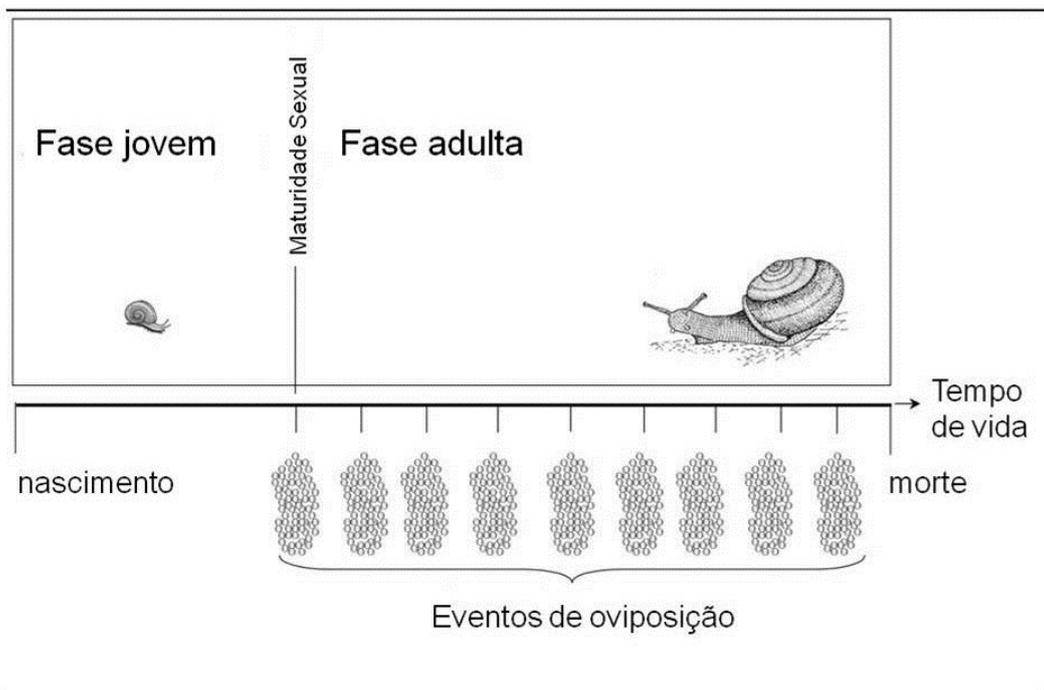


Figura 6. Estratégia de história de vida da espécie de molusco terrestre *Bradybaena similaris*.

CORTE E CÓPULA

Muitas espécies podem apresentar comportamentos de corte e cópula elaborados, com a exibição de comportamentos ritualizados, liberação de feromônios por glândulas acessórias e mesmo comportamentos bizarros como, por exemplo, a injeção de dardos calcários no corpo do parceiro. Os gastrópodes pulmonados possuem o sentido da visão pouco desenvolvido e o reconhecimento de animais da mesma espécie para o acasalamento, durante o processo de corte e cópula se dá através da percepção química e tátil. Por essa razão, é esperado que glândulas acessórias que liberem

compostos químicos, voláteis ou não, bem como estruturas com ornamentação que permitam o reconhecimento de organismos da mesma espécie variem entre as espécies (**Figuras 7, 8, 9**).

A fertilização em moluscos terrestres é interna, ou seja, os gametas se encontram dentro do corpo do animal, e a transferência de espermatozoides se dá através de espermatóforos que são depositados dentro do trato reprodutivo do parceiro, durante a cópula. O espermatóforo funciona como um “pacote” cheio de espermatozoides e após o acasalamento é depositado em um órgão do sistema reprodutor feminino chamado bolsa copuladora. A bolsa copuladora possui células



Figura 7. Comportamento de cópula de *Helix* sp. Em A, os moluscos estão em cópula, em B e C, os moluscos se separam após o acasalamento. Foto de Sthefane D`ávila.

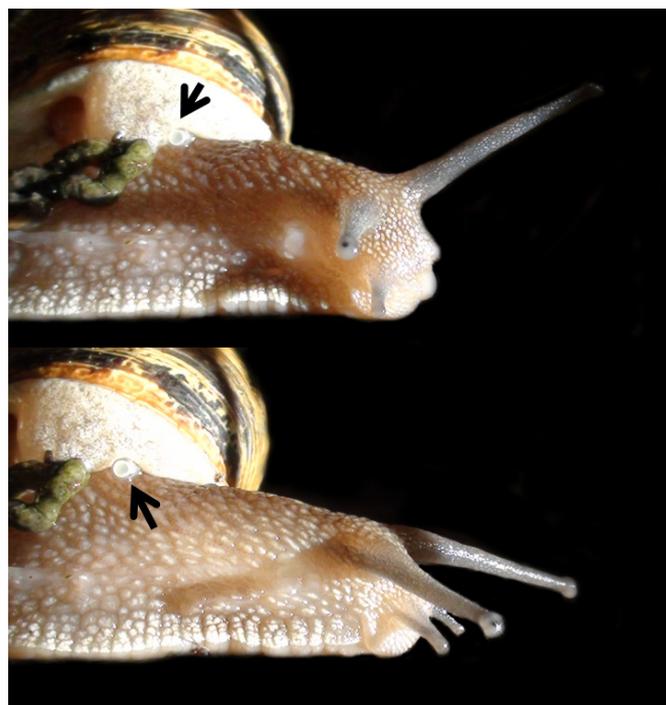


Figura 8. Dardo calcário formado pela espécie *Helix* sp. Esse dardo é inserido no corpo do parceiro e funciona como uma agulha que injeta uma substância que modifica as condições fisiológicas do parceiro, aumentando o sucesso dos espermatozoides doados. Foto de Sthefane D`ávila.

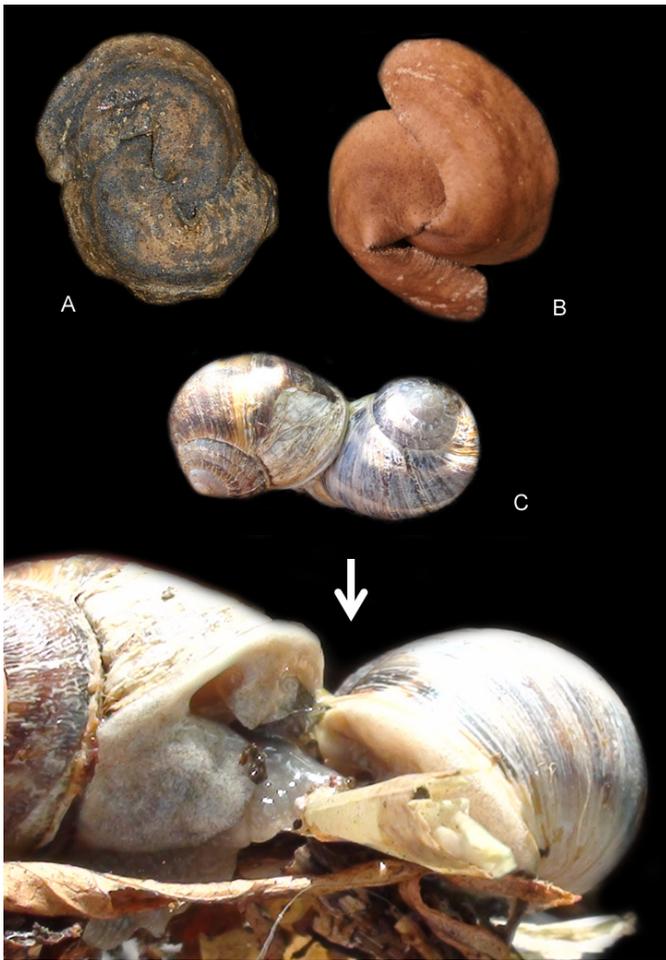


Figura 9. Comportamento de cópula exibidos por lesmas da família Veronicellidae (A e B) e pela espécie *Helix* sp. (C). Fotos de Carlota Augusta Rocha de Oliveira (A e B) e Sthefane D'ávila (C e D).

glandulares que secretam enzimas, cuja função é digerir a parede do espermatóforo, liberando assim os espermatozoides (**Figura 10**).

Durante o processo de digestão do espermatóforo, parte dos espermatozoides doados (e em alguns casos, grande parte) pode ser digerida, levando a um menor sucesso de fertilização dos oócitos e reduzindo o sucesso reprodutivo daquele indivíduo que atuou como macho no momento da cópula. Para garantir o sucesso de fertilização algumas adaptações da função masculina evoluíram, como a liberação de esferas de cálcio no momento da cópula, que modificam o

pH da bolsa copuladora, impedindo a digestão dos espermatozoides, a produção de espermatóforos com uma porção terminal que se projeta para fora do ducto da bolsa copuladora, permitindo aos espermatozoides escaparem em direção ao sítio de fertilização dos oócitos. Outra estratégia é a injeção, no parceiro, de dardos calcários acompanhados de uma secreção. Esses dardos funcionam como uma agulha de injeção, lançando no corpo do parceiro substâncias que alteram o estado fisiológico da bolsa copuladora, evitando que os espermatozoides sejam digeridos (**Figura 10**).

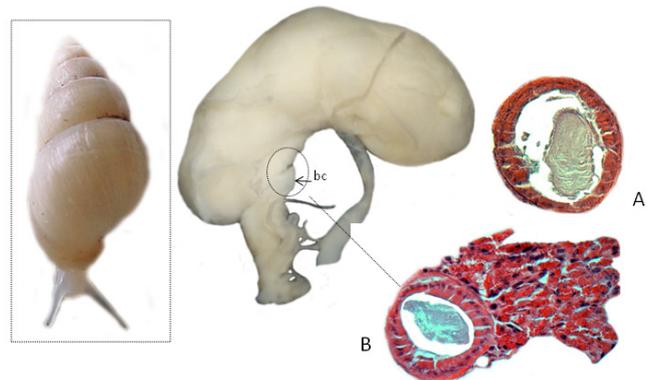


Figura 10. Posição anatômica e cortes histológicos (A e B) da bolsa copuladora da espécie *Leptinaria unilamellata*; bc: bolsa copuladora. Fotos de Sthefane D'ávila.

Entre as espécies de moluscos terrestres não é observada uma seleção por parceiros antes da cópula, como observado para muitas espécies animais, nas quais os machos são selecionados pelas fêmeas através de exhibições comportamentais ou por seus atributos físicos. Aparentemente, na maior parte das espécies de moluscos terrestres, o indivíduo que atua como fêmea aceita receber espermatozoides de qualquer parceiro. Entretanto, existem evidências de que esta “escolha” da fêmea se dá após a cópula, por meio da digestão diferencial e posterior armazenamento dos espermatozoides

dos parceiros “escolhidos”. Em resumo, o indivíduo que atua como fêmea no momento da cópula aceita espermatozoides de diferentes parceiros, independentemente de seus atributos, entretanto não utiliza os espermatozoides recebidos de todos esses parceiros para fertilizar seus oócitos, digerindo grande parte e convertendo-a em energia para suas próprias funções biológicas. Este fenômeno é conhecido como escolha críptica da fêmea e é bastante estudado em animais de sexos separados. A sua descoberta em espécies hermafroditas revolucionou o conceito de hermafroditismo, que aparece atualmente como uma estratégia reprodutiva muito mais complexa do que se pensava inicialmente.

Após a fertilização, os oócitos se movem da parte mais distal do sistema reprodutor para a porção proximal e, durante esse trajeto, recebem as secreções da glândula de albúmen e da glândula da casca, formando os ovos que são armazenados por tempo variável dentro de um órgão tubular chamado oviduto. O tempo em que os ovos vão permanecer no oviduto e a condição em que o embrião será liberado no exterior determinam três tipos de estratégias observadas em moluscos terrestres: a ovoviviparidade, a oviparidade e a retenção de ovos. Essa classificação se baseia no sítio onde se passa a maior parte do desenvolvimento embrionário (dentro do oviduto do molusco parental ou no ambiente externo) e na

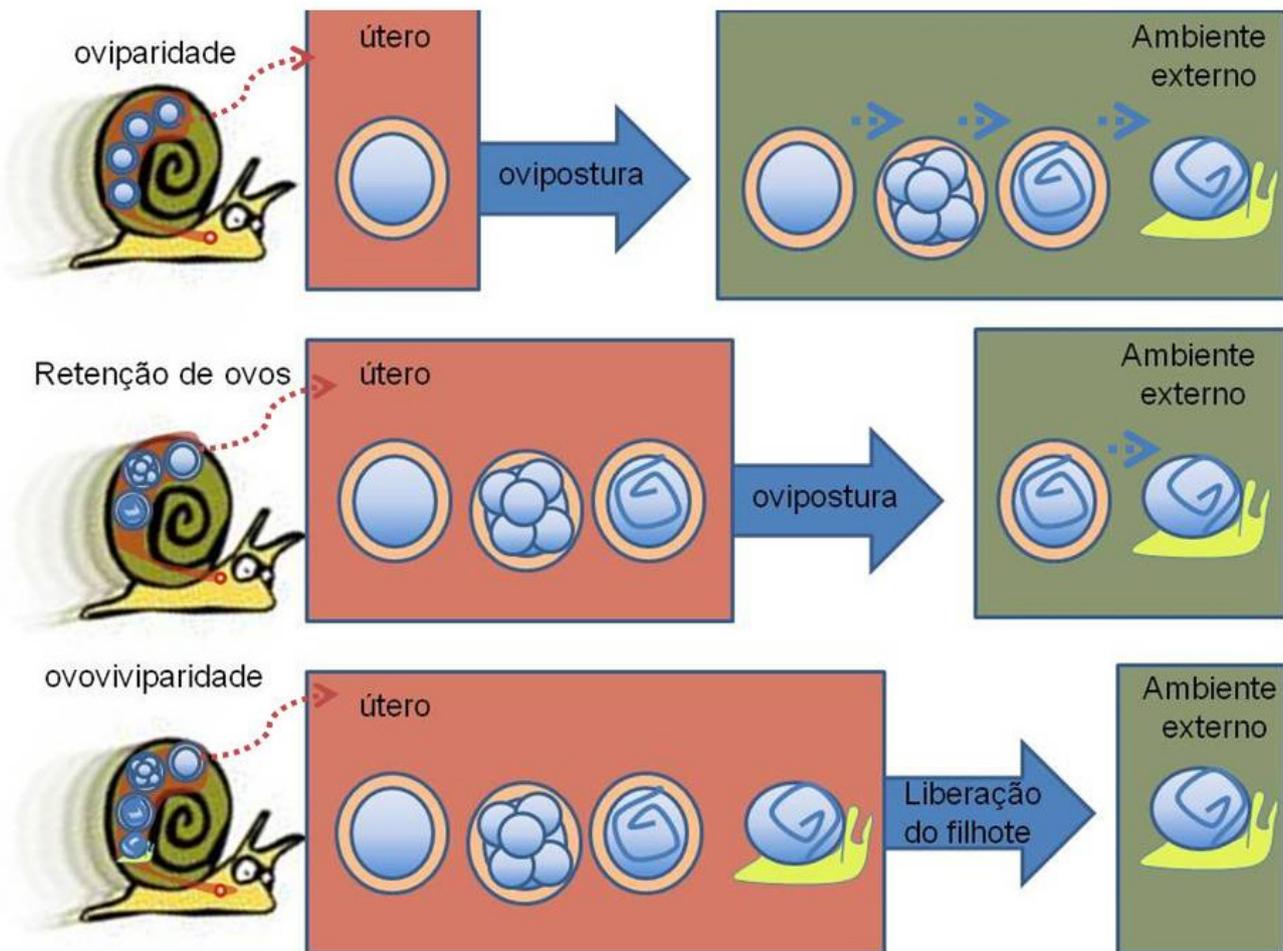


Figura 11. Formas de desenvolvimento dos ovos em moluscos terrestres. Ilustração de Sthefane D’ávila.

liberação de ovos ou filhotes já formados. A maioria dos gastrópodes terrestres é ovípara e liberam seus ovos contendo uma única célula zigótica. Algumas espécies podem reter seus ovos dentro do duto reprodutivo, e quando estes são liberados podem conter embriões em estado avançado de desenvolvimento, caracterizando a retenção de ovos. Os casos extremos de retenção de ovos em que todo o desenvolvimento embrionário se passa dentro do trato reprodutivo do molusco parental são classificados como ovoviviparidade (**Figura 11**). A obtenção de todas essas informações sobre hermafroditismo e reprodução em moluscos terrestres é possível graças à realização de estudos em laboratório, nos quais os animais são observados e submetidos a condições particulares que permitem testar diversas hipóteses sobre o significado das suas estratégias.

AGRADECIMENTOS

O presente artigo é um produto do Projeto **APQ 03609-10**, financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais - **FAPEMIG**.

SUGESTÕES DE LEITURA

- CARVALHO, C.M.; SILVA, J.P.; MENDONÇA, C.L.F.; BESSA, E.C.A. & D'ÁVILA, S. 2009. Life history strategy of *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835) (Mollusca, Pulmonata, Subulinidae). **Invertebrate Reproduction and Development** **53**(4): 211-222
- BAUR, B. & BAUR, A. 2000. Social facilitation affects longevity and lifetime reproductive success in a self-fertilizing land snail. **Oikos** **88**: 612–620.
- OLIVEIRA, M.P. & RODRIGUES M.H. 1974. **Dicionário Conquílio-malacológico**. Juiz de Fora, Editora UFJF.
- OLIVEIRA, M.P. 1995. **Para compreender os moluscos e as conchas**. Juiz de Fora, Editora Esdeva.