



SUZETE RODRIGUES GOMES

Filogenia morfológica de Veronicellidae, filogenia molecular de *Phyllocaulis Colosi* e descrição de uma nova espécie para a família (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata).

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Biologia Animal.

Área de Concentração: Biologia Comparada
Orientador: Dra. Inga Veitenheimer Mendes
Co-orientador: Dr. José Willibaldo Thomé

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

Porto Alegre

2007

Filogenia morfológica de Veronicellidae, filogenia molecular de *Phyllocaulis Colosi* e descrição de uma nova espécie para a família (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata)

SUZETE RODRIGUES GOMES

Aprovada em _____/_____/_____

Banca examinadora

Dra. Norma Campos Salgado

Dr. Gervásio Silva Carvalho

Dra. Suzana Bencke Amato

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	vii
RESUMO	viii
CAPÍTULO 1	
ASPECTOS GERAIS DE VERONICELLIDAE.....	1
Morfologia, Sistemática e Importância de Veronicellidae	2
Principais Estudos, Breve Histórico e Distribuição dos Gêneros	4
Região Etiópica	4
<i>Filicaulis</i>	5
<i>Laevicaulis</i>	6
<i>Pseudoveronicella</i>	6
Região Australiana e Oriental	8
<i>Filicaulis</i>	9
<i>Laevicaulis</i>	9
<i>Sarasinula</i>	10
<i>Semperula</i>	10
<i>Valiguna</i>	11
<i>Veronicella</i>	12
Região Neotropical	12
<i>Angustipes</i>	13
<i>Belocaulus</i>	14
<i>Colosius</i>	15
<i>Diplosolenodes</i>	15
<i>Forcartulus</i>	16
<i>Heterovaginina</i>	16
<i>Latipes</i>	17
<i>Leidyula</i>	18
<i>Microveronicella</i>	19
<i>Montivaginulus</i>	19
<i>Novovaginula</i>	20
<i>Phyllocaulis</i>	20
<i>Potamojanuarius</i>	21
<i>Sarasinula</i>	22
<i>Simrothula</i>	22
<i>Vaginulus</i>	23
<i>Veronicella</i>	24

<i>Zilchulus</i>	24
Análise do Atual Conhecimento sobre Veronicellidae e Objetivos da Tese	25
Referências Bibliográficas	26

CAPÍTULO 2

A ORIGEM GONDUÂNICA DE VERONICELLIDAE (GASTROPODA, SOLEOLIFERA): EVIDÊNCIAS A PARTIR DE UMA ANÁLISE CLADÍSTICA BASEADA EM CARACTERES MORFOLÓGICOS.....	33
Resumo	34
Introdução	35
Material e Métodos	37
Discussão dos Caracteres	39
Resultados	59
Discussão	63
Agradecimentos	67
Referências	67
Tabelas	74
Figuras	76

CAPÍTULO 3

MOLECULAR PHYLOGENY OF THE LAND SLUGS OF THE GENUS <i>PHYLLOCAULIS</i> (MOLLUSCA; SOLEOLIFERA; VERONICELLIDAE) EVALUATED IN LIGHT OF MORPHOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL EVIDENCES.....	125
Abstract	127
Introduction	128
Material and Methods	129
Results	132
Discussion	133
Conclusions	136
Acknowledgments	136
References	137
Tables	141
Figures	143

CAPÍTULO 4

A NEW SPECIES OF <i>SIMROTHULA</i> (GASTROPODA, SOLEOLIFERA, VERONICELLIDAE) FROM NORTHERN BRAZIL.....	148
Abstract	149
Introduction	149
Material and Methods	150
Systematics	151
External characteristics	151
Digestive system	152
Pedal and pallial nerves, pedal aortic system	152
Pedal gland	153
Reproductive system	153
Discussion	153
Acknowledgments	154
Literature cited	155
Figures	157

CAPÍTULO 5

CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	162
---------------------------	-----

ANEXOS	166
---------------------	-----

Normas: Zoological Journal of the Linnean Society	167
--	-----

Normas: Molecular Phylogenetics and Evolution	170
--	-----

Normas: Zootaxa	172
------------------------------	-----

DEDICATÓRIA

*Ao meu mestre Professor José Willibaldo Thomé,
por todos os ensinamentos*

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo apoio financeiro concedido no período de março de 2003 a fevereiro de 2007, sem o qual eu não poderia ter realizado este trabalho.

Aos meus orientadores: Profa. Inga, por ter acreditado em mim e pela orientação e amizade durante os quatro anos nos quais o trabalho foi desenvolvido; ao Prof. José Willibaldo por ter sido meu mestre não só durante este período, mas durante os últimos 11 anos da minha vida. A ele agradeço pelos conhecimentos transmitidos, não só sobre Veronicellidae, estudada por ele a mais de 40 anos, mas também por seus sempre tão sábios ensinamentos. Ao seu lado tive a oportunidade de enriquecer muito meu conhecimento e crescer como pessoa e profissional.

Aos professores do PPG-BAN professores, Dr. Luiz Roberto Malabarba, Dra. Georgina Bond-Buckup e Dra. Suzana Amato que, com competência e seriedade, foram também fundamentais nesta trajetória.

A todos os curadores de museus, mencionando nos artigos a seguir, pelos empréstimos dos exemplares e consecutivas renovações.

Aos colegas do meu grupo: Cíntia Simeão, Guacira Gil, Janine Arruda, Juliane Picanço, Paulo Bergonci e Rina Ramirez pela alegre convivência e amizade durante estes quatro anos. Em especial agradeço, a Guacira Gil pela leitura crítica de todos os meus manuscritos e a Juliane Picanço e Cíntia Simeão pelos valiosos auxílios como bolsistas de Iniciação Científica.

Ao amigo Eleandro Moyses pelas valiosas dicas e auxílios com programas computacionais e a David Robinson pelas diversas discussões sobre os veronicelídeos.

A David Robinson, Juliane Picanço, Peter Koomen, Wagner Carreiro, Rina Ramirez pelas fotos de veronicelídeos vivos que contribuíram enormemente para a ilustração da tese.

Aos meus familiares que sempre me apoiaram. Aos meus pais, Nereu e Janete Gomes, por estarem sempre do meu lado e por terem me dado toda a base de educação que tenho hoje. Aos meus irmãos por sempre torcerem por mim (Nelton, Claudete e Cristina Gomes).

A Raul Sperotto que tornou minha vida mais feliz nos últimos dois anos, com seu amor e carinho.

RESUMO

Os veronicelídeos constituem um grupo de gastrópodes terrestres amplamente distribuídos nas regiões tropicais e subtropicais. Atualmente, são reconhecidos 23 gêneros para a família, distribuídos pelas regiões biogeográficas Neotropical, Africana, Australiana e Oriental (Ásia tropical). Neste trabalho buscou-se investigar as relações de parentesco entre seus gêneros a partir de caracteres morfológicos. Para *Phyllocaulis* Colosi, 1922 o mais diverso e abundante gênero no sul da América do Sul, o estudo foi complementado, investigando-se também as relações entre as espécies a partir de caracteres moleculares. Acrescentou-se aos resultados a descrição de uma nova espécie de *Simrothula* Thomé, 1975, por ter sido diagnosticada durante o exame de material para a obtenção dos caracteres morfológicos. Os resultados apresentados estão embasados na análise de numerosos espécimes depositados em diversos museus nacionais e estrangeiros.

Ao tratarmos da filogenia morfológica da família, são definidas sinapomorfias para a família, discutidas suas relações com os grupos externos examinados (espécies de Rathouisiidae Heude, 1885 e Onchidiidae Gray, 1824), estabelecidas hipóteses de parentescos entre os gêneros, bem como discutido sobre a validade dos mesmos. Com o intuito de facilitar o diagnóstico de cada espécie considerada neste estudo são também fornecidas ilustrações do sistema reprodutor completo e pênis em três diferentes posições. Foram considerados 52 caracteres morfológicos, selecionados a partir da análise de exemplares de 41 espécies de Veronicellidae, incluídas em 20 gêneros dos 23 considerados válidos. A análise resultou em um único cladograma mais parcimonioso, com 68 passos, IC 85 e IR 96. Este sustentou fortemente a monofilia de Veronicellidae assim como a de Rathouisioidea Sarasin, 1899. Na primeira dicotomia observada é estabelecido o parentesco entre dois grandes grupos. Um grupo reuniu os gêneros africanos (incluindo Madagascar) (*Laevicaulis* Simroth, 1913 e *Pseudoveronicella* Germain, 1908) e da Ásia tropical (*Valiguna* Grimpe & Hoffmann, 1925, *Semperula* Grimpe & Hoffmann, 1924 e *Filicaulis* Simroth, 1913, além de *Laevicaulis*). O outro agrupou os 15 gêneros neotropicais analisados. A região australiana mostrou-se caracterizada principalmente pela presença de espécies introduzidas. Nem todas as relações dentro destes subgrupos maiores ficaram resolvidas, embora muitas tenham podido ser estabelecidas. São definidas sinapomorfias para a família e para alguns gêneros e apontados os que precisam de revisão. As relações de parentesco e os padrões de distribuição observados permitem inferir que as espécies atuais de Veronicellidae compartilham um ancestral de origem gonduânica.

Na investigação filogenética do *Phyllocaulis* Colosi, 1922 foi tratado sobre as relações entre as espécies e a evolução do grupo na América do Sul, com base em

seqüências de DNA nuclear (ITS2) e mitocondrial (16S and COX I). Foi extraído DNA de cinco espécimes de cada uma das seis espécies do gênero e de quatro espécies de diferentes gêneros, utilizadas como grupos externos, *Sarasinula plebeia* (Fischer, 1868), *Semperula wallacei* (Issel, 1874), *Veronicella cubensis* (Pfeiffer, 1840) e *Vaginulus taunaisii* Férussac, 1822. A análise revelou uma clara diferenciação genética entre as espécies tradicionalmente aceitas pela atual sistemática baseada em dados morfológicos, embora alguns resultados e alguns dados já conhecidos sobre *P. renschi* Thomé, 1965 e *P. soleiformis* (Orbigny, 1835) tenham suscitado dúvidas sobre a validade taxonômica de *P. renschi*. Em todas as árvores resultantes pôde-se ver um claro cenário sobre as relações de parentesco entre as espécies de *Phyllocaulis*, embora a posição de *Vaginulus taunaisii* (utilizado como grupo externo) tenha mudado de acordo com o método utilizado. Nas árvores resultantes de Likelihood (LH) e Análise Bayesiana (BI) *Va. taunaisii* assumiu posição de um grupo-irmão de *Phyllocaulis tuberculosus* Martens, 1868, bastante divergente deste. Nas árvores de Máxima Parcimônia (MP) e Neighbor-Joining (NJ) *Va. taunaisii* assumiu posição de espécie irmã de *Phyllocaulis*. As outras espécies do gênero (*P. gayi*, *P. soleiformis*, *P. renschi*, *P. variegatus* e *P. boraceiensis*) formaram um grupo monofilético altamente ou moderadamente suportado. Este clado dividiu-se em dois grupos: um compreendeu *P. gayi*, *P. soleiformis* e *P. renschi*, no qual *P. soleiformis* e *P. renschi* são táxons irmãos e o outro incluiu *P. variegatus* e *P. boraceiensis*. Assumindo uma taxa de divergência considerada típica para caracóis terrestres, pode ser inferido que as espécies atuais de *Phyllocaulis* compartilham um ancestral comum que viveu na América do Sul ao menos há 1,3 milhões. Este período coincide com a formação do Bosque Atlântico Brasileiro, Bosque de *Araucaria angustifolia* e Pampa no sul do Brasil.

Simrothula paraensis n. sp. é proposta com base em 17 espécimens procedentes da Serra de Carajás, Pará, norte do Brasil. A morfologia, a rádula e a mandíbula são descritas e ilustradas. A espécie é também comparada com as três outras do gênero, *S. columbiana* (Simroth, 1914), *S. prismatica* (Simroth, 1914) e *S. fuhrmanni* (Simroth, 1914). *Simrothula prismatica* é sinonimizada com *S. fuhrmanni*. Faz-se também o primeiro registro de *Simrothula* para o Brasil.

CAPITULO 1

ASPECTOS GERAIS DE VERONICELLIDAE.

Morfologia, Sistemática e Importância de Veronicellidae

Veronicellidae Gray, 1840 está constituída por gastrópodes completamente diferentes morfologicamente de todos os outros conhecidos. Estão totalmente destituídos de concha e possuem corpo abaulado dorsalmente. Segundo THOMÉ (1975b) são facilmente reconhecíveis por terem o corpo totalmente revestido pelo manto engrossado (noto), dois pares de tentáculos (os inferiores bifurcados e com função tátil e os superiores omatóforos contráteis), ânus posterior (Figura 1), aberturas genitais distanciadas (a masculina na frente, junto à base do tentáculo inferior direito e a feminina na metade longitudinal do hiponoto direito) e ducto deferente ligando-se à bolsa da copulação (junto ao poro genital feminino) através de um ducto de ligação que se prolonga até o pênis por dentro da parede do corpo, ao longo do sulco pedioso (Figura 2). A sola, localizada ventralmente e medianamente no corpo, está ladeada por duas extensões de tegumento, os hiponotos.

As classificações na família, em nível específico e genérico, até o momento, têm sido propostas, principalmente, com base na morfologia do sistema reprodutor masculino e feminino (Figura 2). SEMPER (1885) foi o primeiro a utilizar, de forma padronizada, características morfológicas internas para diagnosticar espécies de Veronicellidae. Até então, estas eram descritas, basicamente, pelas características morfológicas externas (forma geral do corpo, hiponoto e sola) e coloração do noto (dorso do corpo) e, apenas algumas vezes, as descrições continham a descrição geral do pênis, considerado atualmente o principal caráter diagnóstico em nível de espécie. SEMPER (*op. cit.*) descreveu, para grande parte das espécies conhecidas na época, aspectos gerais do pênis, glândula peniana (glândula acessória ao pênis), nervos pediosos (localizados sob a sola), local de penetração do reto no tegumento, posição do pericárdio, além das características morfológicas externas. Outros autores, posteriormente, passaram a descrever também estruturas relacionadas ao sistema reprodutor masculino, feminino e hermafrodita, sistema digestório (incluindo a rádula e mandíbula), sistema neural e sistema arterial (SIMROTH, 1889, 1891; COLOSI, 1921a, 1922a; HOFFMANN, 1925; FORCART, 1953; THOMÉ, 1975b; GOMES, 2002).

Com base nos principais trabalhos de revisão feitos para a família Veronicellidae verifica-se que são reconhecidos como válidos atualmente 23 gêneros (além de seis subgêneros propostos por FORCART, 1953) distribuídos ao longo das regiões biogeográficas Etiópica, Australiana, Oriental e Neotropical, que incluem aproximadamente 100 espécies (GRIMPE & HOFFMANN, 1925a; GRIMPE & HOFFMANN, 1925b; HOFFMANN, 1925; FORCART, 1953, 1963, 1967; THOMÉ,

1975a, 1975b; GOMES, 2002). SIMROTH (1897) e HOFFMANN (1925) foram os únicos a proporem subdivisões para a família Veronicellidae, classificando os gêneros em subfamílias. SIMROTH (*op. cit.*) propôs as subfamílias "Anadenia", incluindo um único gênero (*Vaginina* Simroth, 1897), caracterizado pela ausência de glândula peniana e "Euadenia", abrangendo todos os demais gêneros, com glândula peniana. HOFFMANN (*op. cit.*), propôs Meisenheimeriinae, Sarasinulinae, Semperulinae e Vaginulinae, basicamente, em função do local de abertura do vaso deferente, no caso das três primeiras, e presença de espata (órgão acessório ao pênis) em Vaginulinae. Tais subdivisões, entretanto, não foram aceitas até hoje por nenhum autor (FORCART, 1953; THOMÉ, 1975a, 1975b).

Os veronicelídeos são estritamente terrestres e estão amplamente distribuídos nas regiões tropicais e subtropicais (COWIE, 1998; BARKER, 2001). O grupo tem sido bastante citado, principalmente, por sua importância na área médica, incluindo espécies hospedeiras intermediárias do verme causador da angiostrongilose abdominal humana (GRAEFF-TEIXEIRA *et al.*, 1989; GRAEFF-TEIXEIRA *et al.*, 1994), e na área agrícola, com espécies pragas de diversos tipos de culturas, entre elas café, banana, tabaco, orquídeas e especialmente feijão (PEREIRA & GONÇALVES, 1949; ARAÚJO, 1952; SANTOS, 1959; RAUT & MANDAL, 1984; PANIGRAHI & RAUT, 1992; THOMÉ, 1993b).



Figura 1. Vista dorsal e ventral de um espécime vivo de *Diplosolenodes occidentalis* (Guilding, 1825) procedente de Santa Lúcia (Pequenas Antilhas) (Fotos: David Robinson). 1. tentáculo superior, 2. tentáculo inferior, 3. noto, 4. hiponoto, 5. sola, 6. posição do poro genital masculino, 7. posição do poro genital feminino, 8. posição do ânus.

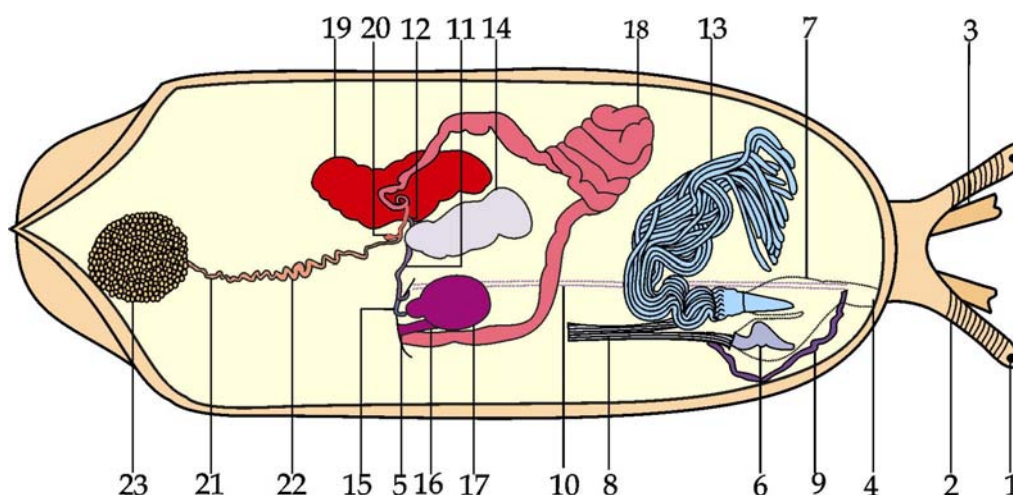


Figura 2. Esquema com a disposição geral do sistema reprodutor em Veronicellidae (THOMÉ *et al.*, 2006). 1. olho, 2. tentáculo superior, 3. tentáculo inferior, 4. gonóporo masculino, 5. gonóporo feminino, 6. pênis, 7. bainha do pênis e da glândula peniana, 8. músculo retrator dos órgãos copuladores, 9. ducto deferente anterior, 10. deferente médio (dentro da parede do corpo), 11. deferente posterior proximal, 12. deferente posterior distal, 13. glândula peniana, 14. próstata, 15. ducto de ligação, 16. ducto da bolsa da copulação, 17. bolsa da copulação, 18. oviduto, 19. glândula do albume, 20. complexo de fertilização, 21. ovulispermióduto, 22. vesícula seminal, 23. ovarioteste.

Principais Estudos, Breve Histórico e Distribuição dos Gêneros

Região Etiópica

FORCART (1953) após examinar a coleção do Museu do Congo Belga, em Têrvuren (Bélgica), rica em material procedente do continente africano verificou a necessidade de revisar todas as espécies descritas para a África. Com base, em especial, nessa coleção, mas também em material procedente de outros museus, FORCART (*op. cit.*) fez um histórico sistemático, discutindo sinonímias e levantou a distribuição geográfica de cada uma das espécies que considerou válida. Comentou, ainda, sobre a validade dos caracteres morfológicos e anatômicos até então utilizados para a discriminação das espécies da família, a partir dos quais criou uma chave de determinação. Em um capítulo à parte, destacou a importância filogenética da posição do ânus e da presença ou ausência de glândula peniana, com base no qual levantou hipóteses de evolução para os gêneros africanos e contestou o valor filogenético dado por HOFFMANN (1925) a algumas estruturas. Ainda no mesmo capítulo, FORCART (*op. cit.*) analisou a distribuição dos gêneros no continente africano (Fig. 1 mencionada no Capítulo 2), comparando-a com a das

aves da África. FORCART (1953, 1967) reconheceu 20 espécies para a África, agrupadas em três gêneros, dois deles subdivididos em subgêneros: *Filicaulis* Simroth, 1913 (com os subgêneros *Filicaulis* Simroth, 1913 e *Flagellicaulis* Simroth, 1913), *Laevicaulis* Simroth, 1913 e *Pseudoveronicella* Germain, 1908 (com os subgêneros *Pseudoveronicella* Germain, 1908, *Hoffmannia* Forcart, 1953, *Congoveronicella* Forcart, 1953 e *Vaginina* Simroth, 1913).

Filicaulis

Filicaulis foi proposto por SIMROTH (1913) como subgênero de *Desmocaulis* Simroth, 1913, para agrupar as espécies *Vaginula seychelensis* Fischer, 1871 e *Vaginula koellikeri* Semper, 1885, cujos pênis seriam filiformes. SIMROTH (*op. cit.*) não designou espécie-tipo para *Filicaulis*, o que só foi feito por BAKER (1925a), quando também elevou *Filicaulis* a gênero e sinonimizou *Desmocaulis* com o gênero *Imerina* Cockerell, 1891. A espécie escolhida por BAKER (*op. cit.*) como tipo de *Filicaulis* foi *Vaginula seychelensis* descrita, precariamente, por FISCHER (1871) para as ilhas Seychelles e, mais tarde, redescrita por SIMROTH (1913) a partir das características dos órgãos copulatórios masculinos (pênis e glândula peniana), região da bolsa da copulação, nervos pediosos, sistema digestório e variação da coloração do noto.

HOFFMANN (1925) sinonimizou *Vaginula koellikeri* com *Meisenheimeria alte* (Férussac, 1821) e incluiu *Vaginula seychellensis* no gênero *Vanigula* Grimpe & Hoffmann, 1924, juntamente com *Veronicella bleekeri* Keferstein, 1865 descrita com base em material proveniente de Java (Indonésia). As duas espécies, contudo, passaram ao gênero *Filicaulis* após BAKER (1925a) ter colocado *Vanigula* na sinonímia de *Filicaulis*, o que foi aceito por HOFFMANN (1927).

FORCART (1953), ao revisar as espécies africanas propôs a seguinte diagnose para o gênero *Filicaulis*: poro genital feminino situado na metade posterior do hiponoto, ânus arredondado, situado submedianamente, alça intestinal anterior encoberta pelo lóbulo anterior da glândula digestiva e pênis bem desenvolvido, liso ou com espinhos. O autor dividiu *Filicaulis* em dois subgêneros, *Filicaulis* e *Flagellicaulis*, o primeiro incluindo *Filicaulis (Filicaulis) seychelensis* e o segundo, *Filicaulis (Flagellicaulis) lamuensis* (Simroth, 1913). Para FORCART (1953) *Filicaulis* tem o centro de sua distribuição na região da Malásia uma vez que *Filicaulis (Filicaulis) seychelensis* e *Filicaulis (Flagellicaulis) lamuensis* não chegam a ser encontradas no continente africano, com registros de ocorrência apenas para ilhas da costa leste da África (Seychelles, Lamu e Comores) e *Filicaulis (Filicaulis) bleekeri* é conhecida para ilhas da Indonésia e Bangkok (Tailândia).

Laevicaulis

Originalmente, SIMROTH (1913) incluiu em *Laevicaulis* as espécies *Vaginula brevis* Fischer, 1871, *Vaginula comorensis* Fisher, 1883, *Vaginula vosseleri* Simroth, 1913 e *Vaginula henrici* (Heynemann, 1906) por todas apresentarem o pênis liso até a extremidade, considerando-o um subgênero de *Eleutherocaulis* Simroth, 1913, sem designar espécie-tipo. Mais tarde, *Vaginula comorensis*, descrita para o arquipélago Comores (África), foi eleita por PILSBRY (1919) como espécie-tipo tanto de *Laevicaulis* como de *Eleutherocaulis*, sinonimizando-os e considerando *Laevicaulis* como nome válido, na categoria de gênero.

HOFFMANN (1925) sinonimizou *Vaginula brevis* e *Vaginula comorensis* com *Meisenheimeria alte* e *Vaginula henrici* com *Meisenheimeria stuhlmanni* Simroth, 1895. *Vaginula vosseleri*, por sua vez, foi considerada uma espécie válida, também pertencente ao gênero *Meisenheimeria* Grimpe & Hoffmann, 1924. *Meisenheimeria*, posteriormente, foi considerado um sinônimo de *Laevicaulis* por BAKER (1925a) e pelo próprio HOFFMANN (1927). *Laevicaulis alte* (= *Laevicaulis comorensis*), descrita originalmente, apenas pelas características externas, por FÉRUSSAC (1821), foi redescrita por diversos autores, entre eles NOBRE (1894), SIMROTH (1889), HOFFMANN (1925) e GRIMPE & HOFFMANN (1925a, 1925b) quanto as características do sistema digestório (incluindo a rádula e mandíbula), reprodutor, neural e características externas.

FORCART (1953), ao revisar os veronicélideos africanos, propôs a seguinte diagnose para *Laevicaulis*: ânus esférico, situado submedianamente, poro genital feminino localizado na metade posterior do hiponoto, alça intestinal anterior não encoberta pelo lóbulo anterior da glândula digestiva e túbulos da glândula peniana ligando-se diretamente na papila. FORCART (1953, 1967) reconheceu sete espécies válidas para o continente africano: *Laevicaulis alte*, *Laevicaulis natalensis* (Kraus, 1848), *Laevicaulis stuhlmanni*, *Laevicaulis somalicus* (Colosi, 1927), *Laevicaulis striatus* (Simroth, 1896), *Laevicaulis zanzibaricus* Forcart, 1953 e *Laevicaulis vosseleri*.

Pseudoveronicella

Pseudoveronicella foi descrito por GERMAIN (1908) especialmente para incluir *Vaginula gravieri* Germain, 1908, espécie na qual os túbulos da glândula peniana apresentavam-se como um órgão compacto, segundo descrição original. GERMAIN (*op. cit.*) descreveu a forma e coloração externa, o sistema digestório e o sistema reprodutor da espécie. *Vaginula gravieri* (localidade-tipo: ilha São Thomé) foi considerada válida e classificada no gênero *Pleuroprocta* Simroth (1913) por

HOFFMANN (1925). *Pleuroprocta* foi sinonimizado por BAKER (1925a) com *Pseudoveronicella*, o que foi aceito por HOFFMANN (1927).

FORCART (1953), ao estudar os veronicelídeos africanos, redescreveu *Pseudoveronicella*, para o qual forneceu a seguinte diagnose: ânus situado de forma assimétrica no lado direito do hiponoto, em forma de fenda ou falcado, poro genital feminino localizado na metade anterior do hiponoto direito (somente excepcionalmente na metade do corpo ou levemente para trás), glândula peniana, quando não ausente, formada por túbulos unidos em uma região muscular mediana e com papila localizada distalmente, e alça intestinal anterior encoberta pelo lóbulo anterior da glândula digestiva. O autor subdividiu o táxon em quatro subgêneros, conforme as especificidades do pênis: *Pseudoveronicella*, *Hoffmannia*, *Congoveronicella* e *Vaginina*, para os quais verificou uma distribuição limitada ao oeste e parte da porção central da África, entre os paralelos 10°N e 10°S.

Das quatro espécies incluídas por FORCART (*op. cit.*) no subgênero *Pseudoveronicella*, caracterizado por espécies com pênis alongado e porção distal circundada por pequenas franjas, três foram propostas novas do autor, sendo elas *Pseudoveronicella (Pseudoveronicella) cabindana* Forcart, 1953, *Pseudoveronicella (Pseudoveronicella) sjöstedti* Forcart, 1953, e *Pseudoveronicella (Pseudoveronicella) ghesquierei* Forcart, 1953. FORCART (*op. cit.*) também incluiu no subgênero a espécie *Pseudoveronicella (Pseudoveronicella) liberiana* (Gould, 1850), descrita originalmente apenas pelas características externas para a Libéria, e que considerou um sinônimo de *Vaginula gravieri* (espécie-tipo do subgênero). Esta espécie foi redescreta, posteriormente, por diversos autores quanto ao padrão de coloração externa (noto, hiponoto e sola), posição do poro genital feminino e ânus, glândula peniana, pênis, região da bolsa da copulação, nervos pediosos, rádula e mandíbula (GOULD, 1850; COLOSI, 1922b; FORCART, 1953; SEMPER, 1885).

O subgênero *Hoffmannia* foi proposto por FORCART (1953) para agrupar as espécies cujos pênis mostravam-se glandiformes na região distal com a abertura do pênis não circundada por franjas e glândula peniana podendo estar ausente. Neste subgênero ele incluiu três espécies: *Pseudoveronicella (Hoffmannia) zootoca* Hoffmann, 1927 (com duas subespécies: *Pseudoveronicella (Hoffmannia) zootoca zootoca* Hoffmann, 1927 e *Pseudoveronicella (Hoffmannia) zootoca aethiopica* Forcart, 1953), *Pseudoveronicella (Hoffmannia) dartevellei* Forcart, 1953 e *Pseudoveronicella (Hoffmannia) pauliani* Forcart, 1953, sendo a primeira delas, descrita originalmente para Camarões, escolhida como espécie-tipo. HOFFMANN (1927) e DEGNER (1934) descreveram para *Pseudoveronicella (Hoffmannia) zootoca zootoca* a coloração do noto, hiponoto e sola, a posição do poro genital feminino, pênis, a glândula peniana, genitália feminina e nervos pediosos.

Congoveronicella é um subgênero monotípico e, segundo FORCART (*op. cit.*), está representado pela espécie *Pseudoveronicella (Congoveronicella) schoutedeni* Forcart, 1953 ocorrente no Congo (oeste). Foi estabelecido em função das características do pênis (provido de espata), da mandíbula (composta por mais de 37 placas) e da rádula, com dentes menores e mais numerosos quando comparados aos representantes dos demais subgêneros. FORCART (*op. cit.*) descreveu para a espécie *Pseudoveronicella (Congoveronicella) schoutedeni* além daquelas características que serviram para a diagnose do gênero, a coloração do noto, hiponoto e sola, posição e forma do ânus, da glândula hermafrodita e do lóbulo anterior da glândula digestiva.

O subgênero *Vaginina* originalmente foi proposto como gênero por SIMROTH (1897), com base no exame de dois espécimes provenientes de Togo onde a glândula peniana estava ausente. Só mais tarde, SIMROTH (1913), com base nos mesmos dois espécimes, descreveu-os como *Vaginina conradti* Simroth, 1913 e *Vaginina togoensis* Simroth, 1913. SIMROTH (*op. cit.*) descreveu para ambas as espécies a coloração externa, os órgãos reprodutores masculinos e femininos, nervos pediosos e sistema digestório. Não tendo sido, até aquele momento, designada a espécie tipo para *Vaginina*, BAKER (1925a), ao discutir a nomenclatura dos Veronicellidae, designou para essa posição *Vaginina conradti*. No mesmo ano, HOFFMANN (1925) sinonimizou *Vaginina conradti* e *Vaginina togoensis*, considerando *Vaginina conradti* como nome válido, o que foi aceito por FORCART (1953). FORCART (*op. cit.*), por sua vez, considerou *Vaginina* um subgênero e discriminou-o dos demais incluídos no gênero *Pseudoveronicella* pelas características da bainha peniana, que mostrava um aspecto muscular, com protuberâncias localizadas internamente na região anterior, pelo pênis com uma base pequena e semicilíndrica e com uma porção distal fina e alongada e pelo vaso deferente longo. FORCART (1953, 1967) reconheceu duas espécies como válidas para esse subgênero: *Pseudoveronicella (Vaginina) conradti* e *Pseudoveronicella (Vaginina) duporti* Forcart, 1953. FORCART (1953) descreveu para *Pseudoveronicella (Vaginina) conradti*, a espécie-tipo do subgênero, a posição do poro genital feminino, a coloração do noto, pênis, glândula peniana (e sua bainha) e posição do lóbulo anterior da glândula digestiva.

Região Australiana e Oriental

Nas regiões Australiana e Oriental as principais referências são os estudos de GRIMPE & HOFFMANN (1925a, 1925b) feitos na tentativa de uma revisão dos veronicelídeos da Índia, sul da China e Polinésia. Nesses trabalhos foram examinados um grande número de holótipos de espécies descritas para tais

regiões, para as quais foram elaboradas novas diagnoses, com base principalmente nas características do pênis, e arrolados os registros bibliográficos de ocorrência (Fig. 2 mencionada no Capítulo 2). Para cada uma das espécies GRIMPE & HOFFMANN (*op. cit.*) elaboraram uma lista de sinônimos, justificando separadamente a sinonimização de cada nome.

Levando em consideração as críticas feitas por alguns autores (BAKER, 1925a; FORCART, 1953; THOMÉ, 1975a, 1975b) aos trabalhos de GRIMPE & HOFFMANN (*op. cit.*), especialmente por não terem grande preocupação com as regras de nomenclatura zoológica, recentemente, GOMES (2002) revisou a família Veronicellidae nas regiões Australiana e Oriental a partir do exame de espécimes provenientes de diversas localidades e análise de ampla bibliografia. GOMES (*op. cit.*) reconheceu 13 espécies válidas para tais regiões, incluídas em seis gêneros distintos: *Filicaulis* (com o subgênero *Filicaulis*), *Laevicaulis*, *Sarasinula* Grimpe & Hoffmann, 1924, *Semperula* Grimpe & Hoffmann, 1924, *Valiguna* Grimpe & Hoffmann, 1925 e *Veronicella* Blainville, 1817. Também propôs sinonímias, fez um histórico sistemático e levantou a distribuição geográfica das espécies. Cinco das espécies encontradas foram estudadas de forma comparativa por GOMES (*op. cit.*), com determinação de índices biométricos e análise dos órgãos de copulação (pênis e bolsa da copulação), nervos pediosos e paliais, ramos aórticos anterior e posterior e características externas.

Filicaulis

Filicaulis bleekeri é a única espécie do gênero encontrada nas regiões australiana e oriental, sendo as duas outras espécies desse táxon, segundo FORCART (1953), encontradas em ilhas etiópicas. Esta espécie, segundo GOMES (2002) possui distribuição restrita a algumas ilhas da Indonésia e Bangkok (Tailândia) nas regiões Australiana e Oriental, respectivamente.

Laevicaulis

Laevicaulis alte é a única espécie do gênero *Laevicaulis* encontrada fora da região etiópica. Apesar de ser considerada uma espécie africana, segundo BRUGGEN (1981), foi descrita pela primeira vez por FÉRUSSAC (1821) com base em material proveniente de Pondichery (Índia). Segundo GOMES (2002) está amplamente distribuída, desde a Índia (região Oriental) até a Samoa Ocidental e Hawaí na região Australiana. Recentemente, foi também registrada para Bermudas e Texas (EUA), onde deve ter sido introduzida segundo THOMÉ (1989) e THOMÉ *et al.* (1997).

Sarasinula

Sarasinula foi proposto por GRIMPE & HOFFMANN (1924) com base nas características de *Sarasinula plebeia* (Fischer, 1868), a espécie-tipo do gênero. Foi caracterizado por GRIMPE & HOFFMANN (1924, 1925a, 1925b) pela forma de clave do pênis (curto), bilateralmente simétrico, sem entumescimento circular sub-basal e com abertura quase terminal atrás de um pequeno lábio, glândula peniana com papila alongada (entre seis e oito túbulos), alça intestinal anterior depois do primeiro lóbulo da glândula digestiva, glândulas salivares em forma de cacho de uva soltos, glândula pediosa retilínea, nervos pediosos não divergentes e bolsa da copulação formada por um ducto curto. *Sarasinula plebeia*, foi descrita originalmente para a Nova Caledônia (ilha do Oceano Pacífico ocidental), a partir de um desenho recebido por Fischer de seus correspondentes residentes no local, apenas pelas características externas. HOFFMANN (1925), ao revisar toda a família Veronicellidae incluiu três espécies em *Sarasinula*: *Sarasinula plebeia*, *Sarasinula linguaeformis* (Semper 1885) e *Sarasinula erinacea* (Colosi 1921), para as quais propôs uma grande lista de sinônimos.

THOMÉ (1971), após ter examinado três espécimes procedentes da Nova Caledônia, depositados no "Muséum National d'Histoire Naturelle" (França), elegeu um deles como plesiótipo e redescreveu *Sarasinula plebeia*. O mesmo autor (THOMÉ, 1975b), posteriormente, ao revisar a família Veronicellidae na região neotropical, onde o gênero está amplamente distribuído, fez uma crítica histórica sobre o táxon *Sarasinula*, propondo a validade do mesmo. Incluiu 12 espécies no gênero (só para as Américas).

Nas regiões australiana e oriental, segundo GOMES (2002) a única espécie do gênero encontrada é *Sarasinula plebeia*. Esta está amplamente distribuída na região australiana, desde a Indonésia até o arquipélago Tuamotu, localizado aproximadamente entre a latitude 20°S e longitude 135°W. Na região Oriental não chega a ser encontrada no continente.

Semperula

Semperula foi proposto por GRIMPE & HOFFMANN (1924) para abranger as espécies cujo vaso deferente abria-se medianamente ou basalmente, diferentemente de todos os outros gêneros conhecidos. GRIMPE & HOFFMANN (1924, 1925a, 1925b) incluíram em *Semperula* as espécies *Semperula idae* (Semper, 1885), *Semperula birmanica* (Theobald, 1864), *Semperula maculata* (Templeton, 1858) e *Semperula siamensis* (Martens, 1867), escolhendo a primeira como espécie-tipo. Originalmente *Semperula idae* foi caracterizada por SEMPER (1885) pela forma geral do pênis, glândula peniana, nervos pediosos, local de

penetração do reto no tegumento, posição do pericárdio e características externas, a partir de material procedente de Bornéu (Indonésia). A espécie *Vaginula wallacei*, proposta por ISSEL (1874), também a partir de material proveniente de Bornéu e apenas pelas características externas foi considerada, por HOFFMANN (1925) e GRIMPE & HOFFMANN (1925a, 1925b), um sinônimo de *Semperula idae*, desconsiderando o fato desta última ter sido proposta posteriormente. Mais tarde, entretanto, HOFFMANN (1941), ao reencontrar e examinar o holótipo da espécie de Issel, que havia sido considerado perdido, corrigiu seu erro, colocando *Semperula idae* na sinonímia de *Semperula wallacei* redescrivendo as características do pênis da espécie.

Posteriormente, foram propostas para o gênero *Semperula* as espécies *Semperula insularis* Thomé, 1983, *Semperula christmasi* Thomé, 1983, *Semperula tailandensis* Thomé *et al.*, 1994 e *Semperula solemi* Forcart, 1969 e revalidadas, por THOMÉ (1992), as espécies *Semperula carusi* (Simroth, 1893) e *Semperula parva* (Heynemann, 1885), ambas consideradas por GRIMPE & HOFFMANN (1925a, 1925b) sinônimos de *Semperula maculata*.

GOMES (2002), ao revisar os veronicelídeos australianos e orientais reconheceu sete espécies como válidas para o gênero: *Semperula birmanica*, *Semperula carusi*, *Semperula insularis*, *Semperula maculata*, *Semperula parva*, *Semperula tailandensis* e *Semperula wallacei*. *Semperula christmasi* e *Semperula solemi* foram consideradas sinônimos de *Semperula wallacei* e *Semperula siamensis* foi incluída no gênero *Valiguna* Grimpe & Hoffmann, 1925a. GOMES (*op. cit.*) verificou que a maioria das espécies do gênero *Semperula* concentra-se na região oriental, principalmente entre a China e Bornéu (Indonésia) e apenas as espécies *Semperula maculata*, *Semperula parva* e *Semperula wallacei* são encontradas também na região australiana. A última delas é a única encontrada além das ilhas Banda, na Indonésia, com registros de ocorrência para a ilha Upolu (Samoa Ocidental), localizada praticamente no centro do oceano Pacífico.

Valiguna

GRIMPE & HOFFMANN (1925a) propuseram *Valiguna* como um subgênero de *Semperula*, no qual incluíram a espécie *Vaginula schneideri* Simroth, 1895, a espécie-tipo e única incluída do novo táxon, proposta originalmente com base em material procedente do leste da Sumatra (Indrapura, Tandjong Kuba) em função, principalmente, das características peculiares do pênis mas, para a qual SIMROTH (1895) também descreveu a glândula peniana, os nervos pediosos, a localização da alça intestinal anterior, a posição do poro genital feminino e a coloração do noto.

No mesmo ano em que GRIMPE & HOFFMANN (*op. cit.*) propuseram *Valiguna* desprezaram-no, passando a considerar *Vaginula schneideri* uma subespécie de *Semperula siamensis* (HOFFMANN, 1925; GRIMPE & HOFFMANN, 1925b). Mais tarde, porém, HOFFMANN (1941), após examinar outros espécimes de *Vaginula schneideri* e encontrar uma nova espécie com características morfológicas e anatômicas semelhantes a essa espécie (*Valiguna isseli* Hoffmann, 1941) reconsiderou o táxon *Valiguna* como válido, elevando-o a gênero e incluindo essas duas espécies.

GOMES (2002) depois de examinar o holótipo de *Vaginula flava* Heynemann, 1885, considerada por HOFFMANN (1925) um sinônimo de *Semperula maculata*, e a descrição original e aquelas feitas por HOFFMANN (1925, 1941) e GRIMPE & HOFFMANN (1925a, 1925b) para *Valiguna schneideri* e *Valiguna isseli*, concluiu que todas tratavam-se de uma única espécie. Considerou então, *Valiguna flava* uma espécie válida incluindo na sinonímia desta as espécies *Valiguna schneideri* e *Valiguna isseli*. GOMES (*op. cit.*) também propôs a inclusão de *Vaginulus siamensis* em *Valiguna*, espécie anteriormente incluída em *Semperula* por GRIMPE & HOFFMANN (*op. cit.*) mas que compartilharia com *Valiguna flava* as características anatômicas que definem *Valiguna*. *Valiguna*, segundo GOMES (*op. cit.*), possui distribuição restrita a algumas ilhas da Indonésia, Sri Lanka e Tailândia.

Veronicella

De acordo com THOMÉ (1975b) *Veronicella* é típico da região Neotropical e, apenas recentemente, *Veronicella cubensis* (Pfeiffer, 1840), uma das cinco espécies americanas reconhecidas como válidas para o gênero por THOMÉ (1988a, 1988c, 1989, 1993a, 1993b), foi registrada para o Havaí (Oahu, Kalihi) (THOMÉ *et al.*, 1997; COWIE, 1997) e Guam (Ilhas Marianas), na região australiana (GOMES, 2002), onde certamente foi introduzida.

Região Neotropical

Os gêneros da família Veronicellidae nas Américas foram revisados por THOMÉ (1975b) em um estudo que foi resultado de mais de 10 anos de pesquisa sobre o grupo, durante os quais o autor visitou diversas coleções científicas, depositadas em instituições do Brasil e da Europa, gerando a redescritção de grande parte das espécies mencionadas para a região Neotropical, a partir do exame dos tipos (THOMÉ, 1969a, 1969b, 1970a, 1970b, 1971, 1972a, 1973). Para cada espécie, sempre que possível, descreveu as características morfológicas, posição da alça intestinal anterior, local de penetração do reto no tegumento, nervos pediosos, glândula pediosa, bolsa da copulação, glândula peniana e pênis. De acordo com

THOMÉ (1975b) a classificação das espécies em cada gênero teve caráter de tentativa e esteve baseada também no exame de descrições e redescritões disponíveis na bibliografia. THOMÉ (*op. cit.*) também padronizou as diagnoses dos gêneros americanos, descrevendo para cada um deles o local de penetração do reto no tegumento, a glândula peniana e número e aspecto de seus túbulos, e a forma e disposição dos órgãos genitais e do reto junto ao poro genital feminino (THOMÉ, *op. cit.*). Como resultado THOMÉ (*op. cit.*) reconheceu 18 gêneros válidos para as Américas (com base nos quais elaborou uma chave dicotômica), sendo eles: *Angustipes* Colosi, 1922, *Belocaulus* Hoffmann, 1925, *Colosius* Thomé, 1975, *Diplosolenodes* Thomé, 1975, *Forcartulus* Thomé, 1975, *Heterovaginina*, 1953, *Latipes* Colosi, 1922, *Leidyula* Baker, 1925, *Microveronicella* Thomé, 1975, *Montivaginulus* Thomé, 1975, *Novovaginula* Thiele, 1931, *Phyllocaulis* Colosi, 1922, *Potamojanuarius* Thomé, 1975, *Sarasinula* Grimpe & Hoffmann, 1924, *Simrothula* Thomé, 1975, *Vaginulus* Férussac, 1822, *Veronicella* Blainville, 1817 e *Zilchulus* Thomé, 1975. THOMÉ (1975a, 1975b) também fez um histórico sobre a sistemática da família nas Américas, informando a distribuição geográfica dos gêneros (Fig. 3 mencionada no Capítulo 2) e comentando sobre a validade dos caracteres morfológicos até então utilizados para diagnosticar as espécies da família. Apesar de não ter discutido as sinonímias das espécies nesse trabalho o autor, posteriormente, relacionou-as para alguns táxons (THOMÉ, 1976, 1988b, 1989, 1993a, 1993b; THOMÉ *et al.*, 1994; THOMÉ *et al.*, 1997).

Angustipes

Angustipes foi proposto como um "grupo" do gênero *Vaginula*, no qual COLOSI (1922a) agrupou sete espécies pelas características da sola (mais estreita que o hiponoto direito) e do pênis (curto, cônico ou cordiforme, sem anexos): *Angustipes difficilis* (Colosi, 1921), *Angustipes erinacea* (Colosi 1921), *Angustipes absumpta* (Colosi, 1921), *Angustipes morii* (Colosi, 1921), *Angustipes attenuata* (Colosi, 1921), *Angustipes esilicaulis* (Colosi, 1921), *Angustipes laurentiana* (Colosi, 1921) e *Angustipes minuta* (Simroth, 1914). COLOSI (1922a) não designou espécie-tipo para *Angustipes*, o que só foi feito por BAKER (1925a) quando também propôs o táxon como gênero. BAKER (*op. cit.*) elegeu a espécie *Angustipes difficilis*, descrita originalmente para Tucumán (Argentina), como tipo de *Angustipes*, para a qual COLOSI (1921b), originalmente, descreveu as características externas, pênis, glândula peniana e sistema reprodutor feminino.

Depois de um longo histórico sobre o táxon, THOMÉ (1975b) reafirmou o "status" de gênero para *Angustipes*, incluindo neste as espécies *Angustipes ameghini* (Gambetta, 1923), *Angustipes difficillis*, *Angustipes morii*, *Angustipes*

paraguensis (Simroth, 1893), *Angustipes robustus* (Colosi, 1921) e *Angustipes tarsi* (Coifmann, 1934). Destas, apenas *Angustipes difficilis* e *Angustipes robustus* foram incluídas com segurança no táxon. Das espécies mencionadas por COLOSI (1922a) e por FORCART (*op. cit.*), apenas *Vaginula difficilis* e *Vaginula morii* foram mantidas por THOMÉ (1975b) no gênero *Angustipes*, sendo as demais recolocadas em outros gêneros. Posteriormente, THOMÉ (1981) propôs, ainda para este gênero, a espécie *Angustipes missionis* para Misiones (Argentina). Segundo THOMÉ (1975b) as espécies do táxon compartilham as seguintes características: a glândula peniana apresenta túbulos uniformes, serpenteantes na base e envolvidos no seu conjunto por uma membrana, a bolsa da copulação é globulóide e sésil, e o ducto de ligação é curto, penetrando junto à base da bolsa. De acordo com THOMÉ (*op. cit.*) o gênero apresenta uma larga distribuição ao longo do trópico de Capricórnio, desde São Paulo e Rio de Janeiro no Brasil até o Paraguai e daí para cima pela Bolívia e Peru.

Belocalulus

HOFFMANN (1925) incluiu no gênero *Belocalulus* as espécies da América do Sul que apresentavam pênis assimétrico, com a extremidade em forma de seta, ou irregularmente alargada, o vaso deferente abria-se por vezes, terminalmente (além de subterminalmente) e possuíam uma pequena bolsa acessória atrás do ducto da bolsa da copulação e do reto, parcialmente encoberta pelo tegumento. O autor incluiu no gênero seis espécies, sem entretanto, eleger espécie-tipo: *Belocalulus langsdorfi* (Férussac, 1822), *Belocalulus boetzkesi* (Miller, 1879), *Belocalulus pterocaulis* (Simroth, 1913), *Belocalulus festae* (Colosi, 1921), *Belocalulus pulcher* (Colosi, 1921) e *Belocalulus sloanei* (Cuvier, 1817). Logo em seguida, *Belocalulus*, foi sinonimizado com *Angustipes* por BAKER (1925a), o que foi aceito por HOFFMANN (1927) e também por FORCART (1953). BAKER (*op. cit.*) elegeu a espécie *Vaginula angustipes* Heynemann, 1885, descrita originalmente com base em material de Taquara (RS, Brasil), como tipo de *Belocalulus*, espécie que anteriormente HOFFMANN (1925) havia considerado um sinônimo de *Belocalulus langsdorfi*. *Vagiulus angustipes* foi descrita originalmente por HEYNEMANN (1885) apenas pelas características externas, tendo sido redescrita posteriormente por THOMÉ (1969b), a partir do exame de paralectótipos.

As sinonimizações feitas por BAKER (*op. cit.*) e por FORCART (*op. cit.*) não foram aceitas por THOMÉ (1975b) que revalidou *Belocalulus*, caracterizando-o basicamente pela presença de uma pequena bolsa acessória, entre o reto e o poro genital feminino. Também destacou para o gênero o fato do reto penetrar próximo ao poro genital feminino, a glândula peniana ter túbulos uniformes, serpenteantes

na base (onde estão envolvidos, no seu conjunto por uma membrana), a bolsa da copulação ser reniforme ou ovóide (com curto ducto) e o ducto de ligação ser curto e penetrar na base da bolsa, em geral, axilarmente. O autor incluiu no gênero as espécies *Belocaulus angustipes* e *Belocaulus aberrans*, sendo que as demais, incluídas por HOFFMANN (1925) no gênero, distribuídas em outros gêneros. Estas duas espécies, entretanto, foram sinonimizadas por LOPES-PITONI & THOMÉ (1981), sendo *Belocaulus angustipes* considerada a única espécie válida do gênero. Segundo THOMÉ (1975b) a distribuição do gênero está restrita ao Rio Grande do Sul, no Brasil, apesar de haver também registro de ocorrência para o Paraguai e norte da Argentina.

Colosius

O gênero *Colosius* foi proposto por THOMÉ (1975b) para agrupar aquelas espécies com glândula peniana com túbulos diferenciados em dois lotes pouco numerosos (um lote com túbulos curtos, não ramificados e outro com túbulos longos, ramificados), bolsa da copulação globulóide ou ovóide, com ducto curto, em geral grosso, e ducto de ligação curto, penetrando na bolsa da copulação junto ao ducto ou no ducto junto a bolsa, axilarmente. THOMÉ (*op. cit.*) incluiu em *Colosius* as espécies *Colosius buergeri* (Simroth, 1914), *Colosius festae*, *Colosius lugubris* (Colosi, 1921), *Colosius propinquus* (Colosi, 1921) e *Colosius pulchrus* (Colosi, 1921), escolhendo *Colosius lugubris* como tipo do gênero. Destas, apenas *Colosius buergeri*, *Colosius lugubris* e *Colosius pulchrus* foram incluídas com segurança no gênero por THOMÉ (*op. cit.*). *Colosius lugubris* foi descrita por COLOSI (1921b), com base em material proveniente de Quito (Equador), a partir das características do sistema reprodutor (masculino, feminino e hermafrodita), de detalhes do sistema digestório e das características externas. A espécie, posteriormente, foi redescrita por THOMÉ (1970b) a partir do exame do lectótipo e paralectótipos. Segundo THOMÉ (*op. cit.*) o gênero é encontrado no Peru, Equador, Colômbia, República Dominicana e Haiti.

Diplosolenodes

THOMÉ (1975b) caracterizou *Diplosolenodes* basicamente pela presença de dois tecidos distintos longitudinalmente no ducto da bolsa da copulação. THOMÉ (*op. cit.*) também destacou para seu novo táxon o fato do reto penetrar no tegumento junto ao poro genital feminino, a glândula peniana apresentar túbulos diferenciados em dois grupos (um grupo com túbulos longos e outro com dois ou mais túbulos bem curtos), a bolsa da copulação ser saculiforme, com as duas extremidades afiladas ou globulóide e o ducto de ligação penetrar na bolsa da

copulação distante do ducto. O autor incluiu as seguintes espécies no gênero: *Diplosolenodes attenuatus* (Colosi, 1921), *Diplosolenodes bielenbergi* (Semper, 1885), *Diplosolenodes guianensis* (Coiffmann, 1935), *Diplosolenodes immaculatus* (Semper, 1885), *Diplosolenodes occidentalis* (Guilding, 1825) e *Diplosolenodes olivaceus* (Stearns, 1871), elegendo *Diplosolenodes bielenbergi*, cuja localidade-tipo é Puerto Cabello (Venezuela), como espécie-tipo. Apenas *Diplosolenodes attenuatus* foi incluída no gênero com certa dúvida. SEMPER (1885) ao propor *Diplosolenodes bielenbergi* descreveu para a espécie os aspectos gerais do pênis, glândula peniana, nervos pediosos, local de penetração do reto no tegumento, posição do pericárdio e características externas. *Diplosolenodes bielenbergi* foi, mais tarde, redescrita por THOMÉ (1972a), a partir do exame do lectótipo da espécie. Segundo THOMÉ (1975b) o gênero é encontrado no Equador, Venezuela, Guiana Inglesa, Ilha São Vincent, Porto Rico, Nicarágua e EUA.

Forcartulus

Segundo THOMÉ (1975b), *Forcartulus* é um gênero monotípico proposto a partir das características de *Vaginulus coerulescens* Semper, 1885 e com a seguinte diagnose: reto penetra no tegumento bem junto ao poro genital feminino, a glândula peniana possui túbulos uniformes, algo serpenteantes na base (onde se acham envolvidos no conjunto por uma membrana), a bolsa da copulação é globulóide e está assentada sobre a dobra do longo ducto, que se prolonga além da bolsa da copulação, terminando em fundo cego e o ducto de ligação é curto, sinuoso e penetra no fundo cego do ducto. SEMPER (1885) descreveu para *Vs. coerulescens* as peculiaridades do pênis, glândula peniana, nervos pediosos, locais de penetração do reto, posição do pericárdio e características externas, a partir de material procedente de Caracas (Venezuela). A espécie mais tarde foi redescrita por THOMÉ (1972a), a partir do exame do holótipo. De acordo com THOMÉ (1975b) o gênero possui ocorrência registrada para a Venezuela e Colômbia.

Heterovaginina

Heterovaginina foi proposto por KRAUS (1953a) como subgênero de *Vaginina* Simroth, 1897, a partir da descrição de *Vaginina (Heterovaginina) peruviana* Kraus, 1953, para Lomas de Atocongo, junto a Lima (Peru) e foi caracterizado especialmente pela ausência de glândula peniana. KRAUS (*op. cit.*) também mencionou como característica do subgênero o pênis com forma ovóide ou claviforme, a bolsa da copulação com ducto curto ou sésil e a alça anterior do intestino localizada atrás do lóbulo anterior da glândula digestiva. KRAUS (*op. cit.*) incluiu neste mesmo subgênero *Vaginina odhneri* Hoffmann, 1927, espécie de

procedência desconhecida, mas que KRAUS (*op. cit.*) julgou ser procedente da região neotropical, e não africana, como considerado por FORCART (1953). Posteriormente, KRAUS (1953b) elevou *Heterovaginina* a gênero e, logo a seguir, colocou sua espécie *Heterovaginina peruviana* na sinonímia de *Vaginulus limayanus* Lesson, 1830, passando essa última ao seu gênero *Heterovaginina*. KRAUS (1953a) descreveu para *Vaginina (Heterovaginina) peruviana*, de forma geral, o sistema reprodutor masculino e feminino e detalhes do sistema digestório. A espécie foi, mais tarde, redescrita por THOMÉ (1969b) com base no exame do holótipo.

THOMÉ (1975b), ao revisar os gêneros americanos, recharacterizou *Heterovaginina*, mantendo-a com ocorrência restrita ao Peru. THOMÉ (*op. cit.*) não mencionou *Vaginina odhneri* e considerou *Heterovaginina* um gênero monotípico representado por *Heterovaginina peruviana*. Durante o exame de espécimes e bibliografia para a elaboração da lista de espécies da família Veronicellidae, ocorrentes no Peru, THOMÉ *et al.* (2001) encontraram entre o material das coleções examinadas, vários espécimes que foram determinados como *Heterovaginina limayana*. Com base nesse material THOMÉ *et al.* (2002) reafirmaram a validade do gênero, incluindo neste a espécie *Heterovaginina limayana* com o sinônimo *Vaginina odhneri*, e elegeram um neótipo para a espécie. THOMÉ *et al.* (2002) forneceram a seguinte diagnose para *Heterovaginina*: o reto penetra no tegumento próximo ao poro genital feminino, a bolsa da copulação é esferóide ou alongada (com paredes delgadas) e estende-se na sua porção proximal, recurvando-se sobre seu ducto onde recebe na ponta o ducto de ligação que, por sua vez, é curto, reto ou algo sinuoso; a glândula peniana está ausente. Segundo THOMÉ *et al.* (*op. cit.*) o gênero possui ocorrência restrita ao Peru (América do Sul).

Latipes

Latipes foi proposto por COLOSI (1922a) como um "grupo" do gênero *Vaginula*, caracterizado por ter a sola do pé tão larga quanto o hiponoto, ou mesmo mais, com as margens laterais curvilíneas, gradualmente estreitadas nas extremidades. COLOSI (*op. cit.*) subdividiu o "grupo" em dois subgrupos: *Phyllocaulis* Colosi, 1922 (com uma espécie) e *Monocaulis* Colosi, 1922 (com sete espécies) diferenciados pela presença de espata no primeiro e ausência no segundo. Pouco depois, BAKER (1925a) considerou *Phyllocaulis* um gênero válido e elegeu para *Latipes* e para *Monocaulis*, *Vaginula pterocaulis* Simroth, 1914 como espécie-tipo, considerando estes dois últimos sinônimos de *Angustipes*. SIMROTH (1914) descreveu para *Vaginula pterocaulis*, cuja localidade-tipo é Mérida (Venezuela), as características do pênis, glândula peniana, nervos pediosos, glândula pediosa, bolsa da copulação e características externas. Mais tarde, THOMÉ

(1972a) após examinar o lectótipo e paralectótipos de *Vaginula pterocaulis*, redescreveu as mesmas estruturas já mencionadas por SIMROTH (*op. cit.*), porém com mais detalhes.

A sinonimização feita por BAKER (*op. cit.*) não foi aceita por THOMÉ (1975b), que validou o gênero *Latipes* (com o sinônimo *Monocaulis*), incluindo neste 16 espécies, sendo estas: *Latipes absumptus* (Colosi, 1921), *Latipes alticolus* (Simroth, 1914), *Latipes antillarum* (Baker, 1926), *Latipes beccarii* (Coifmann, 1935), *Latipes cnidicaulis* (Baker, 1926), *Latipes cordillerae* (Simroth, 1914), *Latipes erinaceus* (Colosi, 1921), *Latipes longicaulis* (Simroth, 1914), *Latipes montana* (Simroth, 1914), *Latipes nesiotis* (Simroth, 1914), *Latipes pterocaulis* (Simroth, 1914), *Latipes pullus* (Baker, 1926), *Latipes punctatissimus* (Semper, 1885), *Latipes punctatus* (Simroth, 1914), *Latipes ribeirensis* (Thiele, 1927) e *Latipes rosilus* (Thiele, 1927). Segundo THOMÉ (1975b), destas, seis foram incluídas tentativamente no táxon, sem muita segurança (com um ponto de interrogação entre parênteses). Tais espécies, de acordo com THOMÉ (*op. cit.*), compartilham as seguintes características: o reto penetra no tegumento junto ao poro genital feminino, a glândula peniana está presente, com túbulos uniformes, em geral serpenteantes na base (onde se acham conjuntamente envolvidos por uma membrana), a bolsa da copulação é globulóide com ou sem cabeçote e com ducto mais ou menos desenvolvido e o ducto de ligação é de comprimento curto a médio, levemente sinuoso e penetra na bolsa da copulação sempre algo distante do ducto. O autor ainda destaca que o gênero *Latipes* possui uma ampla distribuição na América do Sul e Antilhas, sendo encontrado na Argentina, Paraguai, Brasil, Venezuela, Guiana (Inglesa), Colômbia, Jamaica, Porto Rico, Guadalupe e Trinidad.

Leidyula

Leidyula foi proposto por BAKER (1925b) como uma "secção" de *Veronicella* diferenciando-se deste pela presença de uma grande bolsa acessória junto a vagina. BAKER (*op. cit.*) também destacou para *Leidyula* o fato do dorso ter ou não faixas escuras longitudinais, o ducto da bolsa da copulação ter uma textura mole, muitas vezes mostrando-se retorcido em espiral e o pênis apresentar nervuras espirais ou subespirais. BAKER (*op. cit.*) incluiu em *Leidyula* as espécies *Veronicella (Leidyula) moreleti* (Fischer, 1871), *Veronicella (Leidyula) floridana* (Leidy, 1851) e *Veronicella (Leidyula) kraussii* (Férussac, 1823), sem eleger espécie-tipo para o gênero. Isto foi feito por THIELE (1931) que escolheu como tipo a espécie *Vaginula moreleti* descrita originalmente para Tabasco (México). FISCHER (1871) descreveu para *Vaginula moreleti* as peculiaridades do sistema reprodutor masculino e feminino, sistema digestório e neural. A espécie foi após, redescrita por THOMÉ

(1971) a partir do exame do plesiótipo da espécie.

Leidyula foi considerado um gênero válido por THOMÉ (1975b), para o qual forneceu a seguinte diagnose: o reto penetra no tegumento junto ao poro genital feminino, a glândula peniana está presente, com túbulos diferenciados em externos mais longos e internos mais curtos, estes em geral mais numerosos (todos serpenteantes na base e vários bifurcados na extremidade livre); a bolsa da copulação é globulóide, pequena, sem cabeçote, mas com ducto longo, algo espiralado; o ducto de ligação é curto, penetra no canal da bolsa da copulação, mais ou menos distante da mesma; e possuem bolsa acessória, localizada atrás do oviduto ou na base do ducto da bolsa da copulação. THOMÉ (*op. cit.*) incluiu as seguintes espécies no gênero: *Leidyula betheli* (Cockerell, 1913), *Leidyula floridana* (Leidy, 1851), *Leidyula kraussi* (Férussac, 1823), *Leidyula kreideli* (Fischer, 1871), *Leidyula leptothali* (Baker, 1935), *Leidyula mexicana* (Strebel & Pfeffer, 1882), *Leidyula moreleti*, *Leidyula portoricensis* (Semper, 1885), *Leidyula sloanei* e *Leidyula trichroma* (Baker, 1935). Segundo THOMÉ (*op. cit.*) o gênero é encontrado na América Central, estendendo-se ao norte até os EUA pelo Atlântico e para o sul chegando a Colômbia.

Microveronicella

THOMÉ (1975b) incluiu em *Microveronicella* uma única espécie, *Vaginula minuta* Simroth, 1914, propondo para o gênero a seguinte diagnose: o reto penetra no tegumento junto ao poro genital feminino, a glândula peniana está presente, com pequeno número de túbulos uniformes, a bolsa da copulação é globulóide, com longo ducto cilíndrico; e o ducto de ligação é curto penetrando na base do ducto, distante da bolsa da copulação. *Vaginula minuta* foi descrita para Angelópolis (Colômbia), por SIMROTH (1914) com base nas peculiaridades morfológicas, pênis, glândula peniana e sistema digestório. O tipo de *Microveronicella minuta* não foi encontrado por THOMÉ (1975b), sendo esta conhecida apenas pela descrição original. De acordo com THOMÉ (*op. cit.*) o gênero ocorre na Colômbia e Equador.

Montivaginulus

O gênero *Montivaginulus* foi proposto THOMÉ (1975b) com a seguinte diagnose: reto penetra no tegumento afastado do poro genital feminino, a glândula peniana está presente, com túbulos diferenciados em externos, pouco numerosos na base, porém muito ramificados e muito longos, e internos mais numerosos na base, pouco bifurcados e a bolsa da copulação é globulóide, alongada, com curto ducto, sinuoso, penetrando na bolsa da copulação afastado do ducto. THOMÉ (*op. cit.*) elegeu como tipo de *Montivaginulus* a espécie *Angustipes* (*Angustipes*)

coriaceus Kraus, 1954, descrita originalmente para a encosta oriental dos Andes no Peru. KRAUS (1954) descreveu para *Angustipes (Angustipes) coriaceus* as características externas, pênis, glândula peniana, região da bolsa da copulação e nervos pediosos, as mesmas estruturas posteriormente redescritas por THOMÉ (1969b), com base no exame do espécime tipo. Segundo THOMÉ (1975b) a ocorrência do gênero restringe-se ao Peru.

Novovaginula

Novovaginula foi proposto por THIELE (1931) como um subgênero de *Pseudoveronicella*, com as seguintes características diferenciais: noto com carena mediana e pênis algo comprimido, com fracas dobras laterais, no início algo alargado, depois se afinando progressivamente. THIELE (*op. cit.*) escolheu como tipo do táxon, a espécie *Veronicella carinata* Thiele, 1927, descrita originalmente para o Rio de Janeiro (Brasil) com base nas características morfológicas e sistema reprodutor masculino e, redescrita posteriormente por THOMÉ (1969b), a partir do exame do lectótipo da espécie.

Apesar de THOMÉ (1975b) considerar a descrição de THIELE (*op. cit.*) insuficiente para identificar o gênero, considerou-o válido e com a seguinte diagnose: o reto penetra no tegumento junto ao poro genital feminino, a glândula peniana está presente, com túbulos diferenciados em externos longos e internos curtos e menos numerosos, envolvidos ou unidos na base por uma membrana, a bolsa da copulação é globulóide, alongada, com curto ducto cilindróide; o ducto de ligação é curto, sinuoso e penetra na bolsa da copulação afastado do ducto. O autor incluiu no táxon as espécies *Novovaginula boettgeri* (Semper, 1885), *Novovaginula carinata*, *Novovaginula langsdorfi* e *Novovaginula demorretesi* (Coifmann, 1938), estas duas últimas com certa dúvida. Segundo THOMÉ (*op. cit.*) o gênero ocorre em São Paulo e Rio de Janeiro, no Brasil até o Paraguai. Mais recentemente, Thomé & Gomes (1999) descreveram *Novovaginula rosanae*, uma nova espécie para o Peru.

Phyllocaulis

Phyllocaulis foi proposto como "subgrupo" de *Latipes* por COLOSI (1922a), diferenciado dos demais pela presença de espata (órgão acessório ao pênis). COLOSI (*op. cit.*) incluiu no táxon apenas a espécie *Vaginulla borelliana* Colosi, 1921b que, entretanto, só foi eleita como tipo, mais tarde, por BAKER (1925a) quando *Phyllocaulis* também foi mencionado como gênero válido. Na descrição original de *Vaginulla borelliana* COLOSI (1921b) descreveu detalhadamente a morfologia, o sistema reprodutor masculino, feminino, hermafrodita, glândula

pediosa, sistema digestório e rádula, a partir do exame de material procedente de Tucumán (Argentina).

THOMÉ (1975b, 1976) reafirmou o "status" de gênero para *Phyllocaulis*, fornecendo para o mesmo a seguinte diagnose: o reto penetra no tegumento distante do poro genital feminino, a glândula peniana está presente, com túbulos diferenciados em externos mais curtos e em geral mais finos e menos numerosos; por vezes a passagem de internos para externos é gradativa, quanto ao comprimento, podendo contar-se então maior número de internos em relação aos externos; a bolsa da copulação é globulóide ou ovóide, com curto ducto, e em geral com cabeçote, que pode faltar; o ducto de ligação é curto, penetra subterminalmente no cabeçote ou diretamente na bolsa da copulação, sempre afastado do ducto. THOMÉ (1976) incluiu as seguintes espécies em *Phyllocaulis*: *Phyllocaulis boraceiensis* Thomé, 1972, *Phyllocaulis gayi* (Fischer, 1871), *Phyllocaulis soleiformis* (Orbigny, 1835), *Phyllocaulis tuberculosus* (Martens, 1868) e *Phyllocaulia variegatus* (Semper, 1885) para as quais foram propostos diversos sinônimos e apresentadas recharacterizações anatômicas e morfológicas. A espécie-tipo de *Phyllocaulis* (*Vaginula borelliana*) foi sinonimizada por THOMÉ (1976) com *Phyllocaulis soleiformis*. Segundo THOMÉ (*op. cit.*) *Phyllocaulis* apresenta distribuição geográfica restrita ao sul da América do Sul, desde o Chile, Argentina e Uruguai, estendendo-se pelo Uruguai e Paraguai, chegando até o sul da Bolívia e no Brasil até o sul de Minas Gerais. Recentemente, MANSUR & THOMÉ (2007) propuseram a revalidação de *Phyllocaulis renschi* Thomé, 1965, que havia sido considerada um sinônimo de *Phyllocaulis soleiformis* por THOMÉ (1976). MANSUR & THOMÉ (*op. cit.*) propuseram tal revalidação com base em medidas dos dentes da rádula, as quais discriminaram esta espécie das demais populações de *Phyllocaulis soleiformis* por ela examinadas.

Potamojanuarius

THOMÉ (1975b) propôs *Potamojanuarius* para agrupar as espécies *P. fuscus* (Heynemann, 1885), *Potamojanuarius lamellatus* (Semper, 1885), *Potamojanuarius laurentianus* (Colosi, 1921b), *Potamojanuarius rufescens* (Simroth, 1914) e *Potamojanuarius voigti* (Semper, 1885), escolhendo *Potamojanuarius lamellatus* como espécie-tipo. Segundo o autor, estas compartilham as seguintes características: o reto penetra no tegumento junto ao poro genital feminino, a glândula peniana está presente, com túbulos diferenciados em externos, longos, as vezes bifurcados e um menor número de internos, por vezes apenas dois, mais curtos; a bolsa da copulação é globulóide, sem cabeçote, sésil ou com curto ducto; o ducto de ligação é curto, às vezes grosso e penetra na bolsa da copulação junto a

base. *Potamojanuarius lamellatus* foi proposta por SEMPER (1885) para o Rio de Janeiro (Brasil), que descreveu as características do pênis, glândula peniana, nervos pediosos, local de penetração do reto no tegumento, posição do pericárdio, além da morfologia externa da espécie. THOMÉ (1969a) redescreveu a espécie a partir do holótipo. Segundo THOMÉ (1975b) o gênero é encontrado na Argentina, Brasil, Peru, Colômbia e Haiti.

Sarasinula

O gênero *Sarasinula*, cuja espécie-tipo (*Sarasinula plebeia*) foi descrita com base em material procedente da Nova Caledônia (região Australiana), também é amplamente encontrado na região neotropical, estendendo-se por todo o Brasil (desde o Rio Grande do Sul até o Amazonas) e daí pelo Peru, Equador e Colômbia até as Pequenas Antilhas.

THOMÉ (1975b) incluiu as seguintes espécies no táxon (apenas as descritas para as Américas): *Sarasinula arnaldoi* Thomé, 1967, *Sarasinula behni* (Semper, 1885), *Sarasinula calcifera* (Simroth, 1914), *Sarasinula discrepans* (Thiele, 1927), *Sarasinula dubia* (Semper, 1885), *Sarasinula kjellerupi* (Semper, 1885), *Sarasinula lemei* Thomé, 1967, *Sarasinula linguaeformis*, *Sarasinula marginata* (Semper, 1885), *Sarasinula moerchi* (Semper, 1885), *Sarasinula plebeia* e *Sarasinula varians* (Simroth, 1914). Também propôs a seguinte diagnose para o gênero, salientando que esta deveria valer apenas para as espécies americanas: o reto penetra no tegumento junto ao poro genital feminino, a glândula peniana possui túbulos uniformes, serpenteantes na base e envolvidos no seu conjunto por uma membrana, a bolsa da copulação é globulóide, ovóide ou reniforme, sem cabeçote, com curto ou médio ducto e o ducto de ligação é mais ou menos desenvolvido e penetra na bolsa da copulação bem junto ao ducto, axilarmente. Mais recentemente, MANSUR (1993) concluiu que destas, apenas as espécies *Sarasinula plebeia* e *Sarasinula linguaeformis* seriam válidas.

Simrothula

O gênero *Simrothula* foi proposto por THOMÉ (1975b) com a seguinte diagnose: o reto penetra no tegumento junto ao poro genital feminino, separado deste por uma bolsa acessória campanular, a glândula peniana possui túbulos uniformes, envoltos na base por uma membrana, a bolsa da copulação é globulóide ou ovóide, com ou sem destacado cabeçote e com ducto mais ou menos alongado, cilíndrico, que sai da bolsa da copulação lateralmente; o ducto de ligação é curto, penetra na região distal do cabeçote da bolsa da copulação ou afastado da base. Nesse gênero THOMÉ (*op. cit.*) incluiu as espécies *Simrothula columbiana* (Simroth,

1914), *Simrothula prismatica* (Simroth, 1914) e *Simrothula fuhrmanni* (Simroth, 1914), elegendo a primeira delas como espécie-tipo. *Simrothula columbiana* foi descrita por SIMROTH (1914) com base em material proveniente de Villavicencio (Colômbia) quando descreveu para a espécie o pênis, glândula peniana, glândula pediosa, a localização do lóbulo anterior do intestino, estruturas que posteriormente foram redescritas por THOMÉ (1970a) a partir do lectótipo da espécie. Segundo THOMÉ (1975b) o gênero é encontrado na Colômbia e Paraguai. Recentemente, GOMES *et al.* (2006) propuseram uma espécie nova de *Simrothula* (*Simrothula paraensis*) para o norte do Brasil e registraram o gênero pela primeira vez para o Brasil.

Vaginulus

Na diagnose fornecida por FÉRUSSAC (1822) para *Vaginulus* encontra-se apenas uma descrição morfológica das características compartilhadas por *Vaginulus taunasi* Férussac, 1821, *Vaginulus langsdorfi*, *Vaginulus alte*, *Vaginulus laevigatum* Cuvier, 1817 e *Vaginulus sloanii* Férussac, 1821. FÉRUSSAC (1822) não elegeu espécie-tipo para o gênero o que só foi feito, mais tarde, por WOODWARD (1854) quando escolheu *Vaginulus taunayi* [*sic*] entre as espécies do gênero. Esta foi proposta por FÉRUSSAC (1821) para o Rio de Janeiro (Brasil) e descrita detalhadamente quanto as peculiaridades morfológicas do sistema muscular, digestório, reprodutor, circulatório, neural e excretor.

Depois de fornecer um longo histórico sobre o gênero, THOMÉ (1975b) concluiu que *Vaginulus* seria um gênero válido, incluindo neste as espécies *Vaginulus americanus* (Colosi, 1921), *Vaginulus defiorei* (Coiffmann, 1938), *Vaginulus gracilis* (Thiele, 1927), *Vaginulus superbus* (Gould, 1852) e *Vaginulus taunayi*. Das espécies incluídas por FÉRUSSAC (1822) no gênero, apenas *Vaginulus taunayi* foi mantida, sendo as demais recolocadas em outros táxons. Segundo THOMÉ (1975b) tais espécies têm em comum as seguintes características: o reto penetra no tegumento afastado do poro genital feminino, a glândula peniana possui túbulos diferenciados em externos mais longos e internos menos numerosos (os externos são fortemente ramificados desde a região basal, às vezes também bifurcados), a bolsa da copulação é cilíndrica, alongada, com uma constrição mediana, onde se dobra a região distal sobre a proximal; o ducto de ligação é curto, reto, penetra na região distal da bolsa da copulação, lateralmente. THOMÉ (*op. cit.*) cita o gênero para o Brasil, desde Santa Catarina até a Bahia, havendo um registro, também para o Paraguai.

Veronicella

Veronicella foi proposto para a espécie *Veronicella laevis* Blainville, 1817 a única incluída por BLAINVILLE (1817) nesse gênero e cuja procedência é desconhecida. *Veronicella* foi o primeiro nome genérico proposto para a família Veronicellidae e possuía uma diagnose contendo apenas a descrição geral da forma do corpo, sem qualquer informação sobre a morfologia interna. THOMÉ (1975b), após examinar o espécime tipo de *Veronicella laevis* confirmou o "status" de gênero para *Veronicella*, com a seguinte diagnose: reto penetra no tegumento junto ao poro genital feminino, a glândula peniana está presente, com túbulos diferenciados em externos algo mais longos e internos, a bolsa da copulação é globulóide com longo ducto e o ducto de ligação é curto, penetrando no ducto da bolsa distante da bolsa. Posteriormente, THOMÉ (1979) ainda com base no exame do holótipo, descreveu para *Veronicella laevis* as características externas, sistema digestório, neural, glândula pediosa, sistema reprodutivo masculino e feminino. Segundo THOMÉ (1988a) *Veronicella laevis* trata-se, na realidade, de um sinônimo de *Veronicella sloanei*, espécie cujo tipo foi reexaminado pelo autor e para a qual descreveu as mesmas estruturas descritas anteriormente para *Veronicella laevis*.

THOMÉ (1993a, 1993b), THOMÉ *et al.* (1996) e THOMÉ *et al.* (1997) reconheceram seis espécies válidas para o gênero *Veronicella* ocorrentes na região Neotropical, sendo elas: *Veronicella sloanei*, *Veronicella bahamensis* Dall, 1905, *Veronicella davisii* Thomé *et al.*, 1996, *Veronicella esilicaulis* (Colosi 1821), *Veronicella tenax* Baker, 1931 e *Veronicella cubensis*. Segundo THOMÉ (1975b) *Veronicella* possui registros de ocorrência para Cuba, Jamaica, República Dominicana, Bermudas, Barbados, Equador e Chile.

Zilchulus

Zilchulus foi proposto por THOMÉ (1975b) a partir das características da espécie-tipo *Vaginula jordani* Simroth, 1893. Neste gênero THOMÉ (*op. cit.*) também incluiu as espécies *Zilchulus affinis* (Simroth, 1914) e *Zilchulus taylori* (Simroth, 1893), que juntamente com a espécie-tipo, compartilham as seguintes características: o reto penetra no tegumento junto ao poro genital feminino, a glândula peniana apresenta túbulos uniformes serpenteantes na base e em geral envolvidos por uma membrana, a bolsa da copulação é globulóide, às vezes alongada, com pequeno cabeçote, sésil e o ducto de ligação é curto e penetra na bolsa da copulação pelo cabeçote ou algo afastado da base da mesma. SIMROTH (1893) descreveu para *Zilchulus jordani* as peculiaridades do pênis e glândula peniana a partir de material procedente do Paraguai. De acordo com THOMÉ (*op. cit.*) o gênero é encontrado ao longo do trópico de Capricórnio, de São Paulo ao Paraguai, sobrepondo-se à distribuição do gênero *Novovaginula* e em grande parte a do gênero *Angustipes*.

Análise do Atual Conhecimento da Família e Objetivos da Tese

Analisando o histórico sistemático dos gêneros propostos para a família Veronicellidae observa-se a dificuldade que tem havido para estabelecê-los de forma segura. Em alguns casos, foram propostos com base em características que na realidade são compartilhadas também por outros táxons, o que levanta dúvidas sobre o real "peso" dos caracteres até então utilizados para propô-los e conseqüentemente sobre a validade de alguns desses táxons (gêneros, subgêneros, "grupos", "secção"). Para que possa ser estabelecido com mais segurança o significado sistemático dos diversos caracteres morfológicos conhecidos para os veronicelídeos (e mesmo de outros ainda não levantados), existe a necessidade de um estudo abrangente de morfologia comparada embasado pelos princípios da sistemática filogenética. HOFFMANN (1925) e FORCART (1953) foram os únicos a especularem sobre a evolução do grupo, entretanto, apenas de forma intuitiva e fazendo menção a poucas espécies. Suas hipóteses estiveram baseadas na localização do ânus na extremidade posterior (medianamente ou no hiponoto direito) e na presença ou ausência de glândula peniana. Desta forma, a hierarquização que hoje utilizamos para a classificação da família Veronicellidae é apenas uma tentativa de ordenação das espécies sem nenhuma avaliação de seus graus de parentesco.

Apesar da carência de estudos evolutivos, a morfologia externa e interna dos veronicelídeos são consideravelmente conhecidas atualmente, ainda que este conhecimento mostre-se de forma fragmentada. Para a grande maioria das espécies são conhecidas as características gerais do sistema reprodutor feminino e masculino, sistema digestório, nervos pediosos e características externas (posição do poro genital feminino, localização do ânus, relação de tamanho do hiponoto/sola, coloração). GOMES (2002), ao estudar de forma comparativa, cinco espécies ocorrentes nas regiões Australiana e Oriental, levantou 25 caracteres a partir da morfologia externa e interna, verificando que ainda há muitos outros a serem identificados, principalmente, relacionados a rádula e mandíbula (raramente descrita para as espécies ou gêneros), sistema neural, sistema excretor, circulatório e muscular.

O conhecimento já adquirido sobre os veronicelídeos, inclusive, sobre sua variabilidade morfológica e anatômica e a possibilidade de explorar novos caracteres possibilitou a proposição de estudo filogenético da família com base na análise da morfologia externa e interna de espécimes do maior número possível de espécies e gêneros da família. A partir deste objetivo principal, a Tese aqui apresentada foi desenvolvida e os resultados possibilitaram, não só atender ao

objetivo proposto, mas contribuir com outros novos conhecimentos. Os resultados estão organizados sob a forma de três artigos científicos – Capítulo 2, a ser encaminhado para *Zoological Journal of the Linnean Society of London*, após vertido para o inglês; Capítulo 3, submetido ao periódico *Molecular Phylogenetics and Evolution*; Capítulo 4, artigo publicado na revista *Zootaxa* (além do Capítulo 1, Introdutório e Capítulo 5, Considerações Finais). No Capítulo 2 teve-se como objetivo definir sinapomorfias para a família, discutir suas relações com os grupos externos examinados (espécies de Rathouisiidae e Onchidiidae), estabelecer hipóteses de parentescos entre os gêneros, bem como discutir sobre a validade dos mesmos. Com o objetivo de facilitar o diagnóstico de cada uma das espécie consideradas, são também fornecidas ilustrações do sistema reprodutório completo e do pênis em três diferentes posições. No Capítulo 3, o gênero *Phyllocaulis* Colosi, o mais diverso e abundante no sul da América do Sul, teve seu estudo complementado, a partir de análises filogenéticas feitas com base em seqüências de DNA nuclear (ITS2) e mitocondrial (16S e COX I). O objetivo foi testar a monofilia das espécies, inferir sobre as relações entre elas e investigar sobre a evolução do grupo na América do Sul. No Capítulo 4, uma nova espécie de Veronicellidae é descrita para o Norte do Brasil. O Capítulo 5, de fechamento da Tese, é apresentado sob a forma de Considerações Finais.

Referências Bibliográficas

- ARAÚJO, H.B. 1952. Controle de lesmas. *Revista Agrônômica* 16 (190/192): 363-366.
- BAKER, H.B. 1925a. Nomenclature of Veronicellidae (Vaginulidae). *The Nautilus* 39(1): 13-18.
- BAKER, H.B. 1925b. North American Veronicellidae. *Proceedings of the Academy Natural of Sciences of Philadelphia* 77: 157-184.
- BARKER, G.M. 2001. *The Biology of Terrestrial Mollusks*. (Cabi Publishing: New York).
- BLAINVILLE, H.M.D. 1817. Mémoire sur quelques Mollusques Pulmobranches. *Journal de Physique, de Chimie et d'Histoire Naturelle Élémentaires* 85 (12): 331-368.
- BRUGGEN A.C. 1981. The African element among the terrestrial molluscs of the island of Madagascar. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 84: 115-129.

- COLOSI, G. 1921a. Sul sistema dei Gasteropodi. Bollettino dei Musei di Zoologia ed Anatomia comparata dela R. Università diTorino 36(737): 1-7.
- COLOSI, G. 1921b. Diagnosi di Vaginulidi (Gasteropodi terrestri). Atti dela Società italiana de Scienza Naturali del Museo Civile di Storia Naturele 60: 156-160.
- COLOSI, G. 1922a. Contributo alla conoscenza anatomica e sistematica dei Vaginulidi Sud-Americani. Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires 31: 475-517.
- COLOSI, G. 1922b. Sopra uma specie africana di Vaginuidi: *Vaginula roccati* Ollonera. Monitore Zoologico Italiano 32(10): 125-127.
- COWIE, R.H. 1997. Catalog and bibliography of the nonindigenous nonmarine snails and slugs of the Hawaiian Islands. Bishop Museum Occasional Papers 50: 1-66.
- COWIE, R.H. 1998. Catalog of the Nonmarine snails and slugs of the Samoan Islands. Bishop Museum Bulletin in Zoology 3: 1-122.
- DEGNER, E. 1934. Westafrikanische Nacktschnecken I: Streptaxiden, Helicarioniden, Vaginuliden. Zoologische Jahrbücher 65(3/4): 209–308.
- FÉRUSSAC, D. 1821. Histoire Naturelle Générale et Particulière des Mollusques terrestres et Fluviatiles. (Chez J. B. Baillière: Paris).
- FÉRUSSAC, D. 1822. Tableaux systématiques des animaux mollusques. Deuxième partie: tableau de la famille des Limaces. In: Férussac, D & Deshayes, G. P. (1819/1851). (Chez Arthus Bertrand: Paris).
- FISCHER, P. 1871. Révision des espèces du Genere *Vaginula* Férussac. Nouvelles Archives du Muséum d' Histoire Naturelle 7: 147-175.
- FORCART, L. 1953. The Veronicellidae of Africa (Mollusca, Pulmonata). Annales du Musée du Congo Belge, Sciences Zoologiques 23: 1-110.
- FORCART, L. 1963. Slugs of South Africa. Proceedings of the Malacological Society of London 35(2 e 3): 103-110.
- FORCART, L. 1967. Studies on the Veronicellidae, Aperidae and Urocyclidae (Mollusca) of southern Africa. Annals of the Natal Museum 18(3): 505-70.
- GERMAIN, L. 1908. Mollusques nouveaux de la République de d` Equateur. Bulletin du Museum National Histoire Naturelle14: 63-64.
- GOMES, R.S. 2002. Sistemática, morfologia e distribuição da família Veronicellidae (Mollusca, Gastropoda) nas regiões biogeográficas australiana e oriental. (Dissertação de Mestrado, Pontificia Universidade Católica do Rio Grande do Sul: Porto Alegre).
- GOMES S.R., PICANÇO J.B., MENDES I.L.V., THOMÉ J.W. 2006. A new species of *Simrothula* (Gastropoda, Soleolifera) from Northern Brazil. Zootaxa 1329: 59-68.

- GOULD, A.A. 1850. A number of new species of shells from Africa, recently presented by Dr. Perkins. *Proceedings of the Boston Society of Natural History* 3: 193-98.
- GRAEFF-TEIXEIRA, C., THOMÉ, J. W., PINTO, S.C.C., CAMILLO-COURA, L. & LENZI, H.L. 1989. *Phyllocaulis variegatus* - an intermediate host of *Angiostrongylus costaricensis* in south Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 84(1): 65-8.
- GRAEFF-TEIXEIRA, C., PINTO, V.M., JÚNIOR, E.B. & AGOSTINI, A.A. 1994. Natural infection of *Phyllocaulis soleiformis* with larvae morphologically similar to L2 of *Angiostrongylus costaricensis*. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 89(1): 121.
- GRIMPE, G. & HOFFMANN, H. 1924. Diagnosen neuer Athoracophoriden (Gastropoda, Pulmonata). *Zoologische Anzeiger* (68): 171-177.
- GRIMPE, G. & HOFFMANN, H. 1925a. Versuch einer Revision der indischen, indo- und polynesischen Vaginuliden (Gastrop. Pulm.). *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 124(1): 1-50.
- GRIMPE, G. & HOFFMANN, H. 1925b. Die Nacktschnecken von Neu-Caledonien, den Loyaty-Inseln und den Neuen-Hebriden. Pp. 339-476. In: Sarasin, F; Roux, R. *Nova Caledônia, Zoologie*. (C.W. Kreidel's: Berlin).
- HEYNEMANN, D.F. 1885. Ueber Vaginula-Arten im British Museum (Natural-History) in London. *Jahrbücher der Deutschen Malakozologischen Gesellschaft* 12: 1-16.
- HOFFMANN, H. 1925. Die Vaginuliden. Ein Beitrag zur Kenntnis ihre Biologie, Anatomie, Systematik, geographischen Verbreitung und Phylogenie. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft* 61(1/2): 1-374.
- HOFFMANN, H. 1927. Über Vaginuliden aus dem Reichsmuseum Stockholm. *Arkiv för Zoologi*, 19A(25): 1-39.
- HOFFMANN, H. 1941. Über einige Vaginuliden auf Grund bisher für verschollen gehaltener Typstücke. *Zoologischer Anzeiger* 136: 229-242.
- ISSEL, A. 1874. Molluschi Borneensi. *Annali del Museo civico di Storia naturale di Genova* 6: 366-486.
- KRAUS, O. 1953a. Vaginulidae aus Peru. *Archiv für Molluskenkunde* 82: 63-65.
- KRAUS, O. 1953b. Zur Anatomie und systematischen Stellung von *Heterovaginina*. *Archiv für Molluskenkunde* 82: 153-154.
- KRAUS, O. 1954. Weitere Veronicellidae aus Peru. *Archiv für Molluskenkunde* 83: 81-83.
- LOPES-PITONI, V.L. & THOMÉ, J.W. 1981. Revisão do Gênero *Belocaulus* Hoffmann, 1925 (Mollusca, Veronicellidae). *Revista Brasileira de Biologia* 41(3): 585-593.
- MANSUR, G.G. 1993. *Sarasinula* (Veronicellidae, Gastropoda): biologia e sistemática das espécies de ocorrência Neotropical. (Dissertação de Mestrado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul: Porto Alegre).

- MANSUR, G.G. & THOMÉ, J.W., 2007. Taxonomic significance of the radula and mandible in the genus *Phyllocaulis* and revalidation of *P. renschi* (Mollusca: Gastropoda: Veronicellidae). Stud. Neotrop. Fauna & Environment (in press).
- NOBRE, A. 1894. Descrição d'uma Nova Especie de *Vaginula* de Angola. *Vaginula simrothi* n. sp. de Annales de Sciencias Naturales de Porto 1: 160-161.
- PANIGRAHI, A. & RAUT, S.K. 1992. Influence of temperature and food on the growth of the pestiferous slug *Laevicaulis alte* (Soleolifera: Veronicellidae). Walkerana 6(16): 219-235.
- PEREIRA, H.F. & GONÇALVES, L.I. 1949. Caramujos, caracóis e lesmas nocivos e meios de combate. O Biológico 15(4): 65-73.
- PILSBRY, H.A. 1919. A review of the land mollusks of the Belgian Congo chiefly based on the collections of the American Museum Congo expedition, 1909-1915. Bulletin of the American Museum of Natural History 40: 1-370.
- RAUT, S.K & MANDAL, R.N. 1984. Natural history of the garden slug *Laevicaulis alte*. Journal of Bengal Natural History Society 3(1): 104-105.
- SANTOS, E. 1959. Como combater as lesmas e caracóis nocivos. Boletim do Campo 15(120): 3-5.
- SEMPER, C. 1885. Landmollusken. Pp. 291-327. In: Reisen im Archipel der Philippinen. (C.W. Kreidel's: Wiesbaden).
- SIMROTH, H. 1889. Ueber einige *Vaginula*-Arten. (Vorläufige Mitteilung). Zoologischer Anzeiger 12(319): 551-556.
- SIMROTH, H. 1891. Ueber einige *Vaginula*-Arten. Zoologischen Jahrbüchern 5: 861-906.
- SIMROTH, H. 1893. Einen Nachtrag zu seinem Berichte über die Vaginuliden (von 10). Sitzungsberichte der Naturforschenden Gesellschaft 17/18: 84-86.
- SIMROTH, H. 1895. Eine neue *Vaginula*-Species: *Vaginula schneideri* n. sp. Sitzungsberichte der Naturforschenden Gesellschaft 19/21: 7-8.
- SIMROTH, H. 1897. Nacktschnecken aus dem Malayischen Archipel. Abhandlungen Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft 24(201): 137-144.
- SIMROTH, H. 1913. Ueber die von Herrn Prof. Voeltzkow auf Madagaskar und in Ostafrika erbeuteten Vaginuliden, nebst verwandtem Material von ganz Afrika. Pp. 127-216. In: Voeltzkow, A. Reise in Ostafrika in den Jahren 1903-1905 mit Mitteln der Hermann und Elise geb. Heckmann Wentzel-Stiftung ausgeführt. (E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung: Stuttgart).
- SIMROTH, H.A. 1914. Beitrag zur Kenntniss der Nacktschnecken Columbiens. Zugleich eine Uebersicht ueber die neotropische Nacktschnecken-Fauna ueberhaupt. Mémoires de la Société neuchâteloise des Sciences naturelles 5: 270-341.

- THIELE, J. 1931. Handbuch der Systematischen Weichtierkunde. (Gustav Fischer Verlag: Jena).
- THOMÉ, J.W. 1969a. Redescrção dos tipos de Veronicellidae (Mollusca, Gastropoda) Neotropicais. I. Espécies depositadas no "Zoologisches Museum" de Kiel, Alemanha. Iheringia (37): 101-111.
- THOMÉ, J.W. 1969b. Erneute Beschreibung neotropischer Veronicellidae-Typen (Mollusca, Gastropoda). II. Arten aus der Sammlung des Senckenberg-Museums in Frankfurt a. M. Frankfurt. Archiv für Molluskenkunde 99(5/6): 331-363.
- THOMÉ, J.W. 1970a. Redescrção dos tipos de Veronicellidae (Mollusca, gastropoda) Neotropicais: III. Espécies depositadas no "II. Zoologisches Institut und Museum der Universität" de Göttingen, Alemanha. Iheringia (38): 73-88.
- THOMÉ, J.W. 1970b. Redescrção dos tipos de Veronicellidae (Mollusca, gastropoda) Neotropicais: V. Espécies depositadas no "Museo ed Intituto di Zoologia Sistemica della Università, de Turin, Itália. Iheringia (39): 19-31.
- THOMÉ, J.W. 1971. Redescrção dos tipos de Veronicellidae (Mollusca, Gastropoda) Neotropicais: VII. Espécies depositadas no " Muséum National d' Histoire Naturelle", Paris, França. Iheringia (40): 27-52.
- THOMÉ, J.W. 1972a. Redescrção dos tipos de Veronicellidae (Mollusca, Gastropoda) Neotropicais. VII. Espécies depositadas no "Institut für Spezielle Zoologie und Zoologisches Museum" de Berlim, Alemanha Oriental. Arquivos de Zoologia 21(5): 235-281.
- THOMÉ, J.W. 1972b. Uma nova espécie de *Phyllocaulis* do Brasil (Veronicellidae, Gastropoda). Iheringia (41): 59-68.
- THOMÉ, J.W. 1973. Erneute Beschreibung neotropischer Veronicellidae-Typen (Mollusca, Gastropoda). Steenstrupia 4(4): 31-50.
- THOMÉ, J.W. 1975a. Estado atual da sistemática dos Veronicellidae Americanos. Arquivos do Museu Nacional 55: 155-165.
- THOMÉ, J.W. 1975b. Os gêneros da família Veronicellidae nas Américas (Mollusca; Gastropoda). Iheringia (48): 3-56.
- THOMÉ, J.W. 1976. Revisão do gênero *Phyllocaulis* (Colosi, 1822) (Mollusca, Veronicellidae). Iheringia 49: 67-90.
- THOMÉ, J.W. 1979. A redescription of types of six species of Neotropical Veronicellidae (Mollusca; Gastropoda) in the British Museum (Natural History). Bulletin of the British Museum (Natural History) 35(2): 127-200.
- THOMÉ, J.W. 1981. Contribuição ao estudo dos Veronicellidae (Gastropoda, Mollusca): nova espécie do gênero *Angustipes* Colosi, 1922. Iheringia (60): 75-79.

- THOMÉ, J.W. 1988a. Recaracterização de *Veronicella sloanei* (Cuvier, 1817) (Mollusca, Gastropoda, Veronicellidae). *Iheringia* (67): 13-35.
- THOMÉ J.W. 1988b. Veronicellidae (Mollusca; Gastropoda) Neotropicais. IV. Redescrição dos tipos de *Vaginula andreana*, *Vaginula reinhardti* e *Vaginula trilineata*, no Zoologisk Museum de Copenhagen, Dinamarca. *Revista Brasileira de Zoologia* 5(1): 61-74.
- THOMÉ, J.W. 1988c. Lista das Veronicellidae (Mollusca; Gastropoda) da Jamaica. *Revista Brasileira de Biologia* 48(4): 807-810.
- THOMÉ, J.W. 1989. Annotated and illustrated preliminary list of the Veronicellidae (Mollusca: Gastropoda) of the Antilles, and Central and North America. *Journal of Medical and Applied Malacology* 1: 11-28.
- THOMÉ, J.W. 1992. Veronicellidae (Mollusca; Gastropoda) pantropicais: II. Redescrição de cinco espécies com base em tipos e recaracterização de três espécies de *Semperula* Grimpe & Hoffmann, 1924. *Iheringia* (73): 91-112.
- THOMÉ, J.W. 1993a. Erneute Beschreibung von *Veronicella cubensis* (Pfeiffer 1840) (Gastropoda: Veronicellidae). *Archiv für Molluskenkunde* 122: 113-121.
- THOMÉ, J.W. 1993b. Estado atual da sistemática dos Veronicellidae (Mollusca; Gastropoda) americanos, com comentários sobre sua importância econômica, ambiental e na saúde. *Biociências* 1(1): 61-75.
- THOMÉ, J.W., BRITES, A.B. & BONETTI-OLIVEIRA, V.C.B. de. 1994. Nova espécie de *Semperula* Grimpe & Hoffmann para a Tailândia (Gastropoda, Veronicellidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 11(4): 597-604.
- THOMÉ J.W., GOMES S.R. 1999. Uma nova espécie do gênero *Novovaginula* Thiele, 1931 para o Peru (Mollusca, Gastropoda, Veronicellidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS* 12: 163-178.
- THOMÉ, J.W., GOMES, S.R. & SILVA R.S. 2001. Illustrierte und kommentierte Liste der Veronicellidae von Peru (Mollusca: Gastropoda). *Archiv für Molluskenkunde* 129(1/2): 69-75.
- THOMÉ, J.W., GOMES, S.R. & SILVA R.S. 2002. Redescription of the genus and species *Heterovaginina limayana* (Lesson, 1830) (Gastropoda: Soleolifera: Veronicellidae). *Nautilus* 116(3): 79-88.
- THOMÉ, J.W., GOMES, S.R., PICANÇO, J.B. 2006. *Os caracóis e as lesmas dos nossos bosques e jardins*. (Useb: Porto Alegre).
- THOMÉ, J.W., SANTOS, P.H. & PEDOTT, L. 1996. Nova espécie de *Veronicella* Blainville, 1817 (Mollusca; Gastropoda; Soleolifera) da América Central. *Biociências* 3(2): 265-274.
- THOMÉ, J.W., SANTOS, P.H. & PEDOTT, D.L. 1997. Annotated list of Veronicellidae from the collections of Academy of Natural Sciences of Philadelphia and National

Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C., U.S.A.
(Mollusca: Gastropoda: Soleolifera). Proceedings of the Biological Society of
Washington 110(4): 520-536.

WOODWARD, S.P. 1854. A manual of the Mollusca; or, rudimentary treatise of
recent and fossil shells. (John Weale: London)

CAPÍTULO 2

A ORIGEM GONDUÂNICA DE VERONICELLIDAE (GASTROPODA,
SOLEOLIFERA): EVIDÊNCIAS A PARTIR DE UMA ANÁLISE
CLADÍSTICA BASEADA EM CARACTERES MORFOLÓGICOS.

Artigo a ser encaminhado (em inglês) para o *Zoological Journal of the Linnean Society* (índice de impacto 1.98, segundo JCR 2005), cujas normas para publicação encontram-se no Anexo.

A origem Gonduânica de Veronicellidae (Gastropoda, Soleolifera): evidências a partir de uma análise cladística baseada em caracteres morfológicos¹.

Suzete Rodrigues Gomes^{2,3}, José Willibaldo Thomé³ & Inga L. Veitenheimer-Mendes²

¹*Contribuição nº 517 do Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS).*

²*Departamento de Zoologia, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Av. Bento Gonçalves, 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil (suzetebio@yahoo.com.br, inga.mendes@ufrgs.br)*

³*Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Av. Ipiranga, 6681, CEP 90.619-900, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil (thomejw@pucrs.br)*

Resumo

Foi realizada uma análise cladística com base em 52 caracteres morfológicos obtidos a partir de 41 espécies de Veronicellidae Gray, 1840 classificadas em 20 gêneros. Os objetivos foram definir sinapomorfias para a família, discutir sua relação com os grupos externos examinados (espécies de Rathouisiidae Heude, 1885 e Onchidiidae Gray, 1824), estabelecer hipóteses de parentescos entre os gêneros, bem como discutir sobre a validade dos mesmos. Com o intuito de facilitar o diagnóstico de cada espécie considerada no presente estudo são fornecidas também ilustrações do sistema reprodutivo completo e pênis em três posições. A matriz foi construída no Winclada 1.00.08 e a análise cladística efetuada no TNT 1.0. Foi encontrada uma única árvore mais parcimoniosa, com 68 passos, IC 85% e IR 96%. Esta sustentou fortemente a monofilia de Veronicellidae e de Rathouisioidae Sarasin, 1889. Formaram-se dois clados maiores. Um reuniu os gêneros africanos e da Ásia tropical. O outro agrupou os gêneros neotropicais. A região Australiana mostrou-se caracterizada principalmente por espécies introduzidas. Nem todas as relações dentro destes clados ficaram resolvidas, embora muitas tenham sido estabelecidas. São definidas sinapomorfias para a família e para alguns gêneros e apontados os que necessitam de revisão. A

filogenia proposta e os padrões de distribuição observados permitem inferir que os veronicelídeos atuais compartilham um ancestral gonduânico.

Palavras adicionais: filogenia, morfologia, anatomia, Gonduana, lesmas terrestres

Introdução

Veronicellidae Gray 1840 (algumas vezes erroneamente chamada de Vaginulidae Fischer, 1883) tem sido classicamente reconhecida como uma família de pulmonados terrestres totalmente destituídos de concha, sem uma cavidade pulmonar desenvolvida como aquela encontrada nos demais grupos da subclasse Pulmonata Cuvier, 1787 (Basommatophora Keferstein, 1864 e Stylommatophora Schmidt, 1865) (Thomé, 1975; Barker, 2001). Algumas espécies de Veronicellidae tornaram-se pragas na agricultura e outras hospedeiras intermediárias de nematóides (Pereira & Gonçalves, 1949; Araújo, 1952; Santos, 1959; Raut & Mandal, 1984; Graeff-Teixeira *et al.*, 1989; Panigrahi & Raut, 1992; Thomé, 1993; Graeff-Teixeira *et al.*, 1994).

As classificações dentro da família Veronicellidae têm sido propostas quase que exclusivamente baseadas nas características do sistema reprodutório, sem ter havido qualquer tentativa de avaliação de seus graus de parentesco até o momento (Grimpe & Hoffmann, 1925ab; Hoffmann, 1925; Forcart, 1953, 1963, 1967; Thomé, 1975; Gomes & Thomé, 2004). O colorido do notó pode auxiliar no reconhecimento de algumas espécies, contudo, para uma segura determinação é necessária a análise da anatomia interna. O pênis tem sido a estrutura mais utilizada para distinguir as espécies da família Veronicellidae, tradicionalmente utilizado para este fim (Semper, 1885; Simroth, 1889, 1891; Colosi, 1922; Hoffmann, 1925; Forcart, 1953; Thomé, 1975; Gomes & Thomé, 2004).

Simroth (1897) e Hoffmann (1925) foram os únicos a proporem subdivisões para a família Veronicellidae, classificando os gêneros em subfamílias. Simroth (1897) propôs as subfamílias "Anadenia" (incluindo um único gênero, *Vaginina* Simroth, 1897), caracterizada por incluir espécies sem uma glândula peniana, e "Euadenia", abrangendo todos os demais gêneros, com glândula peniana. Hoffmann (1925) propôs Meisenheimeriinae, Sarasinulinae, Semperulinae e Vaginulinae, levando em consideração, basicamente, o local de abertura do ducto deferente, no caso das três primeiras, e presença de espata (órgão acessório ao pênis) em Vaginulinae. Tais subdivisões, entretanto, não foram utilizadas (Forcart, 1953; Thomé, 1975; Gomes & Thomé, 2004; Thomé *et al.*, 2006). Atualmente, estão reconhecidos 23 gêneros para Veronicellidae, distribuídos nas regiões

biogeográficas Africana (incluindo Madagascar) (Fig. 1), Australiana (Austrália e Oceania), Oriental (Ásia tropical) (Fig. 2) e Neotropical (Américas Central e do Sul) (Fig. 3.) (Grimpe & Hoffmann, 1925ab; Hoffmann, 1925; Forcart, 1953, 1963, 1967; Thomé, 1975; Bruggen, 1981, 1986; Gomes & Thomé, 2004). Subgêneros foram propostos apenas para os gêneros africanos *Pseudoveronicella* Germain, 1908 (*Pseudoveronicella* Germain, 1908, *Congoveronicella* Forcart, 1953, *Hoffmannia* Forcart, 1953 e *Vaginina* Simroth, 1913) e *Filicaulis* Simroth, 1913 (*Filicaulis* Simroth, 1913 e *Flagelicaulis* Simroth, 1913) por Forcart (1953).

Veronicellidae tem sido considerada grupo-irmão de Rathouisiidae (lesmas terrestres, de distribuição restrita à China, Tailândia, Birmânia, algumas ilhas da Indonésia e Austrália, ao norte de Queensland) (Simroth, 1909; Hoffmann, 1926; Solem, 1978; Barker, 2001) e ambas têm sido colocadas na superfamília Rathouisiioidea Sarasin 1889 (Tillier, 1984a; Barker, 2001). Ambas as famílias têm sido consideradas próximas de Onchidiidae (lesmas marinhas, amplamente distribuídas nos oceanos Atlântico, Pacífico e Índico) (Hyman, 1967; Solem, 1978; Tillier, 1984a; Barker, 2001). Contudo, a monofilia e as posições destas três famílias dentro da classe Gastropoda Cuvier, 1797 não estão resolvidas, especialmente em função de Onchidiidae que, em alguns estudos, mostra-se mais próxima dos Opisthobranchia Milne-Edwards, 1848 (Emberton & Tillier, 1995; Ponder & Lindberg, 1997; Winnepenninckx *et al.*, 1998; Yoon & Kim, 2000; Dayrat *et al.*, 2001; Grande *et al.*, 2004). Tillier (1984a) comenta, baseado em diversos autores, que tais famílias podem também ser consideradas como uma subclasse paralela aos opistobrânquios e pulmonados ou estarem dentro da subclasse Pulmonata. Trabalhos recentes feitos por Bruggen (1986), Tillier (1984a) e Barker (2001), propõem que as três famílias devem ser posicionadas na base dos demais pulmonados (Basommatophora e Stylommatophora), juntamente com alguns caracóis (como os elobiídeos, por exemplo). Muitos nomes têm sido propostos para agrupar Veronicellidae, Rathouisiidae e Onchidiidae (Ditremata Fischer, 1883; Soleolifera Simroth, 1890; Teletremata Pilsbry, 1898; Digonopora Suter, 1913; Systellommatophora Pilsbry, 1948; Gymnomorpha Salvini-Plawen, 1970) o que, segundo Tillier (1984a), reflete a perplexidade dos sistematas frente às peculiaridades e afinidades entre os representantes destes três grupos.

Embora a monofilia de Veronicellidae nunca tenha sido questionada, as sinapomorfias que sustentam esta hipótese nunca foram claramente definidas. O estudo aqui realizado buscou definir as sinapomorfias da família, discutir suas relações com os grupos externos examinados (espécies de Rathouisiidae, Onchidiidae), estabelecer hipóteses de parentescos entre os gêneros, bem como discutir sobre a validade dos mesmos. Com o objetivo de facilitar o diagnóstico de

cada uma das espécies consideradas no presente estudo são fornecidas ilustrações do sistema reprodutivo completo e do pênis em três diferentes posições.

Material e Métodos

Foram examinados espécimes de 41 táxons terminais pertencentes a 20 gêneros (Tabela 1) dos 23 considerados válidos (Grimpe & Hoffmann, 1925ab; Hoffmann, 1925; Forcart, 1953, 1963, 1967; Thomé, 1975; Gomes & Thomé, 2004). Os subgêneros mencionados por Forcart (1953) não foram avaliados, por não terem sido obtidas espécies de todos eles. Não foram incluídos no estudo espécies do gênero *Zilchulus* Thomé, 1975 e dos gêneros monotípicos *Microveronicella* Thomé, 1975 e *Forcartulus* Thomé, 1975, por não ter sido obtidos espécimes para o estudo. Examinou-se um mínimo de 10 exemplares de cada espécie, a exceção de *Belocaulus angustipes* (Heynemann, 1885) (cinco espécimes), *Latipes pterocaulis* (Simroth, 1914) (dois espécimes), *Latipes longicaulis* (Simroth, 1914) (três espécimes), *Leidyula portoricensis* (Semper, 1885) (três espécimes), *Montivaginulus* sp. (três espécimes), *Pseudoveronicella conradti* (Simroth, 1913) (um espécime), *Pseudoveronicella liberiana* (Gould, 1850) (cinco espécimes), *Semperula maculata* (Templeton, 1858) (seis espécimes), *Simrothula fuhrmanni* (Simroth, 1914) (quatro espécimes) e *Valiguna flava* (Heynemann, 1885) (seis espécimes). A polaridade dos caracteres foi estimada com base em grupos externos taxonômicos ou grupos externos funcionais, no caso dos caracteres 19, 29, 30 e 31, conforme especificado por Watrous & Wheeler (1981) e Maddison *et al.* (1984). Como grupos externos taxonômicos foram utilizados espécimes de Rathousiidae obtidos das coleções do Australian Museum (AM), Field Museum of Natural History (FMNH) e Naturhistorisches Museum Basel (NMB) – *Atopos australis* (Heyneman, 1876) (dois espécimens), *Atopos cristagalli* Sarasin & Sarasin, 1899 (dois espécimens), *Atopos scutulatus* Sarasin & Sarasin, 1899 (três espécimens) – e espécimes de Onchidiidae obtidos junto às coleções do AM e FMNH – *Onchidina australis* Semper, 1882 (quatro espécimes), *Onchidium* sp. (11 espécimens) e *Paraoncidium chameleon* Brazier, (1886) (cinco espécimes). Os caracteres de *Ellobium pellucens* Marcus & Marcus, 1965 (Ellobiidae H. & Adams, 1854), utilizado para enraizar o cladograma, foram obtidos a partir da bibliografia (Marcus & Marcus, 1965; Martins, 1996ab; Barker, 2001).

Os espécimes analisados (Tabela I) foram obtidos de coleções das seguintes instituições: AM- Australian Museum (Sydney, Austrália); ANSP- Academy of Natural Sciences (Phyladelphia, E.U.A); BMNH- Natural History Museum (London,

Inglaterra); BOR/MOL- Museum Borneensis of Universiti Malaysia Sabah (Sabah, Malásia); FMNH- Field Museum of Natural History (Chicago, E.U.A); MCN- Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotância do Rio Grande do Sul (Porto Alegre, Brasil); IML- Museu de Tucumán (Tucumán, Argentina); MCP- Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (Porto Alegre, Brasil); MPEG- Museu Paraense Emílio Goeldi (Belém, Pará, Brasil); MUSM- Museo de Historia Natural; Universidad Nacional Mayor de San Marcos (Lima, Peru); NMB- Naturhistorisches Museum Basel (Basel, Suíça); RMCA- Royal Museum for Central Africa (Tervuren, Bélgica); SMNH- Naturhistoriska Riksmuseet (Stockholm, Suécia); ZMB- Zoologisches Museum der Humboldt Universität (Berlin, Alemanha); ZMC- Zoologisk Museum (Copenhage, Dinamarca); ZMIZ- Museum of the Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences (Beijing, China). Dados de distribuição geográfica das espécies mencionados no texto e considerados para a elaboração dos mapas (Figs. 1-3) foram obtidos a partir do material analisado e da bibliografia (Grimpe & Hoffmann, 1925ab; Hoffmann, 1925; Forcart, 1953, 1963, 1967; Thomé, 1975; Gomes & Thomé, 2004).

Os espécimens foram dissecados sob estereomicroscópio e os sistemas e estruturas anatômicas foram dissociados. Desenhos foram obtidos através de câmera lúcida acoplada ao esteromicroscópio. Foram analisadas comparativamente a morfologia e anatomia dos sistemas reprodutório, neural, excretório, circulatório e digestório e selecionados 52 caracteres – 12 referentes à morfologia externa e 40 relacionados à morfologia interna. Os estados dos caracteres identificados nos ratouisiídeos e onquidiídeos, mencionados na literatura como característicos de toda a família, foram tratados como tal na discussão dos caracteres, onde as respectivas referências são também mencionadas.

A matriz de dados foi construída no programa Winclada 1.00.08 (Nixon, 1999) (Tabela II). Nesta os estados dos caracteres são indicados para cada espécie considerada no estudo: plesiomórfico (0), apomórfico (1, 2, 3) e caráter ausente, não comparável ou desconhecido (?). A análise cladística foi efetuada no programa TNT 1.0 (Goloboff *et al.*, 2000). Os caracteres foram considerados desordenados e não aditivos, e não foram atribuídos pesos. Caracteres multiestados foram tratados como não-aditivos. Os cladogramas foram calculados por meio de análises heurísticas, com seqüências de adições ao acaso, retenção de 10 árvores a cada etapa de adição e 1000 replicações. O índice de consistência (IC) e o índice de retenção (IR) foram calculados para cada caráter utilizado e para a árvore mais parcimoniosa encontrada. Autapomorfias de espécies não foram incluídas na análise dos caracteres.

Discussão dos Caracteres (Figs. 4-7)

Morfologia externa

1. Tentáculos superiores: (0) invagináveis, (1) não invagináveis (IC= 100; IR= 100).

Os veronicelídeos possuem dois pares de tentáculos: os superiores (cefálicos) que carregam os olhos na extremidade e os inferiores que tem funções tátil-olfativas. Nos veronicelídeos, os tentáculos superiores não invaginam, o que significa que os olhos não podem se retrair completamente dentro da cavidade do corpo. Este caráter tem sido bastante mencionado para Veronicellidae (Burch, 1962; Thomé & Lopes-Pitoni, 1973; Thomé, 1975; Caballero *et al.*, 1991; Barker, 2001; Dayrat & Tillier, 2002; Tillier, 1984a; Thomé *et al.*, 2006). O mesmo acontece com os ratouisiídeos (Laidlaw, 1940). Já nos onquidiídeos, onde há apenas o par de tentáculos superiores, estes são invagináveis (Barker, 2001). De acordo com Laidlaw (1940) e Barker (2001), os elobiídeos também possuem um único par de tentáculos (os superiores) os quais podem ser parcial ou totalmente invagináveis.

2. Tentáculos inferiores: (0) com extremidade arredondada, (1) com extremidade bifida (IC= 100; IR= 100).

Nos veronicelídeos os tentáculos inferiores são bifidos. Segundo Hoffmann (1925) esta é uma das características comuns a todas as espécies de Veronicellidae. Barker (2001), contudo, menciona que tanto Rathouisiidae como Veronicellidae possuem um segundo par de tentáculos inferiores completamente desenvolvidos e caracterizados por ápices bifidos. O mesmo também foi observado por nós, sendo tal característica mais evidente ainda nos ratouisiídeos examinados. Nos onquidiídeos a extremidade do tentáculo é arredondada (Barker, 2001; Tillier, 1984ab). Segundo Barker (2001), em relação à localização e inervação, os tentáculos inferiores dos Rathouisiidae e Veronicellidae lembram os botões sensoriais localizados na face dos palpos labiais em onquidiídeos e elobiídeos.

3. Hiponotos: (0) ausentes, (1) presentes (IC= 100; IR= 100).

Os hiponotos são extensões de tegumento que ladeiam cada um dos lados da sola, ventralmente no corpo (Thomé, 1975; Barker, 2001; Thomé *et al.*, 2006). Hiponotos são encontrados nos veronicelídeos, ratouisiídeos e onquidiídeos (Thomé, 1975; Solem, 1978; Barker, 2001). Nos elobiídeos a sola ocupa toda a extensão ventral (Marcus & Marcus, 1965; Martins, 1996ab; Barker, 2001).

4. Pigmentação enegrecida no hiponoto formando manchas: (0) ausentes, (1) presentes (IC= 100; IR= 100).

As espécies do gênero *Diplosolenodes* Thomé, 1975 possuem pigmentação enegrecida no hiponoto, formando manchas claramente distinguíveis. Estes estão irregularmente distribuídos próximo ao perinoto, especialmente da região mediana do corpo até a extremidade posterior do corpo. Nos demais gêneros, os hiponotos possuem uma coloração homogênea. Na maior parte das espécies, o hiponoto é bege claro, embora algumas vezes tenha coloração semelhante a do noto. Neste último caso, em geral, a coloração do hiponoto é menos intensa embora em algumas poucas espécies possa apresentar a mesma intensidade de coloração encontrada no noto, como em *Laevicaulis alte* (Férussac, 1821), por exemplo. Pigmentações enegrecidas como estas não estão descritas para os ratouisiídeos, onquidiídeos e elobiídeos (Marcus & Marcus, 1965; Tillier, 1984ab; Martins, 1996ab; Barker, 2001).

5. Sola: (0) larga, com largura igual ou maior que a metade da largura do hiponoto direito, (1) estreita, com largura menor que a metade da largura do hiponoto direito (IC= 50; IR= 83).

A sola nos veronicelídeos está localizada ventralmente na porção mediana do corpo. A maior parte das espécies de veronicelídeos possui uma sola larga. Em algumas espécies neotropicais, como por exemplo, em *Montivaginulus coriaceus* (Kraus, 1954), a largura da sola chega a ultrapassar a largura total do hiponoto. Entretanto, nas espécies de dois gêneros orientais (*Semperula* Grimpe & Hoffmann, 1924 e *Valiguna* Grimpe & Hoffmann, 1925) e de dois gêneros neotropicais (*Angustipes* Colosi, 1922 e *Belocaulus* Hoffmann, 1925) a sola é marcadamente estreita. Nestes a sola possui largura menor que a metade da largura do hiponoto direito. Nos gêneros *Diplosolenodes*, *Latipes* Colosi, 1922, *Sarasinula* Grimpe & Hoffmann, 1924 e *Simrothula* Thomé, 1975 a sola também é estreita, contudo, nestes casos o hiponoto também é estreito, de forma que a largura da sola é maior que a metade da largura do hiponoto. Nos ratouisiídeos a sola é larga, estando os hiponotos praticamente ausentes (Laidlaw, 1940). Nos onquidiídeos utilizados como grupos externos a sola é mais larga que o hiponoto direito.

6. Solíolos: (0) ausentes, (1) presentes (IC= 100; IR= 100).

A sola nos veronicelídeos está dividida transversalmente em solíolos. Hoffmann (1925) menciona esta como uma das características de Veronicellidae. Contudo, solíolos são também encontrados nos ratouisiídeos (Laidlaw, 1940). A sola dos onquidiídeos examinados possui sulcos e enrugamentos, especialmente nos

espécimes mais contraídos. Entretanto, estes não possuem o aspecto dos solíolos encontrados nos veronicelídeos e ratouisiídeos. Segundo as descrições feitas por Barker (2001) e por Marcus & Marcus (1965), os elobiídeos também não possuem solíolos.

7. Sulco peri-pedioso: (0) um único sulco, no lado direito, (1) dois sulcos, um de cada lado da sola (IC= 100; IR= 100).

Nos veronicelídeos são encontrados dois sulcos bem definidos, um de cada lado da sola, separando esta do hiponoto (Thomé, 1975; Thomé & Lopes-Pitoni, 1973). Tais sulcos são também encontrados nos ratouisiídeos (Laidlaw, 1940). Nos onquidiídeos encontrou-se um único sulco, localizado no lado direito do corpo, ventralmente. Este inicia junto ao local de abertura do poro genital feminino (próximo à extremidade posterior do corpo) e segue a sola até próximo o local de abertura do poro genital masculino (na extremidade anterior do corpo) (Barker, 2001; Tillier, 1984ab). Os elobiídeos possuem um sulco espermático como este (externo e longitudinal ao corpo), localizado dorsalmente no corpo (Marcus & Marcus, 1965; Martins, 1996ab; Barker, 2001).

8. Posição do poro genital feminino em relação ao sulco peri-pedioso: (0) no sulco peri-pedioso direito, (1) no hiponoto direito (IC= 100; IR= 100).

Nos veronicelídeos os poros genitais estão bastante separados um do outro (condição dos ditremados). O poro genital masculino localiza-se anteriormente, junto à base do tentáculo inferior direito e o poro genital feminino na metade longitudinal do hiponoto direito, ventralmente, como já descrito por diversos autores (Hoffmann, 1925; Thomé, 1975; Barker, 2001; Thomé *et al.*, 2006). Embora haja uma variação dentro de Veronicellidae em relação à posição do poro genital feminino no hiponoto (se mais ou se menos próximo do sulco peri-pedioso direito), este está sempre localizado no hiponoto direito. Diferentemente, nos ratouisiídeos e onquidiídeos o poro genital feminino está localizado no sulco peri-pedioso (Laidlaw, 1940; Tillier, 1984ab; Barker, 2001).

9. Posição do poro genital feminino em relação à região anterior: (0) no último ¼ longitudinal do corpo, (1) no primeiro ¼ longitudinal do corpo, (2) aproximadamente na metade longitudinal do corpo (IC= 100; IR= 100).

Nos veronicelídeos o poro genital feminino está localizado ventralmente, aproximadamente, na metade do comprimento do corpo, conforme já observado por vários autores (Simroth, 1914; Hoffmann, 1925; Forcart, 1953; Thomé, 1975). Nos ratouisiídeos, está localizado no primeiro ¼ do corpo (Simroth, 1914; Laidlaw,

1940; Barker, 2001), enquanto nos onquidiídeos o poro está localizado posteriormente no corpo, bem próximo ao ânus (Barker, 2001). Segundo Barker (2001) e Marcus & Marcus (1965) a abertura genital feminina nos elobiídeos está localizada anteriormente e dorsalmente, junto ao pneumostômio.

10. Posição da fenda anal: (0) quase centralmente no corpo, bem pouco para o hiponoto direito, (1) no hiponoto direito (IC= 100; IR= 100).

O ânus abre-se posteriormente e ventralmente no corpo dos veronicelídeos (Hoffmann, 1925; Thomé, 1975; Forcart, 1953; Caballero *et al.*, 1991; Thomé *et al.*, 2006). Na maioria das espécies, está localizado no hiponoto direito quase centralmente no corpo. A fenda, neste caso, é pequena e está totalmente encoberta pela sola. Nas espécies do gênero africano *Pseudoveronicella*, contudo, a fenda anal está localizada no hiponoto direito propriamente dito. Neste caso, a fenda é ampla e não está encoberta pela sola. Simroth (1914), Hoffmann (1925) e Forcart (1953) chamaram a atenção para esta peculiaridade neste grupo de espécies africanas, condição que chamaram de *pleuroprocta*. Nos ratouisiídeos, o ânus abre-se junto ao local de abertura da vagina no sulco peri-pedioso direito (no primeiro ¼ do corpo) (Laidlaw, 1940; Tillier, 1984ab), enquanto nos onquidiídeos o ânus abre-se na porção posterior, ventral e centralmente no corpo (Barker, 2001). Nestes a fenda é pequena e está em geral encoberta pela sola. Nos elobiídeos o ânus abre-se dentro do teto da cavidade palial, bem junto ao pneumostômio, no lado direito do corpo (Marcus & Marcus, 1965).

11. Membrana opercular: (0) ausente, (1) presente (IC= 100; IR= 100).

A fenda anal pode estar encoberta por uma pequena membrana, a membrana opercular, a qual esta presa à borda superior da fenda. A membrana opercular tem sido descrita para diversos gêneros neotropicais tais como *Angustipes*, *Diplosolenodes*, *Latipes*, *Leidyula* Baker, 1925, *Phyllocaulis* Colosi, 1922, *Sarasinula* e *Veronicella* Blainville, 1817 (Baker, 1925b; Thomé, 1969a, 1970ab, 1971, 1972). Além destes gêneros também foi identificado uma membrana opercular em *Belocaulus*, *Colosius* Thomé, 1975, *Montivaginulus* Thomé, 1975 e *Simrothula*. Nos demais gêneros da família a fenda anal está descoberta. O mesmo foi observado nos ratouisiídeos e onquidiídeos examinados. Nos elobiídeos, segundo Marcus & Marcus (1965), a fenda anal está representada por uma pequena fenda, sem peculiaridades.

12. Nefridióporo: (0) conectado ao reto dentro da parede do corpo, (1) abrindo-se independentemente do reto, com uma abertura própria (IC= 100; IR= 100).

Em Veronicellidae o nefrídio (rim) está localizado no lado direito, dentro da parede do corpo, entre o pericárdio (à esquerda) e o reto (à direita) (Hoffmann, 1925; Thomé & Lopes-Pitoni, 1973; Thomé *et al.*, 2006). Possui formato triangular, com um nefrostômio (poro renopericardial, que recebe hemolinfa da cavidade pericárdica) e com um nefridióporo (poro nefridial, por onde a urina é expelida) (Thomé *et al.*, 2006). Antes de ser expelida via nefridióporo, a urina passa pelo ureter, que se origina a partir da extremidade posterior do rim. Em Veronicellidae o ureter possui quatro ramos sinuosos (Hoffmann, 1925; Leal-Zanchet *et al.*, 1990). Destes, o quarto é o mais longo e corre paralelo ao reto até a extremidade posterior do corpo (Hofmann, 1925; Thomé *et al.*, 2002). O quarto ureter pode conectar-se ao reto, dentro da parede do corpo, formando uma cloaca, ou abrir-se independentemente (Leal-Zanchet *et al.*, 1990; Thomé *et al.*, 2002; Thomé *et al.*, 2006). Nos gêneros africanos *Pseudoveronicella* e *Laevicaulis* Simroth, 1913 é encontrado um poro próximo e acima do ânus o qual, considerando a posição do mesmo e os trabalhos de histologia feitos por Degner (1934), foi interpretado como um nefridióporo. Nos ratouisiídeos o ureter descende do rim, paralelamente ao sulco-peripedioso e abre-se na porção posterior do reto, formando uma cloaca (Laidlaw, 1940). Nos onquidiídeos o ureter abre-se dentro da ampola retal (Tillier, 1984ab). Nos elobiídeos, segundo Marcus & Marcus (1965) e Barker (2001), o nefridióporo está representado por uma pequena abertura renal, em forma de uma fenda, provida de um esfíncter, que se abre diretamente no pneumostômio.

Morfologia Interna

13. Aspecto das glândulas salivares: (0) formada por ácidos grandes e bem diferenciados, (1) formada por minúsculos ácidos pouco diferenciados (IC= 100; IR= 100).

Em Veronicellidae, as glândulas salivares (um par) localizam-se látero-dorsalmente ao bulbo bucal (Leal-Zanchet *et al.*, 1991). São lobuladas e cada lobo consiste de um grande número de células secretoras unidas entre si por finíssimas faixas de tecido conjuntivo (Leal-Zanchet *et al.*, 1991). Nos veronicelídeos as glândulas salivares podem estar formadas por ácidos grandes e individualizados (gêneros neotropicais) ou por ácidos minúsculos e finos, pouco diferenciados (gêneros africanos, orientais e australianos). Nos ratouisiídeos a glândula salivar está formada por ácidos arredondados que se mostram compactados, parecendo formar uma estrutura única. Nos onquidiídeos examinados, as glândulas salivares estão

formadas por ácinos grandes e individualizados. De acordo com Marcus & Marcus (1965), as glândulas salivares nos elobiídeos estão formadas por dois tubos irregulares, os quais se abrem dorsalmente no bulbo bucal.

14. Alça intestinal anterior: (0) localizada atrás do lóbulo anterior da glândula digestiva, (1) localizada à frente do lóbulo anterior da glândula digestiva, (IC= 100; IR= 100).

O intestino dos veronicelídeos é um tubo estreito que se origina no estômago e segue em direção a região anterior, onde forma a alça intestinal anterior. Após, o intestino dirige-se para a região posterior, forma outra alça e, próximo à altura do poro genital feminino, penetra no tegumento (Hoffmann, 1925; Barker, 2001; Thomé *et al.*, 2006; Gomes *et al.*, 2006). A alça intestinal anterior pode estar localizada à frente do lóbulo anterior da glândula digestiva, ou pode estar localizada atrás deste. Todas as espécies americanas possuem a alça intestinal anterior localizada atrás do lóbulo anterior da glândula digestiva (Semper, 1885; Thomé, 1975). O mesmo também foi encontrado nas espécies dos gêneros *Semperula*, *Valiguna*, *Filicaulis* e *Pseudoveronicella*. Nas espécies de *Laevicaulis*, conforme já observado também por Forcart (1953), a alça intestinal anterior esta localizada à frente do lóbulo anterior da glândula digestiva. Nos ratouisídeos o intestino, após originar-se no estômago, segue diagonalmente em direção à região anterior do corpo, abrindo-se no hiponoto direito, junto ao sulco pedioso (Laidlaw, 1940; Barker, 2001). O intestino dos ratouisídeos não está encoberto pelo lóbulo anterior da glândula digestiva que está ausente neste grupo (Laidlaw, 1940). De acordo com Barker (2001) e Tillier (1984ab) o trato digestório dos onquidiídeos difere bastante do encontrado nos veronicelídeos exibindo a rotação básica de 90°, a mesma encontrada nos elobiídeos e demais pulmonados, que resulta na abertura do esôfago dentro do estomago no lado direito, e na abertura do estômago dentro do intestino no lado esquerdo. Consideramos que tais características não permitem a identificação das condições plesiomórfica e apomórfica do caráter, sendo este polarizado por parcimônia.

15. Percurso do reto dentro da cavidade do corpo: (0) livre na cavidade do corpo, (1) dentro da parede do corpo (IC= 100; IR= 100).

O reto nos veronicelídeos tem sido caracterizado como a porção final do intestino, localizada desde aproximadamente a altura do poro genital feminino até a extremidade posterior do corpo (Hoffmann, 1925; Leal-Zanchet *et al.*, 1990; Barker, 2001; Thomé, *et al.*, 2006). Neste percurso o reto corre dentro da parede do corpo, paralelamente ao sulco pedioso direito (Thomé & Lopes-Pitoni, 1973;

Thomé, *et al.*, 2006). Nos ratouisiídeos, onquidiídeos e elobiídeos o reto corre livre na cavidade do corpo (Laidlaw, 1940; Marcus & Marcus, 1965; Barker, 2001; Martins, 1996ab).

16. Local de penetração do reto no tegumento: (0) na altura do poro genital feminino, (1) distante (abaixo) do poro genital feminino (IC= 100; IR= 100).

O local onde o reto penetra na parede do corpo varia dentro de Veronicellidae. Na maioria dos gêneros, o reto penetra exatamente na altura do poro genital feminino (Thomé, 1975; Forcart, 1953). Contudo, nos gêneros *Montivaginulus*, *Phyllocaulis* e *Vaginulus* Férussac, 1822, ocorrentes no sul da América do Sul, o reto penetra distante (abaixo) da altura do poro genital feminino, mais em direção a região posterior do corpo. Nos ratouisiídeos, embora o reto não tenha parte do percurso dentro da parede do corpo, este se conecta diretamente ao poro genital (Laidlaw, 1940).

17. Sistema genital: (0) monáulico, (1) diáulico (IC= 100; IR= 100).

Os veronicelídeos são classificados como diáulicos, ou seja, possuem um conduto masculino para conduzir os espermatozóides (o ducto deferente), e outro feminino, para conduzir o ovo (o oviduto) (Laidlaw, 1940; Götting, 1974; Visser, 1988). Diferentemente, os onquidiídeos e ratouisiídeos são monáulicos, estando os gonoductos feminino e masculino fusionados (Simroth, 1914; Laidlaw, 1940; Götting, 1974; Visser, 1988; Tillier, 1984ab; Barker, 2001). Os elobiídeos são bastante diversos quanto à organização do sistema genital. Segundo Martins (1996 ab) podem ser reconhecidos cinco tipos de organização do sistema reprodutivo em Ellobiidae, os quais podem ser monáulicos, diáulicos ou semi-diáulicos.

18. Pênis: (0) eversível, (1) compacto (IC= 100; IR= 100).

O pênis dos veronicelídeos é uma estrutura compacta turgesciente (não eversível) que assume diversas e peculiares formas de acordo com a espécie. O órgão mostra variações consideráveis no tamanho e forma, mesmo dentro da mesma espécie, em função do grau de maturidade, contração e contorção do órgão e também da variabilidade populacional. Ainda assim, a forma geral do pênis se mantém a mesma dentro de cada espécie, sendo esta uma importante estrutura para diagnosticar as espécies de Veronicellidae (Semper, 1885; Simroth, 1889, 1891; Colosi, 1922; Hoffmann, 1925; Forcart, 1953; Thomé, 1975; Gomes & Thomé, 2004; Gomes *et al.*, 2007). Nos ratouisiídeos o pênis também é compacto (Laidlaw, 1940). Os onquidiídeos e elobiídeos, assim como todos demais pulmonados possuem um pênis eversível (=evertofalo) (Barker, 2001), sendo as espécies

identificadas principalmente pelas dobras internas do pênis, as quais se tornam externas quando o pênis se extroverte.

19. Forma do pênis: (0) curto e em forma de seta, (1) longo e roliço (IC= 100; IR= 100).

Embora alguns caracteres, como, por exemplo, a espata em *Phyllocaulis* e *Vaginulus* (caráter 29), possam ser claramente identificados, poucos padrões podem ser visualizados quando se considera o pênis, o qual se mostra bastante polimórfico dentro de Veronicellidae. Padrões, contudo, puderam ser identificados dentro do clado E (Fig. 8). Dentro deste grupo, que se mostrou monofilético, o pênis pode ser curto e ter forma de seta ou ser longo e roliço. Considerando tal fato e a dificuldade de identificação de padrões dentro de Veronicellidae, o caráter “forma do pênis” foi polarizado dentro do clado E, utilizando-se de grupos externos funcionais (Watrous & Wheeler, 1981; Maddison *et al.*, 1984). Neste caso os demais gêneros neotropicais foram utilizados como grupos externos, além das espécies de Rathouisiidae.

20. Músculo retrator da bainha do pênis: (0) ausente, (1) presente (IC= 100; IR= 100).

O pênis dos veronicelídeos está encoberto por uma bainha muscular. Esta se conecta à bainha da papila da glândula peniana e abre-se juntamente com esta em um mesmo átrio. Na maior parte das espécies de Veronicellidae a bainha está presa à parede do corpo apenas anteriormente, via átrio. Diferentemente, nas espécies africanas *Pseudoveronicella liberiana* e *Pseudoveronicella ghesquierei* Forcart, 1953 há um forte ramo muscular que liga a bainha do pênis à parede do corpo, no lado direito. Um ramo semelhante a este não foi encontrado nos ratouisiídeos e onquidiídeos examinados. Nestes a bainha peniana conecta-se à parede do corpo somente anteriormente, via átrio.

21. Local de conexão do músculo retrator no pênis: (0) base do pênis, (1) bainha do pênis (IC= 100; IR= 100).

Na grande maioria das espécies o músculo retrator do pênis conecta-se na base do pênis. Contudo, nas espécies do gênero *Pseudoveronicella* o músculo retrator do pênis, como também já observado por Forcart (1953), conecta-se a bainha do pênis, no lado direito desta. Nos ratouisiídeos e onquidiídeos examinados o músculo conecta-se na base do pênis.

22. Comprimento do músculo retrator do pênis: (0) curto, penetrando na parede do corpo aproximadamente na altura do pericárdio ou sistema nervoso central, (1) longo, penetrando na parede do corpo na altura do poro genital feminino (IC= 100; IR= 100).

O músculo retrator do pênis, na maioria das espécies de Veronicellidae, conecta-se a parede do corpo próximo à altura do pericárdio ou sistema nervoso central. Contudo, nas espécies analisadas do gênero *Latipes*, o músculo retrator do pênis conecta-se à parede do corpo aproximadamente na altura do poro genital feminino. Nos ratouisiídeos utilizados como grupos externos o músculo retrator do pênis é curto. Embora o músculo retrator, neste caso, penetre na altura do poro genital feminino, tal condição não é comparável àquela encontrada nos veronicelídeos uma vez que o pênis e poro genital feminino nos ratouisiídeos estão em níveis bem próximos. De acordo com Plate (1893) o músculo retrator do pênis nos onquidiídeos pode assumir três diferentes configurações: alcançar a parede do corpo na altura do sistema nervoso central, ao nível do pericárdio ou na cavidade posterior do corpo. Segundo Barker (2001), o músculo retrator do pênis nos elobiídeos é curto, podendo estar conectado à parede cefálica, ao músculo columelar ou ao assoalho da cavidade palial.

23. Forma do ducto deferente: (0) tubo cilíndrico, (1) tubo achatado (IC= 100; IR= 100).

Na maior parte das espécies de Veronicellidae, o ducto deferente é tubular e cilíndrico. Nas espécies do gênero *Pseudoveronicella*, contudo, o ducto deferente chama a atenção por ser bastante largo (com largura, em algumas porções, semelhante aquele da glândula do pênis) e por estar constituído de um tubo achatado. Nos grupos externos examinados o ducto deferente é um tubo cilíndrico e de pequeno diâmetro.

24. Local de abertura do ducto deferente: (0) na extremidade do pênis, (1) na base do pênis, (2) medianamente no pênis (IC= 100; IR=100).

Segundo Grimpe & Hoffmann (1924, 1925ab), o pênis dos veronicelídeos pode ser classificado em *acrocaulis*, *pleurocaulis* e *acropleurocaulis* (ou *pseudopleurocaulis*). Na grande maioria dos veronicelídeos o ducto deferente abre-se apicalmente no pênis (*acrocaulis*). Diferentemente, nos gêneros *Valiguna* e *Semperula*, ocorrentes na Ásia tropical, o ducto deferente abre-se medianamente (*acropleurocaulis* ou *pseudopleurocaulis*) e basalmente (*pleurocaulis*), respectivamente. Nos ratouisiídeos o ducto deferente abre-se na extremidade do pênis.

25. Aspecto granuloso na extremidade da glande: (0) ausente, (1) presente (IC= 50; IR= 50).

Em três espécies ocorrentes na América Central, *Leidyula moreleti* (Fischer, 1871), *Veronicella sloanei* (Cuvier, 1817) e *Veronicella cubensis* (Pfeiffer, 1840), há um intumescimento na extremidade da glande, o qual se diferencia do restante da glande por ter um aspecto granuloso e esbranquiçado. Tal peculiaridade não é encontrada em nenhum dos outros gêneros de Veronicellidae e também não foi encontrada nos ratouisiídeos examinados.

26. Estrutura anelar ao redor do pênis: (0) ausente, (1) presente e localizada próxima à base do pênis, (2) presente e localizada próxima à extremidade do pênis (IC= 100; IR= 100).

O pênis das espécies incluídas no gênero africano *Laevicaulis* possui um intumescimento com aspecto anelar que o circunda. Este pode estar localizado basalmente (*Laevicaulis alte*) ou na extremidade da glande (demais espécies do gênero). Esta estrutura anelar não é observada nos demais gêneros de Veronicellidae e também não foi observada nas espécies examinadas de Rathousidae.

27. Lábio coberto por espinhos na extremidade da glande: (0) ausente, (1) presente (IC= 100; IR= 100).

Nas espécies do gênero *Diplosolenodes*, ocorrente na América Central, é encontrado um lábio na extremidade da glande com minúsculos espinhos espaçadamente distribuídos. Em *Latipes pterocaulis* também são encontrados espinhos na extremidade da glande, embora não haja a formação de lábio. Tal condição não foi considerada homóloga ao lábio coberto por espinhos encontrado na extremidade da glande das espécies de *Diplosolenodes*. Nas demais espécies de Veronicellidae e de ratouisiídeos analisadas não foi observada a presença de lábio.

28. Estrutura acessória localizada sobre a glande do pênis: (0) ausente, (1) presente (IC= 100; IR= 100).

As espécies do gênero *Valiguna* analisadas, *Valiguna flava* e *Valiguna siamensis* (Martens, 1867), possuem estruturas acessórias localizadas sobre a extremidade distal da glande. *Valiguna flava* possui uma estrutura cilíndrica coberta por formações denteadas e serreadas (Gomes *et al.*, 2007), enquanto em *Valiguna siamensis* encontra-se uma estrutura bastante peculiar com aspecto de “favo de mel”. Nas espécies dos demais gêneros de Veronicellidae e nas espécies de

Rathouisiidae examinadas não foram encontrados quaisquer tipo de estrutura acessória, sobre a extremidade distal da glândula.

29. Espata: (0) ausente, (1) presente (IC= 100; IR= 100).

A espata é uma estrutura foliácea muscular que surge a partir da base do pênis, acessoriamente a glândula, classicamente identificada nas espécies neotropicais do gênero *Phyllocaulis* (Colosi, 1922; Hoffmann, 1925; Baker, 1925a; Thomé, 1976). Recentemente, contudo, Gomes *et al.* (2007), ao proporem uma filogenia para o gênero *Phyllocaulis* (com base em caracteres moleculares), propõem que em *Vaginulus taunaisii* Férussac, 1821 também é encontrada uma espata, embora esta esteja concrecida à glândula. Segundo Gomes *et al.* (2007) *Vaginulus taunaisii* (um dos quatro grupos externos utilizados pelos autores) agrupou-se com *Phyllocaulis tuberculosus* (Martens, 1868), assumindo, juntamente com este, posição basal em relação às demais espécies do gênero *Phyllocaulis*. Tal hipótese de *Vaginulus taunaisii* ter uma espata, chegou a ser sugerida (embora não objetivamente) por outros autores como Semper (1885), Hoffmann (1925) e Thomé (1969b). Hoffmann (1925) chegou a comentar que teria encontrado um espécime de *Vaginulus taunaisii*, depositado no museu de Jena, onde próximo à base do pênis, a glândula parecia estar solta, deixando mais evidente a presença de uma espata. A pequena estrutura encontrada na parte distal da glândula do pênis de *Pseudoveronicella schoutedeni* Forcart, 1953 (espécie não incluída na análise cladística), chamada de "espata" por Forcart (1953) é completamente distinta da espata encontrada nas espécies de *Phyllocaulis*. Os ratouisiídeos não possuem espata (Laidlaw, 1940).

30. Largura da espata: (0) larga, claramente visível atrás da glândula quando o pênis está posicionado em vista ventral, (1) estreita, não visível ou visível apenas um pouco, na porção mais próxima a base do pênis, quando o pênis está posicionado em vista ventral (IC= 100; IR= 100).

Em duas espécies de *Phyllocaulis*, *Phyllocaulis renschi* Thomé, 1965 e *Phyllocaulis soleiformis* (Orbigny, 1835), a espata é estreita, de forma que, quando o pênis é visto em posição ventral (lado em que a glândula pode ser totalmente vista) a espata praticamente não é vista ou é vista apenas uma pequena parte desta (porção mais próxima à base do pênis). Nas demais espécies de *Phyllocaulis* e *Vaginulus* a espata é larga, podendo ser vista claramente atrás da glândula, quando o pênis é visto em posição ventral. Considerando que Gomes *et al.* (2007) concluíram, através de estudos moleculares, que *Phyllocaulis tuberculosus* (+*Vaginulus taunaisii*) ocupa posição basal em relação às demais espécies do gênero *Phyllocaulis*, considerou-se

as duas espécies como grupos externos funcionais (Watrous & Wheeler, 1981; Maddison *et al.*, 1984) para a polarização deste caráter.

31. Porção interna da espata (de contato com a glândula): (0) lisa, (1) com espinhos (IC= 100; IR= 100).

A espata pode ser lisa ou possuir minúsculos espinhos no lado interno de contato com a glândula. Neste caso, os espinhos podem recobrir totalmente a espata, no caso de *Phyllocaulis boraceiensis* Thomé, 1972 ou estes podem estar espaçadamente distribuídos, no caso de *Phyllocaulis variegatus* (Semper, 1885). Em *Phyllocaulis tuberculosus*, diferente de *Phyllocaulis boraceiensis* e *Phyllocaulis variegatus*, são encontrados alguns tubérculos e sulcos na espata. Este caráter foi polarizado da mesma forma que o caráter descrito anteriormente, considerando que nos demais gêneros de Veronicellidae e grupos externos utilizados não há espata.

32. Glândula peniana: (0) presente, (1) ausente (IC= 50; IR= 0).

A glândula peniana é uma estrutura acessória ao pênis dos veronicelídeos, localizada junto a este, anteriormente no corpo (Laidlaw, 1940; Forcart, 1953; Barker, 2001; Thomé *et al.*, 2002). Esta produz uma secreção líquida que é expelida durante a cópula através de uma abertura única localizada no ápice da papila peniana (Hoffmann, 1925; Forcart, 1953). As espécies de Veronicellidae incluídas no subgênero *Vaginina* (com duas espécies africanas) e gênero *Heterovaginina* Kraus, 1953 (monotípico e neotropical) não possuem glândula peniana. Tal condição tem sido mencionada para estes gêneros por vários autores (Hoffmann, 1925; Forcart, 1953; Thomé, 1975; Thomé *et al.*, 2002). Para Barker (2001) o desaparecimento da glândula peniana ocorreu secundariamente. Nos onquidiídeos e ratouisiídeos examinados a glândula peniana está presente, embora modificada. Tillier (1984a) sugeriu que a forma da glândula peniana encontrada nos ratouisiídeos e onquidiídeos é plesiomórfica em relação a todas as outras formas de glândula peniana encontradas nos gastrópodes terrestres. Nos elobiídeos, e mesmo em seus ancestrais, não há uma glândula peniana (Barker, 2001; Marcus & Marcus, 1965; Martins, 1996ab).

33. Forma da glândula peniana: (0) com uma papila inconspícua, de cuja base surge um ou dois túbulos, (1) com uma papila cônica desenvolvida, de cuja base surgem muitos túbulos (IC= 100; IR= 100).

A glândula peniana dos veronicelídeos está constituída de uma papila cônica desenvolvida, de cuja base origina-se um grande número de túbulos. A papila da

glândula peniana está envolta por uma fina bainha que se conecta a bainha do pênis, abrindo-se juntamente com esta em um mesmo átrio. Os túbulos variam bastante em número: desde quatro, como por exemplo, *Sarasinula plebeia* (Fischer, 1868), até mais de 40, como por exemplo, as espécies de *Phyllocaulis*. Este número varia dentro de um mesmo gênero e mesmo dentro de uma mesma espécie. Nos ratouisiídeos, a glândula peniana está formada por dois túbulos, um de cada lado do corpo (Simroth, 1914; Hoffmann, 1925; Barker, 2001) e o túbulo direito está conectado ao pênis; não há uma papila. Segundo Laidlaw (1940), o fato dessas glândulas serem primariamente pareadas e a glândula direita estar conectada ao sistema reprodutório, sugere que a função copulatória da glândula peniana é secundariamente derivada. Nos onquidiídeos a glândula peniana está formada por um único longo túbulo. Os elobiídeos não possuem glândula peniana (Barker, 2001; Marcus & Marcus, 1965).

34. Túbulos da glândula peniana: (0) não diferenciados, (1) diferenciados em dois grupos, um conjunto de túbulos curtos e outro de túbulos longos, dispostos lado a lado, (2) diferenciados em dois grupos, um conjunto de túbulos curtos internos e um conjunto de túbulos longos externos, (3) com dois ou três túbulos externos muito curtos (IC= 75; IR= 95).

Em muitas espécies de Veronicellidae verifica-se uma diferenciação relacionada ao comprimento dos túbulos da glândula peniana. Nas espécies do gênero *Laevicaulis* e *Semperula* os túbulos estão diferenciados em dois grupos, um conjunto de túbulos curtos e outro de túbulos longos, dispostos lado a lado. Nas espécies do gênero *Valiguna*, embora, em alguns espécimes pareça haver certa diferenciação, semelhante à observada em *Laevicaulis* e *Semperula*, esta é sutil, tendo sido por isso considerado que neste gênero não há diferenciação nos túbulos. Em diversos gêneros neotropicais (*Colosius*, *Leidyula*, *Novovaginula* Thiele, 1931, *Montivaginulus*, *Phyllocalulis*, *Potamojanuarius* Thomé, 1975, *Vaginulus* e *Veronicella*) é encontrado um conjunto de túbulos muito curtos conectados à porção central da base da papila, os quais estão totalmente encobertos por túbulos externos longos, conectados às margens da papila. Neste caso, os túbulos internos não são vistos à primeira vista, sendo necessário mover os túbulos externos para visualizá-los. No gênero *Diplosolenodes* há diversos túbulos longos e sempre dois ou três pequenos túbulos externos. O caráter não é passível de polarização uma vez que a glândula peniana dos ratouisiídeos e onquidiídeos possui um único túbulo ou dois, neste último caso estando estes separados um do outro (Laidlaw, 1940; Tillier, 1984ab; Barker, 2001).

35. Ramificação dos túbulos junto à base da papila: (0) não ramificados ou com uma ou duas ramificações, (1) com vários túbulos ramificados na base (mais de três ramificações) (IC= 100; IR= 100).

Nas espécies dos gêneros *Colosius*, *Montivaginulus*, *Phyllocaulis* e *Vaginulus* os túbulos da glândula peniana chamam a atenção por estarem, na maioria dos espécimes, bastante ramificados (bifurcados ou trifurcados) junto à base da papila da glândula peniana. Na maior parte dos gêneros de Veronicellidae os túbulos não estão bifurcados ou possuem uma ou duas ramificações no máximo (*Potamojanuarius* e *Novovaginula*). Algumas espécies dos gêneros *Leidyula* podem apresentar túbulos com mais de três ramificações, contudo, tais ramificações ocorrem na extremidade livre dos túbulos e não junto à base da papila. Nos ratouisiídeos e onquidiídeos examinados os túbulos não estão ramificados na base.

36. Porção dos túbulos da glândula peniana junto à base da papila: (0) não encoberta ou parcialmente encoberta por fibras musculares, (1) encoberta por forte musculatura (IC= 100; IR= 100).

Nas espécies de *Pseudoveronicella*, abaixo da base da papila da glândula peniana, encontra-se uma porção muscular que encobre totalmente a base dos túbulos (Forcart, 1953). Nestas espécies os túbulos surgem de um único orifício localizado na base desta porção muscular. Nos demais gêneros de Veronicellidae a base dos túbulos não está encoberta ou está parcialmente encoberta por fibras musculares. Neste caso, os túbulos partem de diversos pontos da papila da glândula peniana. Nos ratouisiídeos e onquidiídeos utilizados como grupos externos a base dos túbulos não está encoberta por fibras musculares.

37. Translucidez dos túbulos da glândula peniana: (0) não-translúcidos e grossos; (1) translúcidos e finos (IC= 100; IR= 100).

As espécies dos gêneros *Leidyula* e *Veronicella*, ocorrentes na América Central, possuem os túbulos da glândula peniana translúcidos (em geral, os internos) e relativamente finos (se comparados às demais espécies de Veronicellidae) (Thomé, 1975). No caso das espécies desses gêneros, os túbulos são frágeis e facilmente rompidos durante a dissecação. Nos demais gêneros, assim como nos ratouisiídeos examinados, os túbulos não são translúcidos e são relativamente grossos (se comparado às espécies de *Leidyula* e *Veronicella*). Em algumas espécies os túbulos podem até apresentar um aspecto que lembra o muscular. Nos onquidiídeos o túbulo da glândula peniana é morfologicamente diferente daqueles encontrados nos veronicelídeos e ratouisiídeos. Tillier (1984b), ao descrever uma espécie terrestre de Onchidiidae (*Platevindex apoikistes* Tillier, 1984), chama o túbulo da glândula

peniana de flagelo. Segundo ele, o primeiro 1/4 do túbulo possui uma parede única com umas poucas rugas longitudinais no terço mais baixo (=distal), enquanto nos seus dois terços superiores a parede é dupla. Nesta porção a parede interna é muito fina e encerra o estilete, que se projeta da base do flagelo dentro da glândula peniana para alcançar distalmente a papila da glândula peniana.

38. Músculo retrator da glândula peniana: (0) ausente, (1) presente e conectado a parede do corpo, (2) presente e conectado ao músculo retrator do pênis (IC= 100; IR= 100).

Nos veronicelídeos, a glândula peniana está provida de um músculo retrator próprio. Este se conecta ao músculo retrator do pênis, o qual está conectado à parede do corpo. Tal peculiaridade foi mencionada por Simroth (1914) e por Barker (2001) tanto para Veronicellidae como para Rathousiidae. Nos ratousiídeos, contudo, cada túbulo (direito e esquerdo) possui um músculo retrator independente e apenas o esquerdo está conectado ao músculo retrator do pênis. Nos onquidiídeos a glândula peniana não possui um músculo retrator, estando esta conectada ao pênis apenas através da bainha que envolve ambos os órgãos (Tillier, 1984ab; Barker, 2001).

39. Vagina: (0) presente e bem delimitada, (1) praticamente ausente (IC= 100; IR= 100).

Nos veronicelídeos, assim como em todos os pulmonados, a vagina corresponde a porção tubular do sistema reprodutório onde desemboca o oviduto e também onde se conecta o ducto da bolsa da copulação (=glândula gametolítica), junto ao poro genital feminino (Barker, 2001). Nos veronicelídeos, o oviduto e o ducto da bolsa da copulação conectam-se ao minúsculo átrio, quase que diretamente ao poro genital feminino. Segundo Hoffmann (1925), a vagina corresponde ao pequeno espaço entre a parede interna e externa do corpo. Nos ratousiídeos e onquidiídeos examinados a vagina é bem distinta e longa quando comparada aquela dos veronicelídeos, tendo aproximadamente o comprimento da bolsa da copulação e de seu ducto juntos. Uma vagina bem delimitada também é encontrada nos elobiídeos (Laidlaw, 1940).

40. Próstata: (0) estrutura não compacta, (1) estrutura compacta (IC= 100; IR= 100).

A próstata nos veronicelídeos é uma estrutura compacta, em geral periforme (Simroth, 1914; Thomé & Lopes-Pitoni, 1973). O mesmo é verificado nos ratousiídeos (Simroth, 1914). De acordo com Barker (2001) a glândula prostática

exibe considerável variação entre os onquidiídeos: *Platevindex* Baker, 1938, a glândula prostática é uma dobra longitudinal glandular do espermioducto, localizada distalmente em relação às glândulas oviducais; *Onchidella* Gray, 1850, a glândula prostática compreende uma dobra lateral saculiforme ou divertículo na parede do espermioducto enquanto em *Onchidina* Semper, 1882 e *Onchidium* Buchanan, 1800, a glândula prostática está constituída por uma ampla estrutura saculiforme que se conecta ao espermioducto através de um ducto curto. Nos elobiídeos, segundo Marcus & Marcus (1965), desde o nível da glândula de muco posterior e ao longo da glândula de muco anterior, o ducto masculino é glandular, caracterizando a próstata.

41. Local de penetração do ducto de ligação: (0) no ducto da bolsa da copulação (glândula gametolítica), (1) na bolsa propriamente dita (IC= 50; IR= 95).

O ducto de ligação é um curto ducto que conecta o ducto deferente médio distal à bolsa da copulação nos veronicelídeos (Hoffmann, 1925; Thomé, 1975; Visser, 1988; Thomé *et al.*, 2006). A real função do ducto não está comprovada, embora Hoffmann (1925) tenha sugerido que este serve para encurtar o caminho para o espermatozóide alógeno (da bolsa da copulação até o local da fertilização). O ducto deferente dos veronicelídeos pode ser dividido em quatro seções: ducto deferente posterior distal (percurso do ducto deferente, entre o complexo de fertilização e próstata), ducto deferente posterior proximal (percurso entre a próstata e ducto de ligação), ducto deferente médio (percurso, após o ducto de ligação, que segue em direção a região anterior, dentro do tegumento) e ducto deferente anterior (percurso desde a exteriorização do ducto na região anterior até sua penetração no pênis) (Hoffmann, 1925; Thomé *et al.*, 2001, 2002; Gomes & Thomé, 2004). Dentro de Veronicellidae observa-se uma variação quanto ao local de penetração do ducto de ligação. O ducto pode penetrar no ducto da bolsa ou na bolsa propriamente dita. Um ducto como este é também encontrado nos elobiídeos o que fez com que Barker (2001) propusesse a condição plesiomórfica do ducto de ligação. Nos elobiídeos o ducto de ligação penetra no ducto da bolsa da copulação (Marcus & Marcus, 1965; Martins, 1996ab). Nos onquidiídeos e ratouisiídeos o ducto deferente, após passar pela próstata, segue direto em direção à região anterior, sem emitir um ramo em direção à bolsa da copulação (Laidlaw, 1940; Barker, 2001).

42. Diferenciação do ducto da bolsa da copulação: (0) não diferenciado, (1) diferenciado longitudinalmente (IC= 100; IR= 100).

Nas espécies do gênero *Diplosolenodes*, endêmico da América Central, conforme já mencionado por Thomé (1975), o ducto da bolsa da copulação distingue-se longitudinalmente em duas áreas, uma delas com um aspecto glandular. Nas demais espécies de Veronicellidae, o ducto da bolsa da copulação não está diferenciado por tipos distintos de tecidos, ao menos não sob análise estereomicroscópica. O ducto da bolsa da copulação nos grupos externos analisados também não apresenta diferenciação.

43. Expansão digitiforme na base da bolsa da copulação: (0) ausente ou pouco distinta da bolsa, (1) presente e completamente distinta da bolsa (IC= 50; IR= 80).

Em algumas espécies neotropicais há uma expansão digitiforme na base da bolsa da copulação, na qual o ducto de ligação penetra. Tal estrutura, chamada por vários autores de cabeçote (Thomé, 1975; Thomé & Gomes, 1999ab), dá um aspecto periforme à bolsa da copulação. Contudo, a estrutura varia bastante em relação ao grau de diferenciação da bolsa propriamente dita, podendo ser pouco diferenciada desta (neste caso, às vezes, em uma mesma espécie, pode estar presente e pouco desenvolvida ou ausente) ou estar completamente distinta desta. Considerando tal variação definiu-se o caráter como podendo ter a expansão digitiforme ausente ou pouco desenvolvida ou presente e completamente bem diferenciada da bolsa. Uma expansão digitiforme bem desenvolvida foi encontrada nas espécies dos gêneros *Simrothula* e *Latipes* e nas espécies *Phyllocaulis renschi* e *Phyllocaulis soleiformis*. Uma estrutura como esta não é encontrada nos demais gêneros de Veronicellidae, assim como esta não está presente nos ratouisiídeos, onquidiídeos e elobiídeos. Nestes a bolsa da copulação é globulóide ou ovalada (Laidlaw, 1940; Marcus & Marcus, 1965; Tillier, 1984ab; Barker, 2001).

44. Glândula acessória conectada ao oviduto: (0) ausente, (1) presente (IC= 50; IR= 50).

Uma glândula acessória está descrita para alguns poucos gêneros de Veronicellidae (*Belocaulus*, *Simrothula* e *Leidyula*). Trata-se de uma formação campanular sésil mais ou menos desenvolvida, localizada dentro do corpo do animal, próximo ao poro genital feminino (Lopes-Pitoni & Thomé, 1981; Thomé, 1975). Silva & Thomé (1995), após analisarem a bolsa acessória de *Belocaulus angustipes*, afirmaram que, nesta espécie, ela tem função glandular, considerando que grande parte da glândula está constituída por conjuntos diferentes de células secretoras e que o

lúmen da glândula está constituído de secreção acidófila. A glândula acessória pode estar conectada ao oviduto (*Belocaulus* e *Simrothula*) ou à parede do corpo (*Leidyula*), afastada do poro genital feminino. Tais glândulas foram consideradas não homólogas em função da distinta posição das mesmas. Quando localizada próxima ao poro genital, a glândula está localizada entre o oviduto e o ducto da bolsa da copulação, penetrando no primeiro, junto ao poro. Neste último caso, ela pode ser pouco desenvolvida, como no caso de *Belocaulus* (às vezes localizada dentro do tegumento, tornando-se imperceptível macroscopicamente) ou bastante desenvolvida, como no caso das espécies de *Simrothula*, especialmente em *Simrothula paraensis* Gomes et al., 2006. Nos grupos externos analisados não foi encontrado uma glândula acessória como a descrita acima.

45. Glândula acessória conectada a parede do corpo: (0) ausente, (1) presente (IC= 100; IR= 100).

Nas espécies do gênero *Leidyula* encontramos uma glândula acessória bastante desenvolvida, localizada acima e um pouco afastada do poro genital feminino, em direção à região anterior. Até o momento não foi feito nenhum estudo histológico que confirme que esta é também uma estrutura glandular (como aquela de *Belocaulis angustipes*), embora, a bolsa nas espécies de *Leidyula* tenha um aspecto poroso (semelhante ao visto em algumas glândulas pediosas). Nas demais espécies de Veronicellidae e nos grupos externos examinados não foi encontrada uma glândula acessória nesta posição.

46. Forma do ovariotestis: (0) formada por agrupamentos ("cachos") de ácidos visíveis, (1) assumindo uma forma globulóide, dando a impressão de uma estrutura globosa coberta por numerosos ácidos arredondados (IC= 100; IR= 100).

Os veronicelídeos, assim como os demais gastrópodes terrestres, possuem uma única gônada (ovariotestis ou glândula hermafrodita), localizada posteriormente no corpo, entremeada à glândula digestiva (Thomé & Lopes-Pitoni, 1973; Thomé et al., 2006). A gônada, que produz tanto óvulos como espermatozoides, está constituída por agrupamentos de ácidos ("cachos"). Destes, partem ductulos que levam os gametas até o ovulispermiducto (Silva & Thomé, 1995). Nos veronicelídeos, contudo, estes agrupamentos não são facilmente distinguíveis. O ovariotestis assumiu uma forma globulóide, dando a impressão de uma estrutura coberta por numerosos ácidos arredondados. Os "cachos" não são visíveis à primeira vista. Nos ratouisiídeos a glândula hermafrodita possui grupos de ácidos encapsulados por um fino tecido, sendo os ácidos vistos por transparência (Simroth, 1914; Laidlaw, 1940). Nos onquidiídeos o ovariotestis está formado por

uma massa única (Tillier, 1984ab). Segundo Marcus & Marcus (1965) a glândula hermafrodita dos elobiídeos, localizada junto ao divertículo posterior da glândula digestiva, e entremeada neste, está formada por conjuntos de folículos alaranjados, algo compactados, embora grandes e individualizados.

47. Artéria pediosa posterior: (0) originando-se na altura do sistema nervoso central, (1) originando-se na altura do pericárdio (IC= 50; IR= 93).

A artéria pediosa posterior é aquela que segue um curso retilíneo entre os pares de nervos pediosos e paliais, sobre a sola (Coiffmann, 1935). Nos veronicelídeos, observa-se uma variação quanto ao local de surgimento desta artéria. Esta pode originar-se na altura do sistema nervoso central ou originar-se mais para trás na altura do pericárdio, a partir de uma ramificação da aorta anterior (que vem do ventrículo). Nos ratouisídeos examinados, bem junto ao sistema nervoso central, há uma curta artéria (acabando antes mesmo da altura do pericárdio) que se dispõe entre os pares de nervos (possivelmente homóloga a artéria pediosa dos veronicelídeos). Nestes não há uma ramificação da artéria anterior, originando uma artéria pediosa posterior. Nos onquidiídeos examinados uma aorta pediosa não foi identificada.

48. Ramo posterior da artéria intestinal principal: (0) ausente, (1) presente, penetrando na parede do corpo junto ao final dos nervos pediosos e paliais (IC= 100; IR= 100).

Em algumas espécies neotropicais a aorta intestinal principal emite um ramo posterior que, após passar por entre o ovariotestis (localizada posteriormente no corpo), penetra na parede do corpo, entre os pares de nervos pediosos, no final destes, próximo à extremidade posterior do corpo. Esta aorta foi encontrada nas espécies dos gêneros neotropicais *Colosius*, *Heterovaginina*, *Leidyula*, *Montivaginulus*, *Novovaginula*, *Phyllocaulis*, *Potamojanuarius*, *Vaginulus* e *Veronicella*. Uma aorta como esta não foi encontrada nos demais gêneros de Veronicellidae e grupos externos analisados.

49. Forma da glândula pediosa: (0) bem visível e delimitada, (1) reduzida a um fino tubo pouco perceptível (IC= 100; IR= 100).

A glândula pediosa dos veronicelídeos é uma estrutura em forma de tubo cuja abertura está localizada na porção anterior, abrindo-se na extremidade anterior da sola. Na maior parte das espécies de Veronicellidae a glândula pediosa está bem delimitada e visível. Contudo, conforme também já observado por Forcart (1953), nas espécies do gênero africano *Pseudoveronicella* a glândula pediosa está reduzida

a um fino tubo o qual pode ser facilmente não percebido e rompido durante a dissecação. Nas demais espécies de Veronicellidae e grupos externos analisados a glândula pediosa é bem delimitada e visível.

50. Glândula pediosa: (0) recebendo na sua extremidade um ramo aórtico desenvolvido, (1) recebendo na sua extremidade, ductos muito finos e curtos (IC= 100; IR= 100).

A glândula pediosa dos veronicelídeos está localizada medianamente sobre a extremidade anterior da sola. Está solta na cavidade do corpo, como nos demais pulmonados (Barker, 2001). Na maior parte das espécies de Veronicellidae a extremidade posterior da glândula pediosa recebe uma artéria desenvolvida (a artéria da glândula pediosa). Nestes a extremidade posterior da glândula pediosa esta localizada sob o sistema nervoso central. Em um grupo de gêneros neotropicais (*Angustipes*, *Belocaulus*, *Dilposolenodes*, *Latipes*, *Sarasinula*, *Simrothula*, *Zilchulus*), contudo, a artéria da glândula pediosa está subdividida em finos e curtos ductos, quase imperceptíveis que conectam a extremidade posterior da glândula. Nestes, em geral, a extremidade posterior da glândula pediosa ultrapassa a altura do sistema nervoso central. Nos ratousídeos e onquidiídeos examinados a glândula pediosa recebe um único ducto na extremidade posterior, bastante delgado.

51. Disposição aos pares, dos nervos pediosos e paliais (esquerdo e direito): (0) par direito afastado do esquerdo a maior parte do percurso sobre a sola, (1) juntos (os quatro) por todo o percurso sobre a sola ou pela maior parte desta (IC= 100; IR= 100).

O sistema nervoso central (SNC) concentra-se ao redor do esôfago formando o anel nervoso periesofagiano, onde estão reunidos os gânglios cerebróides, bucais, viscerais, parietais, pleurais e pediosos. A partir destes gânglios originam-se diversos nervos, entre os quais estão dois pares de nervos pediosos e paliais (cada par formado por um nervo pedioso e por um nervo palial) (Hoffmann, 1925; Coiffmann, 1934). Estes nervos são os mais longos em Veronicellidae, correndo sobre toda a extensão da sola e apresentando diferentes padrões de disposição. Na maior parte das espécies, os nervos correm juntos por certa distância afastando-se gradual ou bruscamente. Contudo, nas espécies dos gêneros neotropicais *Angustipes*, *Belocaulus*, *Latipes*, *Sarasinula*, *Simrothula*, *Phyllocaulis soleiformis*, *Phyllocaulis renschi* e *Phyllocaulis tuberculosus*, os pares de nervos correm juntos todo o percurso ou a maior parte do percurso. Nas espécies de *Diplosolenodes* os pares de nervos começam a afastar-se somente no último 1/4 do corpo. Nos

ratouisiídeos examinados os pares de nervos correm sobre a sola uma curta distância e afastam-se um do outro em seguida, correndo assim ao longo de todo o percurso sobre a sola. Os nervos que se distendem em direção à região posterior nos onquidiídeos estão separados desde o início e não seguem a sola até o final. Não estão descritos nervos como estes para os elobiídeos (Marcus & Marcus, 1965; Tillier, 1984ab; Martins, 1996ab; Barker, 2001).

52. Disposição individual dos nervos paliais e pediosos (em cada par): (0) palial e nervoso juntos do início ao fim, (1) palial e nervoso afastando-se um do outro a partir da altura do poro genital feminino (IC= 100; IR= 100).

Nas espécies do gênero *Laevicaulis* encontra-se uma peculiaridade relacionada a cada par de nervos (pedioso+palial). Nestas os nervos que compõem cada par afastam-se um do outro a partir, aproximadamente, da altura do poro genital feminino. Nas espécies dos demais gêneros cada par segue sob a sola, com os nervos (pedioso+palial) lado a lado até o final da cavidade do corpo. Em algumas poucas espécies estes podem estar levemente afastados no final da cavidade. Nos ratouisiídeos, onde também encontramos nervos dispostos sobre a sola, os nervos que formam cada par não se afastam um do outro.

Resultados

A análise resultou em uma única árvore mais parcimoniosa, com 68 passos, IC 85% e IR 96% (Fig. 8). Esta sustentou fortemente a monofilia de Rathouisiioidea (nó A), assim como a de Veronicellidae (nó B). Apenas um caráter reuniu Onchidiidae a Veronicellidae+Rathouisiidae (caráter 3). As sinapomorfias que sustentaram a monofilia de Rathouisiioidea foram: tentáculos superiores não invagináveis (caráter 1); tentáculos inferiores com extremidade bífida (2); solíolos presentes (6); sulco peri-pedioso representado por dois sulcos, um de cada lado da sola (7); poro genital feminino localizado no primeiro $\frac{1}{4}$ longitudinal do corpo (9.1), o qual modifica-se em Veronicellidae (9.2); pênis compacto (18); músculo retrator da glândula peniana presente e conectado ao músculo retrator do pênis (38); próstata sob a forma de uma estrutura compacta (40). As sinapomorfias que sustentaram a monofilia de Veronicellidae foram: poro genital feminino localizado no hiponoto direito (caráter 8); poro genital feminino localizado aproximadamente na metade longitudinal do corpo (9.2); reto localizado dentro da parede do corpo (15); sistema genital diáulico (17); glândula peniana constituída de uma papila cônica desenvolvida, de cuja base surgem muitos túbulos (33); músculo retrator da

glândula peniana presente e conectado ao músculo retrator do pênis (38); vagina praticamente ausente (39); ovariotestis com forma globulóide constituída por numerosos ácidos arredondados (46).

Na primeira dicotomia observada em Veronicellidae é estabelecido o parentesco entre dois grandes grupos. Um grupo (nó C) reuniu os gêneros africanos (*Laevicaulis*, *Pseudoveronicella*) e da Ásia tropical (*Filicaulis*, *Semperula*, *Valiguna*, além de *Laevicaulis*) os quais compartilham uma sinapomorfia: glândulas salivares formadas por minúsculos ácidos pouco diferenciados (caráter 13). O outro clado reuniu os gêneros neotropicais (nó D) os quais compartilham uma sinapomorfia e uma homoplasia, respectivamente: membrana opercular no ânus (caráter 11); ducto de ligação penetrando na bolsa propriamente dita (41). Este último caráter, em *Leidyula* e *Veronicella* (ocorrentes na América Central), contudo, mantém a condição plesiomórfica do ducto de ligação penetrar no ducto da bolsa da copulação.

No clado que reuniu os gêneros africanos e da Ásia tropical (nó C), formaram-se dois subgrupos monofiléticos (nós E e F). O nó E, que reuniu *Valiguna* e *Semperula* (Figs. 9-13), foi sustentado por uma sinapomorfia (ducto deferente abrindo-se na base do pênis) (24.1), o qual se modifica em *Valiguna* (24.2) (onde o ducto deferente se abre medianamente no pênis) e por uma homoplasia (sola estreita, de largura inferior à metade da largura do hiponoto direito) (5), também encontrada nas espécies analisadas de *Belocaulus* e *Angustipes*. O nó F, reuniu *Laevicaulis* e *Pseudoveronicella* (Figs. 14-19) por estes compartilharem uma sinapomorfia (caráter 12): nefridióporo abrindo-se independentemente do reto, com uma abertura própria. As relações entre estes subgrupos (E e F) e, destes com *Filicaulis* (Fig. 20), contudo, não ficaram resolvidas. Os gêneros encontrados dentro do clado C mostraram-se sustentados pelas seguintes sinapomorfias, ou homoplasia no caso de *Semperula*. *Valiguna*: ducto deferente abrindo-se medianamente no pênis (24.2); presença de estrutura acessória localizada sobre a glândula do pênis (28). *Semperula*: túbulos da glândula peniana diferenciados em dois grupos, um conjunto de túbulos curtos e outro de túbulos longos, dispostos lado a lado (34.1). Este caráter mostrou-se altamente variável, aparecendo no cladograma homoplasticamente sob três diferentes condições. A mesma condição encontrada em *Semperula* é também verificada em *Laevicaulis* (34.1). *Laevicaulis*: alça intestinal anterior localizada atrás do lóbulo anterior da glândula digestiva (14); presença de estrutura anelar ao redor do pênis localizada próxima à base do pênis (26.1) ou próxima à extremidade do pênis (26.2); nervos que constituem cada par de nervos (pedioso+palial) afastando-se um do outro pouco abaixo da altura do poro genital feminino (52). *Pseudoveronicella*: fenda anal localizada no

hiponoto direito (10); músculo retrator do pênis conectado à bainha do pênis (21); ducto deferente em forma de tubo achatado (23); glândula pediosa reduzida a um fino tubo pouco perceptível (49). Não foram encontradas sinapomorfias (ou, mesmo homoplasias) que sustentem *Filicaulis*.

O clado que reuniu os gêneros neotropicais (nó D) subdividiu-se em dois outros maiores, nós G e H. O nó G compreendeu as espécies dos gêneros *Sarasinula*, *Angustipes*, *Belocaulus*, *Diplosolenodes*, *Latipes* e *Simrothula*. Os gêneros deste clado compartilham uma sinapomorfia e duas homoplasias, respectivamente: glândula pediosa recebendo ductos muito finos e curtos na sua extremidade (50); artéria pediosa posterior originando-se na altura do pericárdio (47); pares de nervos pediosos e paliais juntos por todo o percurso sobre a sola ou pela maior parte desta (51). Uma aorta posterior originando-se na altura do pericárdio (47) é também encontrada nas espécies do gênero *Phyllocaulis* e *Vaginulus*. Os pares de nervos pediosos e paliais juntos por todo o percurso sobre a sola ou pela maior parte desta (51) são também observados em *Vaginulus*, *Phyllocaulis boraceiensis* e *Phyllocaulis variegatus*. As relações dentro do clado G não ficaram totalmente resolvidas, embora dois grupos monofiléticos tenham se formado. Um grupo reuniu *Angustipes* e *Belocaulus* (nó I) (Figs. 21-22) por estes compartilharem a presença de uma sola muito estreita (mais estreita que a metade do hiponoto), condição homoplástica também observada em *Valiguna*+*Semperula* (5). O outro agrupou *Diplosolenodes* e *Latipes*+*Simrothula* (nó J) (Figs. 23-28), por estes compartilharem um pênis longo e roliço (19), sendo os dois últimos agrupados por compartilharem uma expansão digitiforme na base da bolsa da copulação completamente desenvolvida e distinta da bolsa (43), uma homoplasia também encontrada em *Phyllocaulis renschi* e *Phyllocaulis soleiformis*. As relações entre estes dois grupos (I e J), e destes com *Sarasinula* (Figs. 29-30), contudo, não ficaram resolvidas. Os gêneros neotropicais *Diplosolenodes*, *Latipes* e *Simrothula* foram sustentados por sinapomorfias. *Diplosolenodes*: presença de manchas de pigmento enegrecido no hiponoto (4); lábio coberto por espinhos na extremidade da glândula (27); ducto da bolsa da copulação diferenciado longitudinalmente em dois diferentes tecidos (42). A presença de dois ou três túbulos bastante curtos na glândula peniana em *Diplosolenodes* trata-se de uma condição homoplástica encontrada apenas neste gênero (34.3), conforme já anteriormente. *Latipes*: músculo retrator do pênis longo, penetrando na parede do corpo na altura do poro genital feminino (22). *Simrothula* é sustentado pelo caráter homoplástico 44 (presença de bolsa acessória conectada ao oviduto). Não foram encontradas sinapomorfias para *Sarasinula*, *Angustipes* e *Belocaulus*, embora, neste último, a

presença de uma glândula acessória conectada ao oviduto (44) apareça como uma homoplasia encontrada também nas espécies de *Simrothula*.

Dentro do clado H formaram-se dois grupos maiores monofiléticos. Um reuniu *Leidyula*+*Veronicella* (nó K) (Figs. 31-35) e outro agrupou *Colosius*, *Montivaginulus* e *Phyllocaulis*+*Vaginulus* (nó L) (Figs. 36-46). Tal clado foi sustentado por uma homoplasia e uma sinapomorfia, respectivamente: túbulos da glândula peniana diferenciados em dois grupos, um conjunto de túbulos curtos internos e um conjunto de túbulos longos externos (34.2); artéria intestinal principal emitindo ramo posterior que penetra na parede do corpo junto ao final dos nervos pediosos e paliais (48). As espécies dos gêneros *Veronicella* e *Leidyula* foram agrupadas por compartilharem uma sinapomorfia e uma homoplasia, respectivamente: túbulos da glândula peniana transparentes e finos (caráter 37) e ducto de ligação penetrando no ducto da bolsa da copulação (41). As relações entre estes dois cladogramas (K e L) e destes em relação à *Heterovaginina limayana* (Lesson, 1830) (Fig. 47) (monotípico), *Novovaginula rosanae* Thomé & Gomes, 1999 (Fig. 48) e *Potamojanuarius fuscus* (Heynemann, 1885) (Fig. 49) não ficaram resolvidas. *Colosius*, *Montivaginulus* e *Phyllocaulis*+*Vaginulus* foram reunidos por incluírem espécies com túbulos junto à base da papila bastante ramificados (35). *Montivaginulus* e *Phyllocaulis*+*Vaginulus*, por sua vez, mostraram-se mais aparentados por compartilharem a característica do reto penetrar no tegumento distante (abaixo) do poro genital feminino (16). Já *Phyllocaulis* e *Vaginulus* compartilham a presença de uma espata no pênis e a homoplasia (também do clado G) de a artéria pediosa posterior originar-se na altura do pericárdio (47). Os gêneros *Leidyula* e *Veronicella* do clado H foram sustentados por sinapomorfias. *Leidyula*: presença de uma bolsa acessória conectada a parede do corpo (45). A ausência de glândula peniana em *Heterovaginina limayana* (monotípico) aparece como uma homoplasia também encontrada em *Pseudoveronicella conradti* (espécie africana). As espécies de *Veronicella* foram agrupadas por compartilharem a presença de granulosidade na extremidade da glândula (25), condição homoplástica, também encontrada em *Leidyula moreleti*. Não foram encontradas sinapomorfias para os gêneros *Colosius*, *Montivaginulus* e *Vaginulus*. Dos gêneros *Novovaginula* e *Potamojanuarius* foram examinados somente uma espécie não tendo sido possível, portanto, definir sinapomorfias.

Não resolução dentro dos gêneros *Colosius*, *Sarasinula*, *Montivaginulus*, *Semperula*, *Leidyula* e pouca dentro de *Phyllocaulis*, dos quais se examinou um maior número de espécies. *Laevicaulis natalensis* (Kraus, 1848) e *Laevicaulis stuhlmanni* (Simroth, 1895) apareceram como espécies irmãs por compartilharem uma estrutura anelar localizada próxima à extremidade do pênis (26.2). Dentro de

Pseudoveronicella, *Pseudoveronicella liberiana* e *Pseudoveronicella ghesquierei* aparecem como espécies irmãs por compartilharem duas sinapomorfias: presença de um músculo retrator da bainha do pênis (20); porção dos túbulos da glândula peniana junto à base da papila encoberta por forte musculatura (36). Dentro de *Phyllocaulis*, *Phyllocaulis soleiformis* e *Phyllocaulis renschi* agruparam-se por compartilharem uma sinapomorfia e uma homoplasia, respectivamente: espata estreita, não visível ou visível apenas um pouco em vista ventral, na porção mais próxima da base do pênis (30); expansão digitiforme na base da bolsa da copulação presente e completamente distinta da bolsa (43) (condição encontrada também reunindo *Latipes* e *Simrothula*). *Phyllocaulis boraceiensis* e *Phyllocaulis variegatus*, por sua vez, ficaram agrupados por compartilharem uma sinapomorfia: porção interna da espata (de contato com a glândula) com espinhos (31). *Vaginulus taunaisii*, única espécie de *Vaginulus*, ficou dentro do gênero *Phyllocaulis*, agrupado com *Phyllocaulis boraceiensis* e *Phyllocaulis variegatus* por compartilharem os pares de nervos pediosos e paliais (esquerdo e direito) juntos por todo o percurso sobre a sola ou pela maior parte desta (51), uma homoplasia também encontrada no clado G. Dentro de *Semperula* e *Leidyula* não houve qualquer resolução.

Discussão

Diversas sinapomorfias são aqui, pela primeira vez, definidas para Veronicellidae (caracteres 8, 9, 15, 33, 39 e 46). A maior parte das características mencionadas na literatura como de Veronicellidae, em geral, são compartilhadas também por Rathousiidae e/ou Onchidiidae (Burch, 1962; Thomé, 1975; Solem, 1978; Barker, 2001). A monofilia de Rathousioidea é mais uma vez sustentada por diversas sinapomorfias, sendo algumas também pela primeira vez mencionadas. Tillier (1984a) também menciona como sinapomorfias de Rathousioidea o padrão de limacização (perda ou diminuição da concha) com dobramento do rim no lado direito, redução e perda do pulmão, e o arranjo do complexo reno-pericardial, embora estas não tenham sido aqui avaliadas. Segundo Tillier (1984a) em Rathousioidea a cavidade do manto está secundariamente alongada na extremidade posterior do corpo.

Os subgrupos visualizados no cladograma resultante não mostram qualquer correspondência com as subfamílias propostas por Simroth (1897). O caráter "ausência de glândula peniana" (caráter 32), utilizado por Simroth (1897) para propor as subfamílias "Anadenia" (incluindo *Vaginina* Simroth, 1897) e "Euadenia" (incluindo todos os demais gêneros), mostrou-se homoplástico na análise. A

presença de uma glândula peniana é uma condição plesiomórfica em Veronicellidae e a perda da glândula, ocorrida não só em *Vaginina conradti* (africana) como também em *Heterovaginina limayana* (neotropical), parece ter acontecido independentemente nestas espécies.

Já as subfamílias propostas por Hoffmann (1925) (Meisenheimeriinae, Sarasinulinae, Semperulinae e Vaginulinae) mostraram alguma correspondência com os resultados obtidos. Das quatro subfamílias propostas por Hoffmann (1925), Meisenheimeriinae foi aquela onde o autor incluiu o maior número de gêneros e espécies. Nesta, Hoffmann (1925) agrupou: *Meisenheimeria* (= *Laevicaulis*), *Pleuroprocta* (= *Pseudoveronicella*) e *F. seychelensis* (incluídos no clado C na Fig. 8). Contudo, além destes, Hoffmann (1925) também incluiu nesta subfamília diversas espécies encontradas na América Central e do Sul (atualmente incluídas nos gêneros *Diplosolenodes*, *Veronicella*, *Latipes*, *Leidyula* e *Potamojanuarius*), além de *Valiguna bleekeri*. Na subfamília Vaginulinae Hoffmann (1925) incluiu apenas *Phyllocaulis*, além de *Vaginula taunaisii* (= *Vaginulus taunaisii*) e *Vaginula limayana* (= *Heterovaginina limayana*). *Phyllocaulis* e *Vaginulus* ficaram agrupados em um mesmo clado na análise morfológica aqui realizada (Fig. 8), por ambos possuírem uma espata. Tal observação corrobora os resultados de Gomes *et al.* (2007), obtidos a partir da análise de marcadores moleculares, que apontaram para a necessidade de reavaliação do gênero *Vaginulus*. *Vaginulus taunaisii*, uma das espécies utilizadas pelos autores como grupo externo, assumiu ora posição de grupo irmão de *P. tuberculatus*, ora posição de grupo irmão de *Phyllocaulis*. No cladograma resultante da análise morfológica realizada, *Vaginulus* apareceu como grupo irmão de *P. boraceiensis* e *P. variegatus*, embora, uma única homoplasia tenha sustentado tal relação. Apesar disto, as demais relações dentro de *Phyllocaulis* foram resolvidas por Gomes *et al.* (2007). Na subfamília Sarasinulinae Hoffmann (1925) agrupou as espécies atualmente incluídas nos gêneros *Sarasinula*, *Angustipes* e *Belocaulis*, além de *Latipes pterocaulis* e *Veronicella cubensis*. *Latipes*, *Simrothula* e *Diplosolenodes*, que segundo os resultados da análise morfológica aparecerem como próximas destes gêneros (Fig. 8), foram incluídos por Hoffmann (1925) em Meisenheimeriinae. Na subfamília Semperulinae, Hoffmann (1925) incluiu apenas as espécies de *Semperula*, as quais se mostraram monofiléticas no cladograma resultante e grupo irmão de *Valiguna*.

Ainda fazendo referência a questões sistemáticas, percebe-se a necessidade de reavaliação, para definição de sinapomorfias e/ou sinonimizadas dos seguintes gêneros (na maioria neotropicais): *Filicaulis*, *Sarasinula*, *Angustipes*, *Colosius*, *Heterovaginina*, *Montivaginulus*, *Novovaginula*, *Potamojanuarius* e *Vaginulus*. Alguns não possuem sinapomorfias que os sustentem e outros foram sustentados

por uma única homoplasia ou uma única espécie foi analisada. Nas descrições destes gêneros estão descritas características que são, na realidade, sinapomorfias de grupos maiores dentro de Veronicellidae. Embora resultados aqui apresentados indiquem que alguns gêneros de Veronicellidae, provavelmente, tratem-se de sinônimos e que subfamílias, possivelmente, venham a ser propostas, nenhuma modificação na classificação e/ou sinonimização é proposta neste momento. Para que sinonimizações entre os gêneros sejam feitas é necessária à análise mais aprofundada de cada gênero, considerando todas as espécies, bem como a análise dos tipos. Para a correta definição de subfamílias é necessária uma melhor resolução, especialmente dentro dos clados C e H.

Novos caracteres, especialmente caracteres moleculares, que foram utilizados com bons resultados para resolver as relações dentro do gênero *Phyllocaulis* (Gomes *et al.*, 2007), serão de grande auxílio para a resolução das relações aqui não estabelecidas e corroboração ou não das hipóteses levantadas. Cortes histológicos, rádula e mandíbula, bem como uma mais profunda exploração do sistema nervoso e circulatório, certamente, também contribuirão para ajudar a elucidar as relações dentro de Veronicellidae.

A filogenia resultante quando associada aos padrões de distribuição das espécies de Veronicellidae indicam que os veronicelídeos atuais provavelmente compartilham um ancestral gonduânico. Os gêneros da África (incluindo Madagascar) e Ásia tropical formaram um grupo monofilético (nó C), cada área compartilhando grupos bem distintos de espécies, com poucos constituintes compartilhados. Este grupo monofilético (nó C), por sua vez, mostrou-se um grupo irmão do clado que reuniu todos os gêneros neotropicais (nó D) (ocorrentes na América Central e do Sul). A hipótese dos veronicelídeos serem um grupo de origem gonduânica foi também levantada por Bruggen (1986) com base na análise da distribuição do grupo. Após a divisão da Pangea, dois continentes maiores formaram-se: Laurásia, ao norte e a Gonduana, ao sul. Neste último estavam conectados a América do Sul, África, Índia e, mais ao sul, a Austrália e a Antártica. Como consequência, segundo Karanth (2006), linhagem gonduânicas atuais estão distribuídas predominantemente no sul da América do Sul, África-Madagascar e Austrália. O fato de não serem encontrados veronicelídeos nativos na Austrália possibilita inferir que talvez estes nunca tenham ocorrido naquela região. A presença de grupos com ancestralidade gonduânica na Ásia tropical (que não fez parte da Gonduana) tem sido explicada por várias hipóteses (Karanth, 2006). Duas, em especial, parecem mostrar maior correspondência com os padrões filogenéticos encontrados e os padrões atuais de distribuição dentro de Veronicellidae: ancestral do grupo poderia ter se dispersado para a Ásia tropical por meio da rota da Eurásia,

durante o Oligoceno ou mais tarde; ou, o ancestral das formas de origem gonduânica, hoje encontradas na Ásia tropical, poderia ter chegado a esta região via Índia peninsular. Esta hipótese, levantada a partir de resultados de estudos moleculares recentes mostra que, apesar de diversas extinções terem ocorrido na Índia, durante seu percurso até a conexão com a Ásia, muitas biotas sobreviveram e, após a conexão, dispersaram-se e especiaram-se na Ásia tropical. Segundo Bruggen (1986) teriam havido duas principais radiações dentro de Veronicellidae: uma abundante, na América do Sul (18 gêneros) e outra, menos marcante na região Afro-Asiática (5 gêneros), com uma radiação prolífica em Madagascar. Tais radiações, são também visualizadas no cladograma resultante da análise morfológica realizada, embora, deva-se destacar o baixo número de coletas efetuadas na Ásia tropical e África e o fato de, provavelmente, alguns gêneros neotropicais tratarem-se de sinônimos. Segundo Hoffmann (1925) e Thiele (1931), na região Australasiana, os veronicelídeos ocorreriam a leste, naturalmente até a linha de Wallace. Tal afirmação também possui correspondência com resultados obtidos, considerando que a região australiana mostrou-se caracterizada principalmente por espécies introduzidas, constituintes das faunas Africana, Oriental e Neotropical.

Verifica-se que a maior parte das espécies de Veronicellidae ocorre em áreas geográficas restritas, dentro de sua região biogeográfica. As maiores áreas de distribuição, ocupadas possivelmente por dispersão, são observadas para *Laevicaulis alte*, *Sarasinula plebeia* e *Veronicella cubensis*. *Laevicaulis alte* está amplamente distribuída na África (onde também são encontradas outras espécies do gênero), mas também na Ásia tropical e região Australiana, tendo sido mais recentemente registrada, também, para o sul dos Estados Unidos (Thomé *et al.*, 1997). *Sarasinula plebeia* está espalhada em toda a região Australiana, além da América do Sul e Central (Fig. 3) (Gomes & Thomé, 2004). *Veronicella cubensis*, com uma distribuição um pouco menos ampla se comparada as anteriores, tem cada vez mais expandido sua distribuição nas ilhas do oceano Pacífico (Gomes & Thomé, 2004; Robinson pers. comm.)

Analisando-se a distribuição dos gêneros dentro de cada um dos dois principais clados formados (C e D) verifica-se certa correlação com suas áreas de ocorrência. *Semperula* e *Valiguna* são encontradas principalmente na Índia e Ásia tropical (Fig. 2). Com relação à distribuição dos gêneros encontrados no clado G, verifica-se que o gênero *Diplosolenodes* é endêmico da América Central; *Latipes* e *Simrothula* são encontrados principalmente da região central da América do Sul até a América Central (especialmente algumas espécies de *Latipes*); *Sarasinula*, *Angustipes* e *Belocaulus* estão amplamente distribuídos na América Central e do

Sul. Em relação à distribuição dos gêneros do clado H verifica-se que *Leidyula* e *Veronicella* são gêneros com distribuição restrita a América Central, exceto *V. cubensis*; *Colosius* e *Montivaginulus* são encontrados na América do Sul a oeste da cordilheira dos Andes. *Colosius* é encontrado na Colômbia e Equador, além de ter dois registros para Haiti e República Dominicana; *Montivaginulus* possui distribuição restrita ao Peru. *Phyllocaulis*+*Vaginulus* são encontrados principalmente a leste da cordilheira, mais ao sul, embora uma espécie do gênero *Phyllocaulis* esteja restrita ao Chile. *Heterovaginina limayana* é endêmica do Peru, assim como *Novovaginula rosanae*; *Potamojanuarius* está registrado desde o centro até o norte do Brasil (Fig. 3).

O estudo aqui apresentado, feito com base em caracteres morfológicos, trata-se do primeiro a avaliar, com base na metodologia cladística, questões evolutivas dentro de Veronicellidae. Além disto, apresenta um resumo sobre o atual conhecimento da morfologia, anatomia e distribuição do grupo e aponta os gêneros cuja revisão é necessária.

Agradecimentos

Agradeço ao Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) pela bolsa de doutorado concedida durante a realização deste estudo; a todos os curadores de museus pelo empréstimo dos lotes e consecutivas renovações; a David Robinson pelas diversas discussões sobre veronicelídeos; a Juliane Picanço, Cíntia Simeão e Cristina Gomes pelo auxílio na edição das figuras em Photoshop; a Juliane Picanço, Wagner Carreiro, David Robinson e Peter Koomen pelas fotos dos exemplares vivos; a Guacira Gil pela leitura crítica do manuscrito.

Referências Bibliográficas

- Araújo HB. 1952.** Controle de lesmas. *Revista Agronômica* **16**: 363-366.
- Baker HB. 1925a.** Nomenclature of Veronicellidae (Vaginulidae). *The Nautilus* **39**: 13-18.
- Baker HB. 1925b.** North American Veronicellidae. *Proceedings of the Academy Natural of Sciences of Philadelphia* **77**: 157-184.
- Barker G M. 2001.** *The Biology of Terrestrial Molluscs*. New York: Cabi Publishing.

- Bruggen AC. 1981.** The African element among the terrestrial molluscs of the island of Madagascar. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* **84**: 115-129.
- Bruggen AC. 1986.** Aspects of the diversity of the land molluscs of the Afrotropical Region. *Revue de Zoologie Africaine* **100**: 29-45.
- Burch JB. 1962.** *The eastern land snails, how to know*. Dubuque: WM. C. Brown.
- Caballero R, Thomé JW, Andrews KL, Rueda A. 1991.** Babosas de Honduras (Soleolifera: Veronicellidae: biología, ecología, distribución, descripción, importancia económica y claves para su identificación. *CEIBA* **32**: 107-126.
- Coiffmann I. 1934.** Sul sistema nervosa della *Vaginula solea*. *Bollettino di Zoologia* **5**: 25-31.
- Coiffmann I. 1935.** Il sistema arterioso della *Vaginula solea*. *Bollettino di Zoologia* **6**: 117-119.
- Colosi G. 1922.** Contributo alla conoscenza anatomica e sistematica dei Vaginulidi Sud-Americani. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* **31**: 475-517.
- Dayrat B, Tillier A, Lecointre G, Tillier S. 2001.** New clades of Euthyneuran gastropods (Mollusca) from 28S rRNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **19**: 225-235.
- Dayrat B, Tillier S. 2002.** Evolutionary relationships of euthyneuran gastropods (Mollusca): a cladistic re-evaluation of morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society* **135**: 403-470.
- Degner E. 1934.** Westafrikanische Nacktschnecken I: Streptaxiden, Helicarioniden, Vaginuliden. *Zoologische Jahrbücher* **65**: 209–308.
- Emberton KC, Tillier S. 1995.** Clarification and evaluation of Tillier´s (1989) Stylommatophoran monograph. *Malacologia* **36**: 203-208.
- Forcart L. 1953.** The Veronicellidae of Africa (Mollusca, Pulmonata). *Annales du Musée du Congo Belge, Sciences Zoologiques* **23**: 1-110.
- Forcart L. 1963.** Slugs of South Africa. *Proceedings of the Malacological Society of London* **35**: 103-110.
- Forcart L. 1967.** Studies on the Veronicellidae, Aperidae and Urocyclidae (Mollusca) of southern Africa. *Annals of the Natal Museum* **18**: 505-70.
- Goloboff PA, Farris JS, Nixon K. 2000.** *TNT: tree analysis using new technology*. Program and documentation. Tucumán: published by authors.
- Gomes SR, Picanço JB, Mendes ILV, Thomé JW. 2006.** A new species of *Simrothula* (Gastropoda, Soleolifera) from Northern Brazil. *Zootaxa* **1329**: 59-68.
- Gomes SR, Silva FB, Mendes ILV, Thomé JW, Bonatto SL. 2007.** Molecular phylogeny of the land slugs of the genus *Phyllocaulis* (Mollusca; Soleolifera;

Veronicellidae) evaluated in light of morphological and geographical evidences: an endemic group from South America. *Molecular Phylogenetic and Evolution* (submetido).

Gomes SR, Thomé JW. 2004. Diversity and distribution of the Veronicellidae (Gastropoda: Soleolifera) in the Oriental and Australian biogeographical regions. *Memoirs of the Queensland Museum* **49**: 589-601.

Götting KJ. 1974. Malakozologie. Grundriss der Weichtierkunde. Stuttgart: Gustav Fisher.

Graeff-Teixeira C, Thomé JW, Pinto SCC, Camillo-Coura L, Lenzi HL. 1989. *Phyllocaulis variegatus* - an intermediate host of *Angiostrongylus costaricensis* in south Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* **84**: 65-8.

Graeff-Teixeira C, Pinto VM, Júnior EB, Agostini AA. 1994. Natural infection of *Phyllocaulis soleiformis* with larvae morphologically similar to L2 of *Angiostrongylus costaricensis*. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* **89**: 121.

Grande, 2004

Grande C, Templado J, Cercera JL, Zardoya R. 2004. Molecular phylogeny of Euthyneura (Mollusca: Gastropoda). *Molecular Biology and Evolution* **21**: 303-313.

Grimpe G, Hoffmann H. 1924. Diagnosen neuer Athoracophoriden (Gastropoda, Pulmonata). *Zoologische Anzeiger* **68**: 171-177.

Grimpe G, Hoffmann H. 1925a. Versuch einer Revision der indischen, indo- und polynesischen Vaginuliden (Gastrop. Pulm.). *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* **124**: 1-50.

Grimpe G, Hoffmann H. 1925b. Die Nacktschnecken von Neu-Caledonien, den Loyaty-Inseln und den Neuen-Hebriden. In: Sarasin F, Roux R, eds. *Nova Caledônia, Zoologie*. Berlin: C.W. Kreidel's, 339-476.

Hoffmann H. 1925. Die Vaginuliden. Ein Beitrag zur Kenntnis ihre Biologie, Anatomie, Systematik, geographischen Verbreitung und Phylogenie. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft* **61**: 1-374.

Hoffmann H. 1926. Papers from Dr. Th. Mortesen's Pacific Expedition 1914-16. XXXI. Die Nacktschnecken der Dänischen Expedition nach den Kei-Inseln. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening i København* **81**: 15-36.

Hyman LH. 1967. *Mollusca I: Aplacophora, Polyplacophora, Monoplacophora, Gastropoda, the coelomate Bilateria*. New York: McGraw.

Karanth KP. 2006. Out-of-India Gondwanan origin of some tropical Asian biota. *Current Science* **90**: 789-792.

- Laidlaw FF. 1940.** Notes on some specimens of the genus *Atopos* (Mollusca, Pulmonata) with microphotographs illustrating points in the anatomy of the genus. *Bulletin of the Raffles Museum*, Singapore **16**: 121-132.
- Leal-Zanchet AM, Thomé JW, Hauser J. 1990.** Microanatomia e histologia do sistema digestivo de *Phyllocaulis soleiformis* (Orbigny, 1835). III. Tubo digestivo. *Caatinga* **7**: 76-104.
- Leal-Zanchet AM, Thomé JW, Hauser J. 1991.** Microanatomia e histologia do sistema digestivo de *Phyllocaulis soleiformis* (Orbigny, 1835). II Bulbo bucal. *Acta Biologica Leopoldensia* **13**: 17-48.
- Lopes-Pitoni VL, Thomé JW. 1981.** Revisão do Gênero *Belocaulus* Hoffmann, 1925 (Mollusca, Veronicellidae). *Revista Brasileira de Biologia* **41**: 585-593.
- Maddison WP, Donoghue MJ, Maddison DR. 1984.** Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology* **33**: 83-103.
- Marcus E, Marcus E. 1965.** On two Ellobiidae from southern Brazil. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo* **287**: 425-453.
- Martins AMF. 1996a.** Relationships within the Ellobiidae. In: Taylor J. ed. *Origem and Evolutionary Radiation of the Mollusca*. New York: Oxford University Press, pp. 285-294.
- Martins AMF. 1996b.** Anatomy and systematics of the Western Atlantic Ellobiidae (Gastropoda: Pulmonata). *Malacologia* **37**: 163-332.
- Nixon KC. 1999.** *WinClada*. Version 1.0 (computer software and manual). Ithaca: distributed by the author.
- Panigrahi A, Raut SK. 1992.** Influence of temperature and food on the growth of the pestiferous slug *Laevicaulis alte* (Soleolifera: Veronicellidae). *Walkerana* **6**: 219-235.
- Pereira HF, Gonçalves LI. 1949.** Caramujos, caracóis e lesmas nocivos e meios de combate. *O Biológico* **15**: 65-73.
- Plate L. 1893.** Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. II. Die Oncidiiden. *Zoologischen Jahrbüchern, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* **7**: 93-234.
- Ponder WF, Lindberg DR. 1997.** Towards a phylogeny of gastropoda molluscs: An analysis using morphological characteres. *Zoological Journal of the Linnean Society* **119**: 83-265.
- Raut SK, Mandal RN. 1984.** Natural history of the garden slug *Laevicaulis alte*. *Journal of Bengal Natural History Society* **3**: 104-105.
- Santos E. 1959.** Como combater as lesmas e caracóis nocivos. *Boletim do Campo* **15**: 3-5.

- Semper C. 1885.** Landmollusken. In: *Reisen im Archipel der Philippinen*. Wiesbaden: C.W. Kreidel's, pp. 291-327.
- Silva MGO, Thomé JW. 1995.** Microanatomia da vesícula seminal, complexo de fertilização e glândula acessória de *Belocaulus angustipes* (Heynemann, 1885) (Gastropoda; Veronicellidae; Soleolifera). *Biociências* **3**: 95-112.
- Simroth H. 1889.** Ueber einige *Vaginula*-Arten. (Vorläufige Mitteilung). *Zoologischer Anzeiger* **12**: 551-556.
- Simroth H. 1891.** Ueber einige *Vaginula*-Arten. *Zoologischen Jahrbüchern* **5**: 861-906.
- Simroth H. 1897.** Nacktschnecken aus dem Malayischen Archipel. *Abhandlungen Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* **24**: 137-144.
- Simroth H. 1909.** Über den Ursprung des Liebespfeiles. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*: 239-251.
- Simroth HA. 1914.** Beitrag zur Kenntniss der Nacktschnecken Columbiens. Zugleich eine Uebersicht ueber die neotropische Nacktschnecken-Fauna ueberhaupt. *Memóires de la Société neuchâteloise dex Sciences naturelles* **5**: 270-341.
- Solem A. 1978.** Classification of the Land Mollusca. In: Fretter V, Peake J. eds. *Pulmonates, Systematics, Evolution and Ecology*. London: Academic Press, pp. 49-97.
- Thiele J. 1931.** *Handbuch der systematischen Weichtierkunde*. Jena: Gustav Fischer.
- Thomé JW. 1969a.** Redescrção dos tipos de Veronicellidae (Mollusca, Gastropoda) Neotropicais. I. Espécies depositadas no "Zoologisches Museum" de Kiel, Alemanha. *Iheringia* **37**: 101-111.
- Thomé JW. 1969b.** Erneute Beschreibung neotropischer Veronicellidae-Typen (Mollusca, Gastropoda). II. Arten aus der Sammlung des Senckenberg-Museums in Frankfurt a. M.
- Thomé JW. 1970a.** Redescrção dos tipos de Veronicellidae (Mollusca, gastropoda) Neotropicais: III. Espécies depositadas no "II. Zoologisches Institut und Museum der Universität" de Göttingen, Alemanha. *Iheringia* **38**: 73-88.
- Thomé JW. 1970b.** Redescrção dos tipos de Veronicellidae (Mollusca, gastropoda) Neotropicais: V. Espécies depositadas no "Museo ed Intituto di Zoologia Sistemática della Università, de Turin, Itália. *Iheringia* **39**: 19-31.
- thomé JW. 1971.** Redescrção dos tipos de Veronicellidae (Mollusca, Gastropoda) Neotropicais: VII. Espécies depositadas no "Muséum National d' Histoire Naturelle", Paris, França. *Iheringia* **40**: 27-52.
- Thomé JW. 1972.** Redescrção dos tipos de Veronicellidae (Mollusca, Gastropoda) Neotropicais. VII. Espécies depositadas no "Institut für Spezielle Zoologie und

Zoologisches Museum"de Berlim, Alemanha Oriental. *Arquivos de Zoologia* **21**: 235-281.

Thomé JW. 1975. Os gêneros da família Veronicellidae nas Américas (Mollusca; Gastropoda). *Iheringia* **48**: 3-56.

Thomé JW. 1976. Revisão do gênero *Phyllocaulis* (Colosi, 1922) (Mollusca, Veronicellidae). *Iheringia* **49**: 67-90.

Thomé JW. 1993. Estado atual da sistemática dos Veronicellidae (Mollusca; Gastropoda) americanos, com comentários sobre sua importância econômica, ambiental e na saúde. *Biociências* **1**: 61-75.

Thomé JW, Gomes SR. 1999a. Nova espécie de *Latipes* Colosi, 1922 para o Peru (Mollusca, Gastropoda, Veronicellidae). *Biociências* **7**: 179-187,

Thomé JW, Gomes SR. 1999b. Uma nova espécie do gênero *Novovaginula* Thiele, 1931 para o Peru (Mollusca, Gastropoda, Veronicellidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS* **12**: 163-178.

Thomé JW, Gomes SR, Silva RS. 2001. Illustrierte und kommentierte Liste der Veronicellidae von Peru (Mollusca: Gastropoda). *Archiv für Molluskenkunde* **129**: 69-75.

Thomé JW, Gomes SR, Picanço JB. 2006. *Os caracóis e as lesmas dos nossos bosques e jardins*. Porto Alegre: Useb.

Thomé JW, Gomes SR., Silva RS. 2002. Redescription of the genus and species *Heterovaginina limayana* (Lesson, 1830) (Gastropoda: Soleolifera: Veronicellidae). *Nautilus* **116**: 79-88.

Thomé JW, Lopes-Pitoni VL. 1973. Aulas práticas de Zoologia. I. Dissecção de um molusco gastrópode desprovido de concha. *Iheringia* **3**: 34-45.

Thomé JW, Santos PH, Pedott DL. 1997. Annotated list of Veronicellidae from the collections of Academy of Natural Sciences of Philadelphia and National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C., U.S.A. (Mollusca: Gastropoda: Soleolifera). *Proceedings of the Biological Society of Washington* **110**: 520-536.

Tillier S. 1984a. Relationship of gymnomorph gastropods (Mollusca: Gastropoda). *Zoological Journal of the Linnean Society* **82**: 345-362.

Tillier S. 1984b. A new mountain *Platevindex* from Philippine Islands (Pulmonata: Onchidiidae). *Journal of Molluscan Studies* **12A**: 198-202

Visser MH. 1988. The significance of terminal duct structures and the role of neoteny in the evolution of the reproductive system of Pulmonata. *Zoologica Scripta* **17**: 239-252.

Watrous LE, Wheeler QD. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Systematic Zoology* **30**: 1-11.

Winnepenninckx B, Steiner G, Backeljau T, Wachter R. 1998. Details of Gastropoda Phylogeny inferred from 18S rRNA Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **9**: 55-63.

Yoon SH, Kim W. 2000. Phylogeny of some gastropod mollusks derived from 18S rDNA sequences with emphasis on the Euthyneura. *The Nautilus* **114**: 84-92.

Tabela I. Lista dos gêneros e espécies de Veronicellidae analisadas, bem como das instituições de procedência do material. As espécies-tipos estão indicadas com *. Os espécimes utilizados como grupos externos, não listados na tabela, foram procedentes do AM, FMNH e NMB.

Gênero	Espécie	Museu
<i>Filicaulis</i> Simroth, 1913	<i>F. seychellensis</i> (Fischer, 1871)*	MCP
<i>Laevicaulis</i> Simroth, 1913	<i>L. alte</i> (Férussac, 1821)	FMNH, FZB
	<i>L. natalensis</i> (Kraus, 1848)	RMCA
	<i>L. stuhlmanni</i> (Simroth, 1895)	RMCA
<i>Pseudoveronicella</i> Germain, 1908	<i>P. (V.) conradti</i> (Simroth, 1913)	NMB
	<i>P. (P.) ghesquierei</i> Forcart, 1953	RMCA
	<i>P. (P.) liberiana</i> (Gould, 1850)*	RMCA
<i>Semperula</i> Grimpe & Hoffmann, 1924	<i>S. maculata</i> (Templeton, 1858)	FMNH
	<i>S. thailandensis</i> Thomé <i>et al.</i> , 1994	FZB
	<i>S. wallacei</i> (Issel, 1874)*	FMNH, ZMC
<i>Valiguna</i> Grimpe & Hoffmann, 1925	<i>V. flava</i> (Heynemann, 1885)*	BOR/MOL
	<i>V. siamensis</i> (Martens, 1867)	ZMIZ, SMNH
<i>Angustipes</i> Colosi, 1922	<i>A. difficilis</i> (Colosi, 1921)*	IML
<i>Belocaulus</i> Hoffmann, 1925	<i>B. angustipes</i> (Hynemann, 1885) *	MCP
<i>Colosius</i> Thomé, 1975	<i>C. lugubris</i> (Colosi, 1921)*	MCP
	<i>C. pulchrus</i> (Colosi, 1921)	MCP, ZMC
<i>Diplosolenodes</i> Thomé, 1975	<i>D. bielenbergi</i> (Semper, 1885)*	MCP, ZMB
	<i>D. occidentalis</i> (Guilging, 1825)	MCP, ZMC
<i>Heterovaginina</i> Kraus, 1953	<i>H. limayana</i> (Lesson, 1830)*	MUSM, MCP
<i>Latipes</i> Colosi, 1922	<i>L. longicaulis</i> (Simroth, 1914)	FZB
	<i>L. pterocaulis</i> (Simroth, 1914)*	ZMB
<i>Leidyula</i> Baker, 1925a	<i>L. floridana</i> (Leidy, 1851)	MCP, FZB
	<i>L. moreleti</i> (Fischer, 1871)*	MCP, FZB
	<i>L. portoricensis</i> (Semper, 1885)	ANSP
<i>Montivaginulus</i> Thomé, 1975	<i>M. coriaceus</i> (Kraus, 1954)*	MUSM
	<i>Montivaginulus</i> sp.	IML, MUSM
<i>Novovaginula</i> Thiele, 1931	<i>N. rosanae</i> Thomé & Gomes, 1999	MUSM, MCP
<i>Phyllocaulis</i> Colosi, 1922	<i>P. boraceiensis</i> Thomé, 1972	FZB, MCP
	<i>P. gayi</i> (Fischer, 1871)	FZB, MCP
	<i>P. renschi</i> Thomé, 1965	MCP
	<i>P. soleiformis</i> (Orbigny, 1835)*	FZB, IML, MCP
	<i>P. tuberculosus</i> (Martens, 1868)	MCP, FZB
	<i>P. variegatus</i> (Semper, 1885)	MCP, FZB
<i>Potamojanuarius</i> Thomé, 1975	<i>P. fuscus</i> (Heynemann, 1885)	MCP, FZB
<i>Sarasinula</i> Grimpe & Hoffmann, 1924	<i>S. linguaeformis</i> (Semper, 1885)	MCP, FZB
	<i>S. plebeia</i> (Fischer, 1868)*	AM, MCP, FZB
<i>Simrothula</i> Thomé, 1975	<i>S. paraensis</i> Gomes <i>et al.</i> , 2006	MPEG, BMNH
	<i>S. prismatica</i> (Simroth, 1914)	MCP
<i>Vaginulus</i> Férussac, 1822	<i>V. taunaisii</i> Férussac, 1821*	MCP, FZB
<i>Veronicella</i> Blainville, 1817	<i>V. cubensis</i> (Pfeiffer 1840)	MCP
	<i>V. sloanei</i> (Cuvier, 1817) *	MCP

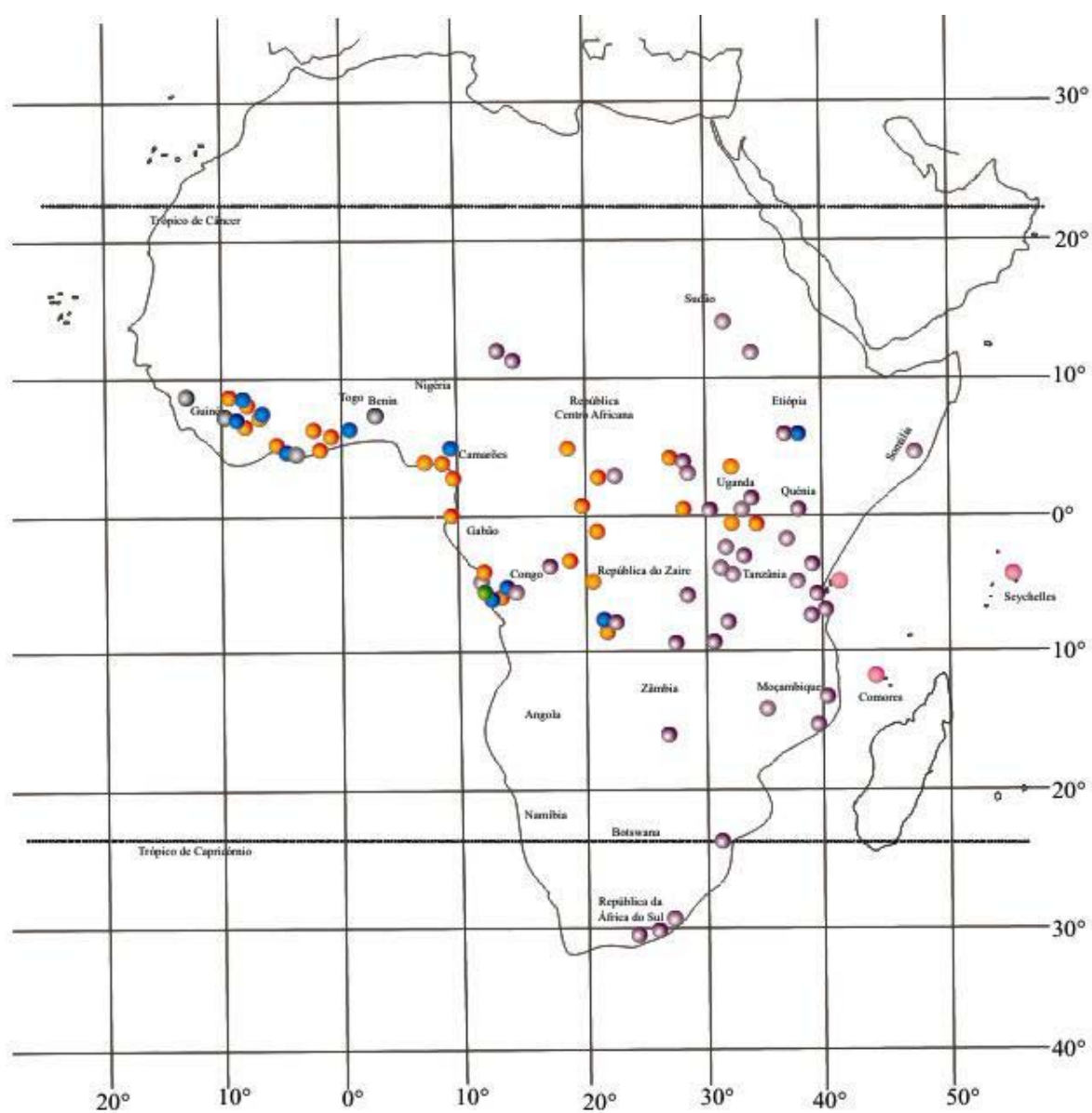


Figura 1. Distribuição dos gêneros e subgêneros de Veronicellidae na região Etiópica, segundo Forcart (1953): *Pseudoveronicella* (*Pseudoveronicella*) (●), *Pseudoveronicella* (*Hoffmannia*) (●), *Pseudoveronicella* (*Congoveronicella*) (●), *Pseudoveronicella* (*Vaginina*) (●), *Laevicaulis* (●) e *Filicaulis* (*Flagellicaulis*) (●).

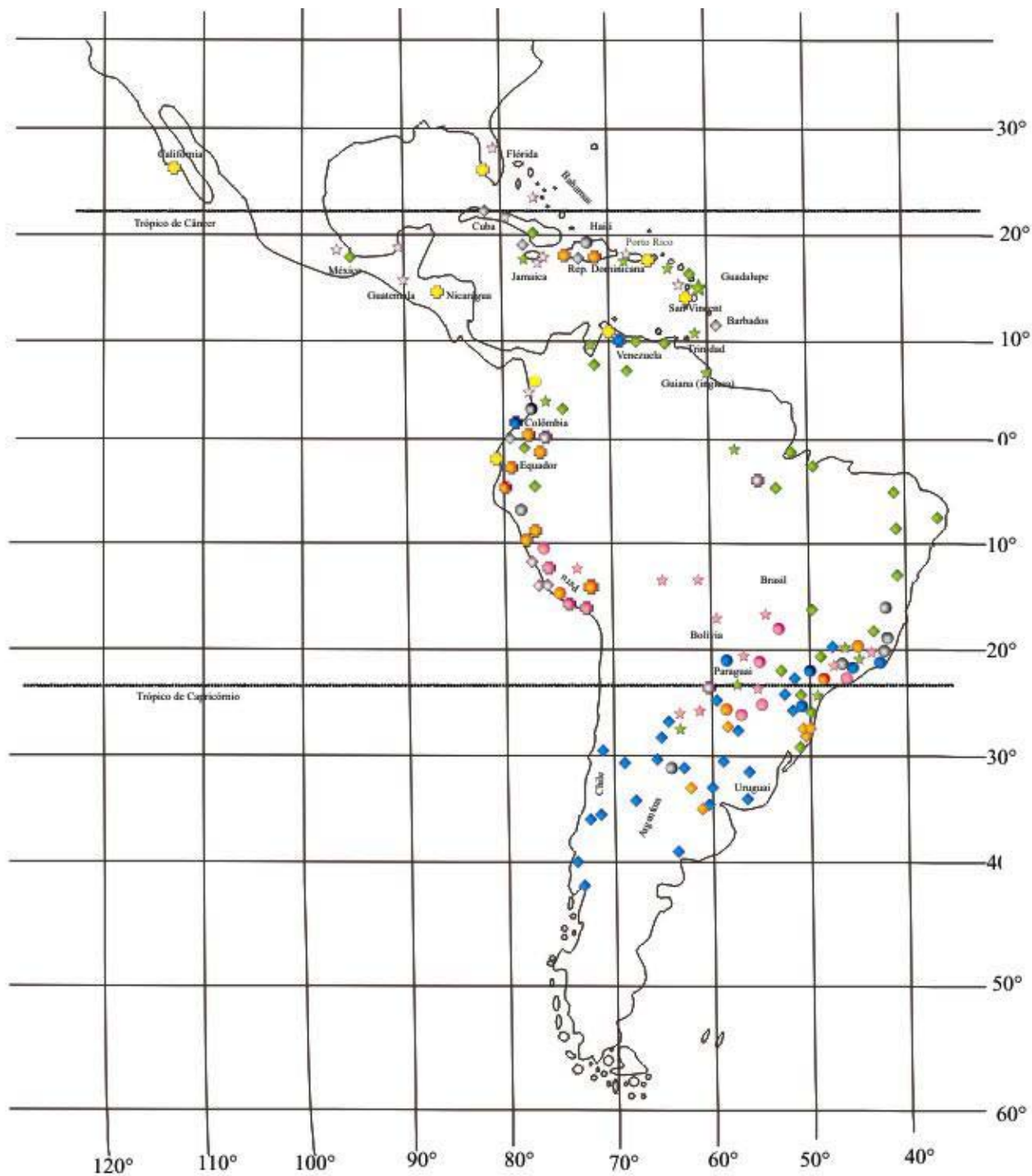


Figura 3. Distribuição dos gêneros de Veronicellidae na região Neotropical, segundo Thomé (1975b): *Angustipes* (★), *Belocaulus* (◆), *Colosius* (●), *Diplosolenodes* (●), *Forcartulus* (●), *Heterovaginina* (◆), *Latipes* (★), *Leidyula* (☆), *Microveronicella* (●), *Montivaginulus* (●), *Novovaginula* (●), *Potamojanuarius* (●), *Phyllocaulis* (◆), *Sarasinula* (◆), *Simrothula* (●), *Vaginulus* (●), *Veronicella* (◆) e *Zilchulus* (●).

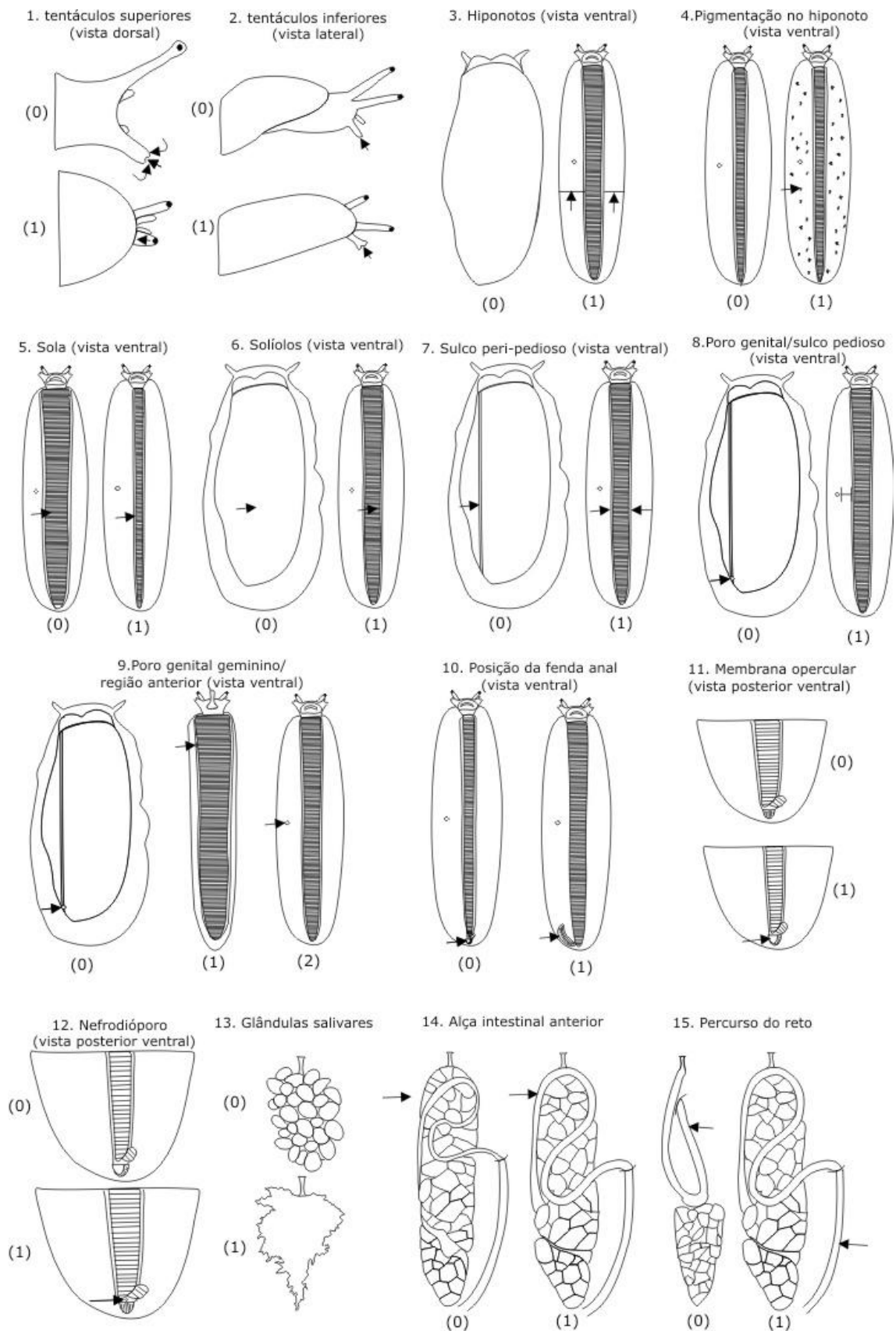


Fig. 4. Representação esquemática de caracteres externos (1-12) e internos relacionados ao sistema digestivo (14-15), e respectivos estados (entre parênteses), levantados a partir da análise morfológica de 41 espécies de Veronicellidae. Setas são algumas vezes utilizadas para evidenciar o estado do caráter.

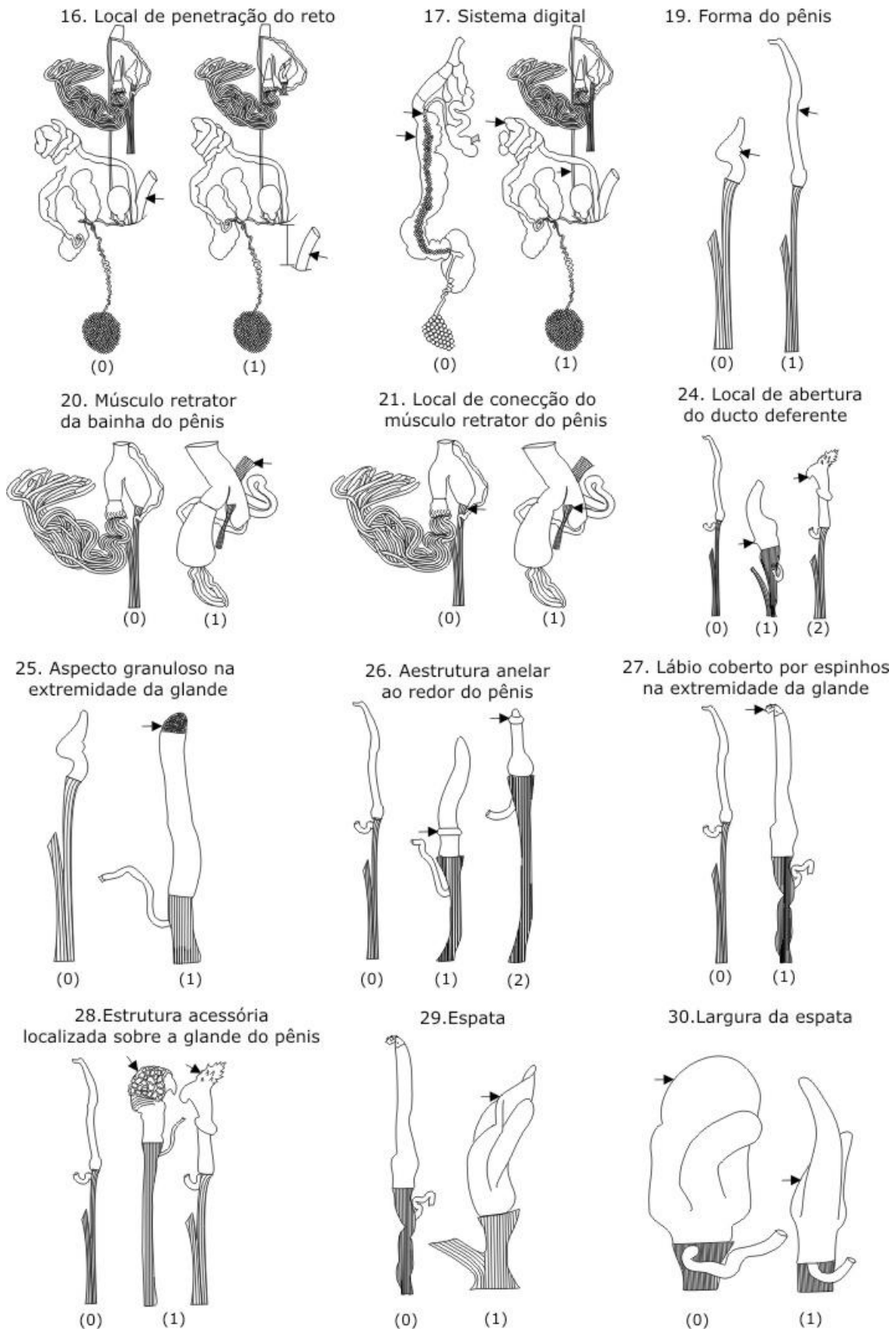


Fig. 5. Representação esquemática de caracteres internos relacionados ao sistema reprodutor (16-30), e respectivos estados (entre parênteses), levantados a partir da análise morfológica de 41 espécies de Veronicellidae. Setas são algumas vezes utilizadas para evidenciar o estado do caráter.

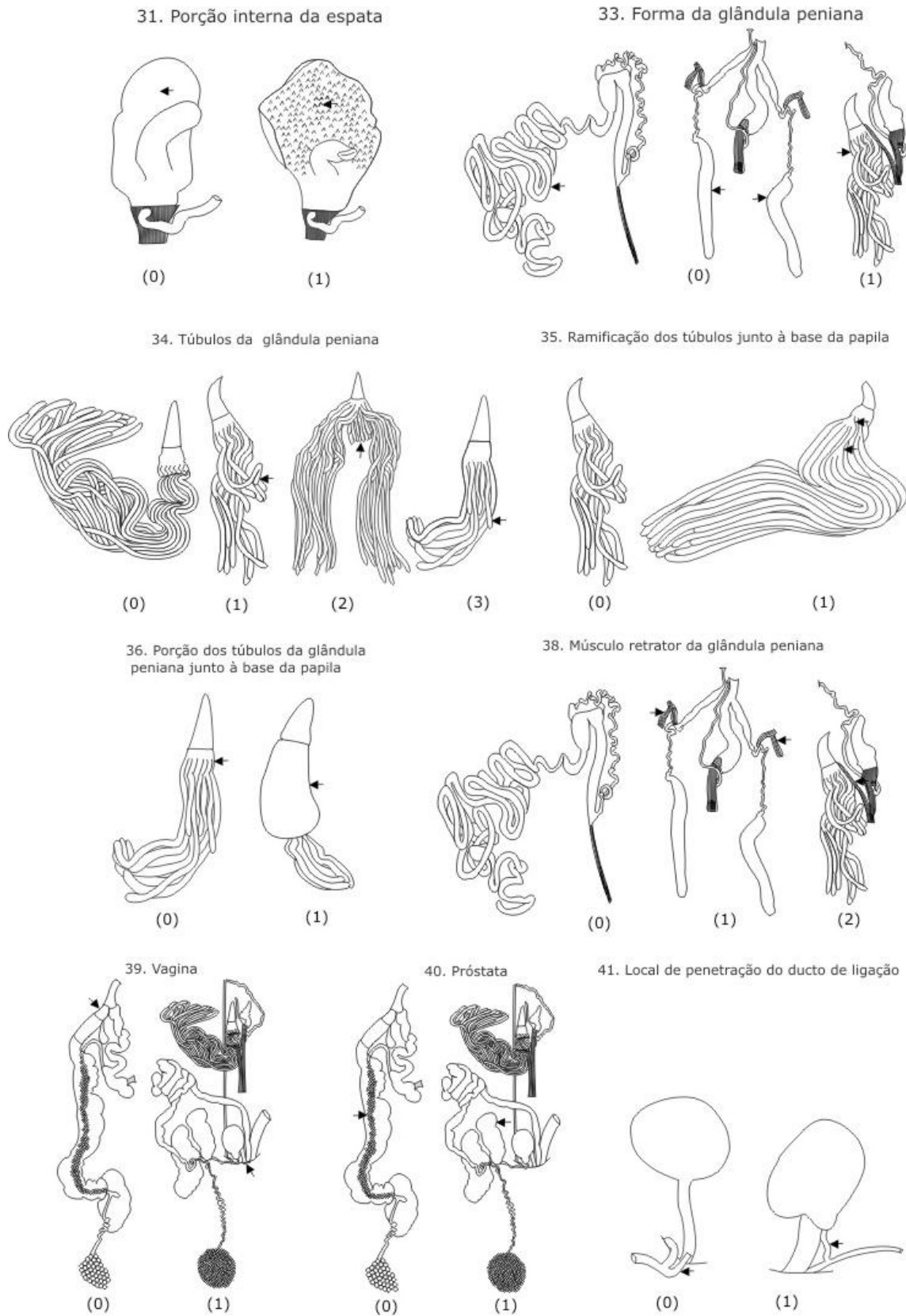


Fig. 6. Representação esquemática de caracteres internos relacionados ao sistema reprodutor (31, 33-36, 38-41) e respectivos estados (entre parênteses), levantados a partir da análise morfológica de 41 espécies de Veronicellidae. Setas são algumas vezes utilizadas para evidenciar o estado do caráter.

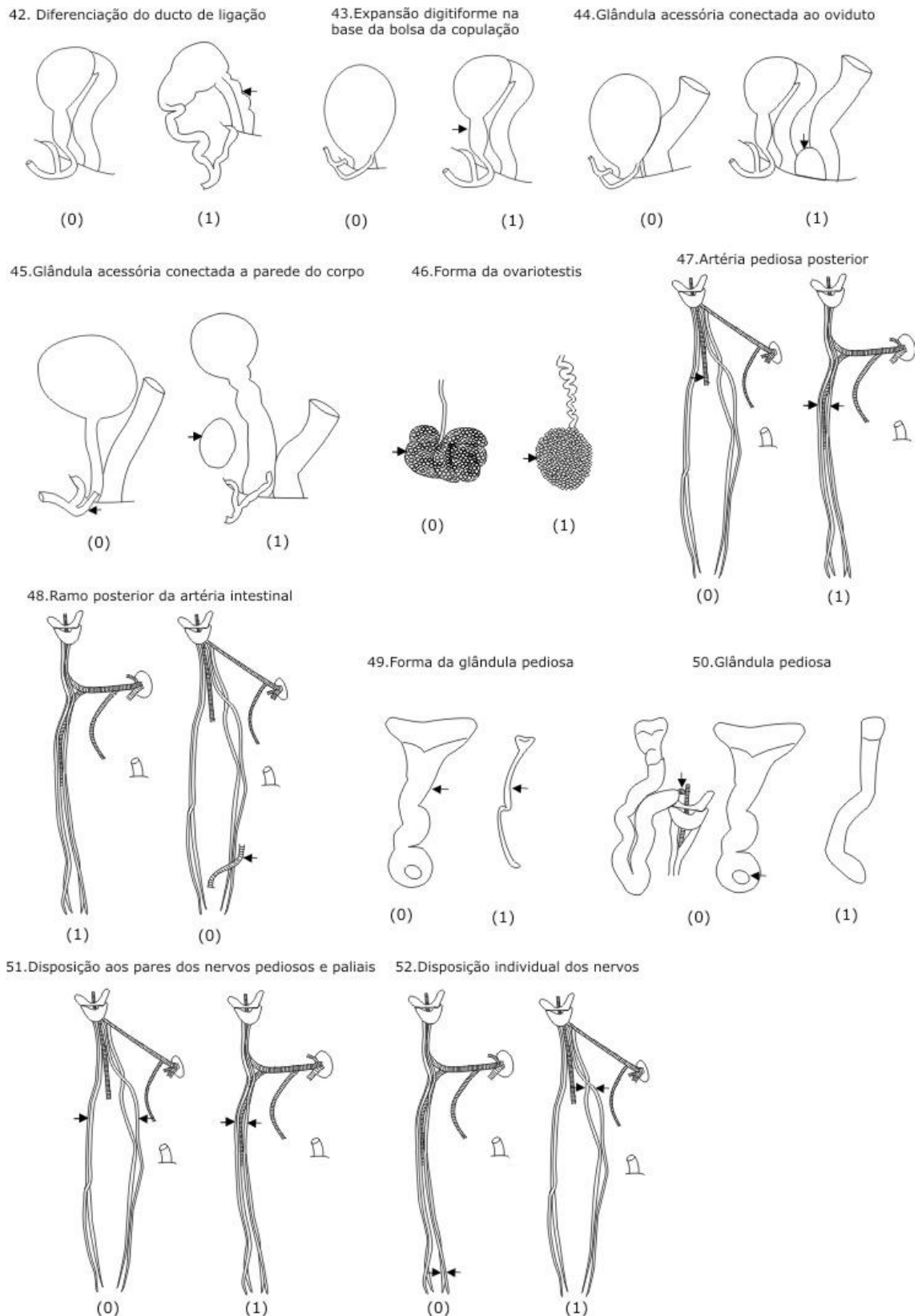


Fig. 7. Representação esquemática de caracteres internos relacionados ao sistema reprodutor (42-46), arterial (46-48), glândula pediosa (49-50) e sistema nervoso (51-52) e respectivos estados (entre parênteses), levantados a partir da análise morfológica de 41 espécies de Veronicellidae. Setas são algumas vezes utilizadas para evidenciar o estado do caráter.

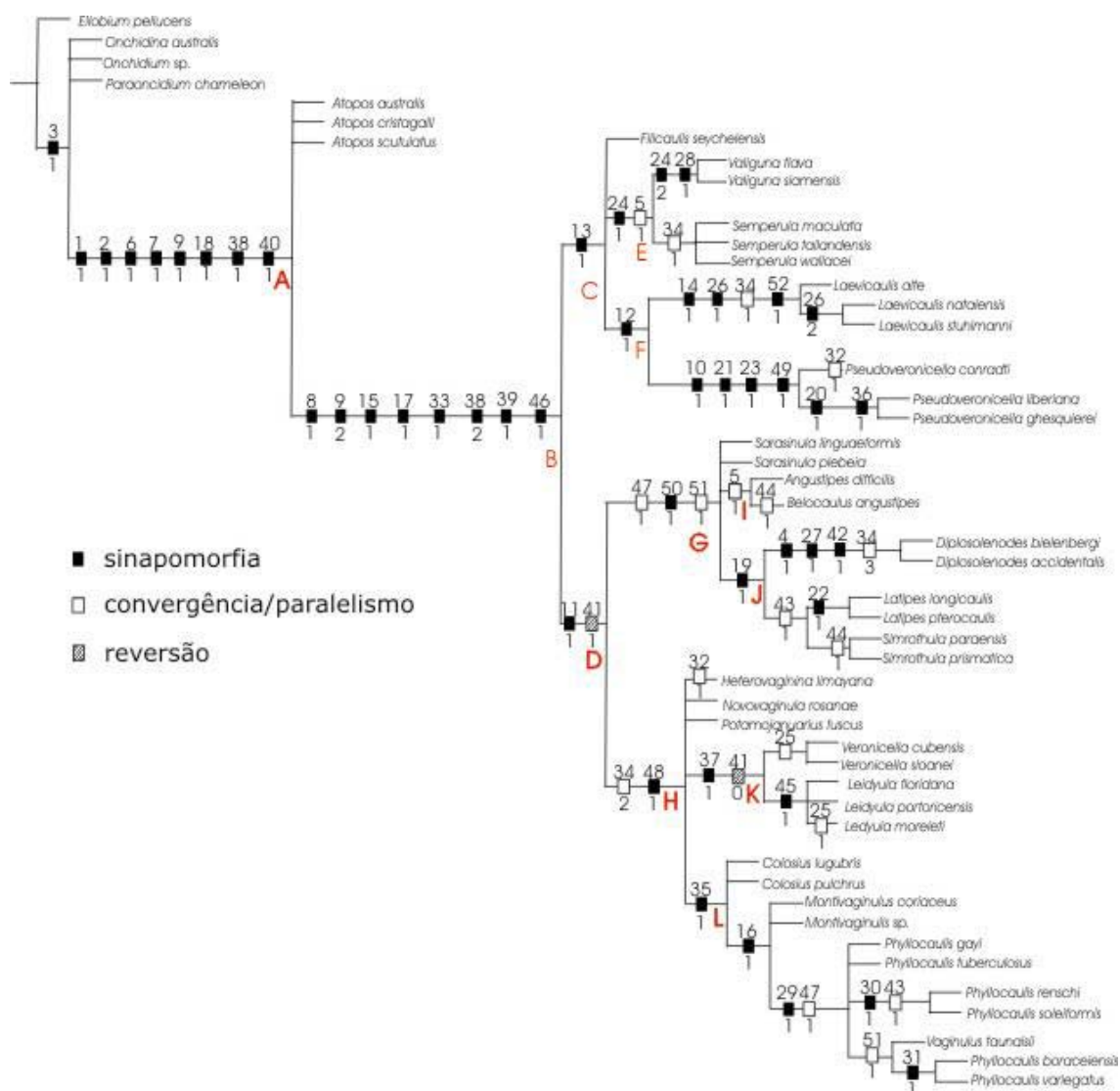


Figura 8. Árvore filogenética obtida no estudo da amostragem de Veronicellidae, com espécies de Rathousiidae e Onchidiidae como grupos-externos. Passos: 68; IC: 85%; IR: 96%. O número superior corresponde ao caráter e o inferior ao estado.

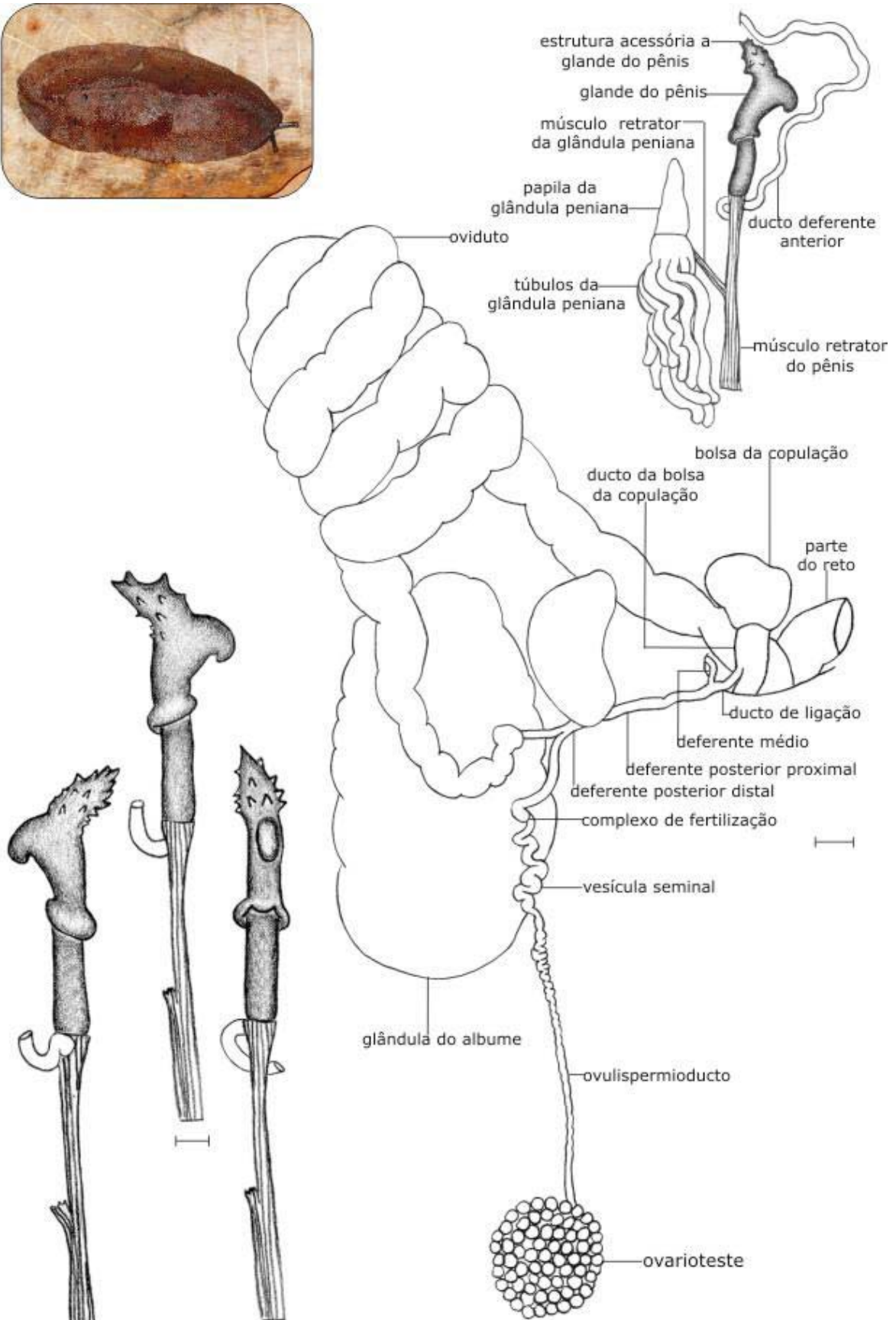


Figura 9. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Valiguna flava* (Heynemann, 1885) procedente de Sabah (Malásia). Escala: 1mm. Foto: Peter Koomen.

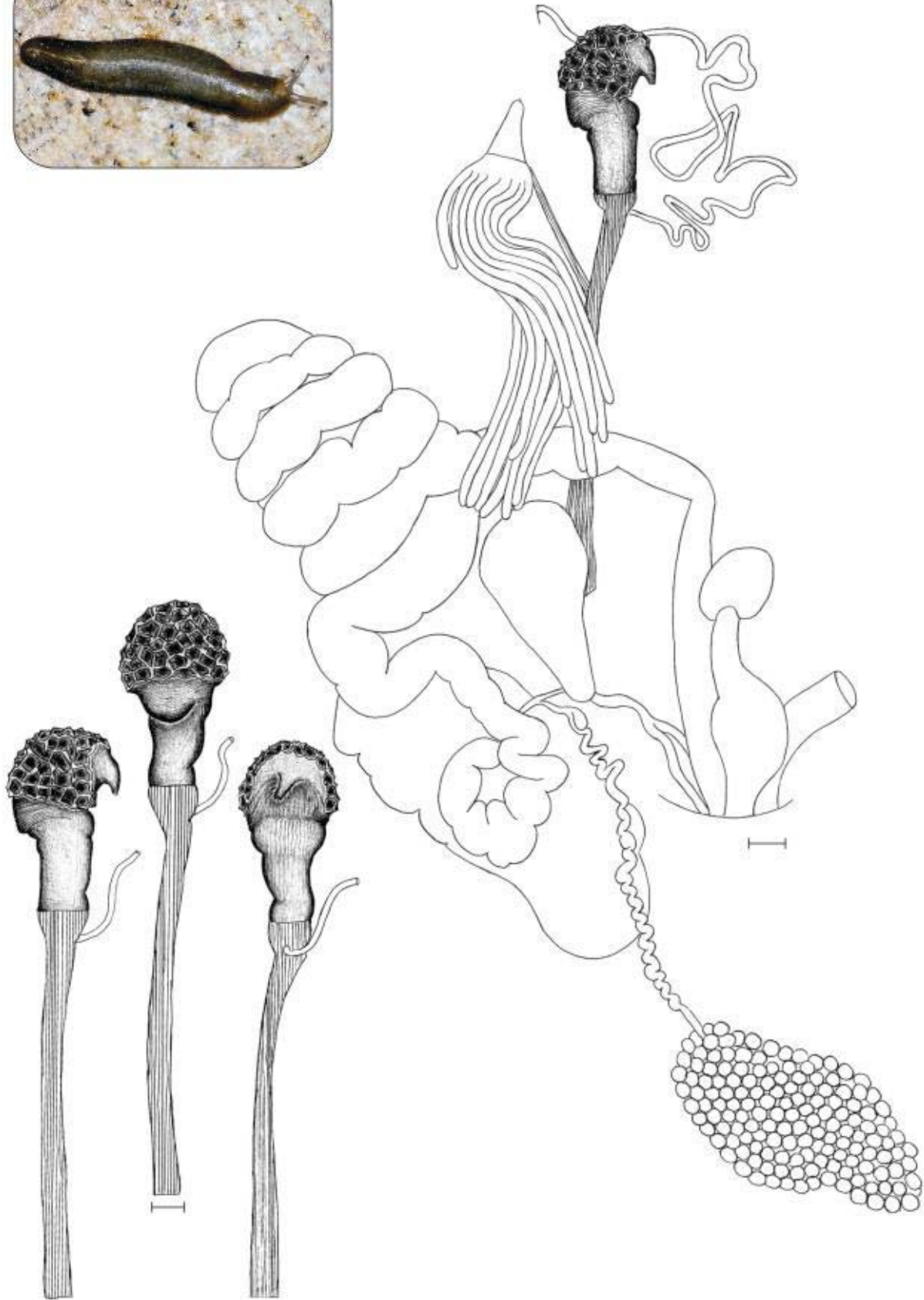


Figura 10. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Valiguna siamensis* (Martens, 1867) procedente de Liuku (Yunnan, China) (escala: 1mm). Foto: Willie Tang (espécime procedente de Guangzhou, Guangdong, China).



Figura 11. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Semperula maculata* (Templeton, 1858) procedente de Kuala Lumpur (Malásia). Escala: 1mm.

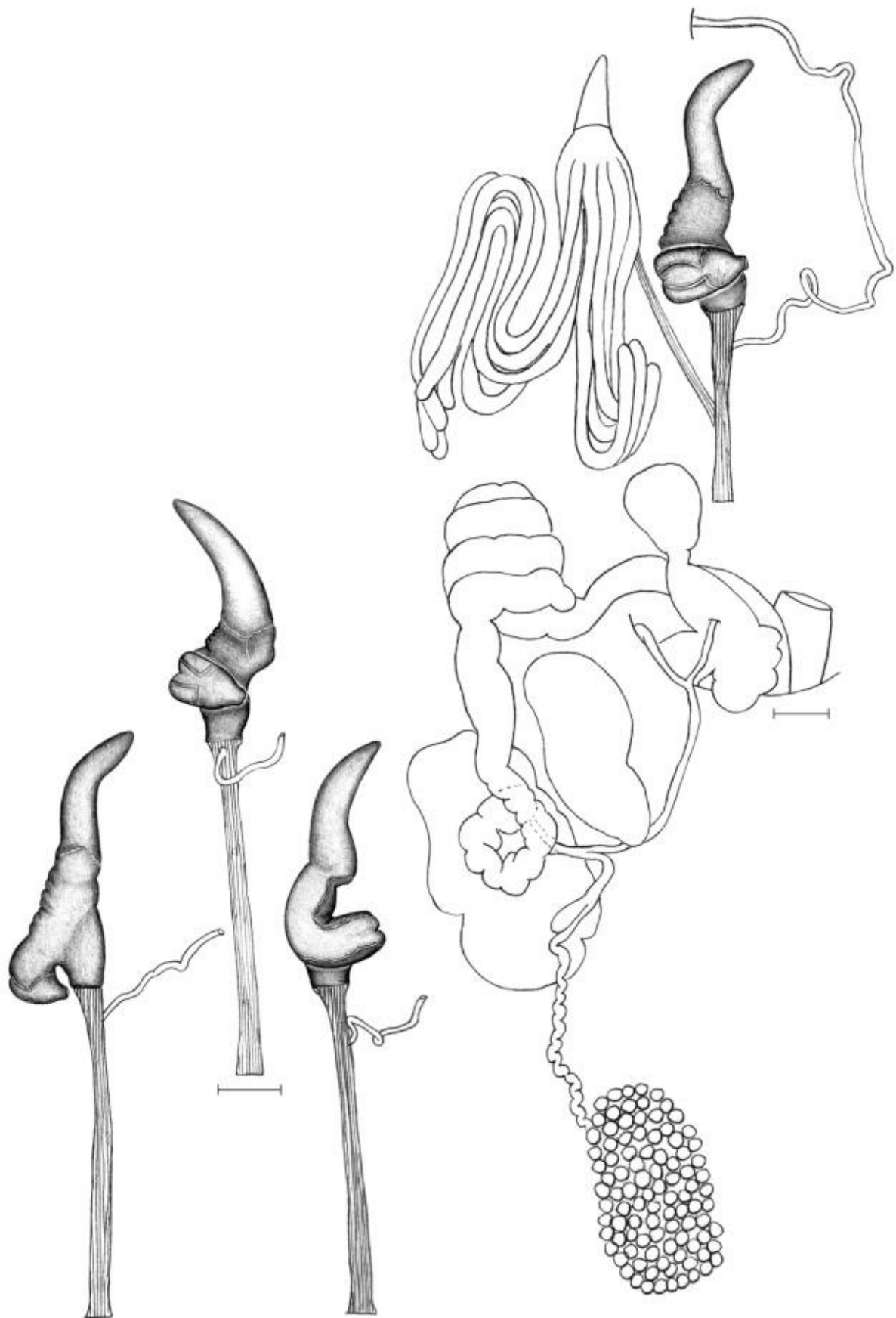


Figura 12. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Semperula thailandensis* Thomé et al., 1994 procedente de Nakhon Pathom (Tailândia). Escala: 1mm.

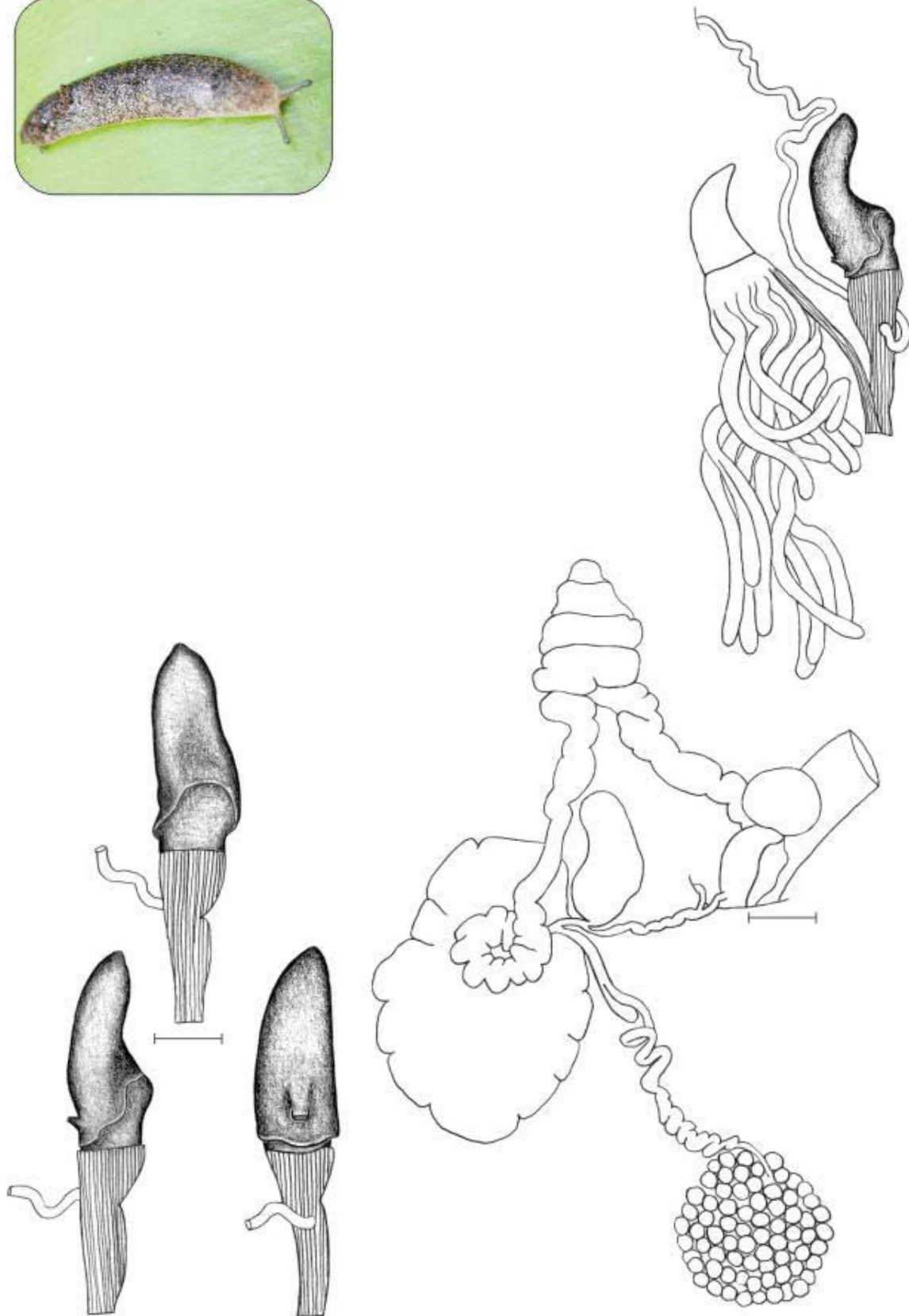


Figura 13. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Semperula wallacei* (Issel, 1874) procedente de Espiritu Santo (Vanuatu) (escala: 1mm). Foto: David Robinson (espécime procedente de Savai'i, Samoa).

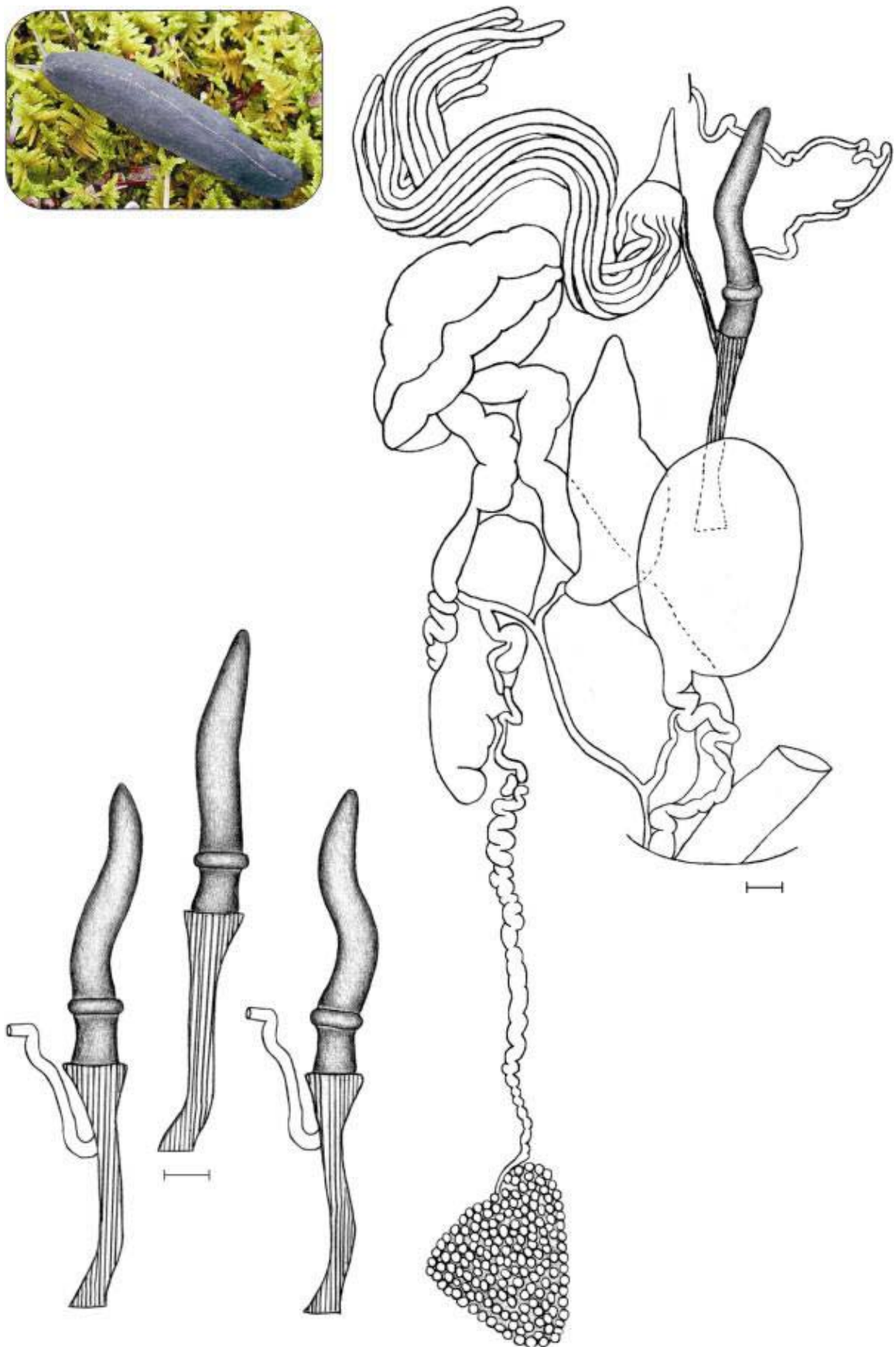


Figura 14. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Laevicaulis alte* (Férussac, 1821) procedente de Manila (Filipinas). Escala: 1mm. Foto: David Robinson (espécime procedente de "Big Island Hawaii", Havái, E.U.A).

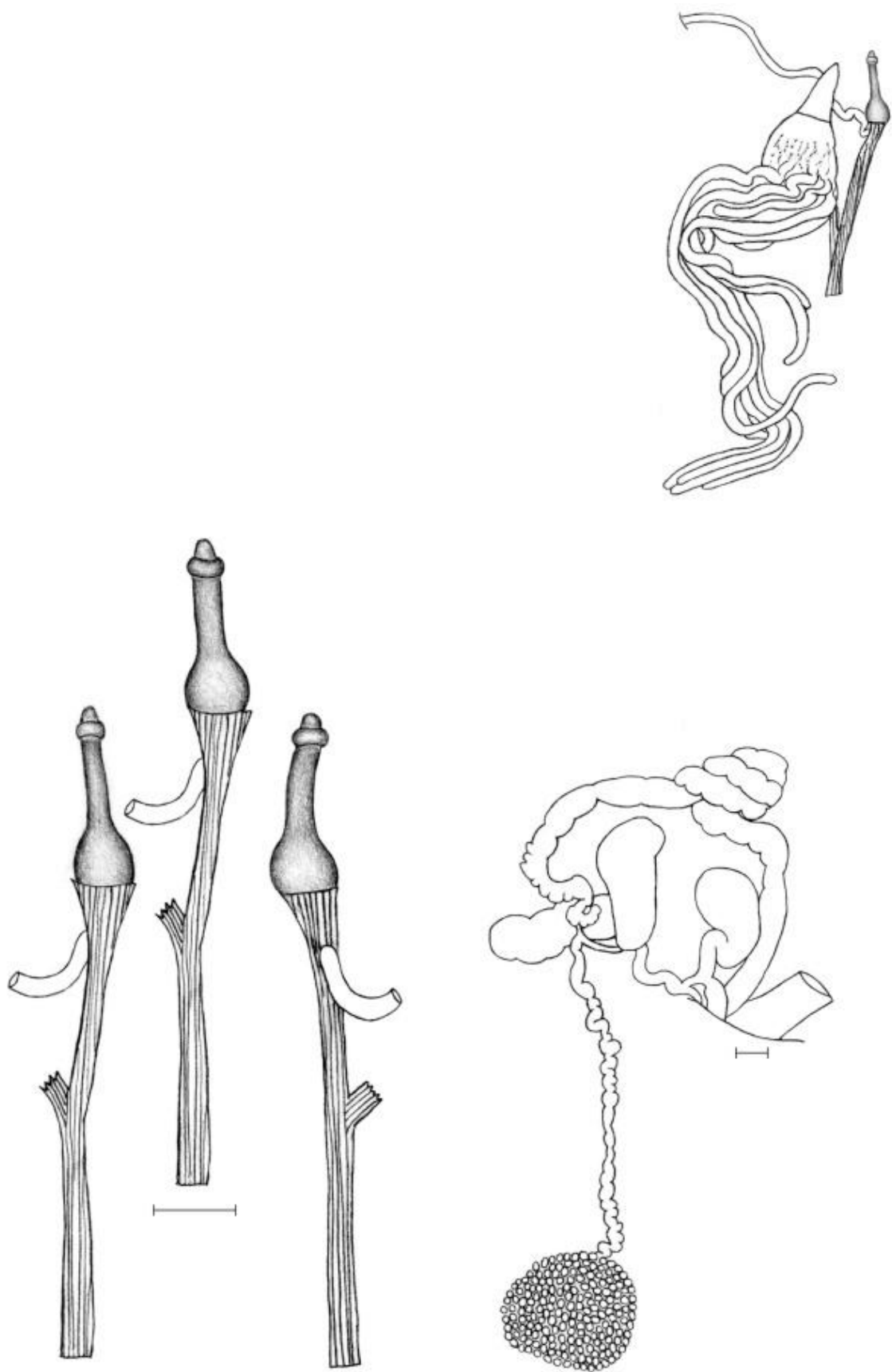


Figura 15. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Laevicaulis natalensis* (Kraus, 1858) procedente de Niongo (Elisabethville, Lualaba, República Democrática do Congo). Escala: 1mm.

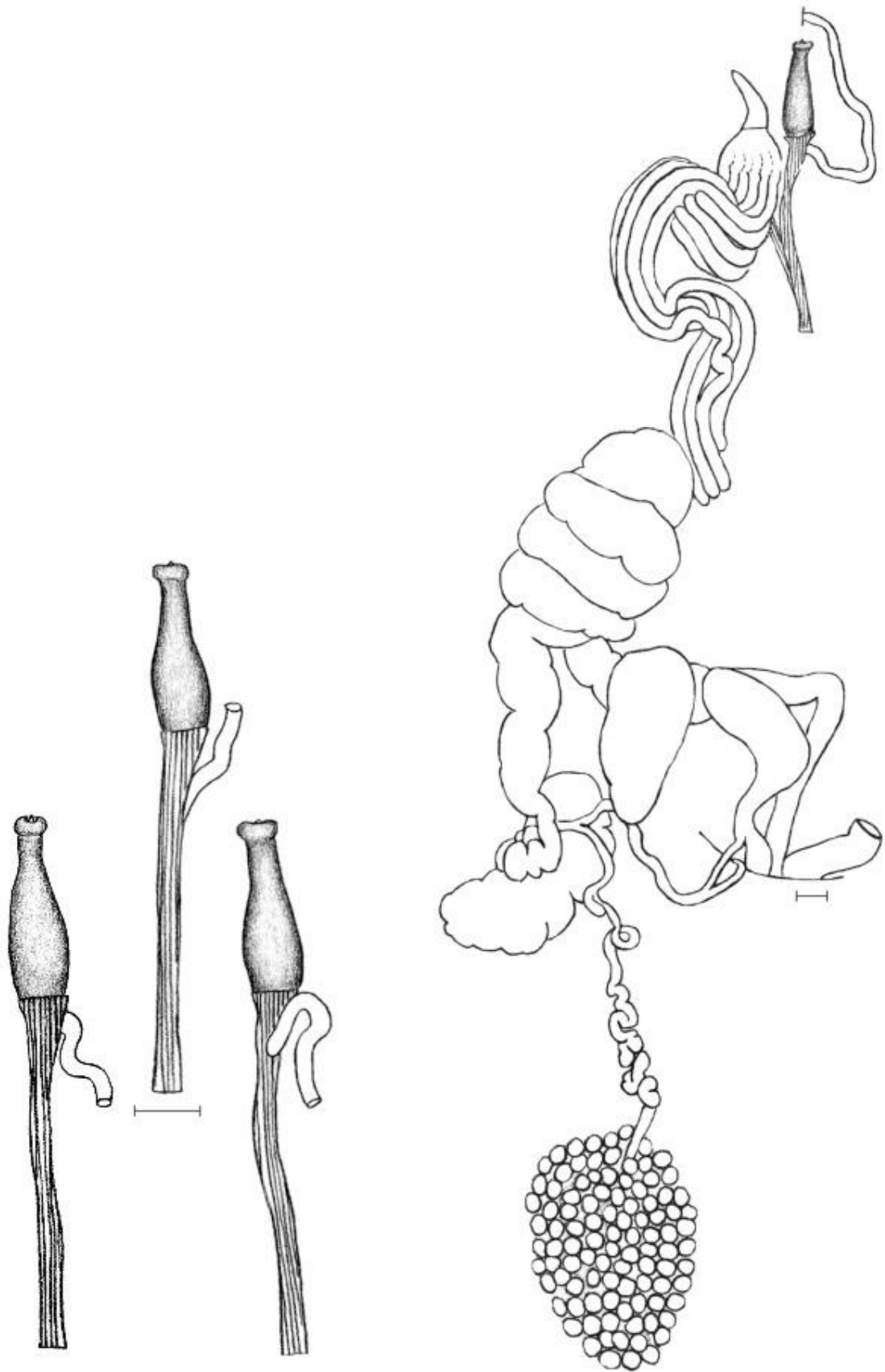


Figura 16. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Laevicaulis stuhlmanni* (Simroth, 1895) procedente de Lulenga (Costermansville, Kivu, República Democrática do Congo). Escala: 1mm.

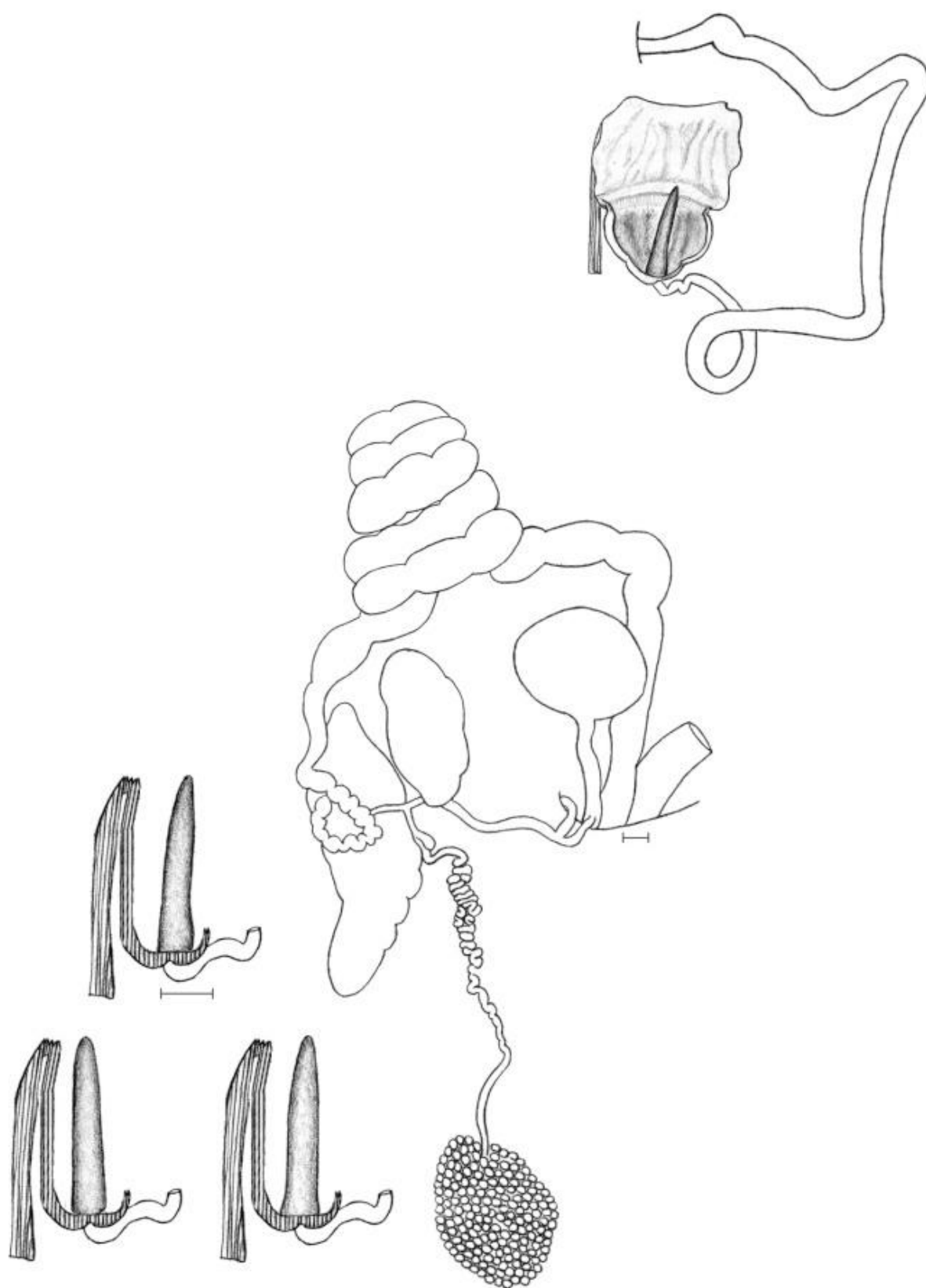


Figura 17. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Pseudoveronicella conradti* (Simroth, 1913) procedente de Assinie (Ivory Coast, Golfo da Guinéa). Escala: 1mm.

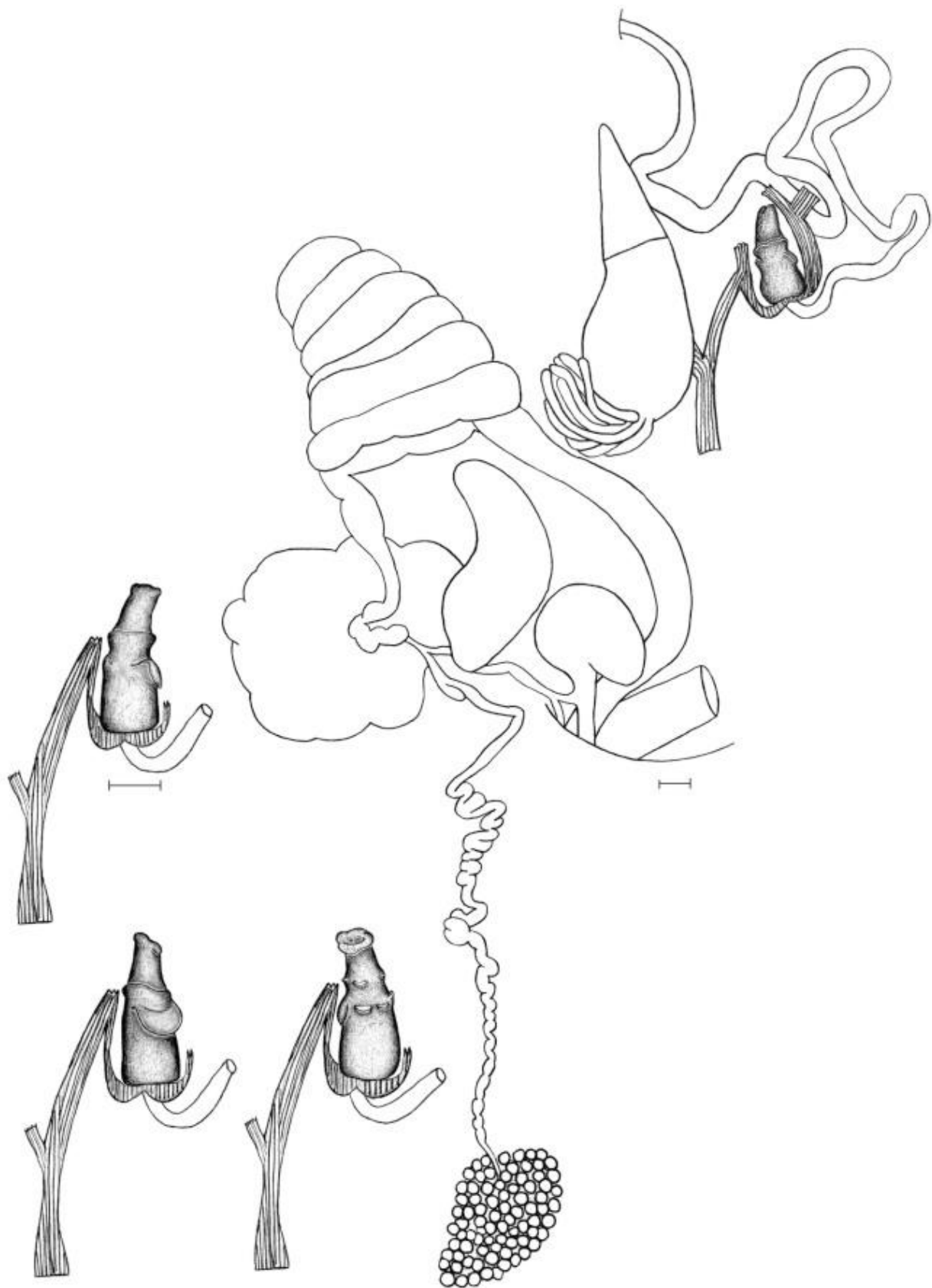


Figura 18. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de *Pseudoveronicella liberiana* (Gould, 1850) procedente de Moanda (Leopoldville, Bas-Congo, República Democrática do Congo). Escala: 1mm.

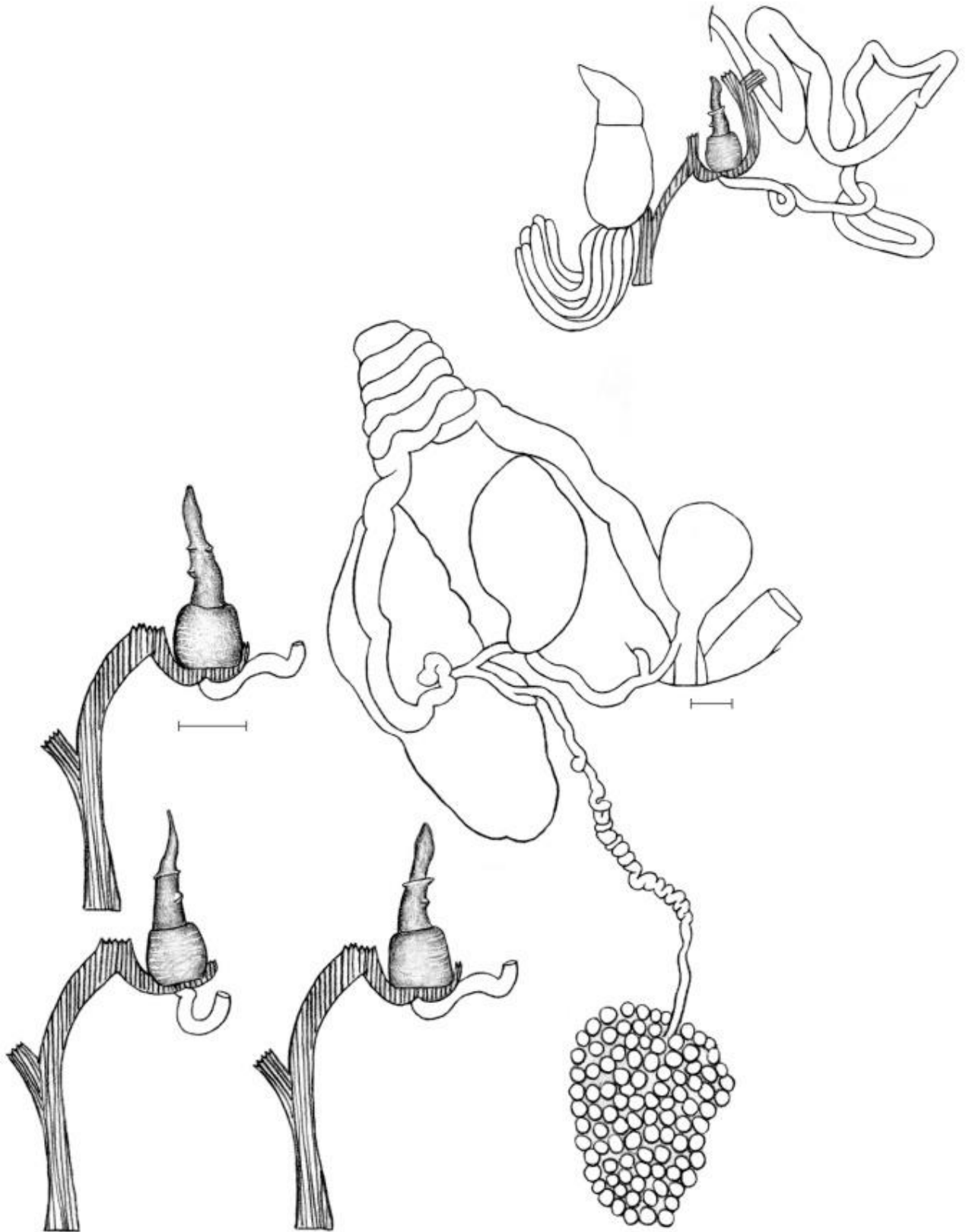


Figura 19. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de parátipo de *Pseudoveronicella ghesquierei* Forcart, 1953 procedente de Eala (Conquihatville, Tshuapa, República Democrática do Congo). Escala: 1mm.



Figura 20. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Filicaulis seychellensis* (Fischer 1871) procedente de Mahé (Seychelles) (escala: 1mm).

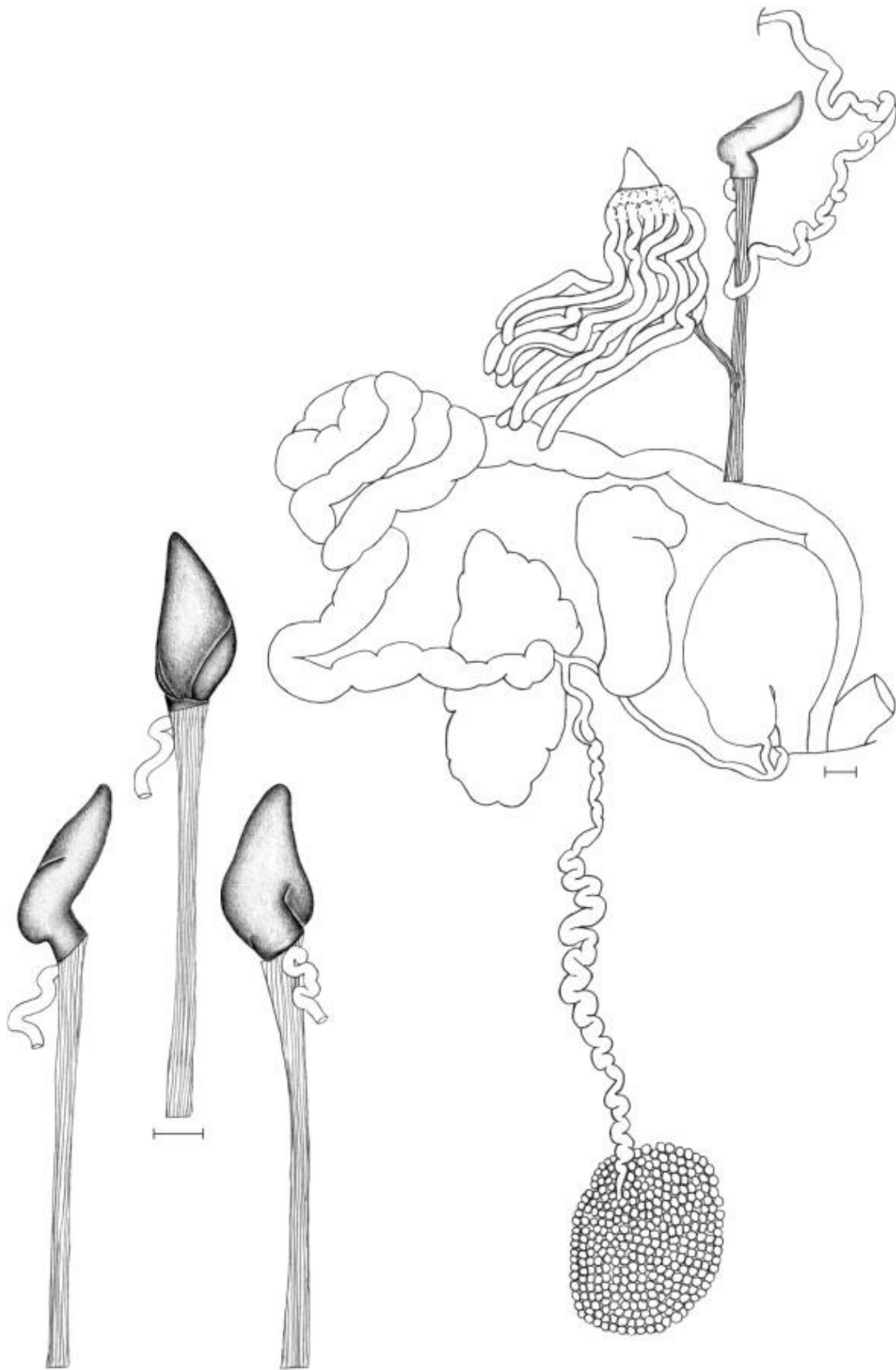


Figura 21. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Angustipes difficilis* (Colosi, 1921) procedente de São Paulo (São Paulo, Brasil). Escala: 1mm.

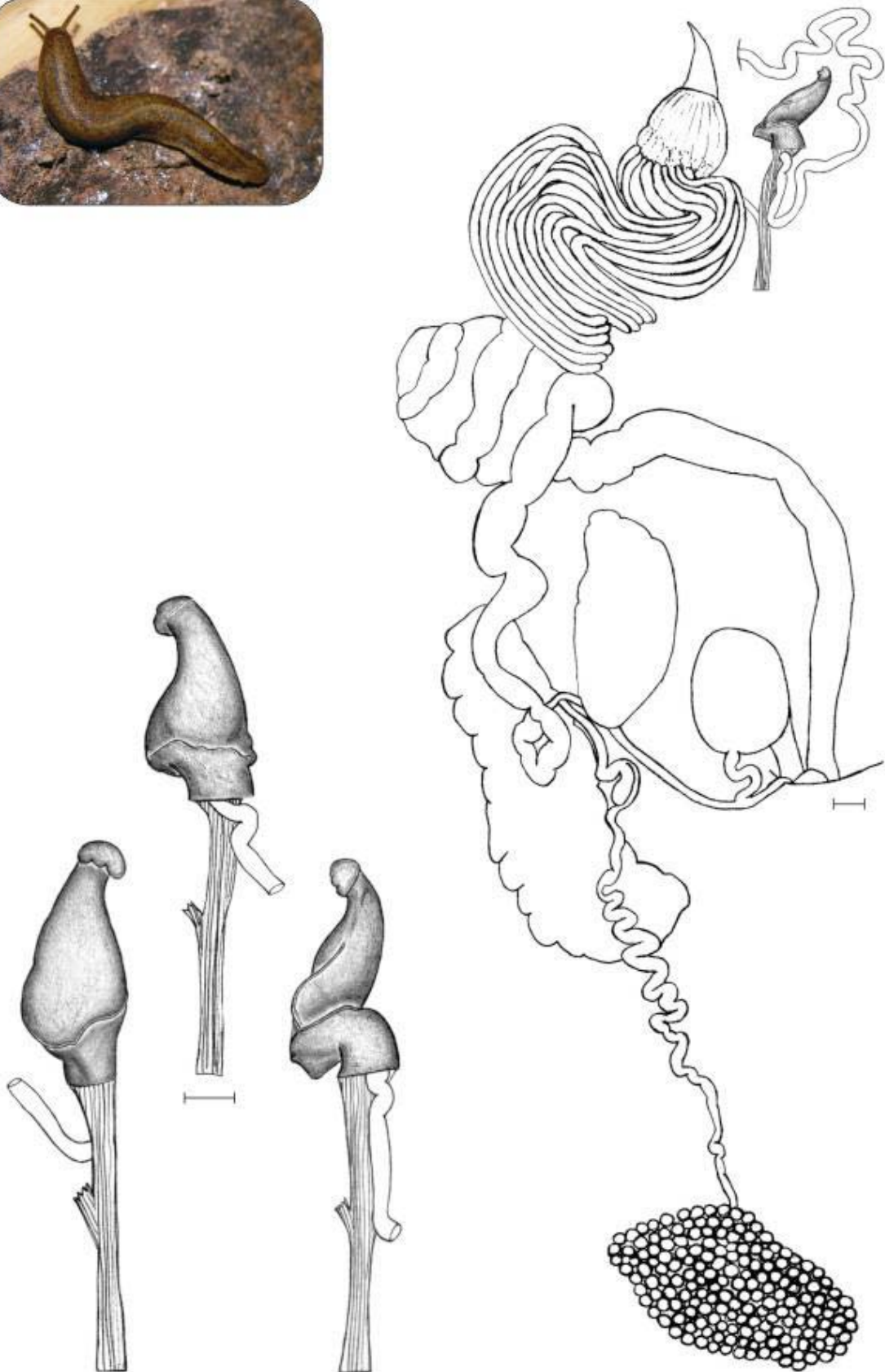


Figura 22. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Belocaulus angustipes* (Heynemann, 1885) procedente de Porto Alegre (Rio Grande do Sul, Brasil). Escala: 1mm. Foto:Juliane Picanço (espécime procedente de Pinhal, Rio Grande do Sul).

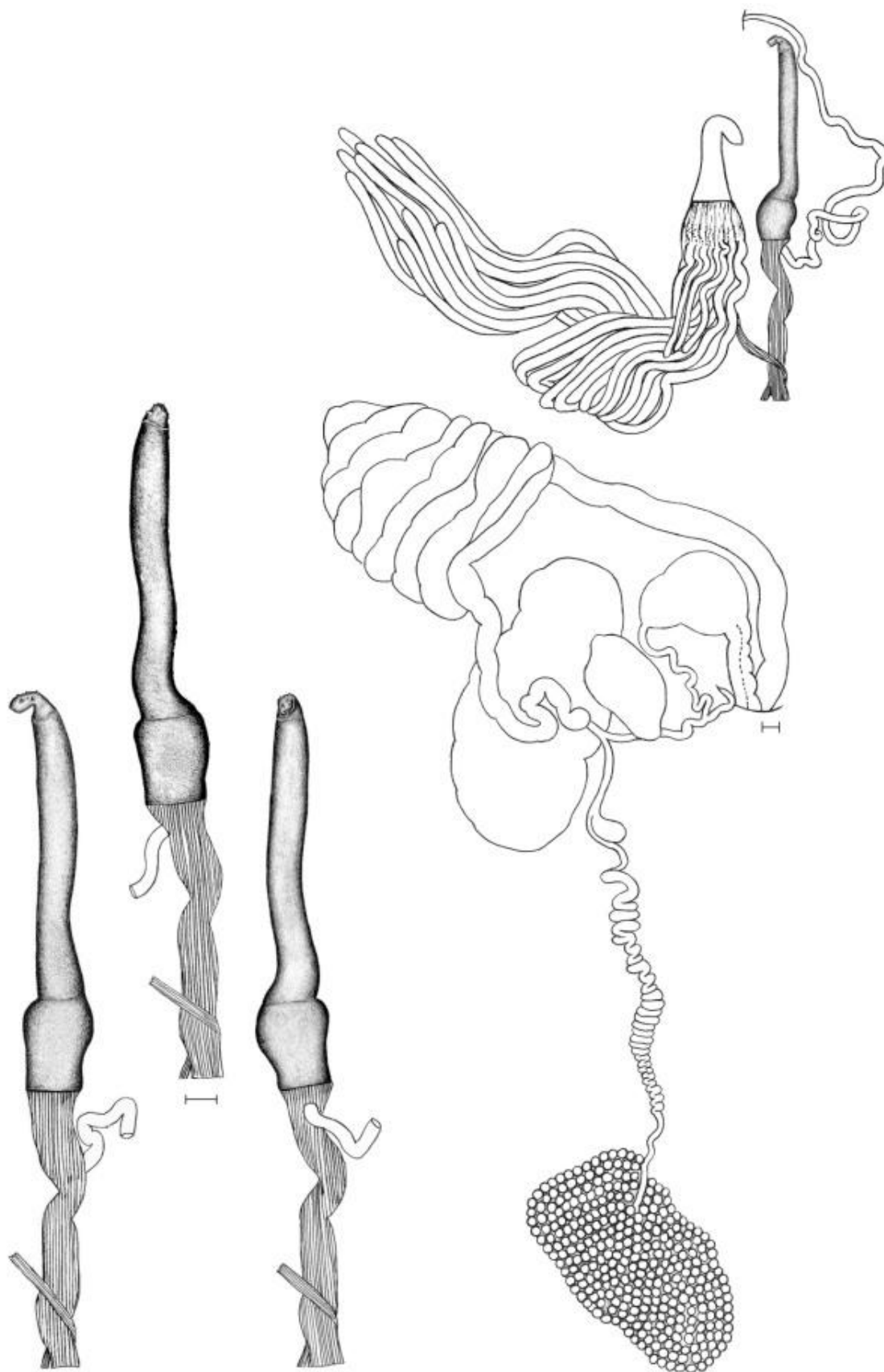


Figura 23. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de lectótipo de *Diplosolenodes bielenbergi* (Semper, 1885) procedente de Puerto Cabello (Venezuela). Escala: 1mm.

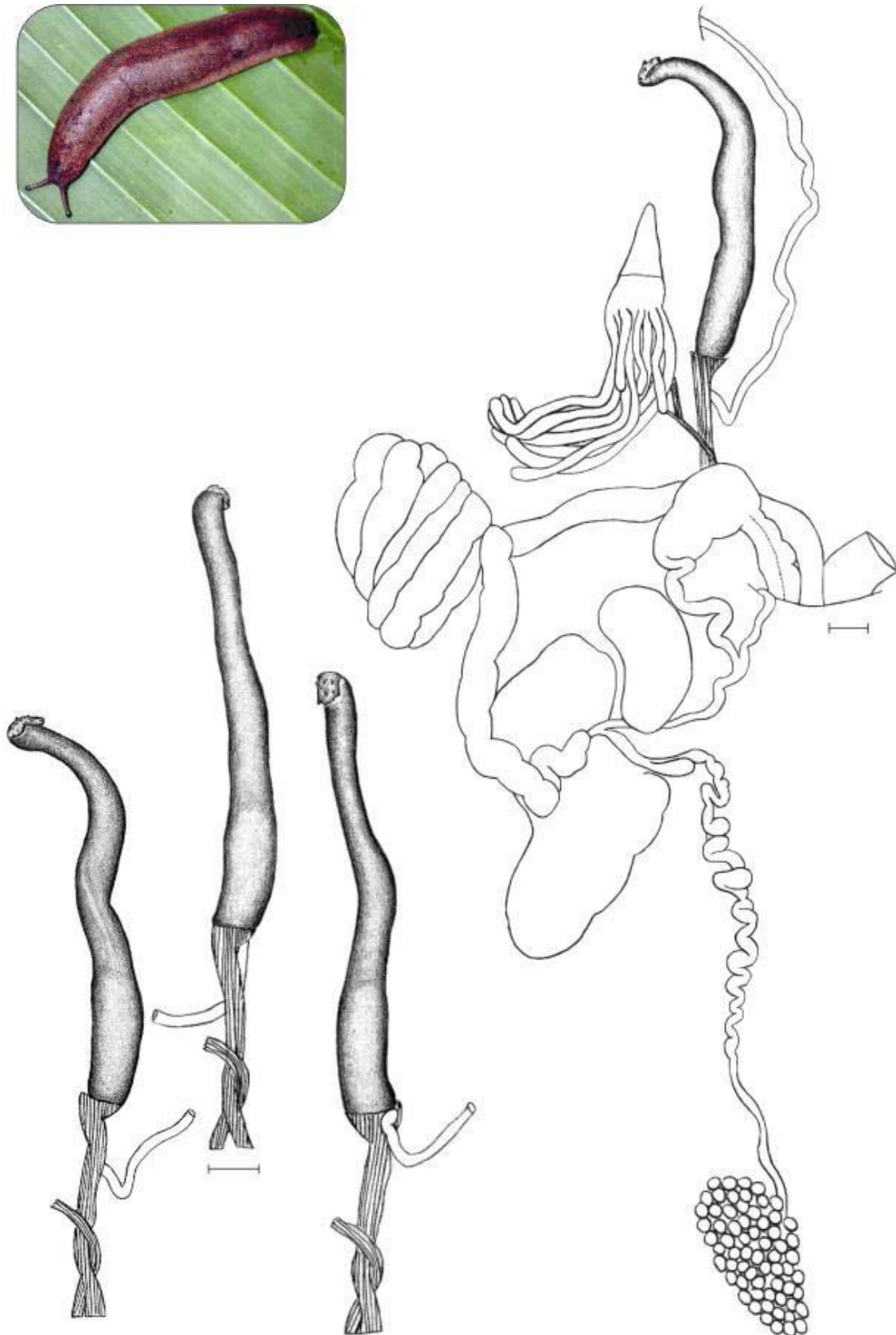


Figura 24. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Diplosolenodes occidentalis* (Guilding, 1825) procedente de Santa Lúcia (Pequenas Antilhas) (Foto: David Robinson). Escala: 1mm.

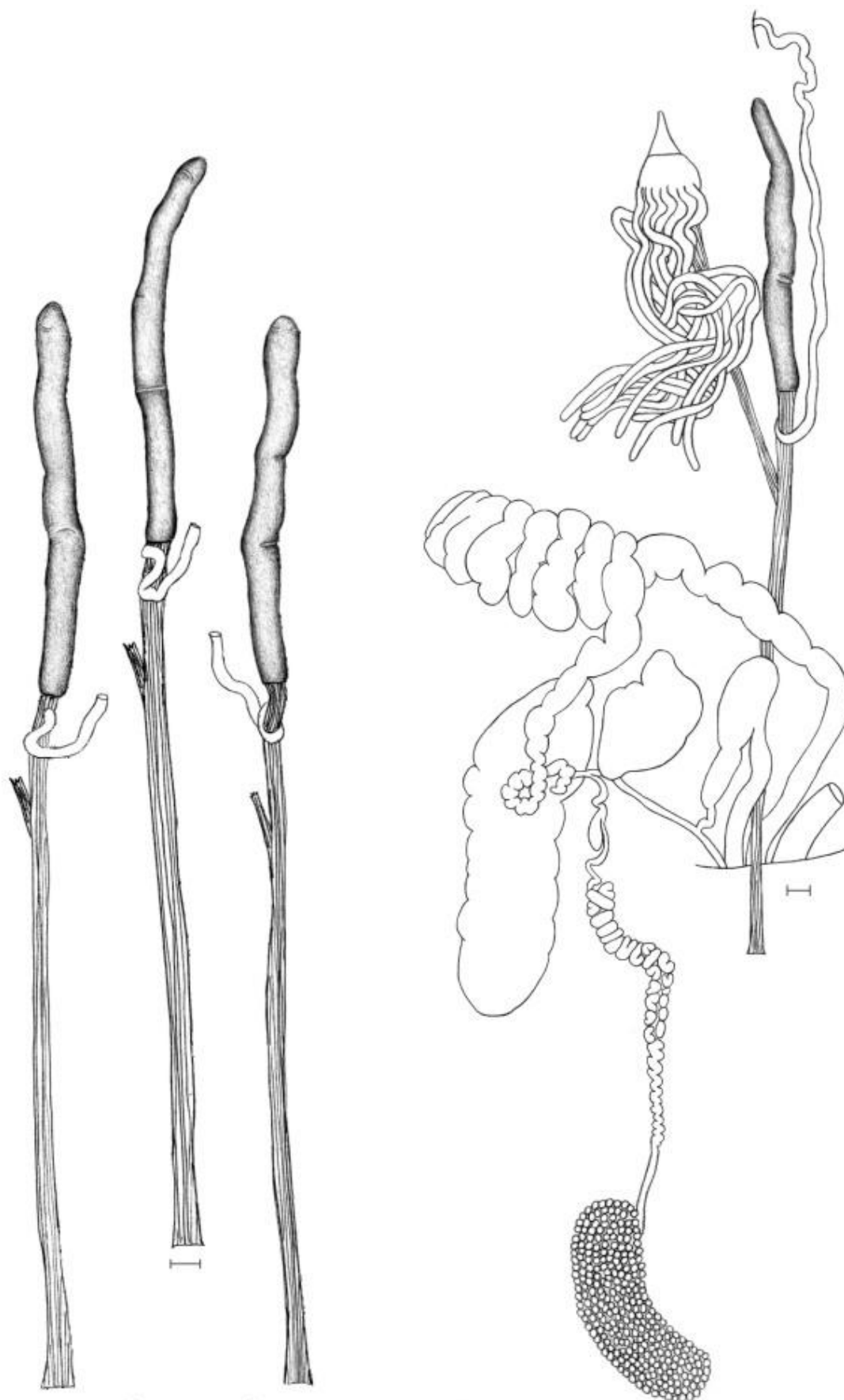


Figura 25. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Latipes longicaulis* (Simroth, 1914) procedente de Itabuna (Bahia, Brasil). Escala: 1mm.

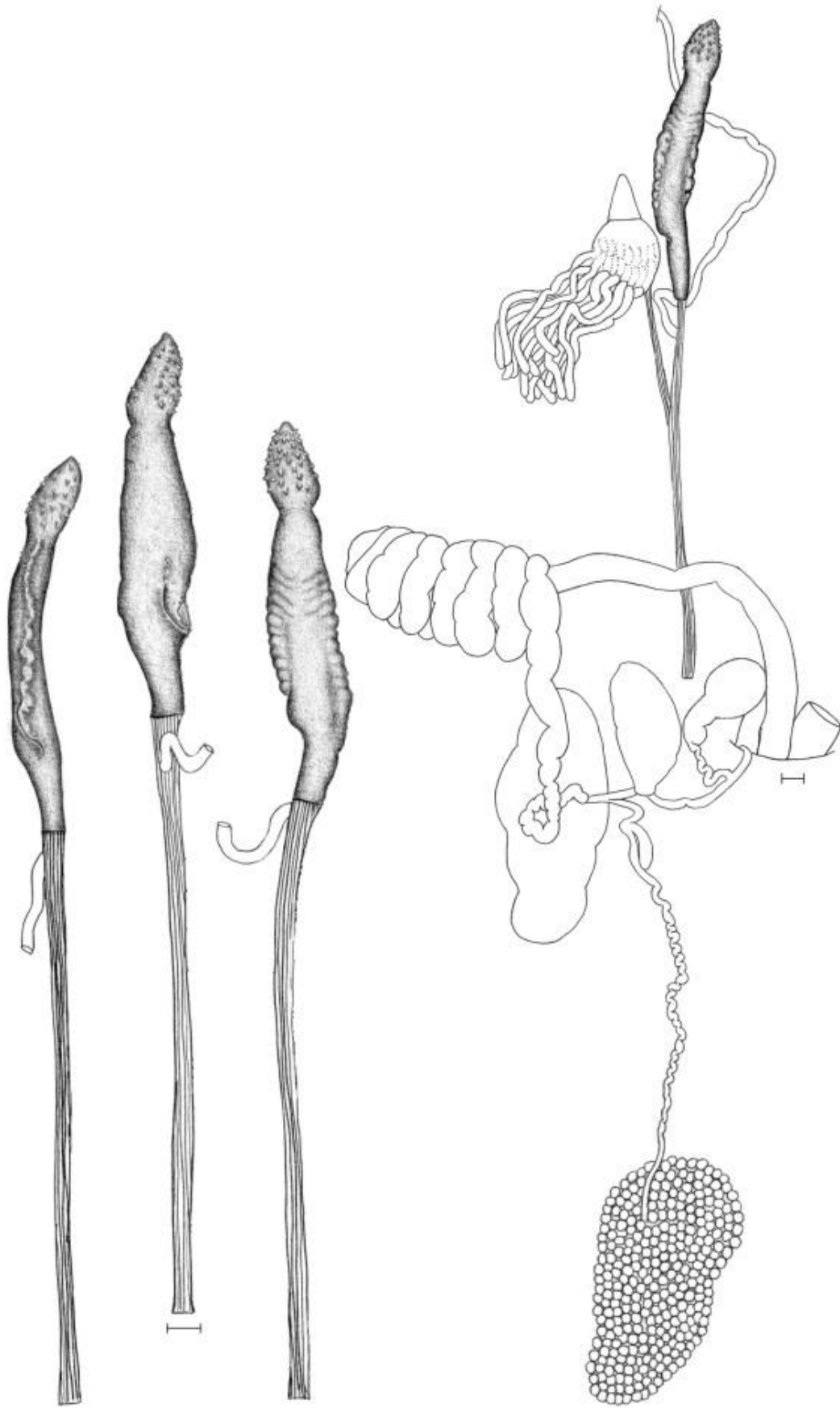


Figura 26. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de lectótipo de *Latipes pterocaulis* (Simroth, 1914) procedente de Mérida (Venezuela). Escala: 1mm.

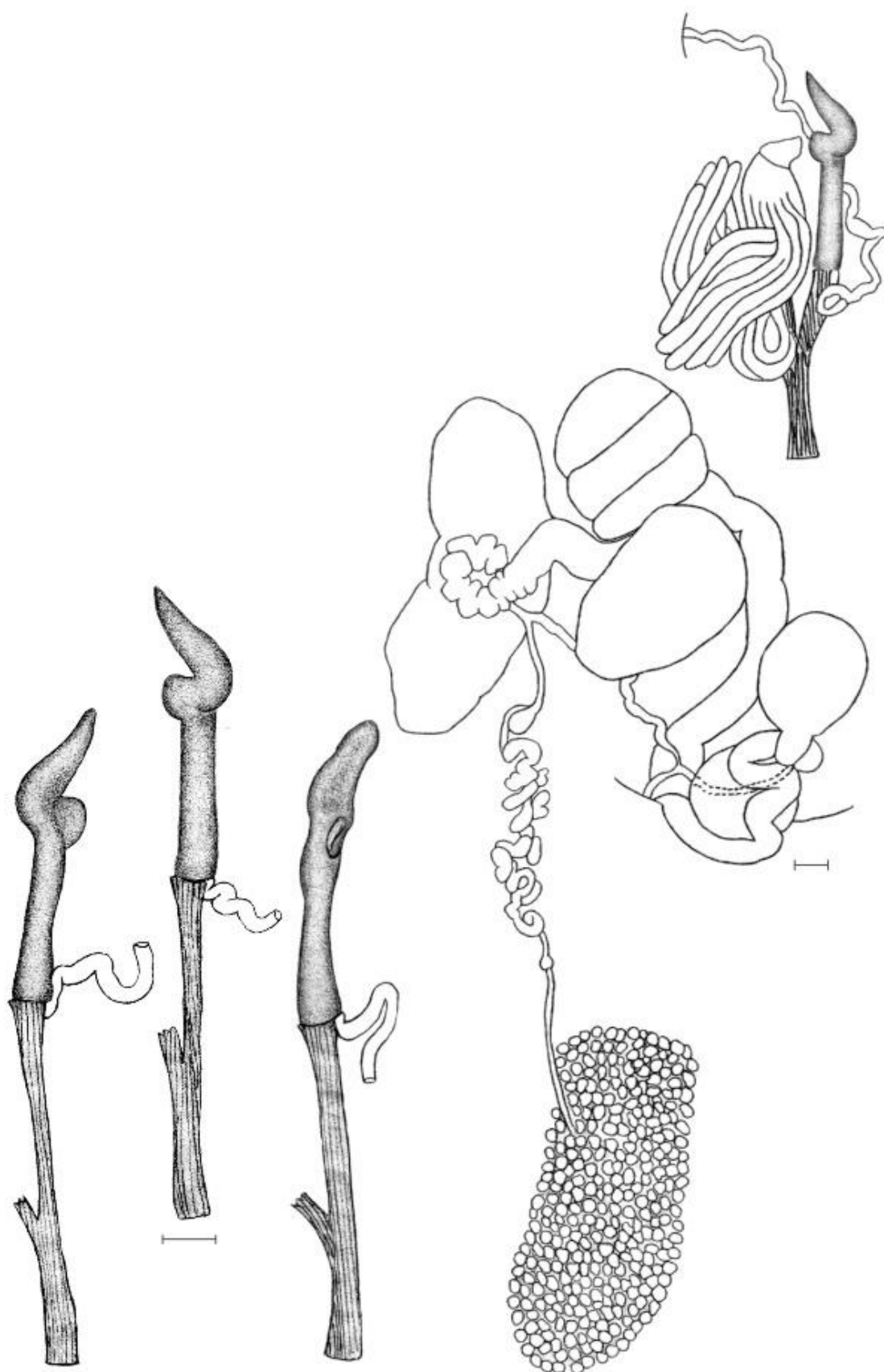


Figura 27. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Simrothula paraensis* Gomes et al., 2006 procedente da Serra dos Carajás (Pará, Brasil). Escala: 1mm.

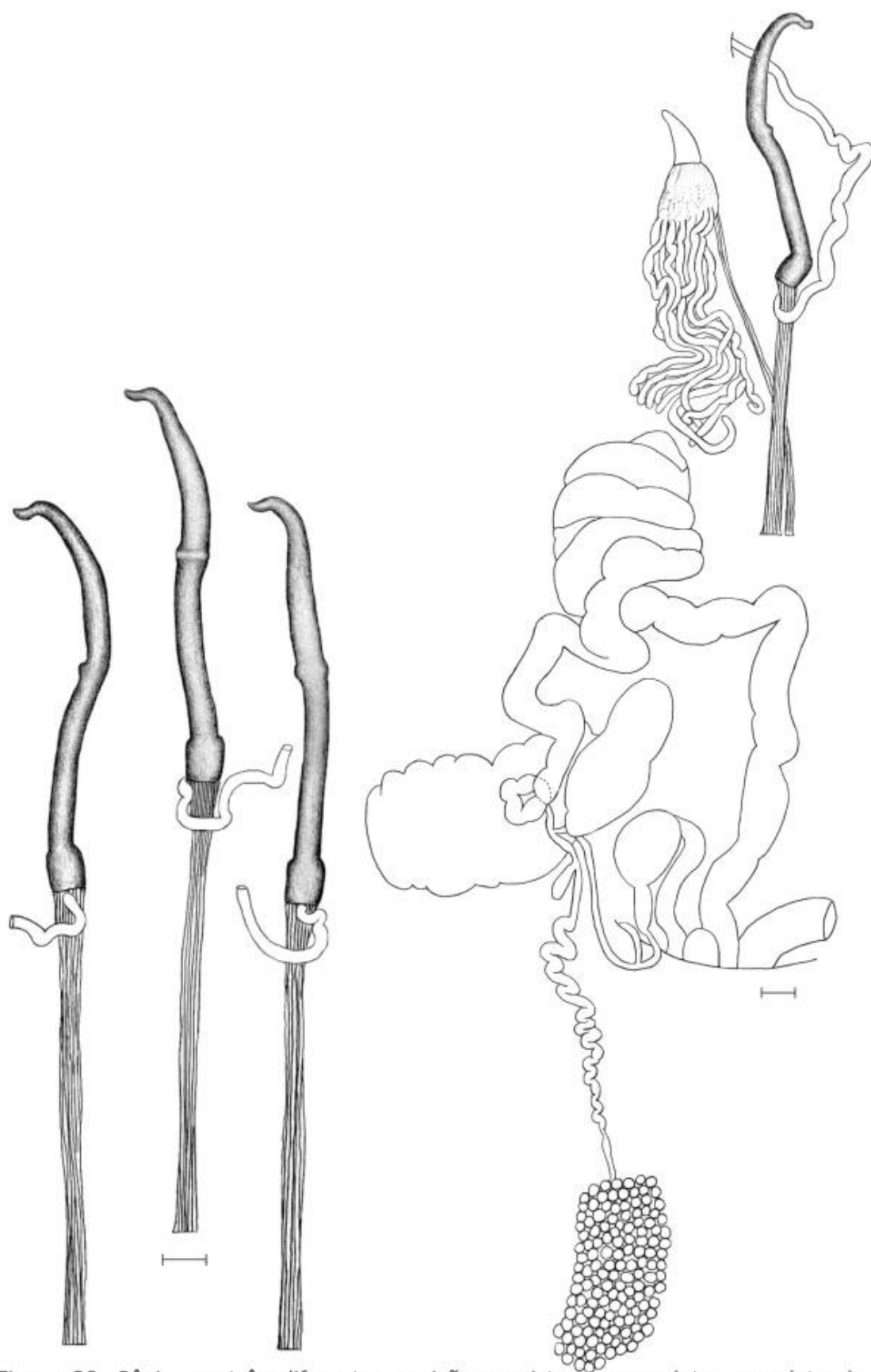


Figura 28. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Simrothula prismatica* (Simroth, 1914) procedente de Chinchiná (Caldas, Colômbia). Escala: 1mm.



Figura 29. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Sarasinula linguaeformis* (Semper, 1885) procedente de Chapecó (Santa Catarina, Brasil). Escala: 1mm. Foto: Juliane Picanço.

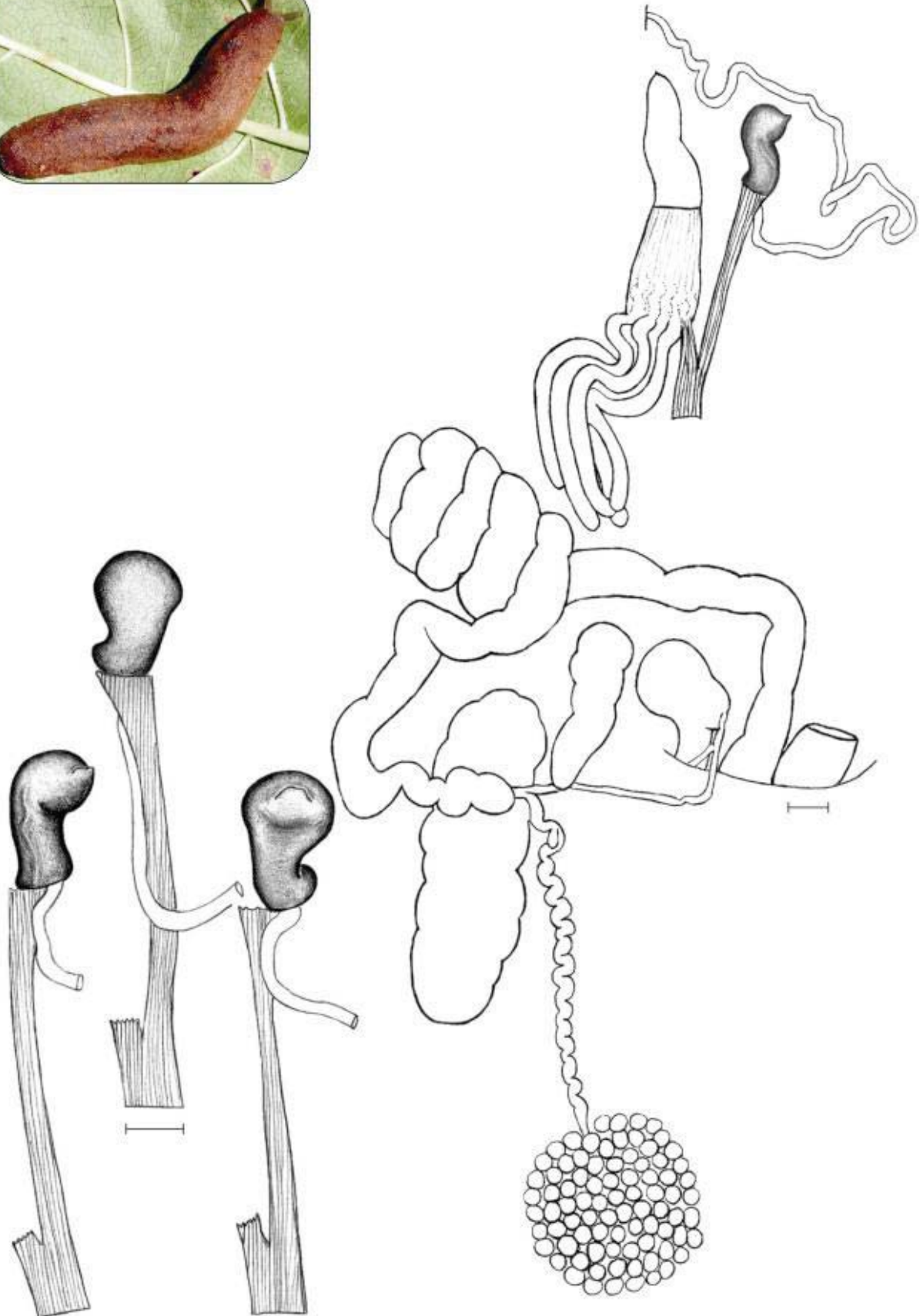


Figura 30. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Sarasinula plebeia* (Fischer, 1868) procedente de Veracruz (México). Escala: 1mm. Foto: David Robinson (espécime procedente de Guadalupe, Pequenas Antilhas).

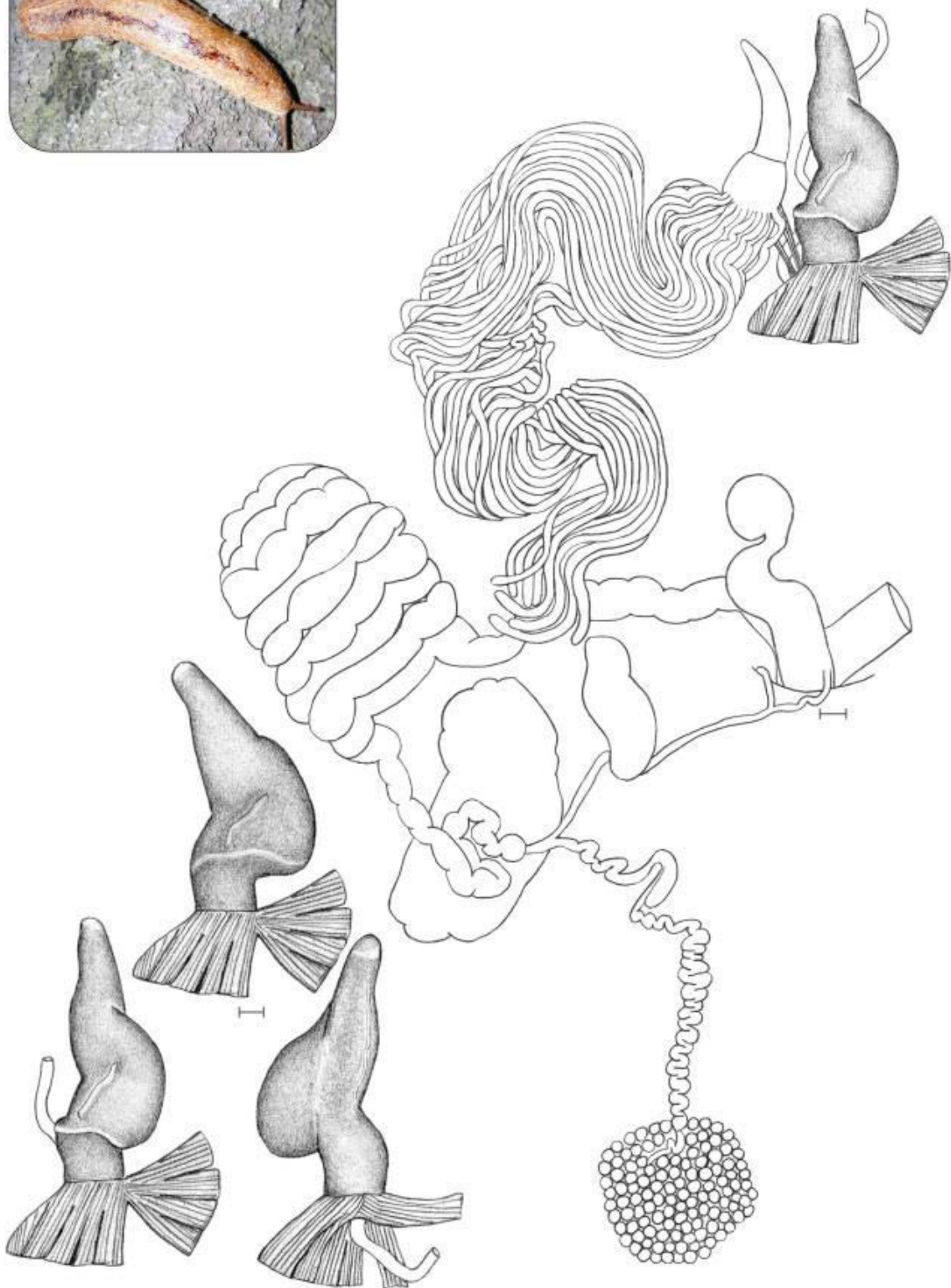


Figura 31. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Veronicella cubensis* (Pfeiffer, 1840) procedente de Hilo (Havai, E.U.A). Escala: 1mm. Foto: David Robinson (espécime procedente de O'ahu, Havai, E.U.A).

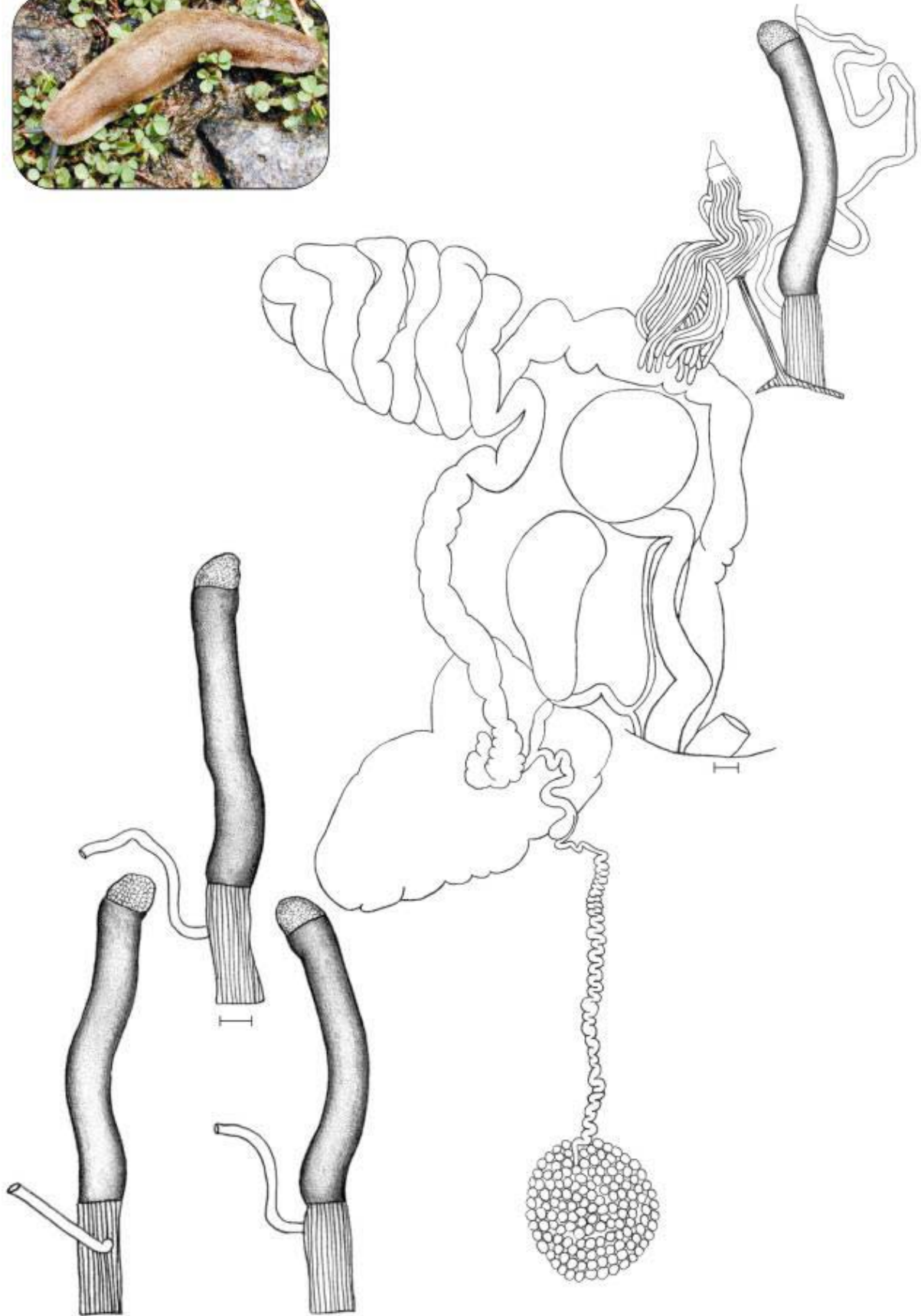


Figura 32. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Veronicella sloanei* (Cuvier, 1817) procedente de Dominica (Pequenas Antilhas). Escala: 1mm. Foto: David Robinson.

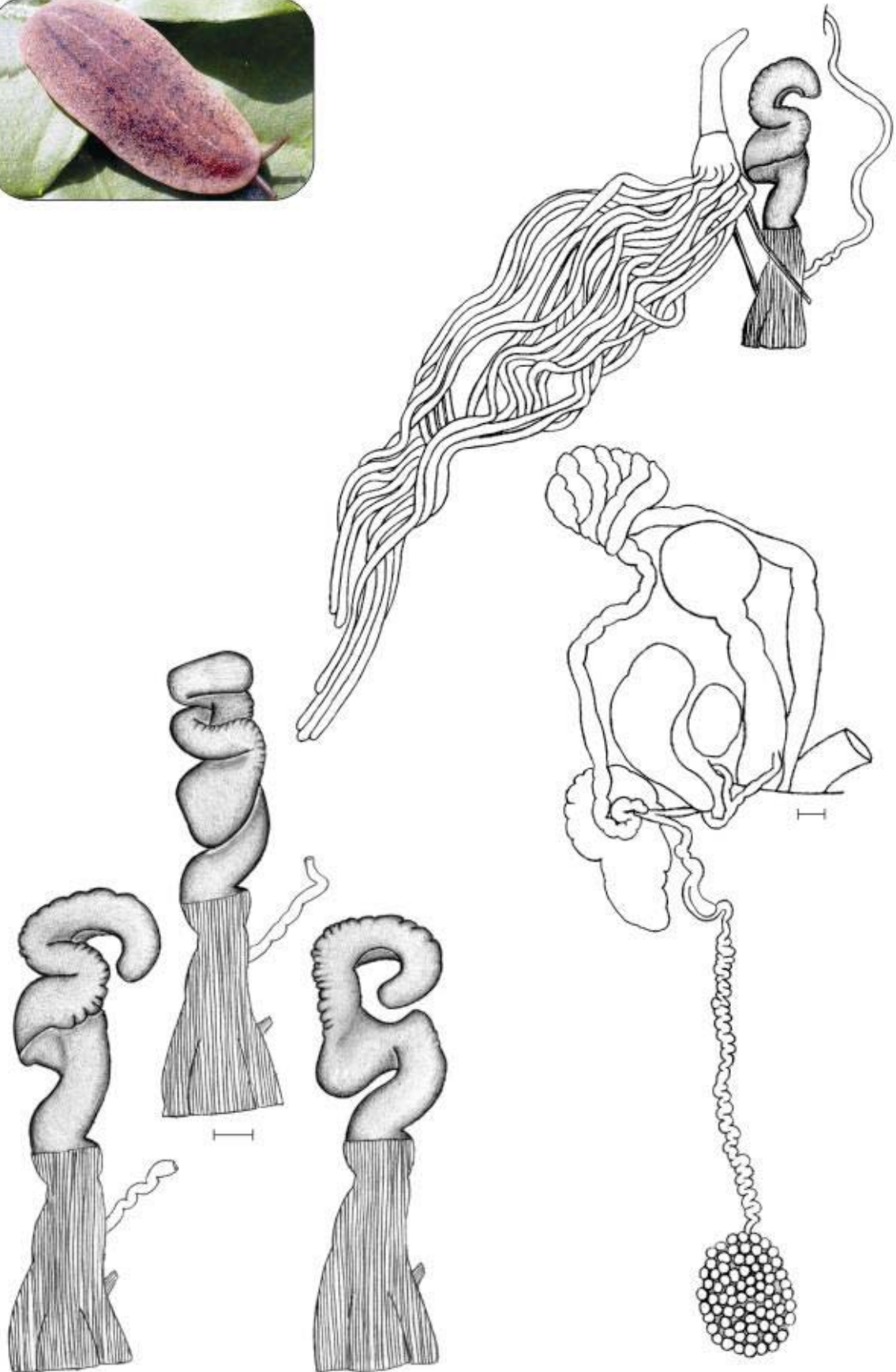


Figura 33. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Leidyula floridana* (Leidy, 1851) procedente de Candelaria (Cuba). Escala: 1mm. Foto: David Robinson (espécime procedente de Barbados, Pequenas Antilhas) .

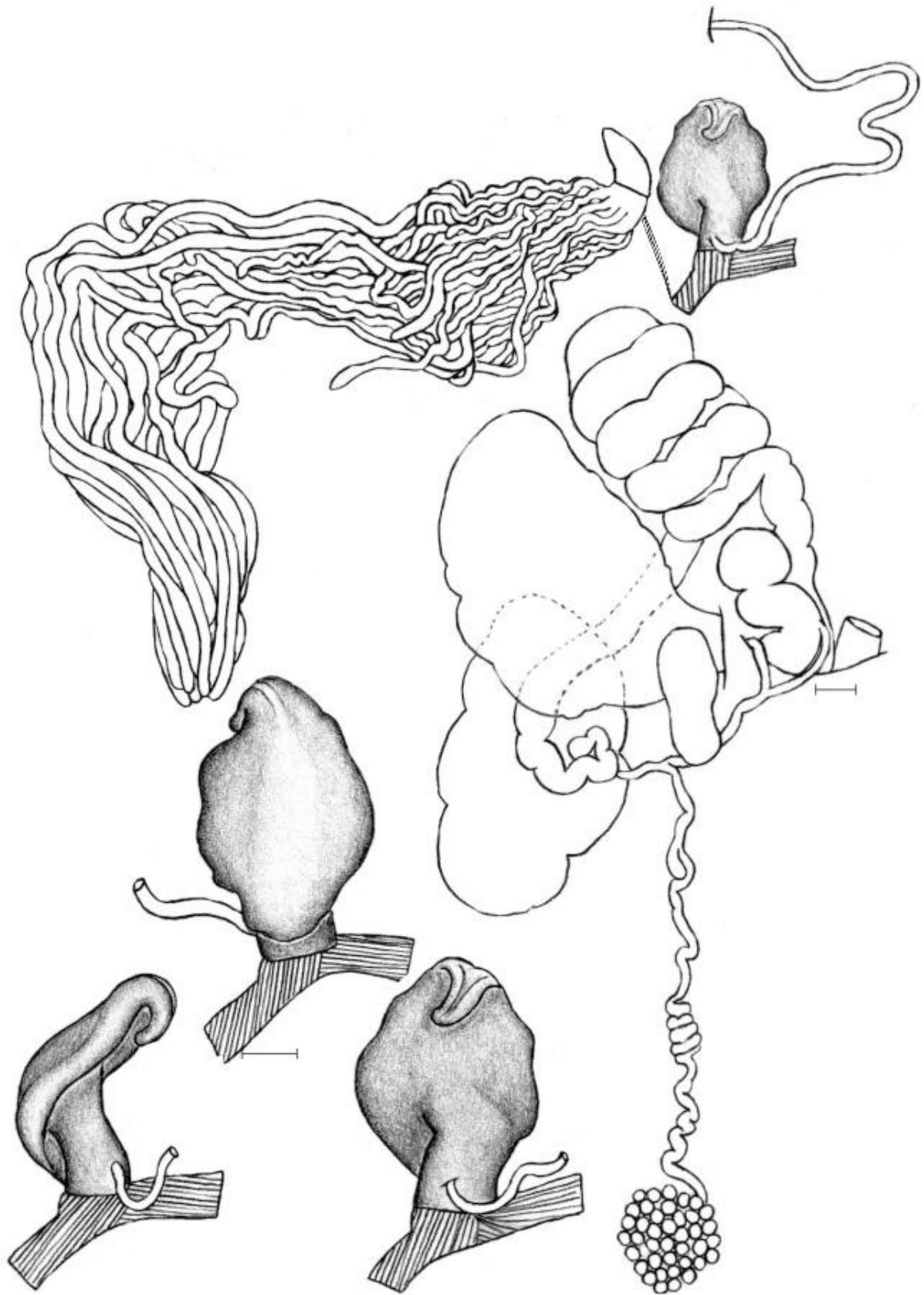


Figura 30. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Leidyula portoricensis* (Semper, 1885) procedente de Humanaco (Porto Rico). Escala: 1mm.

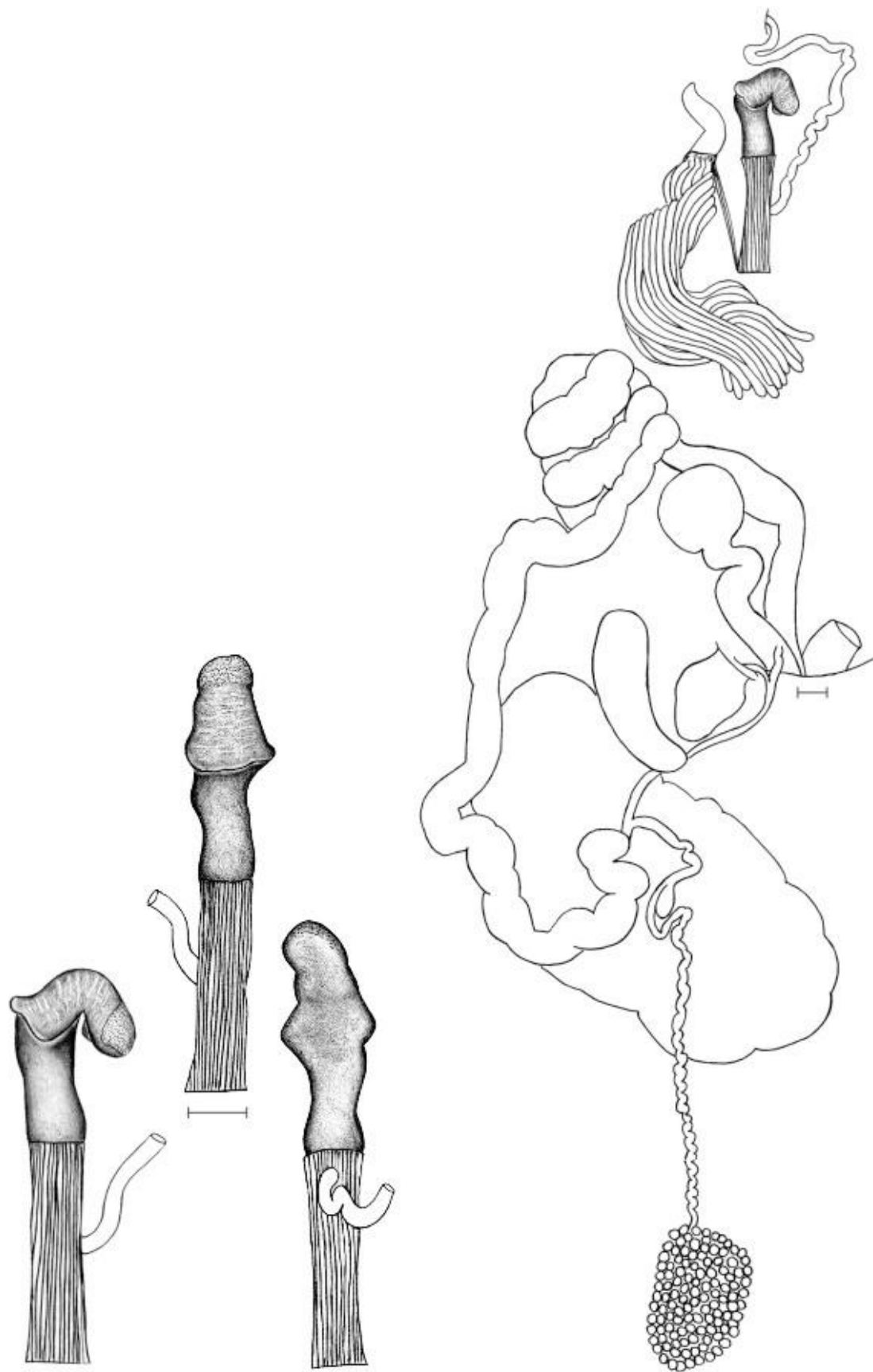


Figura 35. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Leidyula moreleti* (Fischer, 1871) procedente de Veracruz (México). Escala: 1mm.



Figura 36. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Colosius lugubris* (Colosi, 1921) procedente de Quito (Equador). Escala: 1mm.

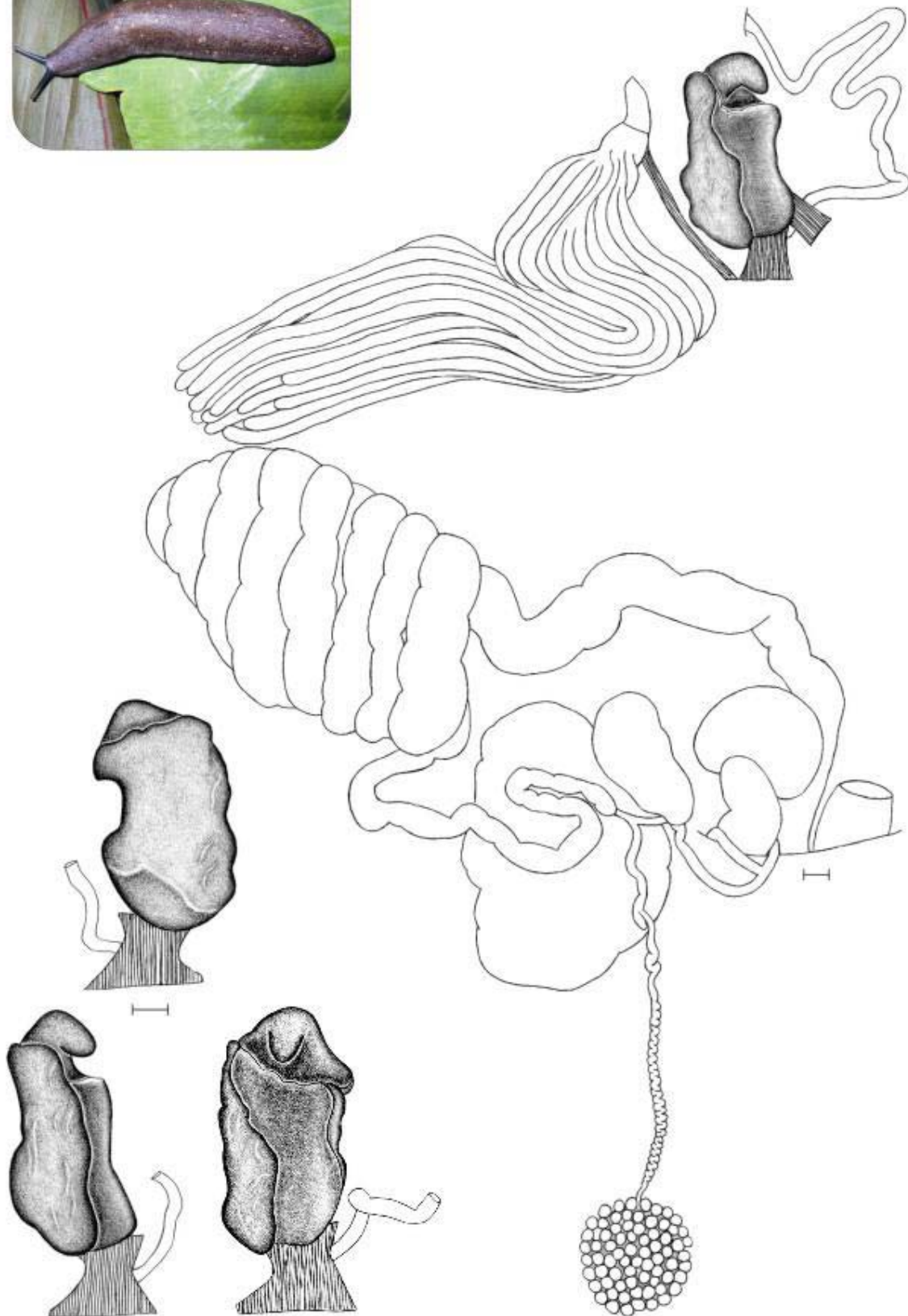


Figura 37. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Colosius pulchrus* (Colosi, 1921) procedente de Quito (Equador). Escala: 1mm. Foto: Fred Zimmerman (espécime procedente da Colômbia).

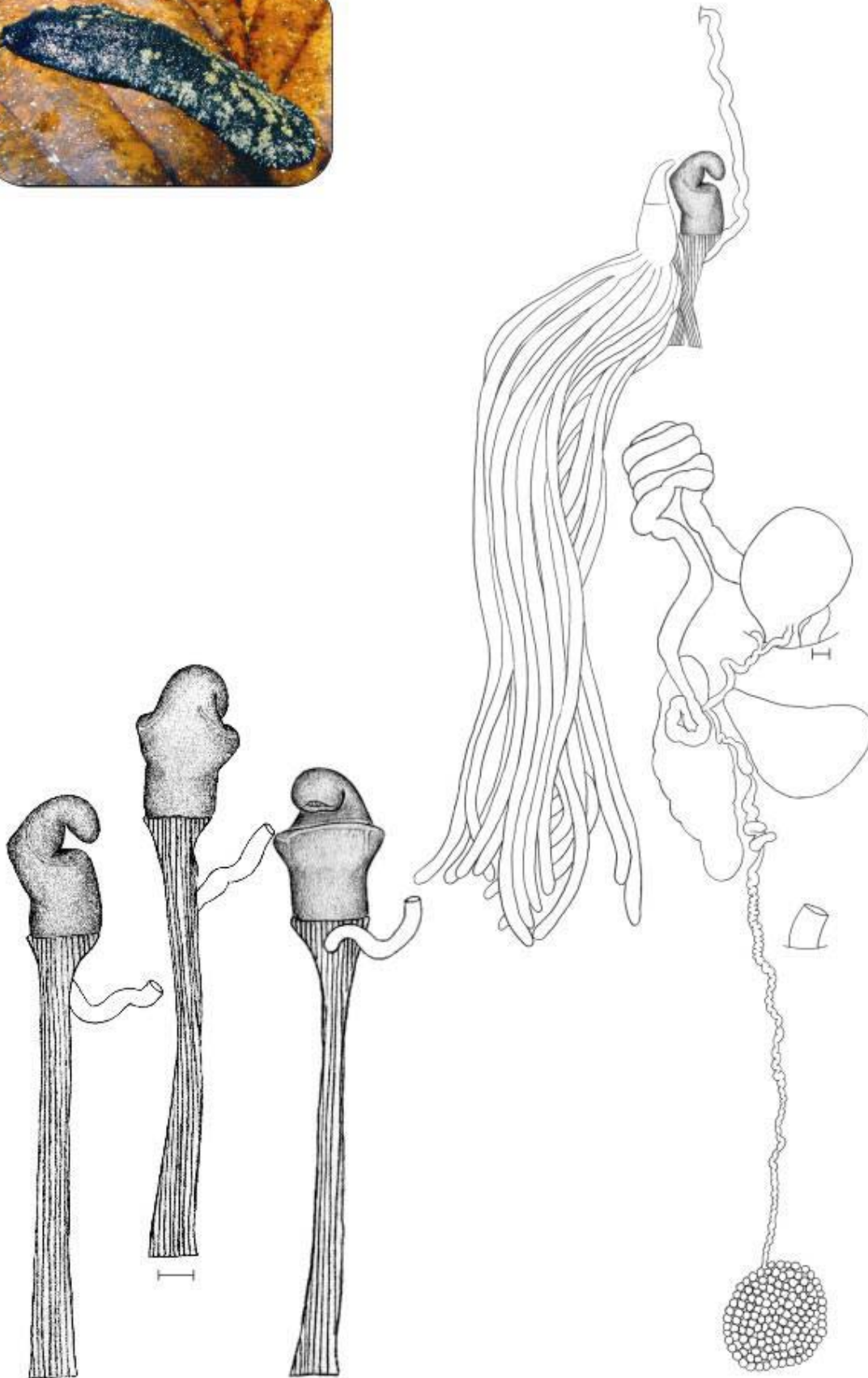


Figura 38. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Montivaginulus coriaceus* (Kraus, 954) procedente de Lima (Peru). Escala: 1mm. Foto: Javier Icochea.

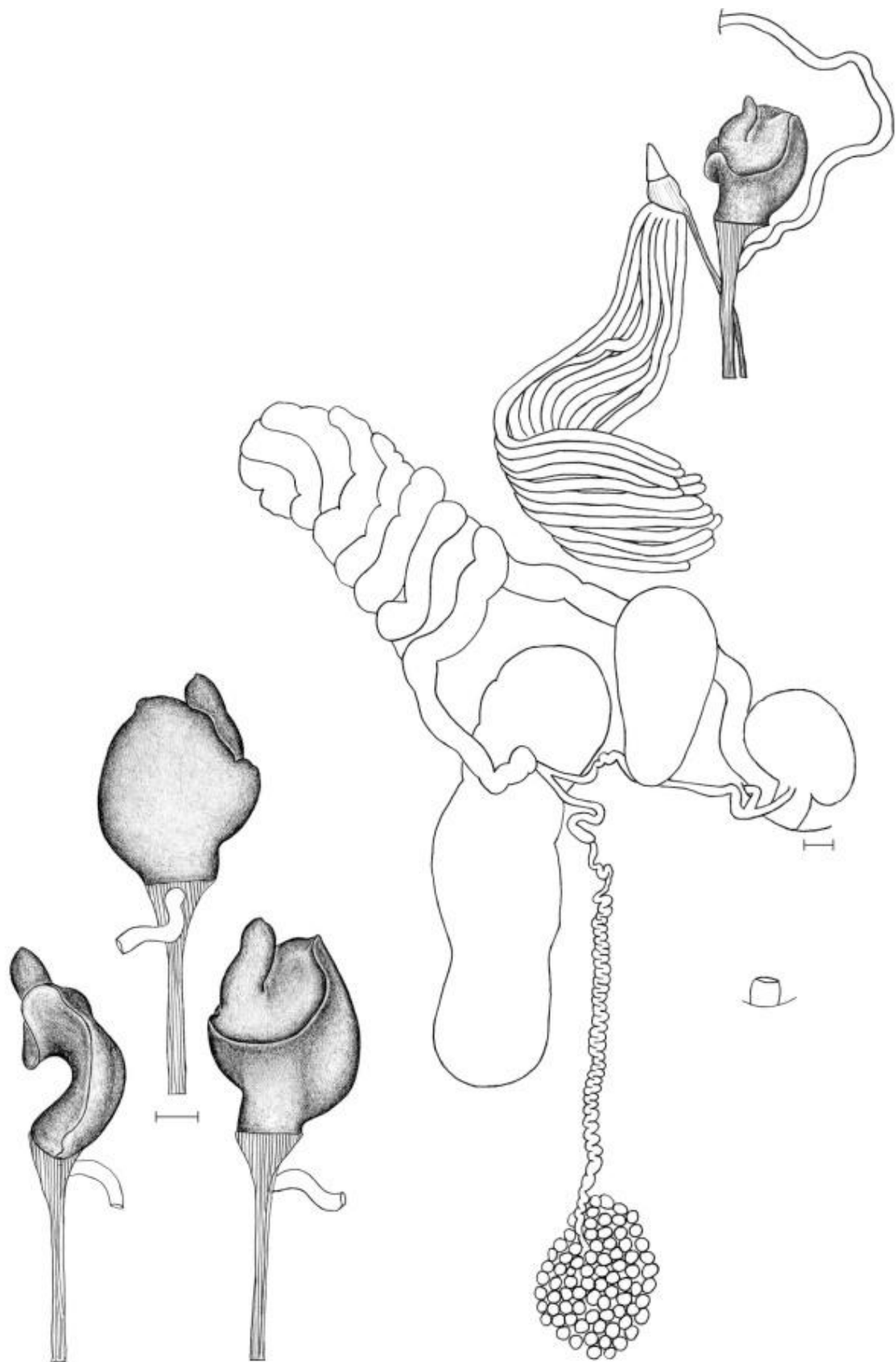


Figura 39. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Montivaginulus* sp. procedente de Huamachuco (Peru). Escala: 1mm.

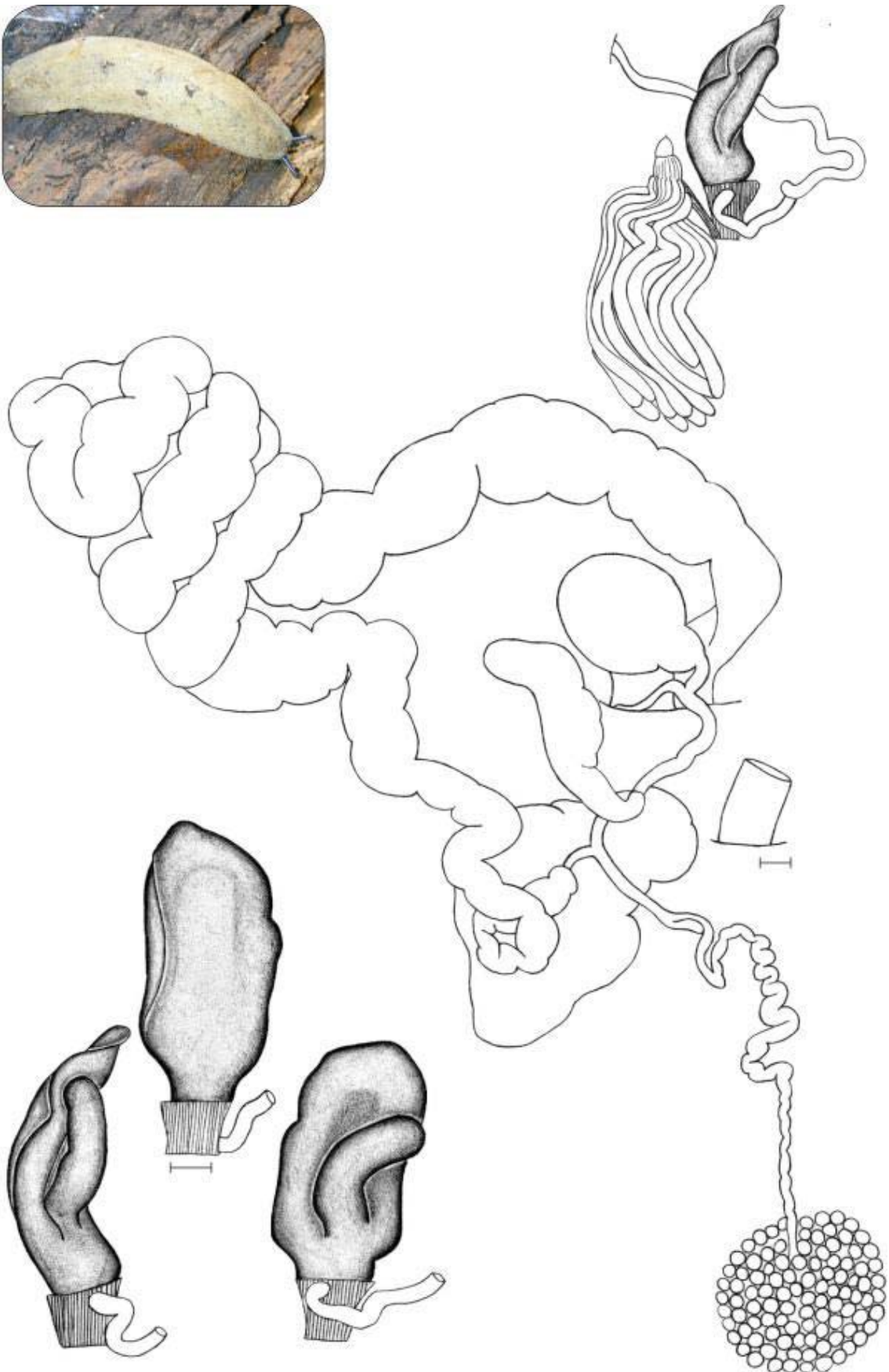


Figura 40. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Phyllocaulis gayi* (Fischer, 1871) procedente de Pucón (Chile). Escala: 1mm.

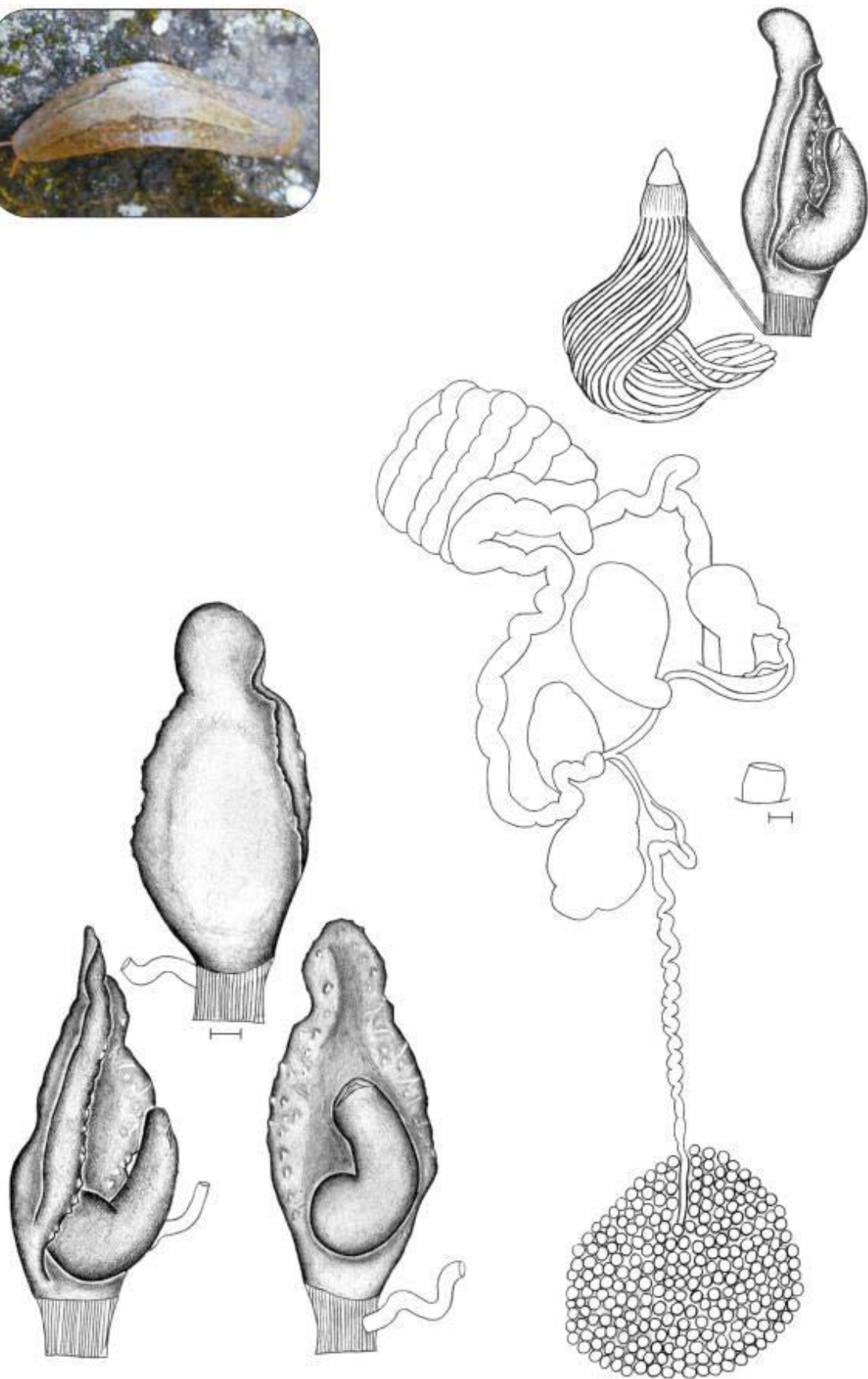


Figura 41. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Phyllocaulis tuberculatus* (Martens, 1868) procedente de Nova Petrópolis (Rio Grande do Sul, Brasil). Escala: 1mm. Foto: Juliane Picanço (espécime procedente de Sapiiranga, Rio Grande do Sul, Brasil) .

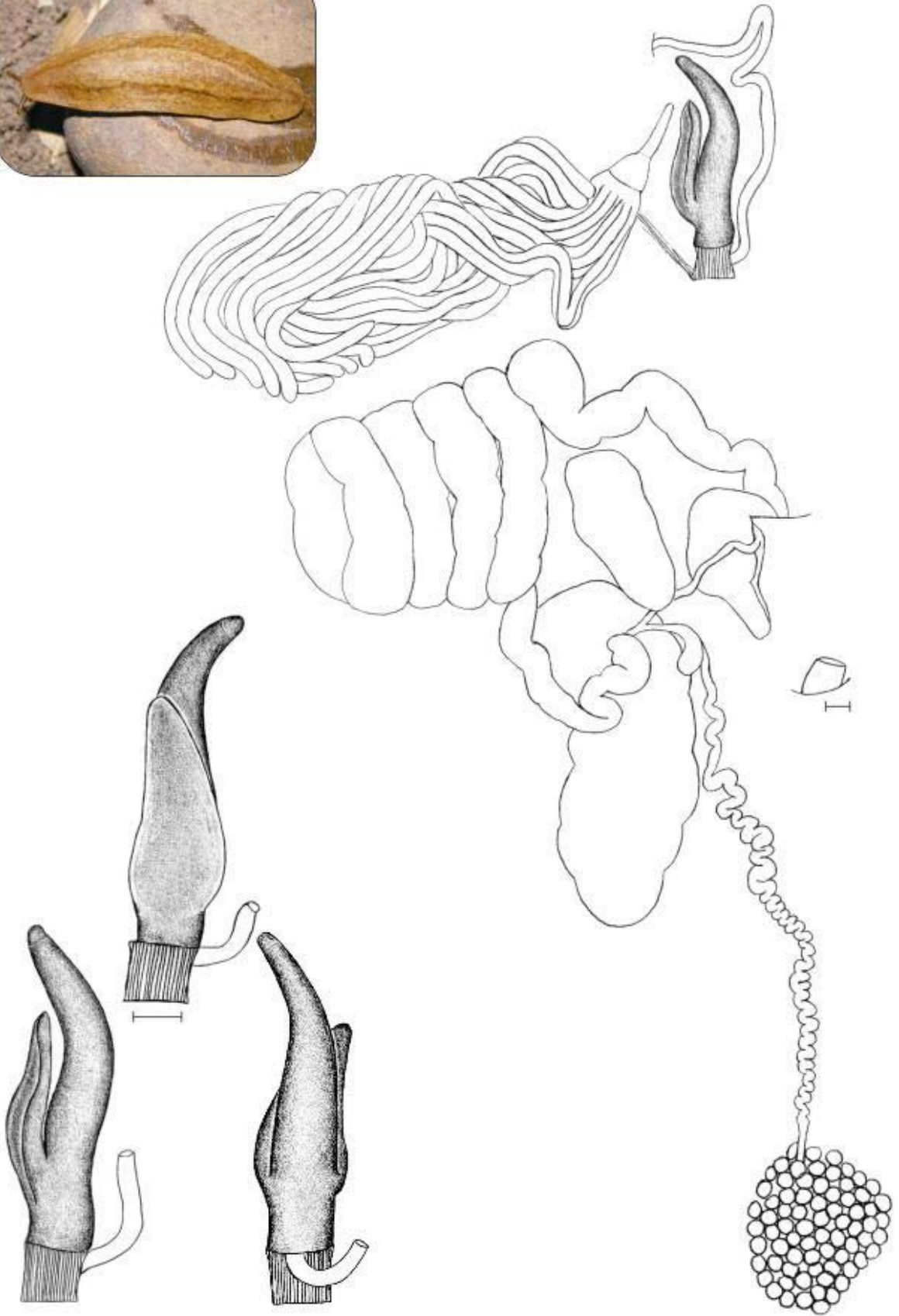


Figura 42. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Phyllocaulis renschi* Thomé, 1965 procedente de Riozinho (Rio Grande do Sul, Brasil). Escala: 1mm. Foto: Juliane Picanço (espécime procedente de Canela, Rio Grande do Sul, Brasil).



Figura 43. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Phyllocaulis soleiformis* (Orbigny, 1835) procedente de Canela (Rio Grande do Sul, Brasil). Escala: 1mm. Foto: Juliane Picanço.

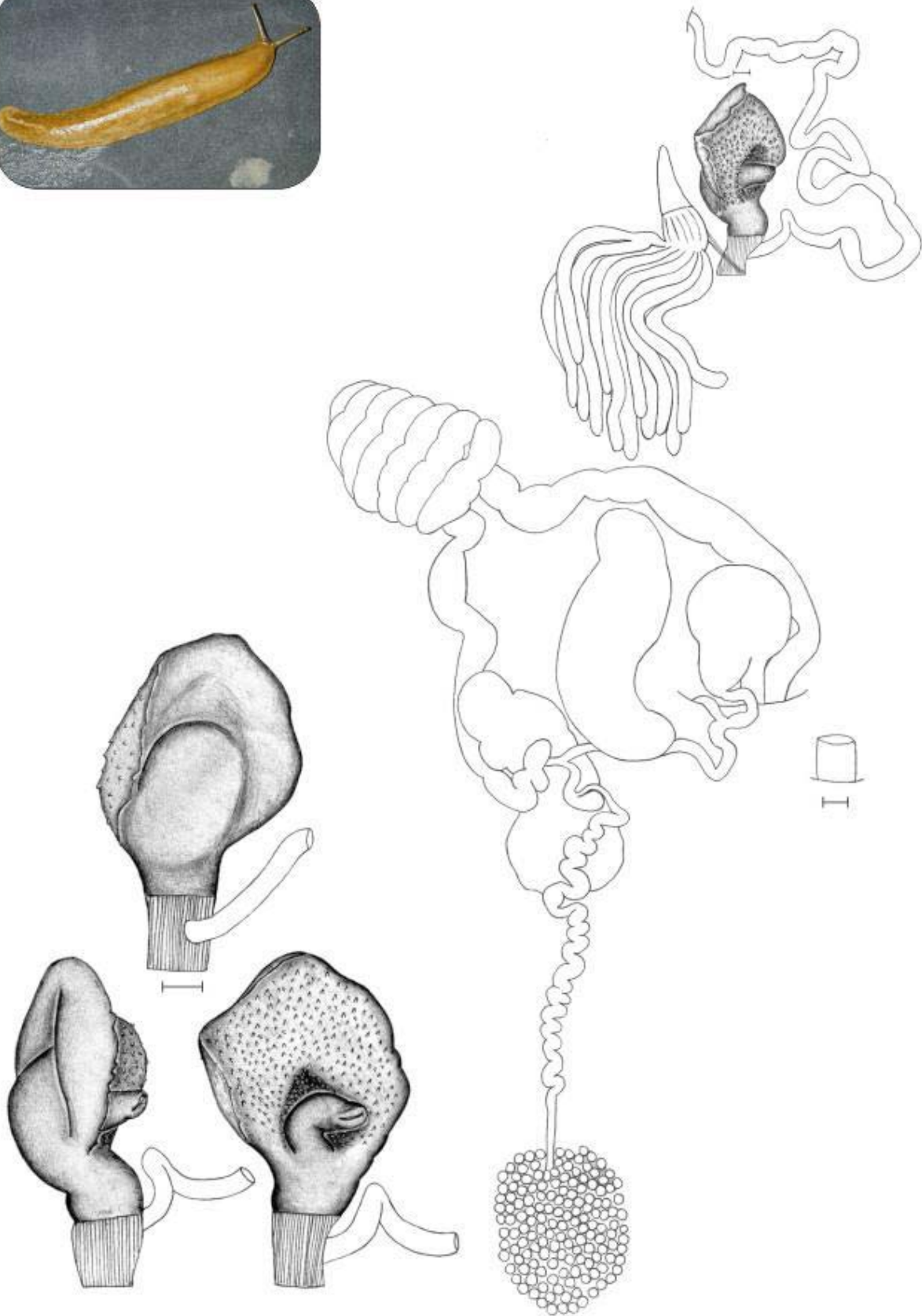


Figura 44. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Phyllocaulis boraceiensis* Thomé, 1972 procedente de São Paulo (São Paulo, Brasil). Escala: 1mm. Foto: Juliane Picanço.

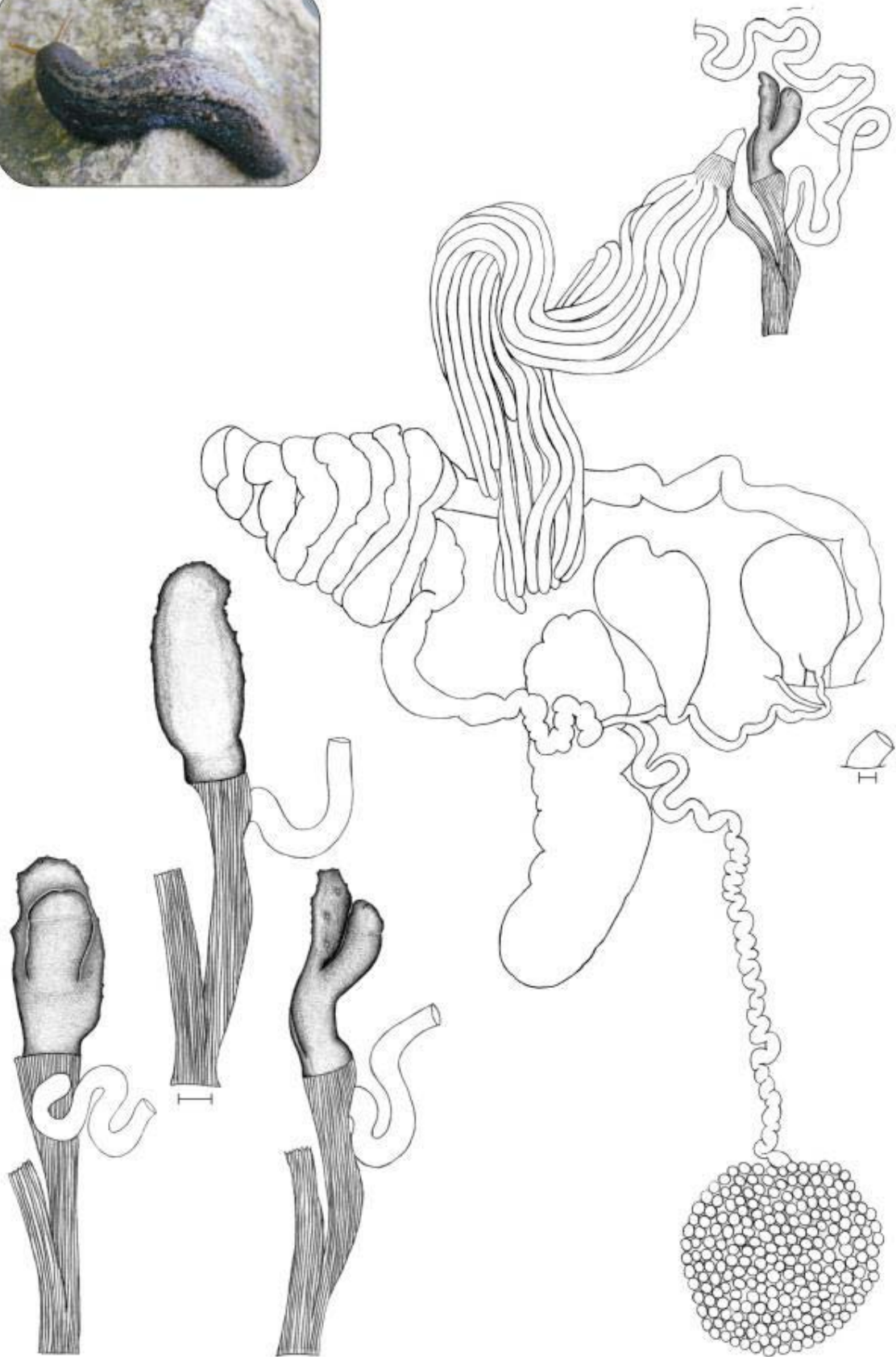


Figura 45. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Phyllocaulis variegatus* (Semper, 1885) procedente de Cruz Alta (Rio Grande do Sul, Brasil). Escala: 1mm. Foto: Juliane Picanço.

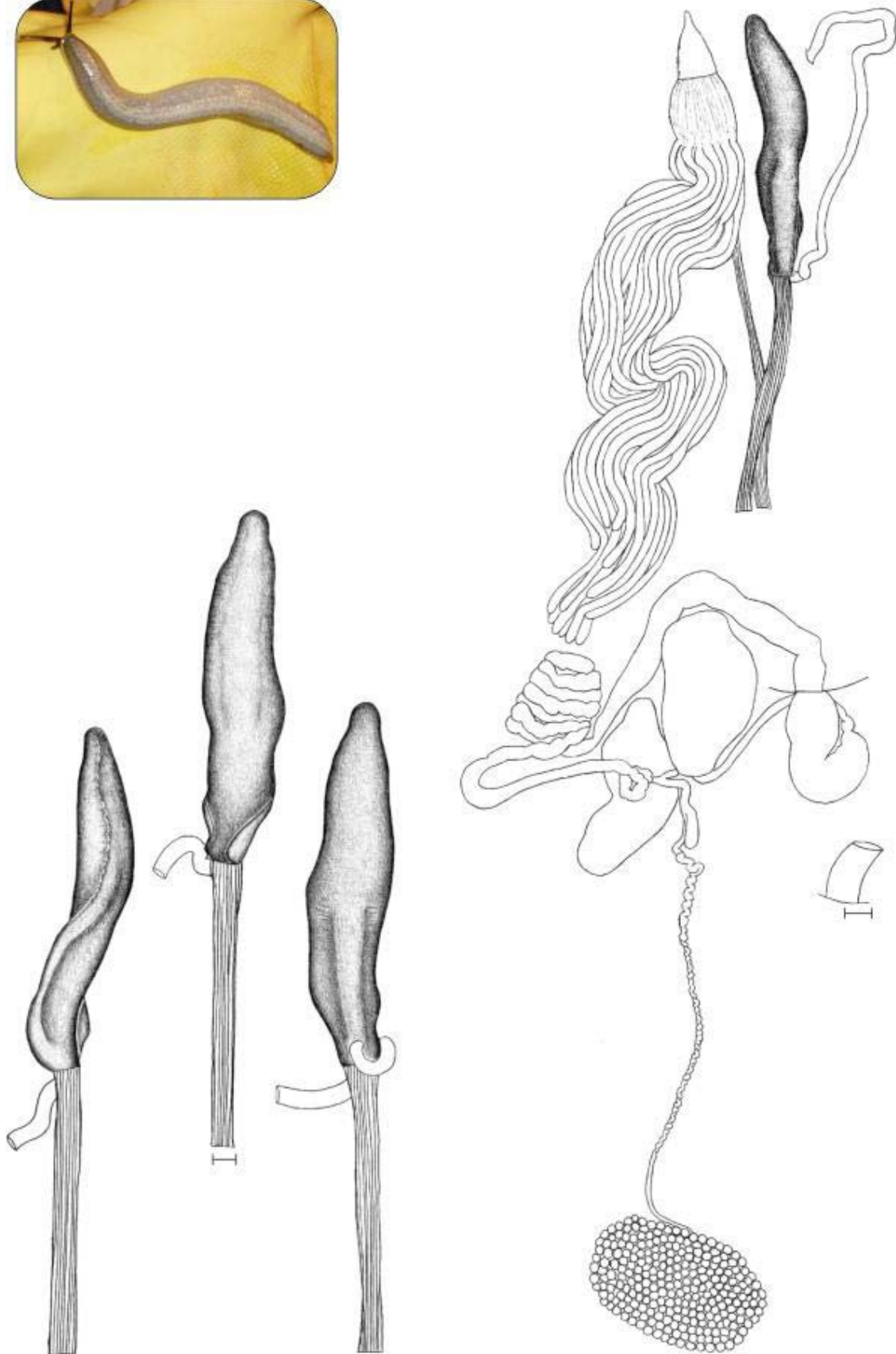


Figura 46. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Vaginulus taunaisii* (Férussac, 1821) procedente de Teresópolis (Rio de Janeiro, Brasil). Escala: 1mm. Foto: Wagner Carreiro.

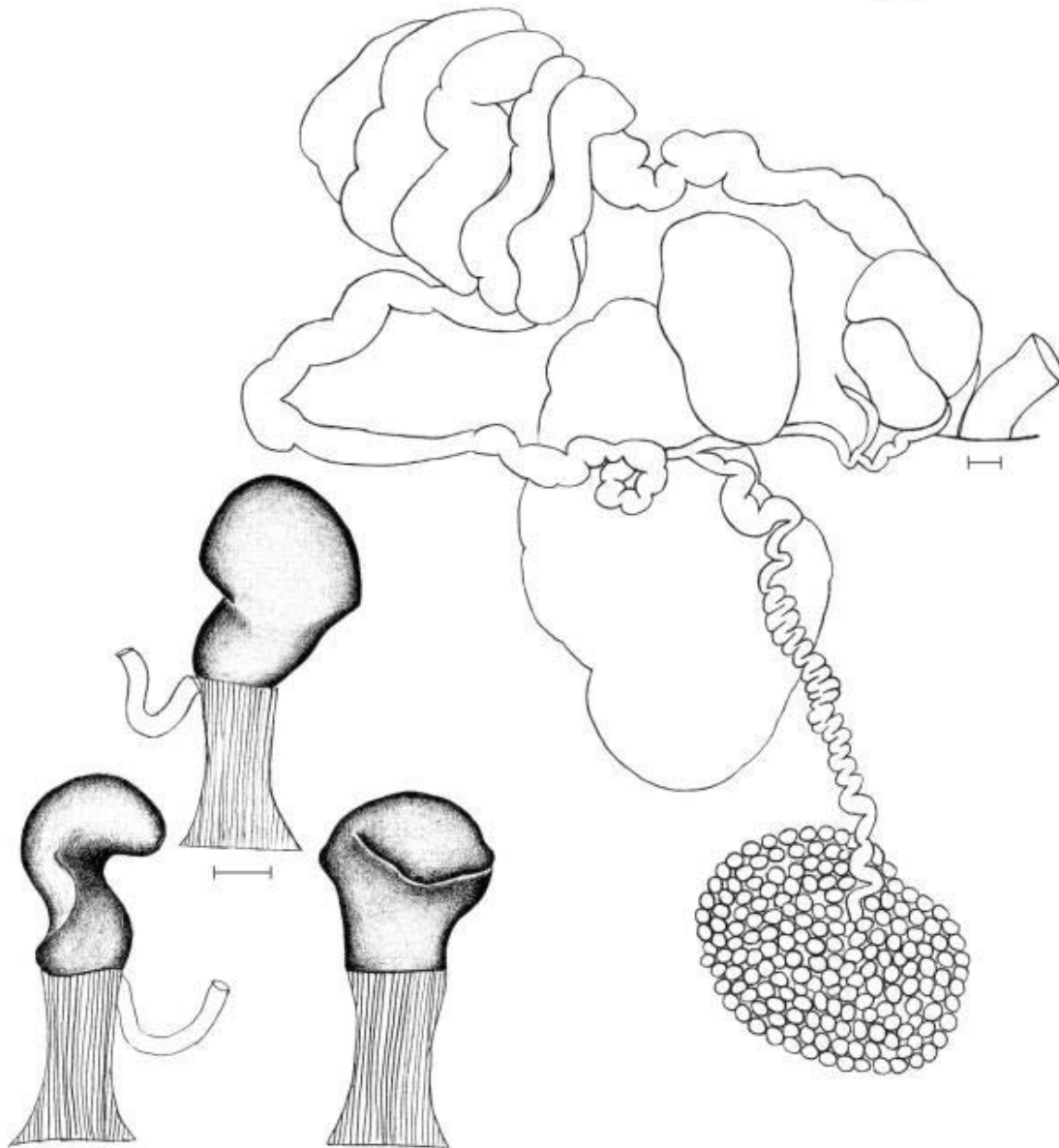
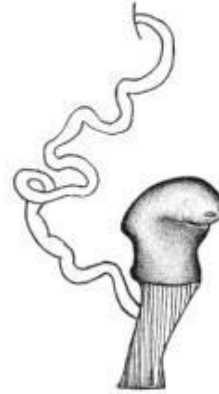


Figura 47. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de paraneótipo de *Heterovaginina limayana* (Lesson, 1830) procedente de Cerro San Cristobal (Lima, Peru). Escala: 1mm. Foto: Rina Ramirez.

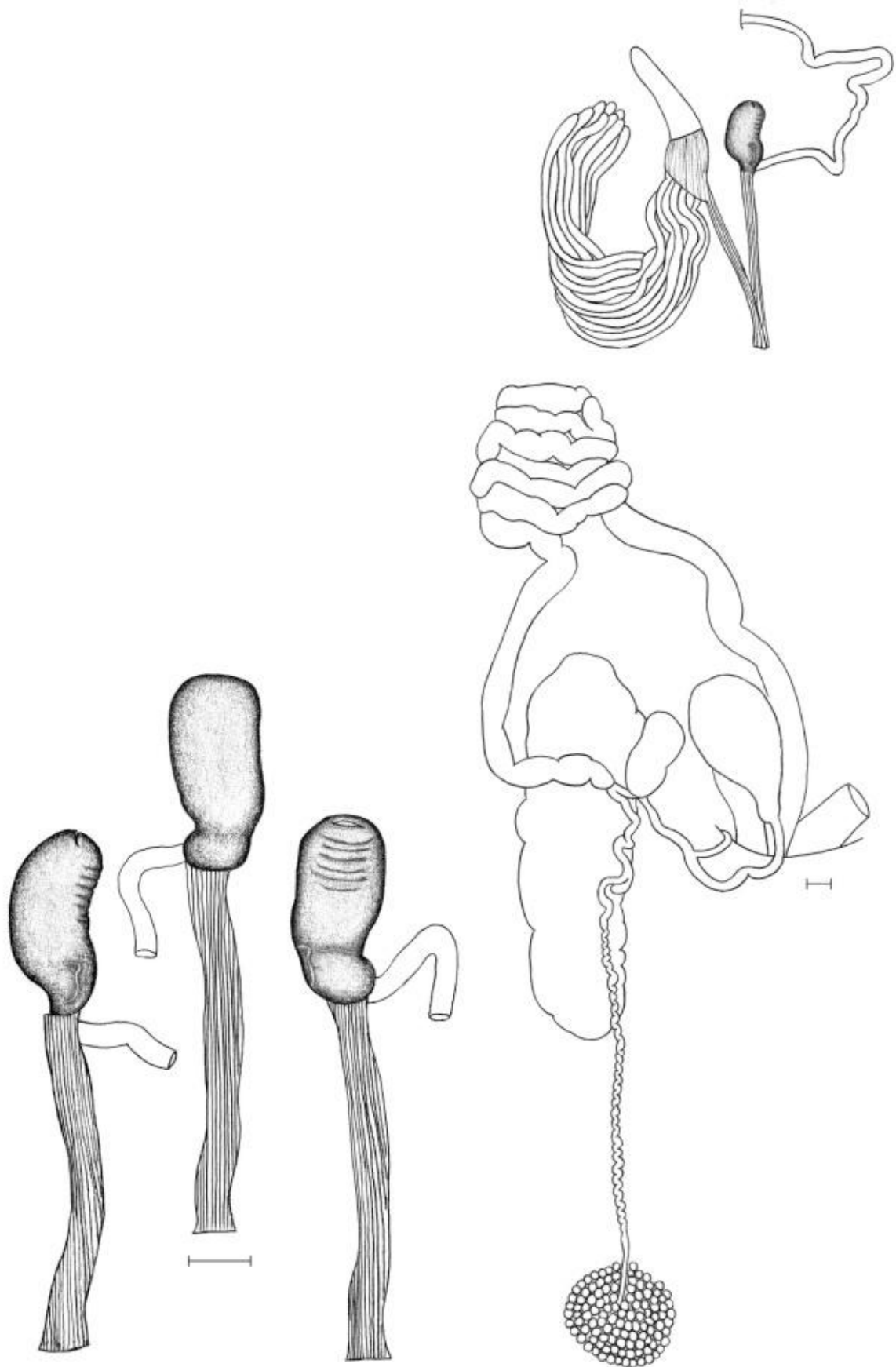


Figura 48. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Novovaginula rosanae* Gomes et al., 1999 procedente de Ainin (Ancash, Peru). Escala: 1mm.

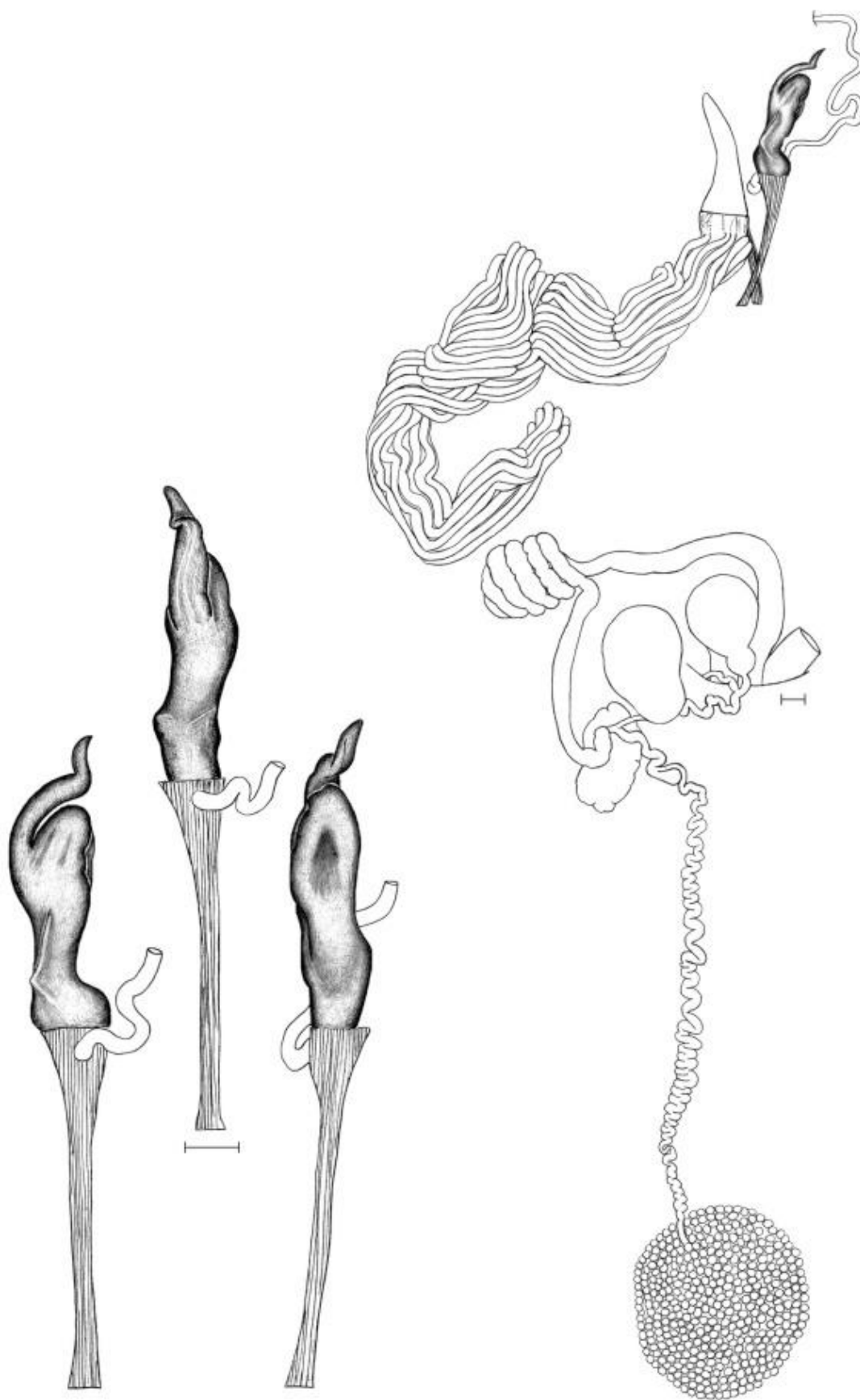


Figura 49. Pênis em três diferentes posições e sistema reprodutor completo de espécime de *Potamojanuarius fuscus* (Heynemann, 1885) procedente de Itabuna (Bahia, Brasil). Escala: 1mm.

CAPÍTULO 3

MOLECULAR PHYLOGENY OF THE LAND SLUGS OF THE GENUS *PHYLLOCAULIS* (MOLLUSCA; SOLEOLIFERA; VERONICELLIDAE) EVALUATED IN LIGHT OF MORPHOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL EVIDENCES.

Artigo encaminhado para *Molecular Phylogenetics and Evolution* (índice de impacto 3.43, segundo JCR 2005), cujas normas para encontram-se no Anexo.

Molecular phylogeny of the land slugs of the genus *Phyllocaulis* (Mollusca; Soleolifera; Veronicellidae) evaluated in light of morphological and geographical evidences¹.

Suzete Rodrigues Gomes^{2,5}, Fernanda Britto da Silva^{3,4}, Inga L. Veitenheimer Mendes², José Willibaldo Thomé⁵, Sandro Luis Bonatto⁴

¹ *Contribuição nº 518 do Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS).*

² *Laboratório de Malacologia, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Cep. 91501- 970, RS, Brazil.*

³ *Laboratório de Citogenética e Evolução, Departamento de Genética, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Cep. 91501- 970, RS, Brazil.*

⁴ *Centro de Biologia Genômica e Molecular, Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Cep. 90.619-900, RS, Brazil.*

⁵ *Laboratório de Malacologia, Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Cep. 90.619-900, Porto Alegre, RS, Brazil.*

Corresponding author. Fax: +54 (51) 3320 35 68

E-mail address: suzetebio@yahoo.com.br

Abstract

The presented molecular analysis contains strong evidences about the validity of the species traditionally recognized for *Phyllocaulis* (except *P. renschi*) and about the relationship between them. *Phyllocaulis* is monophyletic with *Vaginulus taunaisii* as a sister group in the MP and NJ trees or paraphyletic, including also *V. taunaisii* (sister-group of *P. tuberculosus*), in the ML and BI trees. The other species of the genus *Phyllocaulis* formed a monophyletic group with two clades, one comprising *P. gayi*, *P. soleiformis* and *P. renschi* and the other *P. variegatus* and *P. boraceiensis*. An approximate molecular clock indicates that the existent species of *Phyllocaulis* share a common ancestor, which lived at least 1.3 million years ago, during the Pleistocene. This period coincides with the formation of the Brazilian Atlantic Bosque, *Araucaria angustifolia* Bosque and Pampa in east of the Andes. This is the first evolutionary study within the family and about land mollusks from South America.

Keywords: South America; phylogeny; slug; *Phyllocaulis*

Introduction

The Veronicellidae family contains hermaphroditic land slugs totally disproved of shell (Barker, 2001). There are currently 23 genera in the family, which are distributed widely in the humid tropics and subtropics (Hoffmann, 1925; Forcart, 1953; Thomé, 1975ab; Gomes and Thomé, 2004). In America, they are found from the south of the United States to the south of the Argentina and Chile.

Phyllocaulis Colosi, 1922 is the genus of the family that has the most southern distribution. It is endemic from south Brazil, Uruguay, Paraguay, Argentina and central and south Chile (Fig. 1). According to Thomé (1976) and Mansur and Thomé (2007) it includes six species: *Phyllocaulis boraceiensis* Thomé, 1972, *Phyllocaulis variegatus* (Semper, 1885), *Phyllocaulis tuberculosus* (Martens, 1868), *Phyllocaulis gayi* (Fischer, 1871), *Phyllocaulis soleiformis* (d'Orbigny, 1835) and *Phyllocaulis renschi* Thomé, 1965 (Fig. S1). The last specie was considered a synonymous of *Phyllocaulis soleiformis* by Thomé (1976) and only recently revalidated (Mansur and Thomé, 2007). The morphological character that supports the hypothesis of monophyly of the *Phyllocaulis* is the presence of a spate, a peculiar foliaceous structure accessory to penis (Fig. 2) (Thomé, 1975b, 1976). Most of the species of *Phyllocaulis* (*P. boraceiensis*, *P. variegatus*, *P. soleiformis*, *P. renschi* and *P. tuberculosus*) is found to the east of the Andes, in contiguous areas from the south of Minas Gerais in Brazil to south of Argentina (Thomé, 1976) (Fig. 1), between the latitudes 21° and 44°S and longitudes 43° and 68°W. These regions coincide mainly with the *Araucaria angustifolia* Bosque, Brazilian Atlantic Bosque and Pampa, although there are records also to the Paraense Bosque, Chaco and Monte provinces (biogeographical provinces according to Morrone, 2004). *Phyllocaulis gayi* is the unique species of the genus found in the west of Andes Mountains, with restricted distribution to Central and South (Maule and Santiago provinces) between the latitudes 33° and 42°S. *Phyllocaulis soleiformis* and *Phyllocaulis variegatus* are the most mentioned of them because of their morphological variability and because they are proved intermediate host of the *Angiostrongylus costaricensis* Moreira and Céspedes, 1971, which cause the abdominal angiostrongylosis (Bertschinger and Thomé, 1987, 1988; Caballero et al., 1991; Graeff-Teixeira et al., 1989; Graeff-Teixeira et al., 1994; Milanez and Chiaradia, 1999ab; Soares and Thomé, 2002; Mansur and Thomé, 2007). They are also the species more widespread of the genus.

The distinction among the six species recognized to *Phyllocaulis* has been made entirely based on morphological characters of adult animals, mainly on reproductive system. The penis is considered the main character to determinate the

species of Veronicellidae, although *P. renschi* has been revalidated based on radula measures. In this study we aim to test the monophyly of the species of *Phyllocaulis*, infer about the relationships among them and investigate about the evolution of the group in South America based on nuclear (ITS2) and mitochondrial (16S and COX I) DNA sequences. Molecular studies involving Veronicellidae are scarce (Tillier et al., 1996; Winnepeninckx et al., 1998; Yoon and Kim, 2000; Wade and Mordan, 2000; Dayrat et al., 2001; Wade et al., 2006). In the most of them Veronicellidae is only used as out-group and in others only the placement of the Soleolifera order (formed by Veronicellidae, Rathousiidae and Onchidiidae families) among the mollusks is discussed. This is the first evolutionary study within the family Veronicellidae and the first regarding the land mollusks from South America.

Material and Methods

Taxon sampling and DNA extraction

The 37 specimens examined in this study and their respective accession number in GenBank are listed in Table 1. All specimens are deposited in the collection of the Museu de Ciências Naturais of the Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (Table 1). The population of *Phyllocaulis renschi* analyzed was the same examined by Mansur and Thomé (2007). *Sarasinula linguaeformis* (Semper, 1885), *Semperula wallacei* (Issel, 1874), *Veronicella cubensis* (Pfeiffer 1840) and *Vaginulus taunaisii* (Férussac, 1821) were used as outgroups. The phylogeny was rooted on the *Semperula wallacei* species, the non-neotropical species.

The species distributions showed here (Fig 1) are according to the records from the literature (Thomé, 1975b, 1976; Bertschinger and Thomé, 1987, 1988; Zarges, 1989; Thomé et al., 1999; Soares and Thomé, 2002) and the cited biogeographical provinces are according to Morrone (2004).

Total DNA was extracted of a small fragment of the foot muscle tissue from alcohol preserved specimens. Genomic DNA was extracted by Doyle and Doyle protocol (1987). The tissue was treated with 300µl of CTAB isolation buffer (10 mM Tris-HCL, ph 8.0, 20 mM EDTA, 1.4 mM NaCl, 2% Hexadecyltrimethylammonium bromide-CTAB, 2% polyvinylpyrrolidone and 0,2 % 2-mercaptoethanol) and 10 µl of proteinase K (20 mg/ml) at 67°C for 1-2 hours with gentle rotation, following by two alcohol- isoamil-chloroform extractions and ethanol precipitation.

Amplification and sequencing

Fragments of the mitochondrial genes 16S and cytochrome oxidase I (COXI) and of the rRNA internal transcribed spacer 2 (ITS2) of the nuclear rRNA were amplified from template DNA by polymerase chain reaction (PCR). The fragments were amplified using universal primers: 16S1 (CGCCTGTTTATCAAAAACAT) and 16S2 (CCGGTCTGAACTCAGATCACGT) to 16S (Palumbi, 1996); the primer LCO1490 (GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG) and HCO2198 (TAAACTTCAGGGTGACCAAAAATCA) to COXI (Folmer et al., 1994); and the primer LSU1 (CTAGCTGCGAGAATTAATGTGA) and LSU3 (ACTTCCCTCACGGTACTTG) to ITS2 (Wade and Mordan, 2000). PCR amplification was performed in 20 μ l of reaction volume containing 1.6 mM MgCl₂, 200 μ M dNTPs, 0.2 μ M each primer, 1 U TaqDNA polimerase and 10X PCR buffer (Invitrogen) and 1 μ l of template DNA solution. The PCR conditions to amplify the 16S were: 35 cycles at 94°C-2min, 50°C-1min and 72°C-1min30seg. For ITS2 and COXI was utilized a common touchdown protocol (Palumbi, 1996): after 4 min of denaturation at 94°C, the initial annealing temperature of 50°C was decreased by 2°C/cycle until that the final annealing temperature of 40°C was reached and subsequently maintained for additional 40 cycles. Each product amplified was purified with Exonuclease I (EXO1) and Shrimp Alkaline Phosphatase enzymes (SAP) (Amershan Biosciences). Products were sequenced using the EP Terminator kit and ridden on an automated DNA sequencer MegaBACE 1000.

Phylogeny analysis

Resulting chromatograms were revised manually using Chromas 2.0 version and the sequences were aligned using Clustal X 1.83 version (Thompson et al., 1997). The alignment was refined manually using BioEdit version 5.0.9 (Hall, 1999). No heterozygote was found for the ITS2.

The genetic variability among and within the species was calculated using Kimura-2 parameter (Kimura, 1980) based on the combined sequences. We used the Dambe program to detect any saturation sign to the COI gene

The substitution model used for the phylogenetic reconstructions was estimated with Modeltest 3.7 (Posada and Crandal, 1998) (BI, ML and NJ tree) using the minimum theoretical information criterion (AIC). The model general time reversible (GTR) model (Rodriguez et al., 1990) +I (invariable sites) showed a significantly better fit than the other less complicated models (Pinv=0.3831, α =0.5668; base frequencies A=0.2646, C=0.1961, G=0.222, T=0.3173; rate matrix A/G=4.5747, C/T=2.9929). The substitution model used

for the Bayesian inference analysis was calculated using Mr. Modeltest 2.2 (Nylander, 2004).

Phylogenetic analyses were conducted based on sequence concatenated in a single alignment (16S, COXI and ITS2) using the following methods: Bayesian Inference (BI), Maximum likelihood (ML), Maximum Parsimony (MP) and Neighbor-joining (NJ) (Saitou and Nei, 1987). Bayesian inference analysis was performed with the software Mr. Bayes 3.0b4 (Huelsenbeck and Ronquist, 2001). The other analyses were conducted using PAUP* 4.0b10 (Swofford, 1998). Bayesian Inference (BI) phylogenetic inference was also performed by using with 1,000 bootstrap cycles for the Markov Chain Monte Carlo (MCMC) algorithm using flat priors. The posterior-probabilities were calculated with the last 9,000 sampled tree after the log-likelihood values had stabilized. For the other three methods branch confidence values were estimated using 1,000 bootstrap replicates. We inferred ML trees with an heuristic search (TBR) option and a NJ starting tree; confidence was estimated by bootstrap using the NNI heuristic search option. MP was performed by heuristic search (TBR) with starting trees produced by 1,000 replications of random stepwise addition. To assess the MP statistical confidence, bootstrap replicates were conducted using the same heuristic search, but with starting trees obtained from simple stepwise addition. NJ analysis used the ML distance under the evolutionary model selected by Modeltest.

Estimation of divergence times

Divergence times were estimated from the 16S ML tree topology. To test the rate constancy among taxa we compared the likelihoods of the data, with and without enforcing the molecular clock, using the Shimodaira-Hasegawa test implemented in PAUP* 4.0b10. As there are no acceptable calibration point for this group nor any specific substitution rate, we used an estimated rate of 0.056 changes per site per million years (My), that is considered typical for terrestrial snails and used in several other recent studies (Thomaz et al., 1996; Pfenninger and Posada, 2002; Pfenninger et al., 2003).

Anatomy

All specimens used here had their anatomy analyzed under stereomicroscopy. The penis, that is the main specific diagnostic character, was drawn using lucid camera connected to stereomicroscopy (Fig. 2). The anatomical nomenclature utilized is based on the main articles about the Veronicellidae family (Baker, 1925; Forcart, 1953; Thomé, 1975ab, 1976; Gomes and Thomé, 2004).

Results

The nucleotide sequences of fragments of 16S (ranging from 352 to 399 bp), COX (503 pb) and ITS2 (ranging from 600 to 709 pb), for the 37 specimens listed in Table 1, were determined. No sign of saturation was found for the COI gene. The length of the alignment for the combined data set was 1642 pb, including insertions and deletions. The number of constant characters was 1062, the number of parsimony-uninformative characters was 184 and the number of parsimony-informative characters was 396.

In the phylogenetic trees (BI, ML, MP and NJ) all species of *Phyllocaulis* appear as monophyletic groups (Fig. 3) with high supporting values (96%-100%), except for *P. soleiformis*, which predominantly presents moderate values (78%-100%). These lower supports were caused by a haplotype from Encruzilhada do Sul (MCP 8064) which is very divergent from the others, even considering each marker individually. The relationship among the haplotypes within each species was highly similar throughout the trees (Fig. 3), with the best supported clades showing higher stability. Most of the time, the haplotypes were grouped according to the populations which were geographically closer.

The genetic divergences found between and within the analyzed species are shown in Table 2. The highest intraspecific variability found for *P. soleiformis* and *P. variegatus* probably results from the fact that these species were sampled in the greatest number of localities, and these localities were the most distant from each other. *Phyllocaulis soleiformis* and *P. variegatus* are also the species with the widest morphological variability within the genus. The minimum interspecific genetic divergence for the *Phyllocaulis* species was 0.065, between *P. soleiformis* and *P. renschi*, while the maximum was 0.127 between *P. tuberculosus* and *P. renschi*. The average genetic divergence within the genus *Phyllocaulis* was 0.082 (average between the species). The average genetic divergence between *Phyllocaulis* and the outgroups *Vaginulus taunaisii*, *Veronicella cubensis*, *Semperula wallacei* and *Sarasinula linguaeformis* were 0.135, 0.172, 0.179 and 0.182, respectively.

The relationship between the species of the genus *Phyllocaulis* was identical in all phylogenetical trees (Fig. 3), with the exception of the position of the outgroup *Vaginulus taunaisii*. All nodes were highly or moderately supported (70%-100%), except in the MP tree, where two clades presented low support (58% and 68%). *Phyllocaulis* is monophyletic with *V. taunaisii* as a sister group in the MP and NJ trees, but with relatively low support (58% and 86%, respectively). In the ML and BI trees, *V. taunaisii* is a very divergent sister-group of *P. tuberculosus* (genetic distance: 0.180) with moderate to high support (74% to 100%, respectively). This variation (*V. taunaisii* presenting itself within the *Phyllocaulis* at

one point and as its sister-group at another) could not be attributed to a specific marker, since it also occurred when they were individually analyzed. The other species of the genus *Phyllocaulis* (*P. gayi*, *P. soleiformis*, *P. renschi*, *P. variegatus* and *P. boraceiensis*) formed a monophyletic group with two clades, one comprising *Phyllocaulis gayi*, *Phyllocaulis soleiformis* and *Phyllocaulis renschi* and the other *Phyllocaulis variegatus* and *Phyllocaulis boraceiensis* also with moderate to high support (68%-100%).

The substitution rate used and the ML clockwise tree indicates that the existent species of *Phyllocaulis* share a common ancestor, which lived at least 1.3 million years ago and the radiation that originated the most diversified clade within the genus (*P. gayi*+*P. soleiformis*+*P. renschi* and *P. variegatus*+*P. boraceiensis*) occurred likely around 0.8 Mya. The event that separated the ancestor of *P. soleiformis*+*P. renschi* and *P. gayi* probably occurred around 0.63 Mya while the event that separated the ancestor of *P. boraceiensis* and *P. variegatus* occurred around 0.7 Mya.

Discussion

Although a low level of intraspecific genetic divergence had been detected within the genus *Phyllocaulis* (0.082), the analysis revealed a clear genetic differentiation between the species traditionally accepted in the current taxonomy, based on morphological data. The nodes that indicate the monophyly of the species were highly supported, although some results and some known data about *P. renschi* and *P. soleiformis* had led us to doubt of the taxonomic validity of *P. renschi*. The degree of divergence between the specimen from Encruzilhada do Sul and the other specimens of *P. soleiformis*, and the morphological variability known for this species show that *P. soleiformis* (Mansur and Thomé, 2007) surely has different established populations. The levels of divergence found between *P. soleiformis* and *P. renschi* have different magnitudes (lowest values) from those found between the other studied species. Moreover, *P. renschi* is not differentiable from *P. soleiformis* by the reproductive system, where the specific diagnostic features are conventionally found (Thomé, 1965; Thomé, 1975b, 1976). Both species are differentiable only by radula measurements (Mansur and Thomé, 2007). In addition, *P. renschi* has geographical records in two localities in southern Brazil (province of the *Araucaria angustifolia* Bosque) (between latitudes 29°-30° and longitudes 50°-51°), where *P. soleiformis* also is found. Considering these facts, *P. renschi* could be interpreted as one population of *P. soleiformis* (in this case, the most divergent population which was studied).

In all resulting trees, the same relationship scenario was observed between the species of the genus *Phyllocaulis*, although the *Vaginulus taunaisii* position (outgroup) had changed according to the utilized method. The results from the ML and BI trees (where *Vaginulus taunaisii* is a sister group of *Phyllocaulis tuberculosis*) are congruent with some morphological characteristics known for *Vaginulus taunaisii*. Although the spate is classically identified in the species of the genus *Phyllocaulis* (Colosi, 1922; Hoffmann, 1925; Baker, 1925; Thomé, 1976) some penis characteristics of *Vaginulus taunaisii* (the only species of the genus) allow us to infer that this species also presents a spate (Fig. 2). However, in this species, the spate is adherent to the penis glans. This hypothesis was also supported by other authors such as Semper (1885), Hoffmann (1925) and Thomé (1969). Hoffmann (1925) also commented that he found one specimen in the Jena Museum in which, near the base of the penis, the glans was detached from the spate, evidencing the presence of a spate. *Phyllocaulis tuberculosis*, unlike *Va. taunaisii*, has a wide and loose spate, like in the other species of the genus. According to Thomé (1976) the penis in this species is constituted by one long gland, sharpened in the extremity, and one spate with tubercles and ridges. All geographic records of the *P. tuberculosis* are to the north of the 30°S latitude and they reach, at the most, the 26°S latitude at the *A. angustifolia* Bosque and the Brazilian Atlantic Bosque. *Vaginulus taunaisii* is also found in these two biogeographical provinces, however, to the north of the 26°S latitude until the 22°S latitude.

The relationships observed between the other species of *Phyllocaulis* (beyond *P. tuberculosis*) were well characterized and they confer in part with some inferences made by Thomé (1976) based on the morphology and geographical distributions. According to Thomé (1976) *P. boraceiensis*, *P. variegatus* and *P. tuberculosis* are probably close species, because of the similarity of their penis and penial gland. The same also occurs with *P. gayi* and *P. soleiformis*, which are also close species. Thomé's hypothesis is similar to ours, although the condition of basal species for *P. tuberculosis* was not deciphered by Thomé and *Vaginulus taunaisii* was not included in his study. According to Thomé (1976), *P. boraceiensis* and *P. variegatus* are the species with the northernmost distribution (Fig. 1) and have a short cylindrical gland with a truncated extremity and thorns in the spate (Fig. 2) (Thomé, 1972; Bertschinger and Thomé, 1987, 1988; Soares and Thomé, 2002). In addition, *Phyllocaulis gayi* and *P. soleiformis* are the species of the genus with the most austral distribution (Fig. 1) and have a completely smooth penis with a long cylindrical-conical gland, sharpened in the extremity (Fig. 2).

Another hypothesis about the relationship within the *Phyllocaulis* was done by Götting (1985) based on characteristics of the radula and jaw. According to Götting (1985) there are two groups: one nesting *P. boraceiensis*+*P. gayi*+*P. renschi* and another one nesting *P. tuberculosus*+*P. soleiformis*+*P. variegatus*. Götting's hypothesis is improbable and it does not show any correspondence with the morphology, distribution of the group and with our observations.

According to our results, *Phyllocaulis* is a recent group, condition which can be seen by the current paucity of variation within of the genus and estimated results of divergence times. Assuming a molecular clock, the speciation of *Phyllocaulis* (c.1.3 mya) in South America is coincident with the Pleistocene Period (1.8 million to ~10,000 years ago). According to Weir (2006), the Pleistocene was characterized by a series of glacial cycles that produced severe climatic changes, differentiation of habitats and speciation. According to Lema et al. (2002), during this period, the jib of the internal sea in southern Brazil happened, which originated the Campanha (Pampa), the Central Depression (Pampa) and the Litoral (Brazilian Atlantic Bosque), with the formation of the costal forest (Brazilian Atlantic Bosque). Also during this period, the Brazilian Southern Plateaus were well configured (*A. angustifolia* Bosque). The diversification of *Phyllocaulis* in South America, therefore, seems to be related to the formation of the Pampa, the Brazilian Atlantic Bosque and the *A. angustifolia* Bosque in South America and the pattern of sympatry exhibited by some species of *Phyllocaulis* nowadays probably resulted from a secondary contact. The dates of some geographical records allow us to notice that *P. soleiformis* and *P. variegatus* are extending their distribution, the first species towards the north and the last towards the south (Thomé, 1975b, 1976; Bertschinger and Thomé, 1987, 1988; Thomé et al., 1999; Soares and Thomé, 2002). The divergence time estimative of 0.63 million years ago for *P. soleiformis* and *P. gayi* based on the molecular clock, provides evidence for cross-Andean dispersal and posterior speciation well after the final phase of its uplift. This pattern of monophyletic groups found on both sides of the Andes, with geographical distributions that are either entirely *cis* or *tras*-Andean has also been found for other groups from the Pleistocene and Pliocene, including freshwater fishes, rainforest trees, *Heliconius* butterflies, toads and bats (Brower, 1996; Slade and Moritz, 1998; Ditchfield, 2000; Dick et al., 2003; Hoffmann and Baker, 2003). The ancestor of *P. soleiformis* and *P. gayi* probably reached Chile by the Patagonian Andes since Chile and Argentina share extensive areas of Patagonia, where the biome is the same (Jaksic et al., 2002). Moreover, there were not so many possibilities since there are significant barriers to the north (the Atacama Desert, which was formed c. 2.0 mya ago) and to the west and south (the Pacific Ocean).

Conclusions

Despite the acknowledged limitations of our sampling, which covered a small portion of each species distribution, our results are robust and they are in concordance with some morphological and geographical characteristics already known to *Phyllocaulis* and *Vaginulus*. The presented molecular analysis contains strong evidences about the validity of the species traditionally recognized for *Phyllocaulis* (except *P. renschi*) and about the relationship between these species. The results raise doubts about the monophyly of *Phyllocaulis* (which can also include *Vaginulus taunaisii*), and about the taxonomical validity of *P. renschi* (which can be a divergent population of *P. soleiformis*). With more global taxon sampling and additional information about the anatomy, more light should be shed on these two questions. The results also indicate that the existent species of *Phyllocaulis* result from a recent adaptative radiation which occurred during the Pleistocene. There is an enormous potential for using molecular markers to investigate evolutionary questions within the Veronicellidae. This is the first molecular analysis within the Veronicellidae and holds important implications since it also represents the first genus of land slugs from South America studied under molecular and evolutionary aspects.

Acknowledgments

We are grateful to the Malacology lab group from PUCRS and Dr. Carlos Gallardo and José Grau from Universidad Austral de Chile for the help to collect specimens; to Prof. Dr. Cláudio Valdovinos from Universidad de Concepción for the donation of *P. gayi* samples; to Eleandro Moyses for building the maps; to Wagner Carneiro for taking photos of living specimens of *Vaginulus taunaisii*; to Juliane Picanço for taking photos of living specimens of the other species of *Phyllocaulis*; to Conselho National de Desenvolvimento Científico e Tecnológico for the financial support (CNPq 140285/2003-02 for SRG, 500032/2003-3).

References

- Baker, H.B., 1925. North American Veronicellidae. Proc. Acad. Natur. Sci. Philad. 77: 157-184.
- Barker, G.M., 2001. Gastropods on land: phylogeny, diversity and adaptive. In: Barker, G.M. (Ed.), The biology of terrestrial mollusks, CABI, New York, pp. 1–146.
- Bertschinger, R.B.E., Thomé, J.H., 1987. Contribuição à recharacterização de *Phyllocaulis soleiformis* (D'Orbigny, 1835) (Gastropoda, Veronicellidae). Rev. Bras. Zool. 4 (3), 215-233.
- Bertschinger, R.B.E., Thomé, J.H., 1988. Contribuição à recharacterização de *Phyllocaulis variegatus* (Semper, 1885) (Gastropoda; Veronicellidae). Veritas 33 (132), 573-592.
- Brower, A.V.Z., 1996. Parallel race formation and the evolution of mimicry in Heliconius butterflies: a phylogenetic hypothesis from mitochondrial DNA sequences. Evolution 50: 195-221.
- Caballero, R., Thomé, J.W., Andrews, K.L., Rueda, A., 1991. Babosas de Honduras (Soleolifera: Veronicellidae: biología, ecología, distribución, descripción, importancia económica y claves para su identificación. CEIBA 32 (2), 107-126.
- Colosi, G., 1922. Contributo alla conoscenza anatomica e sistematica dei Vaginulidi Sud-Americani. An. Mus. Nac. Hist. Nat. Bs. 31: 475-517
- Dayrat, B., Tillier, A., Lecointre, G., Tillier, S., 2001. New clades of Euthyneuran Gastropods (Mollusca) from 28S rRNA sequences. Mol. Phyl. Evol. 19 (2): 225-235.
- Dick, C.W., Roubik, D.W., Gruber, K.F., Bermingham, E., 2003. Long-distance gene flow and cross-Andean dispersal of lowland rainforest bees (Apidae: Euglossini) revealed by comparative mitochondrial DNA phylogeography. Mol. Ecol. 13: 3775-3785.
- Ditchfield, A.D., 2000. The comparative phylogeography of Neotropical mammals: patterns of intraspecific mitochondrial DNA variation among bats contrasted to nonvolant small mammals. Mol. Ecol. 9, 1307-1318.
- Doyle, J.J., Doyle, J.L., 1987. A rapid DNA isolation procedure from small quantities of fresh leaf tissues. Phytochem. Bull. 19, 11-15.
- Folmer, O., Black, M., Hoen, W., Lutz, R., Vrijenhoek, R., 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. Mol. Mar. Biol. Biotech. 3: 294-299.
- Forcart, L., 1953. The Veronicellidae of Africa (Mollusca, Pulmonata). Ann. Mus. Roy. Congo Belge Sci. Zool. 23: 1-110.

- Gomes, S.R., Thomé, J.W., 2004. Diversity and distribution of the veronicellidae (Gastropoda; Soleolifera) in the Oriental and Australian biogeographical regions. Mem. Queensland Mus. 49 (2), 589-601.
- Götting, K.J., 1985. Kiefer und in der Radula Gattung *Phyllocaulis* Colosi (Pulmonata; Soleolifera; Veronicellidae). Arch. Mollusk. 116 (1/3), 47-56.
- Graeff-Teixeira, C., Thomé, J.W., Pinto, S.C.C., Camillo-Coura, L., Lenzi, H.L., 1989. *Phyllocaulis variegatus* - an intermediate host of *Angiostrongylus costaricensis* in south Brazil. Mem. Inst. Oswaldo Cruz 84 (1), 65-8.
- Graeff-Teixeira, C., Pinto, V.M., Júnior, E.B., Agostini, A.A., 1994. Natural infection of *Phyllocaulis soleiformis* with larvae morphologically similar to L2 of *Angiostrongylus costaricensis*. Mem. Inst. Oswaldo Cruz 89 (1), 121.
- Hall, T.A., 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucl. Acids. Symp. 41, 95-98.
- Hoffmann, H., 1925. Die Vaginuliden. Ein Beitrag zur Kenntnis ihre Biologie, Anatomie, Systematik, geographischen Verbreitung und Phylogenie. Jenaisch. Zeitsch. Naturwissenschaft 61 (1-2), 1-374.
- Hoffmann, F.G., Baker, R.J. 2003. Comparative phylogeography of short-tailed bats (*Carollia*: Phyllostomidae). Mol. Ecol. 12, 3403-3414.
- Huelsenbeck, J. P., Ronquist, F. 2001. Mr. Bayes: Bayesian inference of phylogeny. Bioinformatics 17:754-755.
- Jaksic, F.M., Iriarte, J.A., Jiménez, J.E., Martínez, D.R., 2002. Invaders without frontiers: cross-border invasions of exotic mammals. Biol. Invas. 4, 157-173.
- Kimura, M., 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. J. Mol. Evol. 16, 111-120.
- Lema, T., Costa, M.C.S., Dornelles, J.E., Abdalla, F., 2002. Os Répteis do Rio Grande do Sul - Atuais e Fósseis, Biogeografia. Ofidismo, EPECE - PUCRS, Porto Alegre, 166 p.
- Nylander, J.A.A. 2004. Mr. Modeltest 2.2 (program distributed by the author). Uppsala University.
- Mansur, G.G., Thomé, J.W., 2007. Taxonomic significance of the radula and mandible in the genus *Phyllocaulis* and revalidation of *P. renschi* (Mollusca: Gastropoda: Veronicellidae). Stud. Neotrop. Fauna & Environment (in press).
- Milanez, J.M., Chiaradia, L.A., 1999a. Lesmas: praga emergente no Oeste Catarinense. Agropec. Catarinense 12 (1), 15-16.
- Milanez, J.M., Chiaradia, L.A., 1999b. Eficiência de iscas à base de ácido bórico para o controle de *Sarasinula linguaeformis* (Semper, 1885) (Mollusca: Veronicellidae). Pesq. Agropec. Gau. 5 (2), 351-355.
- Morrone, J., 2004. Panbiogeografia, componentes bióticos y zonas de transición. Rev. Bras. Entomol. 48(2): 149-162.

- Palumbi, S.R., 1996. Nucleic acids II: the polymerase chain reaction. In: Hills, D. M., Moritz, C., Mable, B. K. (Eds), *Molecular Systematics*, Sinauer Associates, Sunderland, pp. 205-247.
- Pfenninger, M., Eppenstein, A., Magnin, F. 2003. Evidence for ecological speciation in the sister species *Candidula unifasciata* (Poiret, 1801) and *C. rugosiuscula* (Michaud, 1831) (Helicellinae, Gastropoda). *Biol. J. Linn. Soc.*, 79, 611-628.
- Pfenninger, M., Posada, D. 2002. Phylogeographic history of the land snail *Candidula unifasciata* (Helicellinae, Stylommatophora): fragmentation, corridor migration, and secondary contact. *Evolution* 56 (9), 1776-1788.
- Posada, D., Crandall, K.A., 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14, 817-818.
- Rodriguez, F., Oliver, J.F., Marin, A., Medina, J. R., 1990. The general stochastic model of nucleotide substitutions. *J. Theor. Biol.* 142:485-501
- Saitou, N., Nei, M., 1987. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* 4, 406-425.
- Semper, C., 1885. Landmollusken. In: *Reisen im Archipel der Philippinen*, C.W. Kreidel's, Wiesbaden, pp. 291-327.
- Soares, B. M., Thomé, J.W., 2002. Variabilidade morfológica de *Phyllocaulis variegatus* (Mollusca, Gastropoda, Veronicellidae) no Rio Grande do Sul. *Biociências* 10 (1), 149-168.
- Slade, R.W., Moritz, C., 1998. Phylogeography of *Bufo marinus* from its natural and introduced ranges. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 265, 769-777.
- Swofford, D.L. 1998. PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods). Version 4. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Thomaz, D., Guiller, A., Clarke B., 1996. Extreme divergence of mitochondrial DNA within species of Pulmonate land snails. *Proc. Biol. Sci.* 263 (1368):363-368.
- Thomé, J.W., 1965. *Phyllocaulis renschi*, eine neue Veronicellidae (Mollusca) aus Rio Grande do Sul/Brasilien. *Zoolog. Anz.* 174 (3), 202-209.
- Thomé, J.W., 1969. Erneute Beschreibung neotropischer Veronicellidae-Typen (Mollusca, Gastropoda). II. Arten aus der Sammlung des Senckenberg-Museums in Frankfurt a. M. *Frankfurt. Arch. Mollusk.* 99(5/6): 331-363
- Thomé, J.W., 1972. Uma nova espécie de *Phyllocaulis* do Brasil (Veronicellidae, Gastropoda). *Iheringia* (41): 59-68.
- Thomé, J.W., 1975a. Estado atual da sistemática dos Veronicellidae Americanos. *Arq. Mus. Nac.* (55): 155-165.
- Thomé, J.W., 1975b. Os gêneros da família Veronicellidae nas Américas (Mollusca; Gastropoda). *Iheringia* (48), 3-56.
- Thomé, J.W., 1976. Revisão do gênero *Phyllocaulis* (Colosi, 1922) (Mollusca, Veronicellidae). *Iheringia* 49, 67-90.

- Thomé, J.W., Gomes, S.R., Silva, R.S., 1999. Ocorrência e distribuição da família Veronicellidae Gray, 1840 (Mollusca, Gastropoda) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Biociências* 7(1): 157-165.
- Thompson, J.D., Gibson, T.J., Plewniak, F., Jeanmougin, F., Higgins, D.G., 1997. The CLUSTAL_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic. Acids Res.* 25, 4876-4882.
- Tillier, S., Masselot, M., Tillier, A., 1996. Phylogenetic relationships of the pulmonate gastropods from rRNA sequences, and tempo and age of the stylommatophoran radiation. In: Taylor, J.D. (Ed.), *Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca*, Oxford University Press, Oxford, pp. 267-284.
- Wade, C.M., Mordan, P.B., 2000. Evolution within the gastropod; using the ribosomal RNA gene-cluster as an indicator of phylogenetic relationships. *J. Mollusc. Stud.* 66, 565-570. 284.
- Wade, C.M., Mordan, P.B., Naggs, F., 2006. Evolutionary relationships among the Pulmonate land snails and slugs (Pulmonate, Stylommatophora). *J. Linnean Soc.* 87, 593-610.
- Weir, J.T., 2006. Divergent timing and patterns of species accumulation in lowland and highland neotropical birds. *Evolution* 60: 842–855
- Winnepenninckx, B., Backeljau, T., Wachter, R., 1998. Investigation of Molluscan Phylogeny on the basis of 18S rRNA sequences. *Mol. Biol. Evol.* 13 (10), 1306-1317.
- Yoon, S.H., Kim, W., 2000. Phylogeny of some gastropod mollusks derived from 18S rDNA sequences with emphasis on the Euthyneura. *The Nautilus* 114 (3), 84-92.
- Zarges, C.R., 1989. Moluscos terrestres y dulceacuicolas de la cordillera de Nahuelbuta y areas adyacentes. (VII Region, Chile). *Comun. Mus. Reg. Concepción* 3, 7-14.

Table 1. List of specimens of *Phyllocaulis* and out-group examined in this study, sampling localities, voucher-specimens and GenBank accession numbers.

Taxon	Locality	Voucher-specimens	GenBank accession number		
			16S	COXI	ITS2
<i>P. boraceiensis</i>	Teresópolis 1 (RJ, Brasil)	MCP 8048	DQ318521	DQ318454	DQ318472
<i>P. boraceiensis</i>	Teresópolis 2 (RJ, Brasil)	MCP 8049	DQ318520	DQ318457	DQ318470
<i>P. boraceiensis</i>	Itanhaém (SP, Brasil)	MCP 8050	DQ318519	DQ318456	DQ318471
<i>P. boraceiensis</i>	São Paulo 1 (SP, Brasil)	MCP 8051	DQ318517	DQ318453	DQ318474
<i>P. boraceiensis</i>	São Paulo 2 (SP, Brasil)	MCP 8052	DQ318518	DQ318455	DQ318473
<i>P. gayi</i>	Hueicolla 1 (X Região, Chile)	MCP 8053	DQ318497	DQ318436	DQ318480
<i>P. gayi</i>	Hueicolla 2 (X Região, Chile)	MCP 8054	DQ318499	DQ318435	DQ318482
<i>P. gayi</i>	Hueicolla 3 (X Região, Chile)	MCP 8055	DQ318500	DQ318437	DQ318481
<i>P. gayi</i>	Hueicolla 4 (X Região, Chile)	MCP 8056	DQ318498	*	DQ318484
<i>P. gayi</i>	Pucón 1 (X Região, Chile)	MCP 8057	DQ318501	DQ318433	DQ318483
<i>P. gayi</i>	Pucón 2 (X Região, Chile)	MCP 8058	*	DQ318434	*
<i>P. renschi</i>	Riozinho 1 (RS, Brasil)	MCP 8059	DQ318507	DQ318443	DQ318465
<i>P. renschi</i>	Riozinho 2 (RS, Brasil)	MCP 8060	DQ318508	DQ318444	DQ318466
<i>P. renschi</i>	Riozinho 3 (RS, Brasil)	MCP 8061	DQ318509	DQ318445	DQ318467
<i>P. renschi</i>	Riozinho 4 (RS, Brasil)	MCP 8062	DQ318510	DQ318446	DQ318468
<i>P. renschi</i>	Riozinho 5 (RS, Brasil)	MCP 8063	DQ318511	DQ318447	DQ318469
<i>P. soleiformis</i>	Encruzilhada do Sul (RS, Brasil)	MCP 8064	DQ318506	DQ318441	DQ318489
<i>P. soleiformis</i>	Pelotas (RS, Brasil)	MCP 8065	DQ318503	DQ318439	DQ318487
<i>P. soleiformis</i>	Pinhal (RS, Brasil)	MCP 8066	DQ318502	DQ318438	DQ318485
<i>P. soleiformis</i>	Porto Alegre (RS, Brasil)	MCP 8067	DQ318504	DQ318440	DQ318488
<i>P. soleiformis</i>	Sananduva (RS, Brasil)	MCP 8068	DQ318505	DQ318442	DQ318486
<i>P. tuberculosis</i>	Sapiranga 1 (RS, Brasil)	MCP 8069	DQ318524	DQ318449	DQ318492
<i>P. tuberculosis</i>	Sapiranga 2 (RS, Brasil)	MCP 8070	DQ318523	DQ318452	DQ318491
<i>P. tuberculosis</i>	Nova Petrópolis 1 (RS, Brasil)	MCP 8071	DQ318525	*	DQ318490
<i>P. tuberculosis</i>	Nova Petrópolis 2 (RS, Brasil)	MCP 8072	DQ318526	*	DQ318493
<i>P. tuberculosis</i>	Nova Petrópolis 3 (RS, Brasil)	MCP 8073	*	DQ318451	DQ318494
<i>P. tuberculosis</i>	Gravatá (RS, Brasil)	MCP 8074	*	DQ318450	*
<i>P. tuberculosis</i>	Canela (RS, Brasil)	MCP 8075	DQ318522	DQ318448	*
<i>P. variegatus</i>	Arroio Grande (RS, Brasil)	MCP 8718	DQ318514	DQ318462	DQ318475
<i>P. variegatus</i>	Canela (RS, Brasil)	MCP 8719	DQ318516	DQ318459	DQ318478
<i>P. variegatus</i>	Encruzilhada do Sul (RS, Brasil)	MCP 8720	DQ318513	DQ318460	DQ318477
<i>P. variegatus</i>	Porto Alegre (RS, Brasil)	MCP 8721	DQ318512	DQ318461	DQ318476
<i>P. variegatus</i>	Sananduva (RS, Brasil)	MCP 8722	DQ318515	DQ318458	DQ318479
<i>Sa. linguaeformis</i>	Chapecó (SC, Brasil)	MCP 8723	DQ318528	DQ318463	DQ318495
<i>Va. taunaysii</i>	Teresópolis (RJ, Brazil)	MCP 8724	DQ318527	DQ648529	DQ318496
<i>Ve. cubensis</i>	Hilo (Hawaii, E.U.A)	MCP 8824	DQ897674	DQ897672	DQ897670
<i>Se. wallacei</i>	Sabah (Borneo, Malaysia)	MCP 8823	DQ897675	DQ897673	DQ897671

* marker not amplified even before several modifications on protocol.

Table 2- Pairwise nucleotide divergence matrix estimated according to Kimura-2 parameter based on the combined sequences (16S, COX and ITS2). In the diagonal is the within-species diversity.

	01	02	03	04	05	06	07	08	09
01. <i>P. gayi</i>	0.006								
02. <i>P. soleiformis</i>	0.066	0.021							
03. <i>P. renschi</i>	0.076	0.065	0.000						
04. <i>P. variegatus</i>	0.071	0.082	0.089	0.021					
05. <i>P. boraceiensis</i>	0.074	0.086	0.099	0.070	0.011				
06. <i>P. tuberculosus</i>	0.110	0.109	0.127	0.109	0.122	0.014			
08. <i>Va. taunaisii</i>	0.136	0.138	0.139	0.130	0.131	0.138			
09. <i>Se. wallacei</i>	0.182	0.174	0.184	0.170	0.186	0.180	0.197		
10. <i>Sa. linguaeformis</i>	0.177	0.179	0.190	0.174	0.178	0.194	0.206	0.204	
11. <i>Ve. cubensis</i>	0.166	0.172	0.178	0.155	0.176	0.184	0.187	0.207	0.206

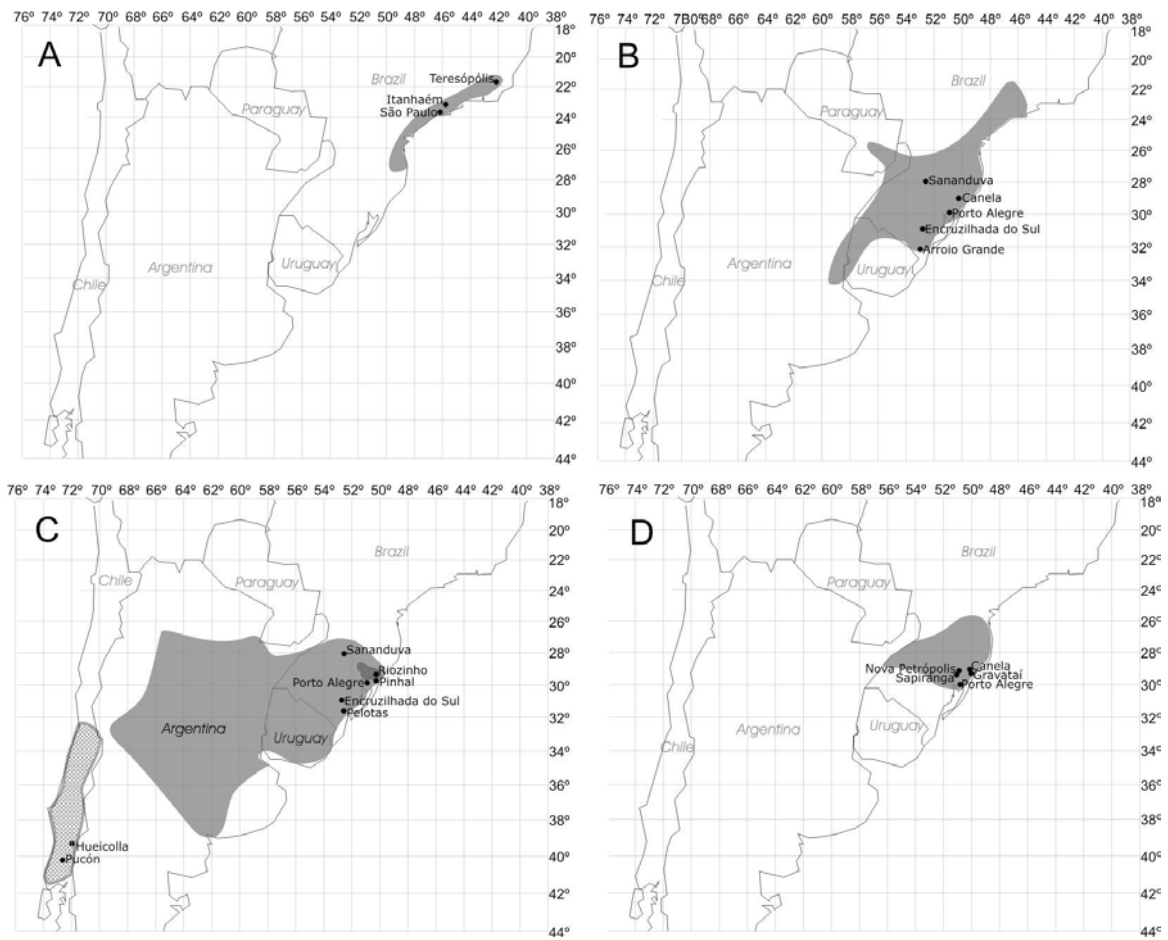


Figure 1. Maps showing the geographic distribution of the species of *Phyllocaulis* based on bibliographic records. Collection localities for this study are marked with black circles. (A) *Phyllocaulis boraceiensis*, (B) *P. variegatus*, (C) *P. soleiformis*, *P. renschi* (darker gray) and *P. gayi* (hatched), (D) *P. tuberculosus*.

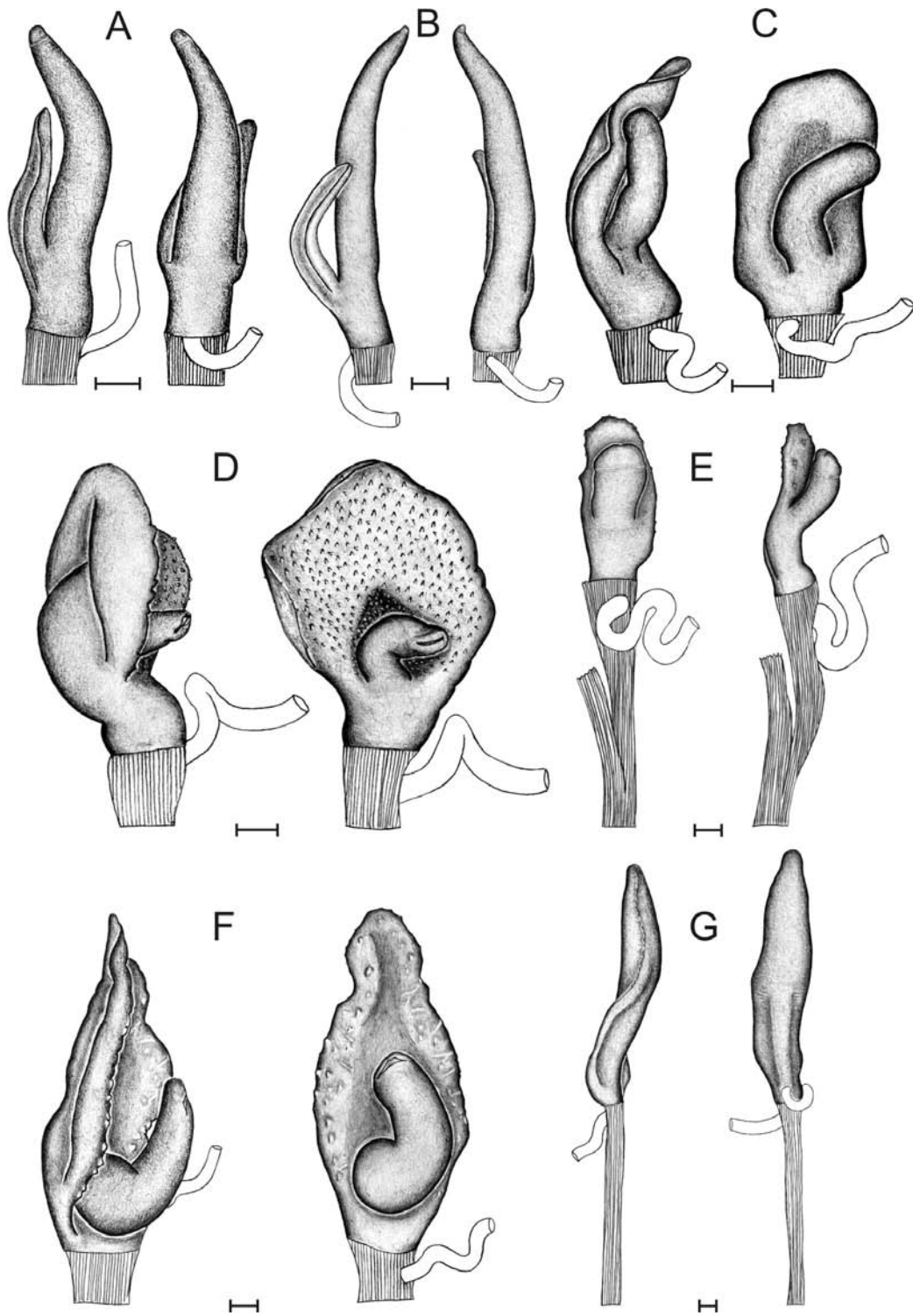


Figure 2. Aspect of the penis in the species of *Phyllocaulis* and in *Vaginulus taunaisii*: (A) *P. soleiformis*, (B) *P. renschi*, (C) *P. gayi*, (D) *P. boraceiensis*, (E) *P. variegatus*, (F) *P. tuberculosus*, (G) *Va. taunaisii*.

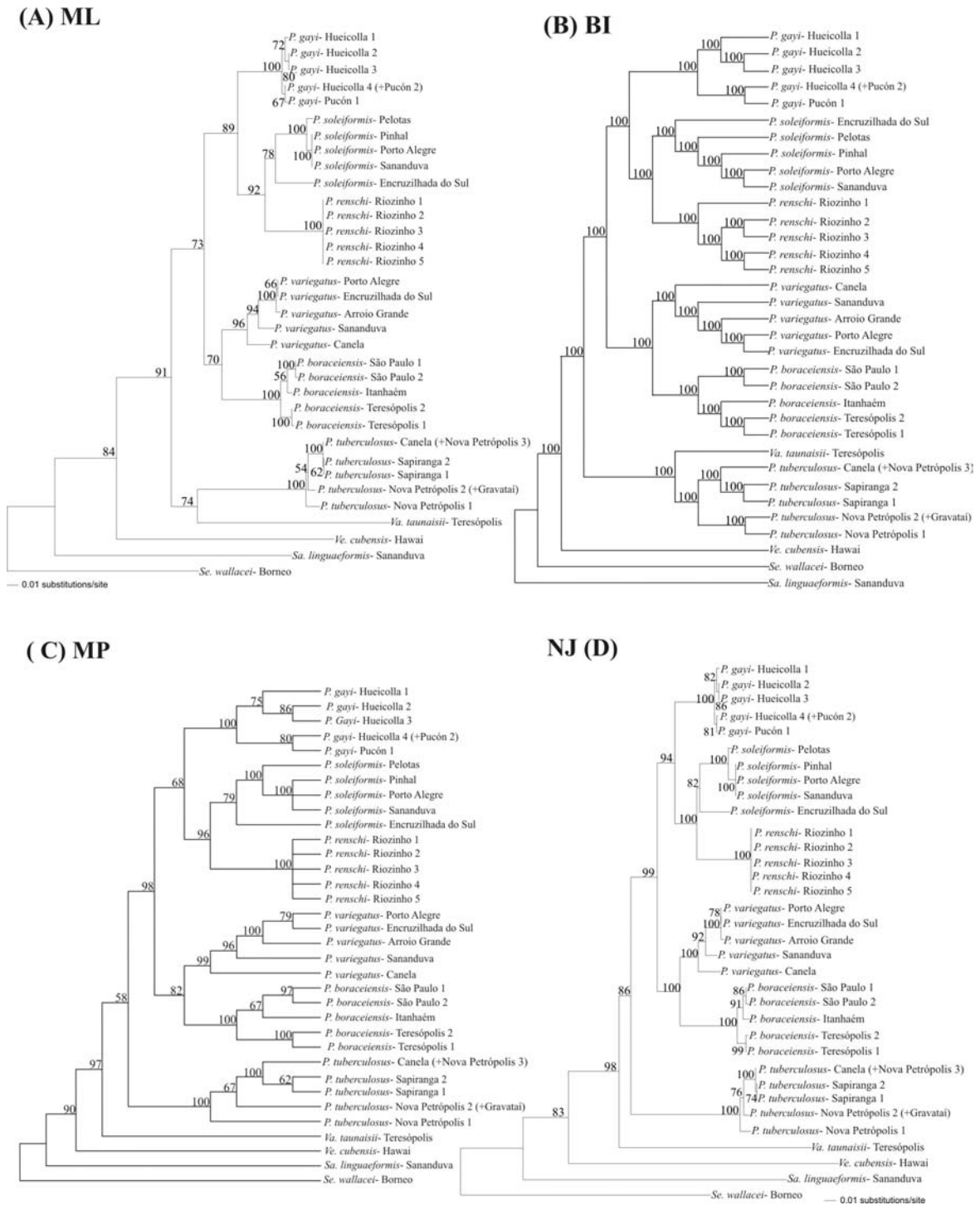
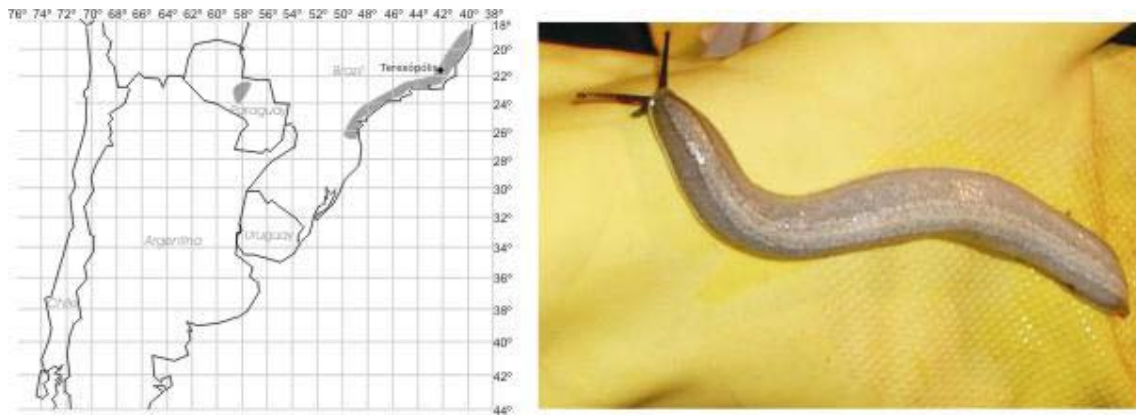


Figure 3. Resulting trees obtained from the combined 16S, COXI and ITS2 (1546 pb): (A) Maximum likelihood (ML), (B) Bayesian analysis (BI), (C) Maximum-parsimony (MP) and (D) Neighbour-joining (NJ). *Sarasinula linguaeformis*, *Semperula wallacei*, *Veronicella cubensis* and *Vaginulus taunaisii* were used as out-groups. *Se. wallacei* was utilized to root the phylogeny. Numbers above or below nodes indicate percent bootstrap values (400 replicates) (ML, MP and NJ) or indicate posterior probabilities values (BI).



Supplementary figure 1. Photos of living specimens of the species of *Phyllocaulis*: (A) *P. soleiformis*, (B) *P. renschi*, (C) *P. gayi*, (D) *P. variegatus*, (E) *P. boraceiensis*, (F) *P. tuberculosus*.



Supplementary figure 2. Distribution and photo of a living specimen of *Vaginulus taunaisii*.

CAPÍTULO 4

A NEW SPECIES OF *SIMROTHULA* (GASTROPODA,
SOLEOLIFERA, VERONICELLIDAE) FROM NORTHERN BRAZIL

Artigo publicado na Zootaxa 1329:59-68 (2006) (índice de impacto 0.45, segundo JCR 2005), cujas normas encontram-se no Anexo.

A new species of *Simrothula* (Gastropoda, Soleolifera, Veronicellidae) from Northern Brazil

Suzete Rodrigues Gomes^{1,2}, Juliane Bentes Picanço², Inga L. Veitenheimer-Mendes¹
& José Willibaldo Thomé²

¹*Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Av. Bento Gonçalves, 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil. E-mail: suzetebio@yahoo.com.br, inga.mendes@ufrgs.br*

²*Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Av. Ipiranga, 6681, CEP 90.619-900, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil. E-mail: jbp_yahoo.com.br, thomejw@pucrs.br*

Abstract

Simrothula paraensis sp. nov. is proposed based on specimens from Serra de Carajás, State of Pará, northern Brazil. The morphology, anatomy, jaw and radula are described and illustrated. *S. paraensis* differs from the other *Simrothula* species by having an expansion on one side of the penis glans, near the distal extremity of the penis base, a longer bursa copulatrix duct and a stronger developed accessory gland. The species is compared with the other species of the genus *Simrothula*, and *S. prismatica* is synonymized with *S. fuhrmanni*. This is the first record of *Simrothula* from Brazil.

Keywords: Veronicellidae, *Simrothula*, morphology, anatomy, land slug, Neotropical region.

Introduction

Veronicellidae Gray 1840 is a group of land slugs belonging to the Soleolifera Simroth, 1890, the only pulmonate taxon other than the well known and much more numerous Stylommatophora with terrestrial shell less members. They are distributed throughout of the tropical and subtropical regions in primary and secondary forests (Thomé 1993; Barker 2001). They are nocturnal and herbivorous, being found daytime resting under logs and stones. Some species are extremely damaging to agricultural crops, and others are intermediate hosts of human parasites (Thomé 1993).

According to Thomé (1975) there are 18 genera in the Neotropical region, among which is *Simrothula* Thomé, 1975. This genus contained three species: *S. columbiana*, *S. prismatica* and *S. fuhrmanni*. All were originally described by Simroth (1914) based on specimens from Colombia and which he assigned to the genus *Vaginula* Blainville, 1828. Lectotypes and paralectotypes of the two first species were examined by Thomé (1970, 1972, 1979), who characterized both anatomically. Thomé (1975) also recorded *Simrothula* from Paraguay, although he did not specify which species. According to Thomé (1975), the genus includes species in which 1) the bursa copulatrix (= spermateca or gametolitic gland) is spheroid or ovoid, has a small digitiform expansion on the base where the canalis junctor connects and a duct longer than the own bursa; 2) a well-developed accessory gland (Silva & Thomé 1995) connects the end of the oviduct.

In this study we describe a new species of *Simrothula* from Serra Norte da Serra de Carajás, Pará, Brazil. The morphology and anatomy of the specimens is described and illustrated and the species is compared with the other members of the genus.

Material and Methods

Seventeen adult specimens from Serra Norte da Serra de Carajás, Pará, Brazil were studied. The material is deposited in the Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Belém, Pará (6 lots, 9 specimens), in the Natural History Museum (BMNH), London, England (1 lot, 2 specimens) and in the Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCP), Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil (1 lot, 6 specimens).

The specimens were dissected and analyzed under a stereomicroscope in order to study the morphology and anatomy. Drawings were made with a camera lucida. Three radulae and three jaws were studied by scanning electron microscopy (SEM, Philips XL 30).

The new species was compared with four specimens of *S. fuhrmanni* from Colombia (MCP 8820, MCP 8821) and with descriptions of other *Simrothula* species (Simroth 1914; Thomé 1970; 1972; 1975; 1979). The terminology used and the morphological and anatomical characteristics described and illustrated and for the new species are those that are usually considered diagnostic in the Veronicellidae (Hoffmann 1925; Coifmann 1935; Forcart 1953; Thomé 1970; 1972; 1975; 1979; Breure 1979; Silva & Thomé 1995; Thomé et al. 2002; Barker 2001; Gomes & Thomé 2001; 2004).

Systematics

Order Soleolifera Simroth, 1890

Family Veronicellidae Gray, 1840

Genus *Simrothula* Thomé, 1975

***Simrothula paraensis* sp. nov.**

Type material: Holotype: MPEG 2731, R.N. Bittencourt coll., 22 Oct.1985. Paratypes (from the type-locality): MPEG 2732, 1 specimen, M.F. Torres, 19 June 1985; MPEG 2733, 1 specimen, J. Dias, 30 Oct 1985; MPEG 2734, 1 specimen, F. Remos & J. Dias, 3 Nov 1985; MPEG 2735, 4 specimens, R.N. Bittencourt, 22 Oct 1985; MPEG 2736, 1 specimen, R.N. Bittencourt, 29 June 1985; BMNH 20060092, 2 specimens, R.N. Bittencourt, 21 Oct 1985; MCP 8819, 6 specimens, R.N. Bittencourt, 30 Oct 1985.

Type-locality: BRAZIL, Pará: Serra Norte da Serra de Carajás, approximately 55 Km south of Belém, between the Itacaiuna and Parauapebas rivers (Lat.: 5°54'–6°33'S; Long.: 49°53'–50°34'W) (Fig. 19).

Etymology: The name of the species refers to the State of Pará where the specimens were collected.

Diagnosis: *S. paraensis* differs from the other *Simrothula* species by having an expansion like a small lamina on one side of the glans of the penis, near the distal extremity of the penis base and, a longer bursa copulatrix duct and a stronger developed accessory gland.

External characteristics

All specimens examined are small and narrow (Figs. 1–3). The sole is remarkably narrower than the hyponotum. The notum (dorsal region) has a brownish to yellowish coloration. The coloration in the brownish specimens is almost homogenous while the yellowish specimens have some irregularly distributed darker points and striations. In some specimens there is a dorsal faint pale median stripe, which is mainly visible in the specimens with a lighter coloration. The hyponotum (ventral region) and the sole are light beige. In some specimens there are some black spots near the perinotum (border between the dorsal and ventral region).

Measurements (mm): Holotype: total length: 35.00, total width: 12.50, sole width: 3.37, hyponotum width: 5.87. Average (17 specimens of type-series): total length: 35.59, total width: 10.73, sole width: 3.05, hyponotum width: 4.97

Digestive System

The digestive system is formed by a buccal bulb, followed by an esophagus, a gastric crop, a stomach, an intestine, a rectum and by a posterior anus. There are two salivary glands with big and well-defined acini connected to the buccal bulb, where the jaw and the radula are located. The buccal bulb is followed by an esophagus that leads into a well developed gastric crop (more than three times the width of the esophagus). The gastric crop leads into a stomach that is wider than long. Two strongly developed lobes of the digestive gland open into the stomach, one anterior and one posterior. Posterior to the stomach the anterior region of the intestine forms a loop (the anterior intestinal loop). The anterior lobe of the digestive gland totally covers the anterior intestinal loop. Subsequently the intestine continues back to the posterior region until near the female genital pore, where it penetrates the body wall. This is where the rectum begins. The latter continues to the end of the body where it opens via the anus, which is hidden under the sole and has an opercular membrane. There is no separate aperture for the nephridiopore, which is probably connected to the rectum within the body wall.

The jaw shows on average 21 conspicuous ribs that are somewhat separated from each other (Fig. 4). The most central rib is a bit larger than the others. The ribs have well-marked transverse grooves. The radula has 95–97 teeth per transverse row, which is represented by one central or rhachis tooth, flanked on both sides by lateral teeth (Figs. 5–9). The dental formula is $C/1+L47-48/2$. The lateral teeth are gradually smaller towards the edges (Figs. 8–9). All teeth have one unique cuspid which is lance-shaped and they are on a rhomboidal base. The central tooth is distinctly smaller than the laterals.

Pedal and pallial nerves, pedal aortic system

One pair of pallial and one of pedal nerves run both parallel and together to each other from the central nervous system towards the posterior of the body cavity. They are slightly separated at the posterior region. The pedal aortic artery runs between the pairs of pallial and pedal nerves. It arises from a bifurcation of the anterior aortic artery near the pericardium and runs between the nerves until they terminate at region posterior of the body.

Pedal gland

The pedal gland, located on the anterior extremity of the sole under the head, is relatively long and straight. The gland has two different areas: one external lighter and another one internal yellowish. The posterior extremity of the gland receives a very thin pedal gland artery and may be somewhat inclined.

Reproductive system

The penis (Figs. 10–13) has a well-defined base and glans. The base is long and cylindrical (longer than the glans). The glans starts from a slight constriction of the base. It is strongly curved in the proximal region, and it is tapered toward the end, where the vas deferens opens. On the curved side there is an expansion on one side, like a small lamina. The penis has a retractor muscle with a length similar to the penis length. The penial gland (Fig. 10) has a conical papilla with about 15 tubules of uniform size. Near the base of the papilla, the tubules are enveloped by a muscular membrane.

The bursa copulatrix (Figs. 10, 14–16) has a long and coiled cylindrical duct, which has about three times the length of the bursa. The bursa is ovoid and has a prominent digitiform expansion in the basal region. The whole structure has a pear-shape appearance. The canalis junctor (Thomé 1975; Barker 2001) connects the proximal posterior vas deferens with the digitiform expansion of the bursa copulatrix (Fig. 15). A well-developed accessory gland (Thomé 1975; Silva & Thomé 1995) is found between the rectum and the oviduct, connected to the last one. The canalis junctor is adherent to the surface of the accessory gland.

Discussion

The new species from Serra Norte da Serra de Carajás is a typical *Simrothula*. However, the duct of the bursa is longer and the accessory gland is stronger developed than in the other species of the genus, and the canalis junctor is adherent to the accessory gland surface. In addition, the penis, which is the main structure for identifying the species of Veronicellidae (Semper 1885; Baker 1925; Hoffmann 1925; Thomé et al. 2001; Gomes & Thomé 2001, 2004), is also quite distinct in *S. paraensis*. *S. columbiana* has a penis with a base shorter than the glans and in the distal extremity of the base there is an annular rib (Fig. 17) (Simroth 1914, Thomé 1970; 1979). *S. fuhrmanni* (Fig. 18) and *S. prismatica* have a very slender penis with a tiny conic salience on the distal extremity of the base.

According to Simroth (1914), in *S. fuhrmanni* there is a constriction where the canalis junctor connects to the bursa copulatrix, which he did not find in *S. prismatica*. This difference can be clearly seen by Simroth's drawings. However, this

kind of variation was found in the specimens of *S. prismatica* from Colombia and it is often found in those species of Veronicellidae in which there is a digitiform formation in the bursa copulatrix. Considering this and the fact that Simroth described *S. fuhrmanni* from a single specimen and *S. prismatica* from two specimens, we consider that *S. prismatica* is synonymous with *S. fuhrmanni*. As both taxa were published in the same paper, we choose *S. fuhrmanni* as the valid name based on page priority.

In relation to other characters, *S. columbiana*, *S. fuhrmanni* and *S. paraensis* are very similar. All three are small species with a narrow sole. The aspect of the pedal gland, pallial and pedal nerves and digestive system has also the same appearance. In all species there is a well-developed digitiform expansion in the basal portion of the bursa copulatrix, although Thomé (1975) has indicated that it could be absent. The radula and jaw have a general shape typical of veronicellids.

Hitherto, *Simrothula* was only recorded in Colombia and Paraguay (Thomé 1975). Therefore, the finding of *S. paraensis* is the first record of the genus from Brazil.

Acknowledgments

We are grateful to Alexandre B. Bonaldo (MPEG), to Jonathan Ablett (BMNH) and to Lúcia Maria Zani Richinitti (MCP) for the loan of material; to Centro de Microscopia e Microanálises of Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul for the SEM photomicrographs; to the reviewers and Dr. Bernhard Ruthensteiner (editor) for reading and improving the text; to David G. Robinson of the US Department of Agriculture (Philadelphia) for his input; to “Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico” for the financial support (CNPq 140285/03–2 for SRG, 102426/2005–8 for JBP, 500032/2003–3 for JWT).

Literature cited

- Baker, H.B. (1925) North American Veronicellidae. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 77, 157–184.
- Barker, G.M. (2001) Gastropods on land: phylogeny, diversity and adaptive morphology. In: Barker, G.M. (Ed.), *The biology of terrestrial molluscs*. CABI Publishing New York, 1–146.
- Breure, A.S. (1979) Systematics, phylogeny and zoogeography of Bulimulinae (Mollusca). *Zoologische Verhandelingen*, 168, 1–215.
- Coifmann, I. (1935) Il sistema arterioso della *Vaginula solea*. *Bolletino di Zoologia*, 6, 118–122.
- Forcart, L. (1953) The Veronicellidae of Africa (Mollusca, Pulmonata). *Annales du Musée Royal du Congo Belge*, 23, 1–110.
- Gomes, S.R. & Thomé, J.W. (2001) Anatomia comparada de cinco espécies da família Veronicellidae (Gastropoda, Soleolifera) ocorrentes nas regiões Australiana e Oriental. *Biociências*, 9, 137–151.
- Gomes, S.R., Thomé, J.W. (2004) Diversity and distribution of the Veronicellidae (Gastropoda, Soleolifera) in the Oriental and Australian biogeographical regions. *Memories of the Queensland Museum*, 49, 589–601.
- Hoffmann, H. (1925) Die Vaginuliden. Ein Beitrag zur Kenntnis ihre Biologie, Anatomie, Systematik, geographischen Verbreitung und Phylogenie. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften*, 61, 1–374.
- Semper, C. (1885) Landmollusken. pp. 36. In: C.W. Kreidel's, *Reisen in Archipel der Philippinen*, Wiesbaden.
- Silva, M.G.O. & Thomé, J.W. (1995) Microanatomia da vesícula seminal, complexo de fertilização e glândula acessória de *Belocaulis angustipes* (Heynemann, 1885) (Gastropoda, Veronicellidae, Soleolifera). *Biociências*, 3, 95–112.
- Simroth, H.A. (1914) Beitrag zur Kenntniss der Nacktschnecken Columbiens. Zugleich eine Uebersicht ueber die neotropische Nacktschnecken – Fauna ueberhaupt. *Memóires de la Société neuchâteloise dex Sciences naturelles*, 5, 270–341.
- Thomé, J.W. (1970) Redescrção dos tipos de Veronicellidae (Mollusca, Gastropoda) Neotropicais: III. Espécies depositadas no “II. Zoologisches Institut und Museum der Universität” de Göttingen, Alemanha. *Iheringia, série Zoologia*, 38, 73–88.
- Thomé, J.W. (1972) Redescrção dos tipos de Veronicellidae (Mollusca, Gastropoda) Neotropicais. VII. Espécies depositadas no “Institut für Spezielle Zoologie und Zoologisches Museum” de Berlim, Alemanha Oriental. *Arquivos de Zoologia*, 21, 235–281.

- Thomé, J.W. (1975) Os gêneros da família Veronicellidae nas Américas (Mollusca, Gastropoda). *Iheringia, série Zoologia*, 48, 3–56.
- Thomé, J.W. (1979) A redescription of types of six species of Neotropical Veronicellidae (Mollusca, Gastropoda) in the British Museum (Natural History). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 35, 127–200.
- Thomé, J.W. (1993) Estado atual da sistemática dos Veronicellidae (Mollusca; Gastropoda) americanos, com comentários sobre sua importância econômica, ambiental e na saúde. *Biociências*, 1, 61–75.
- Thomé, J.W., Gomes, S.R. & Silva R.S. (2001) Illustrierte und kommentierte Liste der Veronicellidae von Peru (Mollusca, Gastropoda). *Archiv für Molluskenkunde*, 129, 69–75.
- Thomé, J.W., Gomes, S.R. & Silva R.S. (2002) Redescription of the genus and species *Heterovaginina limayana* (Lesson, 1830) (Gastropoda, Soleolifera, Veronicellidae). *The Nautilus*, 116, 79–88.

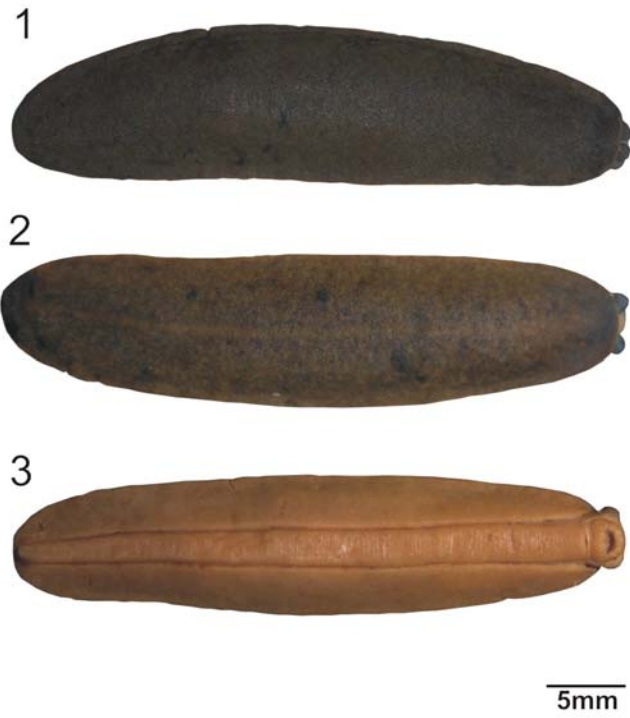


FIGURE 1–3. Specimens of *Simrothula paraensis* **sp. nov.** 1. Dorsal view of an specimen with brownish notum (MCP 8819). 2. Dorsal view of an specimen with a yellowish notum (MPEG 2735). 3. Ventral view (MPEG 2735).

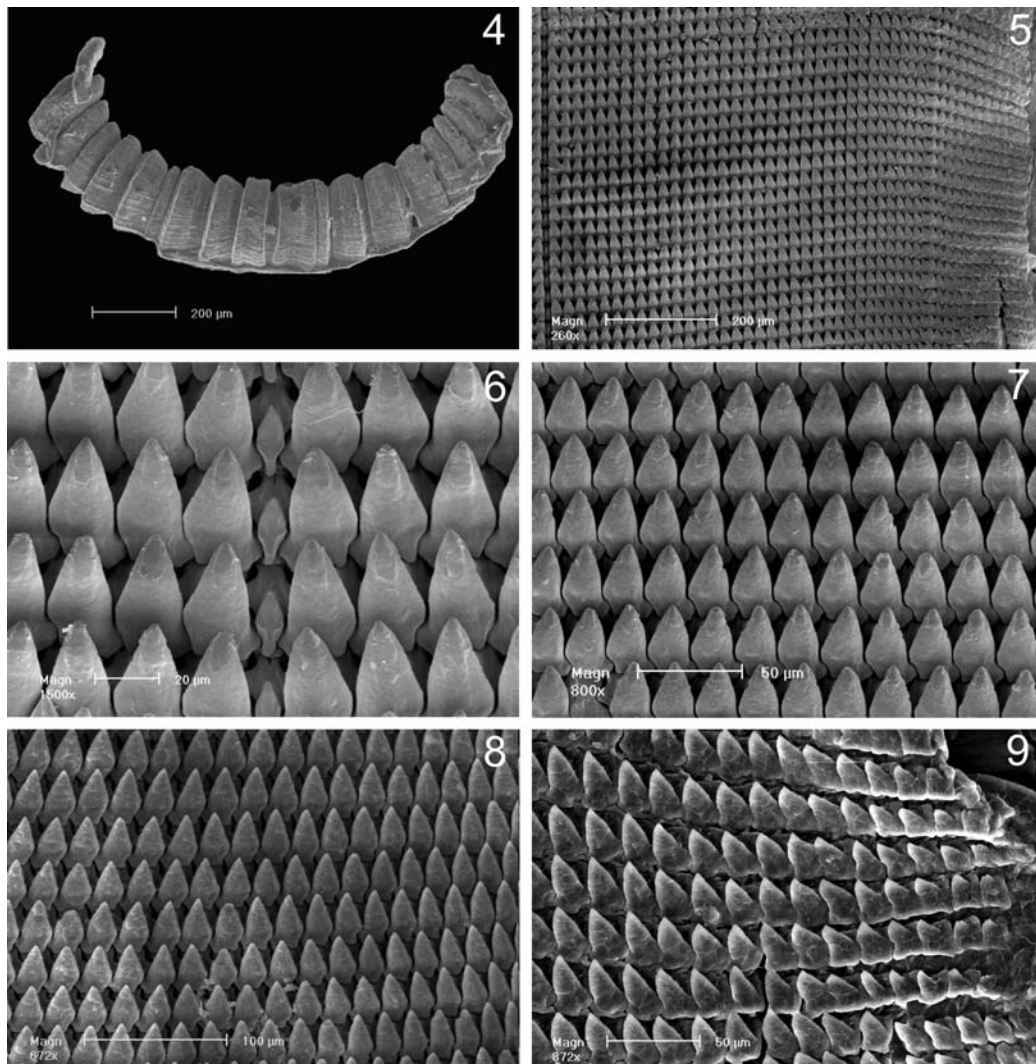


FIGURE 4–9. Jaw and radula of *Simrothula paraensis* **sp. nov.** (MPEG 2736). 4. Jaw (frontal view). 5. Medium part of the left half of the radula showing the central and lateral teeth. 6. Detail of the central region of the radula. 7. Lateral teeth near to the central teeth. 8. Lateral teeth gradually smaller towards the edges. 9. Lateral teeth near to the edge.

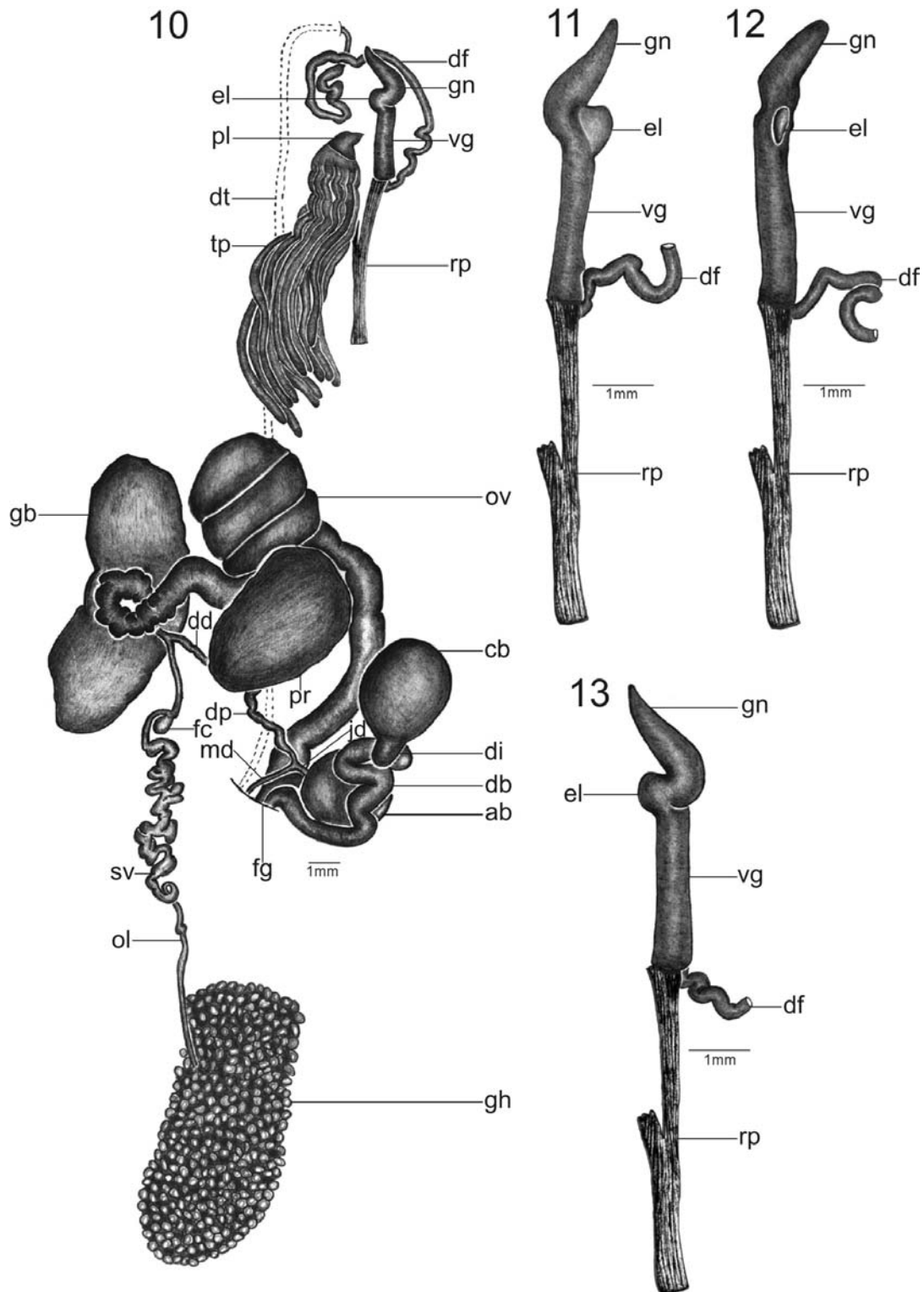


FIGURE 10–13. Reproductive system of *Simrothula paraensis* **sp. nov.** (BMNH 20060092). 10. Complete reproductive system. 11–13. Three different views of the penis from an adult specimen (BMNH 20060092).

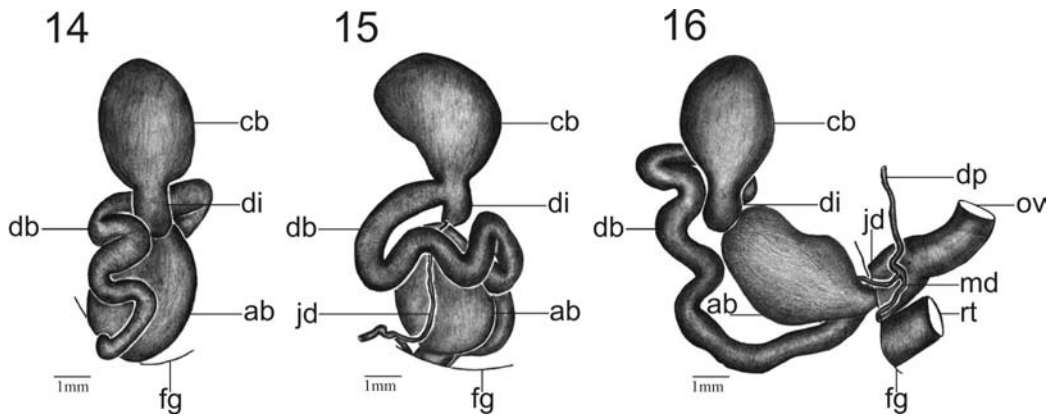


FIGURE 14–16. Reproductive system of *Simrothula paraensis* **sp. nov.** (BMNH 20060092). 14–16. Arrangement of the genital organs around the female genital pore (MPEG 2735). ab, accessory gland; cb, bursa copulatrix; db, duct of the bursa copulatrix; di, digitiform formation; dp, proximal posterior vas deferens; dt, course of the vas deferens in the integument; el, laminar expansion; fc, fertilization complex; fg, female genital pore; gb, albumen gland; gn, glans; gh, hermaphroditic gland; jd, canalis junctor; md, medium vas deferens; ol, spermoviduct; ov, oviduct; pl, penial gland papilla; pr, prostate; rp, penis retractor; sv, seminal vesicle; tp, penial gland tubules; vg, penis base.

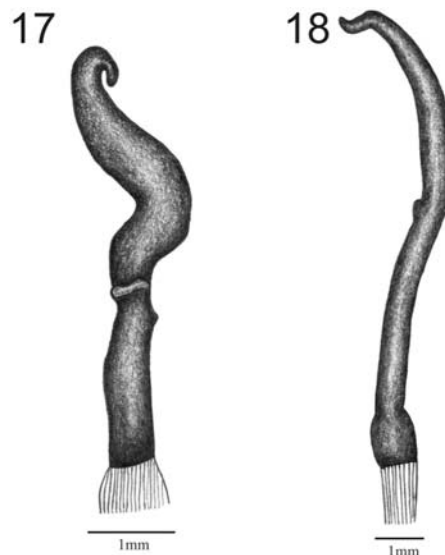


FIGURE 17–18. View of the penis. 17. *Simrothula columbiana* (modified after Thomé, 1970); 18. *S. fuhrmanni* (MCP 8820).

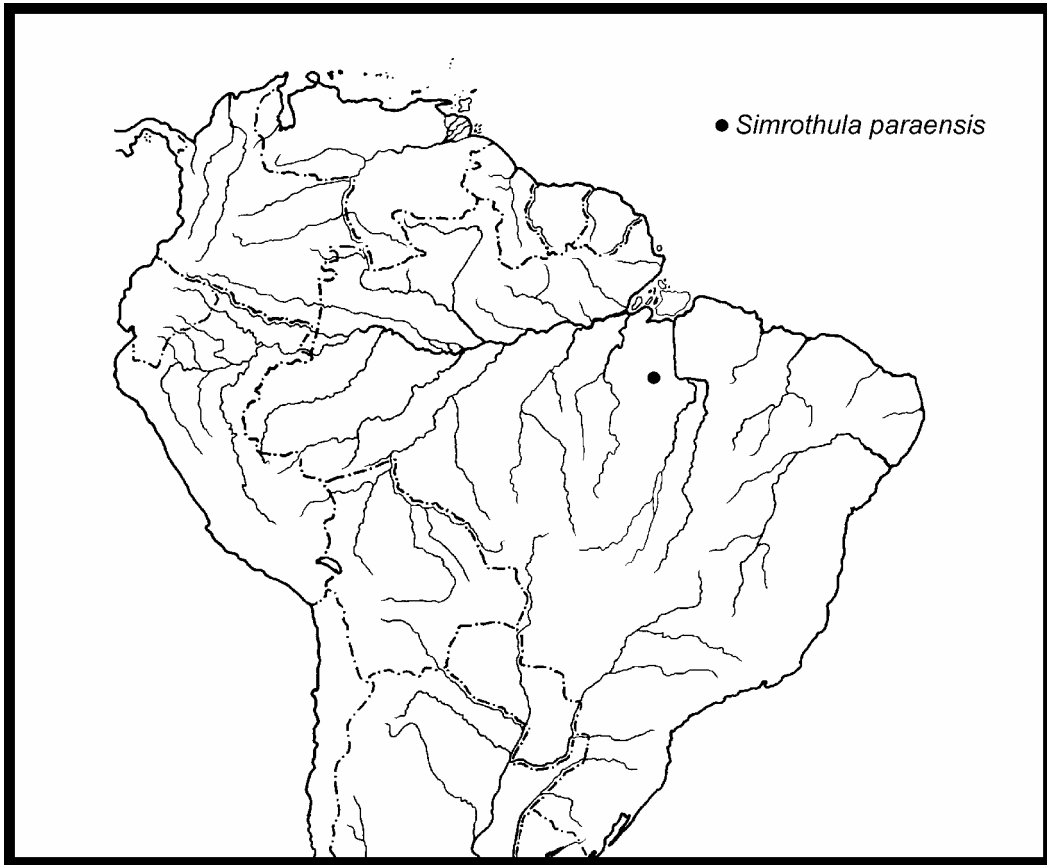


FIGURE 19. Map showing the locality where *Simrothula paraensis* **sp. nov.** was collected.

CAPÍTULO 5

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Considerações Finais

Tanto os resultados da análise filogenética da família Veronicellidae, com base em caracteres morfológicos, como os resultados da análise filogenética do gênero *Phyllocaulis* Colosi, 1922, considerando caracteres moleculares, permitem que importantes inferências sobre as relações de parentesco dentro da família sejam feitas. Além disto, também apontam para questões problemáticas dentro destes grupos. A descrição de *Simrothula paraensis* Gomes et al., 2006, também considerada resultado da tese aqui apresentada, evidencia a necessidade de coletas e a importância do pênis como caráter diagnóstico específico.

A análise filogenética de Veronicellidae realizada, com base em 52 caracteres morfológicos obtidos a partir de 41 espécies, classificadas em 20 dos 23 gêneros considerados válidos para a família, não deixa dúvidas sobre a monofilia de Veronicellidae e de Rathousioidea. Ambos os táxons são sustentados por diversas sinapomorfias, algumas destas, aqui pela primeira vez definidas.

Os subgrupos visualizados no cladograma, construído com base nos caracteres morfológicos amostrados, não apresentam qualquer correspondência com as subfamílias propostas por SIMROTH (1897), embora mostre alguma correlação com as subfamílias propostas por HOFFMANN (1925) (Meisenheimeriinae, Sarasinulinae, Semperulinae e Vaginulinae). Percebe-se claramente a existência de subgrupos monofiléticos dentro de Veronicellidae, porém, as relações dentro destes grupos não estão totalmente resolvidas, e por esta razão, subfamílias não podem ser propostas com segurança. Ainda fazendo referência a questões sistemáticas, percebe-se a necessidade de reavaliação, para definição de sinapomorfias e/ou sinonimizções dos seguintes gêneros (na maioria neotropicais): *Filicaulis*, *Sarasinula*, *Angustipes*, *Colosius*, *Heterovaginina*, *Montivaginulus*, *Novovaginula*, *Potamojanuarius* e *Vaginulus*. Alguns não possuem sinapomorfias que os sustentem, outros foram sustentados por uma única homoplasia ou uma única espécie foi analisada. Nas diagnoses destes gêneros estão descritas características que são, na realidade, sinapomorfias de grupos maiores dentro de Veronicellidae. Poucos caracteres foram levantados do pênis, cuja forma geral se mantém a mesma dentro de cada espécie, embora com um certo grau de variação. Caracteres relacionados à morfologia externa, sistema digestório, glândula pediosa, nervos pediosos e paliais e o restante do sistema reprodutor, fornecem informações principalmente sobre as relações entre os grandes grupos. As sinapomorfias que sustentam os gêneros foram levantadas principalmente do sistema reprodutor, embora algumas também estejam relacionadas a outros sistemas.

Os gêneros da África (incluindo Madagascar) e Ásia tropical formam um grupo monofilético, cada área compartilhando grupos bem distintos de espécies, com poucos constituintes compartilhados. Da mesma forma os gêneros neotropicais também se mostram como um grupo monofilético. As relações entre estes grandes grupos e seus padrões de distribuição indicam que os veronicelídeos atuais provavelmente compartilham um ancestral gonduânico que teve duas principais radiações, uma abundante na região Neotropical e outra menor nas regiões Africana, Australiana e Oriental.

A maior parte das espécies de Veronicellidae ocorre em áreas geográficas restritas, dentro de uma região biogeográfica. As maiores áreas de distribuição, ocupadas possivelmente por dispersão, são observadas para *Laevicaulis alte* (Férussac, 1821), *Sarasinula plebeia* (Fischer, 1868) e *Veronicella cubensis* (Pfeiffer, 1840). A hipótese levantada por HOFFMANN (1925) e THIELE (1931), de os veronicelídeos ocorrerem naturalmente, tão longe quanto à linha de Wallacei possui correspondência com os resultados encontrados, considerando que a região Australiana mostrou-se caracterizada principalmente por espécies introduzidas.

A análise morfológica apresentada oferece um panorama geral sobre as relações filogenéticas dentro de Veronicellidae e sobre o atual conhecimento da morfologia, anatomia, distribuição e sistemática da família.

Quanto aos resultados das análises filogenéticas, que enfocaram o gênero sul-americano *Phyllocaulis*, obtidos a partir de caracteres moleculares (COXI, 16S e ITS2), estes mostram fortes evidências sobre a validade das espécies tradicionalmente reconhecidas para *Phyllocaulis* (exceto *P. renschi* Thomé, 1965), e sobre as relações de parentesco dentro do grupo. Resultados da análise molecular, além de dados já conhecidos sobre a morfologia e distribuição de *P. renschi* e *P. soleiformis* (Orbigny, 1835), levantam dúvidas sobre a validade de *P. renschi*, que pode corresponder a uma população divergente de *P. soleiformis*.

As relações de parentesco visualizadas, a partir da análise molecular realizada entre as espécies de *Phyllocaulis*, estão de acordo com algumas características morfológicas e de distribuição conhecidas para as espécies, mencionadas por THOMÉ (1976), embora *Phyllocaulis* possa não ser monofilético. A posição de *Vaginulus taunaisii* (Férussac, 1821), um dos grupos externos analisados, variou de acordo com o método de análise utilizado. Os resultados indicam que *Vaginulus taunaisii* pode tratar-se de uma espécie do gênero *Phyllocaulis*, basal e bastante divergente das demais, onde a espata está totalmente aderida à glândula do pênis, ou de uma espécie irmã do clado que reuniu as espécies de *Phyllocaulis*. As outras espécies de *Phyllocaulis* formaram um grupo monofilético com dois clados, um compreendendo *P. gayi* (Fischer, 1871), *P.*

soleiformis e *P. renschi* e outro reunindo *P. variegatus* (Semper, 1885) e *P. boraceiensis* Thomé, 1972. Segundo os resultados obtidos, as espécies hoje conhecidas para *Phyllocaulis* são, provavelmente, resultado de uma radiação recente ocorrida durante o Pleistoceno, período no qual ocorreu a formação do Bosque Atlântico Brasileiro, Bosque de *Araucaria angustifolia* e Pampa à leste dos Andes, no sul da América do Sul.

Verificou-se que existe um enorme potencial para o uso de marcadores moleculares em investigações evolutivas dentro de Veronicellidae. A análise filogenética molecular realizada para *Phyllocaulis* tem importantes implicações, já que é a primeira dentro de Veronicellidae e representa também o primeiro gênero de gastrópode terrestre da América do Sul cujo estudo evolutivo foi feito com base em caracteres moleculares.

Em relação a espécie nova de Veronicellidae encontrada no norte do Brasil, incluída como resultado da Tese, esta foi diagnosticada em decorrência do exame morfológico minucioso de exemplares de Veronicellidae visando à seleção de caracteres para a análise filogenética do grupo. Esta espécie difere das demais de *Simrothula* Thomé, 1975 por apresentar uma expansão sobre um lado da glândula do pênis, próximo à extremidade distal da base do pênis, um ducto da glândula gametolítica mais longo e uma glândula acessória mais desenvolvida que as observadas nas demais espécies do gênero. A análise morfológica conduzida durante este estudo, mostrou que *Simrothula prismatica* (Simroth, 1914) é um sinônimo júnior de *S. fuhrmanni* (Simroth, 1914). Este é o primeiro registro do gênero para o Brasil. Os resultados evidenciam a necessidade de coletas e a importância do pênis como caráter diagnóstico específico.

Referências

- HOFFMANN, H. 1925. Die Vaginuliden. Ein Beitrag zur Kenntnis ihre Biologie, Anatomie, Systematik, geographischen Verbreitung und Phylogenie. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft 61(1/2): 1-374.
- SIMROTH, H. 1897. Nacktschnecken aus dem Malayischen Archipel. Abhandlungen Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft 24(201): 137-144.
- THIELE, J. 1929/35. Handbuch der Systematischen Weichtierkunde. (Gustav Fischer Verlag: Jena).
- THOMÉ, J.W. 1976. Revisão do gênero *Phyllocaulis* (Colosi, 1822) (Mollusca, Veronicellidae). Iheringia 49: 67-90.

ANEXOS

Zoological Journal of the Linnean Society - Author Guidelines

The Linnean Society publishes four periodicals: the *Biological*, *Botanical* and *Zoological Journals*, and *The Linnean*, the Society's newsletter and proceedings.

The *Zoological Journal* publishes papers on systematic and evolutionary zoology and comparative, functional and other studies where relevant to these areas. Studies of extinct as well as living animals are included.

The Society supplies 50 offprints of each article in consideration of the assignment by the author(s) to the Society of the copyright of the paper. The journals make no page charges.

Manuscripts for consideration should be sent by post to the Editor (Editor, Zoological Journal of the Linnean Society, Burlington House, Piccadilly, London, W1J 0BF, UK) or to any member of the Editorial Board (see the [Editorial Information](#) section for a list of names and addresses). Please include a return address on your envelope in case of non-delivery. The journal does not consider manuscripts submitted electronically. Please do not submit manuscripts directly to Blackwell Publishing. Manuscripts are considered on the understanding that their contents have not appeared, or will not appear, elsewhere in substantially the same or abbreviated form.

Author material archive policy

All original hardcopy artwork for the three Linnean Society Journals will be returned to authors after publication. **Please note that, unless specifically requested, Blackwell Publishing will dispose of all electronic material and remaining hardcopy two months after publication.** If you require the return of any of this material, you must inform the editorial office upon submission.

Authors are asked to pay close attention to the instructions below concerning preparation of the manuscript: manuscripts that do not conform to these instructions will be returned.

Manuscripts must be typed in **12 pt Times or similar font** (sans serif fonts such as Arial are not suitable), on one side only and double-spaced, on A4 (210 × 297 mm) or equivalent paper. All pages should be numbered and margins must be at least 25 mm wide. Authors must submit three copies and are expected to retain another copy. (N.B. Authors of very long papers should contact the Editor before sending their manuscript copies.) Authors should aim to communicate ideas and information clearly and concisely, in language suitable for the moderate specialist. Papers in languages other than English are not accepted unless invited. (Please note that a full English translation is required for any quotes that are not in English.) When a paper has joint authorship, one author must accept responsibility for all correspondence; the full postal address, telephone and fax numbers, and e-mail address of the author who is to check proofs should be provided.

Please follow these guidelines carefully

- **Include all parts of the text of the paper in a single file.** The ideal sequence is: (1) **Header** (running heads; correspondence; title; authors; addresses; abstract; additional keywords, etc.). (2) **Body of article.** (3) **Acknowledgements.** (4) **References.** (5) **Figure Legends.** (6) **Tables** (for each table, the legend should be placed before the body of the table). (7) **Appendices.**
- Include all figure legends, and tables with their legends if available.
- **Do not embed figures in the text file:** these must be saved separately.
- The final version of the hard copy and the file on disk must be the same.
- Do not use the carriage return (enter) at the end of lines within a paragraph.
- Turn the hyphenation option off.
- Specify any special characters used to represent non-keyboard characters.
- Take care not to use l (ell) for 1 (one), O (capital o) for 0 (zero) or ß (German esszett) for (beta).

Title page

This should include title, authors, institutions and a short running title. The title should be concise but informative, and where appropriate must give the phylum or the name of a well-known class (that will be recognized by a non-specialist in the field). A subtitle may be included, but papers in numbered series are not accepted. Names of new taxa should not be given in titles.

Abstract

This must be on a separate page. The abstract is of great importance as it may be reproduced elsewhere, and is all that many may see of your work. It should be about 100-200 words long and should summarize the paper in a form that is intelligible in conjunction with the title. It must not include references. The abstract should be followed by up to ten keywords additional to those in the title (alphabetically arranged and separated by hyphens) identifying the subject matter for retrieval systems.

Subject matter

The paper should be divided into sections under short headings. Except in systematic hierarchies, the hierarchy of headings should not exceed three. The Zoological Codes must be strictly followed. Names of genera and species should be printed in italic or underlined to indicate italic; do not underline suprageneric taxon names. Cite the author of species on first mention. Use SI units, and the appropriate symbols (mm, not millimetre; μm , not micron., s, not sec; Myr for million years). Use the negative index (m-1, l-1, h-1) except in cases such as "per plant"). Avoid elaborate tables of original or derived data, long lists of species, etc.; if such data are absolutely essential, consider including them as appendices or as online-only supplementary material. Avoid footnotes, and keep cross references by page to an absolute minimum. Please provide a full English translation (in square brackets) for any quoted matter that is not in English.

References

In the text, give references in the following forms: "Stork (1988) said", "Stork (1988: 331)" where it is desired to refer to a specific page, and "(Rapport, 1983)" where giving reference simply as authority for a statement. Note that names of joint authors are connected by "&" in the text. **When papers are by three authors, use all names on the first mention and thereafter abbreviate to the first name *et al.* For papers by four or more authors, use *et al.* throughout.**

The list of references must include all publications cited in the text and only these. Prior to submission, make certain that all references in the text agree with those in the references section, and that spelling is consistent throughout. In the list of references, titles of periodicals must be given in full, not abbreviated. For books, give the title, place of publication, name of publisher (if after 1930), and indication of edition if not the first. In papers with half-tones, plate or figure citations are required only if they fall outside the pagination of the reference cited. References should conform as exactly as possible to one of these four styles, according to the type of publication cited.

Burr FA, Evert RF. 1982. A cytochemical study of the wound-healing proteins in *Bryopsis hypnoides*. *Cytobios* 6: 199-215.

Gould SJ. 1989. *Wonderful life: the Burgess Shale and the nature of history*. New York: W.W. Norton.

Dow MM, Cheverud JM, Rhoads J, Friedlaender J. 1987b. Statistical comparison of biological and cultural/history variation. In: Friedlaender J, Howells WW, Rhoads J, eds. *Solomon Islands project: health, human biology, and cultural change*. New York: Oxford University Press, 265-281.

Gay HJ. 1990. The ant association and structural rhizome modifications of the far eastern fern genus *Lecanopteris* (Polypodiaceae). Unpublished D. Phil. Thesis, Oxford University.

Other citations such as papers 'in press' [i.e. formally accepted for publication] may appear on the list but not papers 'submitted' or 'in preparation'. These should be cited as 'unpubl. data' in the text with the names and initials of all collaborators. A personal communication may be cited in the text but not in the reference list. Please give all surnames and initials for unpublished data or personal communication citations given in the text.

In the case of taxonomic reviews, authors are requested to include full references for taxonomic authorities.

Give foreign language references in ordinary English alphabetic form (but copy accents in French, German, Spanish, etc.), if necessary transliterating in accordance with a recognized scheme. For the Cyrillic alphabet use British Standard BS 2979 (1958). If only a published translation has been consulted, cite the translation, not the original. Add translations not supplied by the author of the reference in square brackets.

Tables

Keep these as simple as possible, with few horizontal and, preferably, no vertical rules. When assembling complex tables and data matrices, bear the dimensions of the printed page (225 × 168 mm) in mind; reducing typesize to accommodate a multiplicity of columns will affect legibility.

Illustrations

These normally include (1) half-tones reproduced from photographs, (2) black and white figures reproduced from drawings and (3) diagrams. Use one consecutive set of Arabic numbers for all illustrations (do not separate "Plates" and "Text-figures" - treat all as "Figures"). Figures must be numbered in the order in which they are cited in the text. Use upper case letters for subdivisions (e.g. Figure 1A-D) of figures; all other lettering should be lower case. Please provide two photographic copies of all of your figures for review purposes; these should be of sufficiently high quality that all the detail referred to in the text is visible. Type legends for Figures in numerical order on a separate sheet. Where a 'key' is required for abbreviations used in more than one Figure, this should be included as a section of the main text.

Colour illustrations: Online-only colour in figures is free of charge, however it is essential in these cases that the figure legends apply equally well to both printed greyscale and online colour versions, and do not specifically refer to the colour. Alternatively you can opt for paid full colour (see the Colour Work Agreement Form at http://www.blackwellpublishing.com/pdf/SN_Sub2000_F_CoW.pdf), covering the full cost of reproduction, such that colour is used both in the hardcopy and online. In this case, legends may make reference to colour if necessary, such as for a key. If your paper is accepted and you have opted for paid full colour, we will need a completed Colour Work Agreement Form. **Colour illustrations will be published free of charge provided that the colour is deemed essential by the Editor for interpretation of the figure.**

Molecular Phylogenetics and Evolution is dedicated to bringing Darwin's dream within grasp—to "have fairly true genealogical trees of each great kingdom of Nature." The journal provides a forum for molecular studies that advance our understanding of phylogeny and evolution by publishing the results of molecular studies that identify the actual clades to which different species and higher taxa belong. Such knowledge furthers the development of phylogenetically more accurate taxonomic classifications and ultimately a unified classification for all the ramifying lines of life. Molecular studies have already provided evidence—missing in Darwin's time—that a single primordial species in our ancient past was probably the source of the ramifying lines of evolution from which all present-day species have descended. With each present-day genome containing a range of DNA sequences from rapidly to extremely slowly evolving, it becomes possible to discover the phylogenetic relationships that exist among living species at all levels of the taxonomic hierarchy, from the most recently separated to the most anciently separated.

Papers that result from or encourage the collaboration of molecular biologists and computer scientists with the community of systematic and evolutionary biologists are of especial interest. In addition, presentations of new findings on or insights into evolutionary processes and mechanisms as expressed at the molecular level are welcome, as are those that deal with the methodology of reconstructing evolutionary history from molecular data (such as descriptions of new or more powerful computer algorithms for constructing phylogenetic trees from homologous nucleotide sequences or from homologous amino acid sequences). A deeper understanding of the mechanisms and processes of molecular evolution should lead to more accurate models of molecular evolution, which in turn should facilitate the development of better algorithms for reconstructing evolutionary history from sequence data.

Submission of manuscripts. It is a condition of publication that all manuscripts must be written in clear and grammatical English and be submitted to the *Molecular Phylogenetics and Evolution* Web site at <http://ees.elsevier.com/mpe>. Authors are requested to transmit the text and art of the manuscript in electronic form to this address. Minimal exceptions will be allowed. Each manuscript must also be accompanied by a cover letter outlining the basic findings of the paper and their significance. Complete instructions are available at the submission Web site. Authors who are unable to provide an electronic version should contact the editorial office prior to submission (e-mail: mpe@elsevier.com; telephone: (619) 699-6234; or fax: (619) 699-6859).

Original papers only will be considered. Manuscripts are accepted for review with the understanding that the same work has not been published, that it is not under consideration for publication elsewhere, that its submission for publication has been approved by all of the authors and by the institution where the work was carried out, that all clearances have been received by the author by the time a manuscript is submitted for publication; further, that any person cited as a source of personal communications has approved such citation. Written authorization may be required at the discretion of the Editor-in-Chief. Articles

and any other material published in **Molecular Phylogenetics and Evolution** represent the opinions of the authors and should not be construed to reflect the opinions of the Editors or the Publisher.

Upon acceptance of an article, authors will be asked to transfer copyright (for more information on copyright, see <http://authors.elsevier.com>). This transfer will ensure the widest possible dissemination of information. A letter will be sent to the corresponding author confirming receipt of the manuscript. A form facilitating transfer of copyright will be provided after acceptance.

If material from other copyrighted works is included, the author(s) must obtain written permission from the copyright owners and credit the source(s) in the article. Elsevier has preprinted forms for use by authors in these cases: contact Elsevier Global Rights Department, P.O. Box 800, Oxford OX5 1DX, UK; phone: (+44) 1865 843830, fax: (+44) 1865 853333, e-mail: permissions@elsevier.com.

Authors in Japan kindly note that, upon request, Elsevier Japan will provide a list of people who can check and improve the English of an article before submission. Contact our Tokyo office: Elsevier, 4F Higashi-Azabu, 1 Chome Bldg., 1-9-15 Higashi-Azabu, Minato-ku, Tokyo 106-0044, Japan; tel.: +81-3-5561-5032; fax: +81-3-5561-5045; e-mail: jp.info@elsevier.com.

Review papers are accepted. These papers do not contain much new data; rather, they are a status report of a specific field within molecular phylogenetics. Authors should relate molecular phylogeny to a broader audience by linking taxonomic group/names to common names so papers will have more general appeal.

Short communications of approximately 3000 words are also accepted. These papers should contain no more than two figures, two tables, thirty references, and should omit the abstract.

Letters to the editor should consist of about 1000 and contain no tables, no figures, and no new data.

Manuscripts should be prepared according to the following style rules. Deviation from these rules causes publication delays.

Form of manuscript. Number all pages consecutively, including references, footnotes, tables, and figure legends.

Page 1 should contain the article title, author(s) name(s), complete affiliation(s), and the name, complete mailing address, and telephone, fax, and electronic mail contacts of the author to whom correspondence should be sent. *Page 2* should contain an abstract (about 150 words) that is a brief but informative summary of the contents and the conclusions of the paper. The abstract should be intelligible to a non-specialist in the field and should avoid specialized terms and abbreviations or symbols that require definition. Keywords should be listed immediately after the abstract.

A suggested organization of an article is abstract, introduction, materials and methods, results, discussion, acknowledgments, and references. In the methods section, experimental procedures should be described in sufficient detail to enable the work to be repeated. References to other papers describing the techniques may be given. Correct

GUIDE FOR AUTHORS

chemical names should be given and scientific names of organisms should be specified. The names and addresses of suppliers of uncommon reagents or instruments should be mentioned. Authors should draw attention to any particular chemical or biological hazards that may be involved in carrying out the experiments described. Any relevant safety precautions should be described; if an accepted code of practice has been followed, a reference to the relevant standards should be given.

Use SI units and follow the guidelines for abbreviations and symbols of the IUPAC-IUBMB Joint Commission on Biochemical Nomenclature. Number footnotes in a single sequence cited by superscript Arabic numerals and typed on a separate sheet.

References. Include only published or in-press articles; cite personal communications or unpublished articles as such within the text. Arrange the list in alphabetical order according to the first author's surname and type double-spaced on a separate page at the end of the manuscript. References should be referred to in the text by the authors' surnames and the date of publication, e.g., Doe and Jones (2002), Jones et al. (1999), or (Doe, 2000; Jones, 2001). Abbreviate the names of journals according to the Chemical Abstracts Service Source Index. Note the reference styles in the following examples:

- Nuttall, G.H.F., 1904. *Blood Immunity and Blood Relationship*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Polziehn, R.O., Strobeck, C., 2002. A phylogenetic comparison of red deer and wapiti using mitochondrial DNA. *Mol. Phylogenet. Evol.* 22, 342–356.
- Williams, P.L., Fitch, W.M., 1989. Finding the minimal change in a given tree. In: Feraholm, B., Bremner, K., Jornvall, H. (Eds.), *The Hierarchy of Life*. Elsevier, Amsterdam, pp. 453–470.

Tables. Number tables consecutively with Arabic numerals in order of appearance in the text. Give each table a short descriptive title directly above the table, with footnotes (indicated by superscript lowercase letters) directly below the table.

Figures. Number all figures with Arabic numerals in order of appearance in the text. Type all legends double-spaced consecutively on a separate sheet. Please visit our Web site at <http://authors.elsevier.com/artwork> for detailed instructions on preparing electronic artwork.

Color illustrations. If, together with your accepted article, you submit usable color figures, then Elsevier will ensure, at no additional charge, that these figures will appear in color on the Web (e.g., ScienceDirect and other sites) regardless of whether these illustrations are reproduced in color in the printed version. For color reproduction in print, you will receive information regarding the costs from Elsevier after receipt of your accepted article. For further information on the preparation of electronic artwork, please see <http://authors.elsevier.com/artwork>.

Please note: Because of technical complications that can arise in converting color figures to "gray scale" (for the printed version should you not opt for color in print), please submit in addition usable black-and-white files corresponding to all the color illustrations.

Submission and linking of data to the sequence databases. Authors are expected to complete data entry and

annotation forms for the appropriate database(s). General information about the addresses for the databases is available from the Editorial Office: Copies of the data entry forms or other verification of submission and, when available, pertinent accession numbers should be provided with the submitted manuscripts. Published articles will include a footnote indicating the database to which data have been supplied and the accession number when this information has been supplied by the authors. Deposit of data in the appropriate database(s) is a condition of publication. Electronic data transfer is encouraged by the databases. Authors who select this option should contact the database representatives for the appropriate procedures. Authors should retain copies of all materials supplied. The Editorial Office, the Editors, and the Publisher cannot assume responsibility for damage to data supplied on electronic media.

Elsevier authors wishing to enable other scientists to use the accession numbers cited in their papers via links to these sources should type this information in the following manner:

For each and every accession number cited in an article, authors should type the accession number in **bold, underlined text**. Letters in the accession number should always be capitalized (see example below). This combination of letters and format will enable Elsevier's typesetters to recognize the relevant texts as accession numbers and add the required link to GenBank's sequences.

Example: "... (GenBank accession nos. **AI631510**, **AI631511**, **AI632198**, and **BF223228**), a B-cell tumor from a chronic lymphatic leukemia (GenBank accession no. **BE675048**), and a T-cell lymphoma (GenBank accession no. **AA361117**)."

Authors are encouraged to check accession numbers used very carefully. **An error in a letter or number can result in a dead link.** In the final version of the *printed article*, the accession number text will not appear bold or underlined. In the final version of the *electronic copy*, the accession number text will be linked to the appropriate source in the NCBI databases enabling readers to go directly to that source from the article.

Preparation of supplementary material. Elsevier now accepts electronic supplementary material to support and enhance your scientific research. Supplementary files offer additional possibilities for publishing supporting applications, movies, animation sequences, high-resolution images, background datasets, sound clips, and more. Supplementary files supplied will be published online alongside the electronic version of your article in Elsevier Web products, including ScienceDirect (<http://www.sciencedirect.com>). To ensure that your submitted material is directly usable, please provide the data in one of our recommended file formats. Authors should e-mail the material in electronic format separately from the article and supply a concise and descriptive caption for each file. Please note, however, that supplementary material will not appear in the printed journal. Files can be stored on 3½-inch diskette, ZIPdisk, or CD (either MS-DOS or Macintosh). For more detailed instructions, contact the Editorial Office (e-mail: mpe@elsevier.com; telephone: (619) 699-6234; or fax: (619) 699-6859).

Proofs will be sent to the corresponding author. Authors will be charged for alterations in excess of 10% of the original composition cost.

ZOOTAXA - Information for authors

Aim and scope

Zootaxa is a peer-reviewed international journal for rapid publication of high quality papers on any aspects of systematic zoology, with a preference for large taxonomic works such as monographs and revisions. *Zootaxa* considers papers on all animal taxa, both living and fossil and especially encourages descriptions of new taxa. All types of taxonomic papers are considered, including theories and methods of systematics and phylogeny, taxonomic monographs, revisions and reviews, catalogues/checklists, biographies and bibliographies, identification guides, analysis of characters, phylogenetic relationships and zoogeographical patterns of distribution, descriptions of taxa, and nomenclature. Open access publishing option is strongly encouraged for authors with research grants and other funds. For those without grants/funds, all accepted manuscripts will be published but access is for subscribers only. All manuscripts will be subjected to peer review before acceptance. *Zootaxa* aims to publish each paper within one month after the acceptance by [editors](#).

Preparation of manuscripts

1) *General*. All papers must be in English. Authors whose native language is not English are encouraged to have their manuscripts read by a native English-speaking colleague before submission. Nomenclature must be in agreement with the *International Code of Zoological Nomenclature* (4th edition 1999), which came into force on 1 January 2000. Author(s) of species name must be provided when the scientific name of any animal species is first mentioned (the year of publication needs not be given; if you give it, then provide a full reference of this in the reference list). Authors of plant species name need not be given. Metric systems should be used. If possible, use the common font New Times Roman and use as little formatting as possible (use only **bold** and *italics* where necessary and indent paragraphs except the first). Special symbols (e.g. male or female sign) should be avoided because they are likely to be altered when files are read on different machines (Mac versus PC with different language systems). You can code them as m# and f#, which can be replaced during page setting. The style of each author is generally respected but they must follow the following general guidelines.

2) The **title** should be concise and informative. The higher taxa containing the taxa dealt with in the paper should be indicated in parentheses: e.g. A taxonomic revision of the genus *Aus* (Order: family).

3) The **name(s) of all authors** of the paper must be given and should be typed in the upper case (e.g. ADAM SMITH, BRIAN SMITH & CAROL SMITH). The address of each author should be given in *italics* each starting a separate line. E-mail address(es) should be provided if available. In short correspondence, authors and addresses are listed after the main text and before the list of references.

4) The **abstract** should be concise and informative. Any new names or new combinations proposed in the paper should be mentioned. Abstracts in other languages may also be included in addition to English abstract. The abstract should be followed by a list of **key words**. Abstract and key words are not needed in short correspondence.

5) The arrangement of the **main text** varies with different types of papers (a taxonomic revision, an analysis of characters and phylogeny, a catalogue etc.), but should usually start with an **introduction** and end with a list of **references**. References should be cited in the text as Smith (1999), Smith and Smith (2000) or Smith *et al.* 2001 (3 or more authors), or alternatively in a parenthesis (Smith 2000; Smith & Smith 2000; Smith *et al.* 2001). All literature cited in the text must be listed in the references in the following format (see a [sample page here](#) in PDF).

A) **Journal paper:**

Smith, A. (1999) Title of the paper. *Title of the journal in full*, volume number, page range.

B) **Book chapter:**

Smith, A. & Smith, B. (2000) Title of the Chapter. *In*: Smith, A, Smith, B. & Smith, C. (Eds), *Title of Book*. Publisher name and location, pp. x-y.

C) **Book:**

Smith, A., Smith, B. & Smith, C. (2001) *Title of Book*. Publisher name and location, xyz pp.

C) **Internet resources**

Author (2002) *Title of website, database or other resources*, Publisher name and location (if indicated), number of pages (if known). Available from: <http://xxx.xxx.xxx/> (Date of access).

Dissertations resulting from graduate studies and non-serial proceedings of conferences/symposia are to be treated as books and cited as such. Papers not cited must not be listed in the references.

Please note that (1) **journal titles must be written in full (not abbreviated)**; (2) journal titles and volume numbers are followed by a ","; (3) page ranges are connected by "n dash", not hyphen "-", which is used to connect two words. For websites, it is important to include the last date when you see that site, as it can be moved or deleted from that address in the future.

On the use of dashes: (1) Hyphens are used to link words such as personal names, some prefixes and compound adjectives (the last of which vary depending on the style manual in use). (2) En-dash or en-rule (the length of an 'n') is used to link spans. In the context of our journal that means numerals mainly, most frequently sizes, dates and page numbers (e.g. 1977–1981; figs 5–7) and also geographic or name associations (Murray–Darling River; a Federal–State agreement). (3) Em-dash or em-rule (the length of an 'm') are used far more infrequently, and are used for breaks in the text or subject, often used much as we used parentheses. In contrast to parentheses an em-dash can be used alone; e.g. What could these results mean—that Niel had discovered the meaning of life? En-dashes and em-dashes should not be spaced.

6) Legends of **illustrations** should be listed after the list of references. Small illustrations should be grouped into plates. When preparing illustrations, authors should bear in mind that the journal has a matter size of 25 cm by 17 cm and is printed on A4 paper. For species illustration, line drawings are preferred, although good quality B&W or colour photographs are also acceptable. See a guide [here](#) for detailed information on preparing plates for publication.

7) **Tables**, if any, should be given at the end of the manuscript. Please use the table function in your word processor to build tables so that the cells, rows and columns can remain aligned when font size and width of the table are changed. Please do not use Tab key or space bar to type tables.

8) **Keys** are not easy to typeset. In a typical dichotomous key, each lead of a couplet should be typed simply as a paragraph as in the box below:

1 Seven setae present on tarsus I ; four setae present on tibia I; leg I longer than the body; legs black in color ... Genus A

- Six setae present on tarsus I; three setae present on tibia I; leg I shorter than the body; legs brown in color ... 2

2 Leg II longer than leg I ... Genus B

- Leg II shorter than leg I ... Genus C

Our typesetters can easily convert this to a proper format as in this [PDF file](#).

Deposition of specimens

Whenever possible, authors are advised to deposit type specimens in national or international public museums or collections. Authors are also advised to request registration numbers of deposited material in advance of the acceptance of papers to avoid unnecessary delay of publication. Some countries (e.g. Australia) require that primary type specimens be deposited in collections of the country of origin; authors are advised to take this into consideration.

Submission

Please follow the above basic guidelines and check if your manuscript has been prepared according to the style and format of the journal. Authors are encouraged to submit manuscripts by e-mail as attachments to the subject [Editors](#) responsible for your taxa or subject areas; manuscripts on small insect orders without subject editors should be submitted to Dr **S. L. Winterton** (swinterton@cdfa.ca.gov); manuscripts on other invertebrate taxa without subject editors should be submitted to Dr **R.C. Dalglish** (zootaxa@phthiraptera.org).

Prior to submitting a manuscript and figures to an editor, please check our [website](#) if there are two or more editors per subject, and then contact one of these to announce your intention to submit a manuscript for review. Please indicate the size of the manuscript, the number of figures and the format of these files.

Your editor can then respond with special instructions, especially for the submission of many image files.

When you submit your manuscript to your editor, it will be more expedient to the review process if you offer the names of three or more potential reviewers with their complete postal and email addresses.

For manuscripts with numerous illustrations, which might be saved as separate TIFF or JPG files, for the purpose of review, it will be easier and more efficient for the subject editors and reviewers to have the figures converted into one larger PDF (Portable Document Format) file, instead of requiring the subject editor to save many files, cutting and copying these into a string of messages/files to the reviewers. You should retain the original figures in a higher resolution format for the final production of the accepted paper. For the text, PDF file along with RTF (Rich Text format) files are preferred. The advantage of submitting a rtf file for the text part of the manuscript is that the reviewers can emend the manuscript electronically. If you can not prepare PDF files, then submit text in RTF and the figures in TIFF (line drawing scanned at 600 dpi and half tone at 300 dpi; please use LZW compression, if you can, to reduce the size of e-files for easy transmission); if halftone TIFF files are too big (exceeding 2 MB), then submit them in jpeg. See here for detailed information on preparing plates for publication.

Vector files (charts, maps etc) are best submitted as EMF.

If you do not have access to e-mail, you can send three copies of the manuscript by post. Please double space your ms and leave ample margins for printed manuscripts.

Authors of accepted papers will be asked to submit an electronic version of the manuscript so that the publisher needs not to re-key or scan the ms. At this stage, the text part of the ms must be submitted as RTF and figures as TIFF. Authors please be aware that line drawings must be scanned at 600 or 900 dpi as line art (=1 bit); they must NOT be scanned as 8 bit or full colour images. Please read details here.

Authors need to complete and return an Assignment of Copyright form when paper is accepted for publication. Authors of institutions that do not allow transfer of copyrights to publishers (e.g. government institutions such as USDA, CSIRO) should attach a copyright waiver or similar documents.

Review process

When a manuscript is received by the Editor, he/she will have it reviewed by at least two peers qualified to evaluate the manuscript and he/she normally asks the reviewers to complete the review in one month. However, the reviewing process will normally take longer, depending on the length of the manuscript and reviewer's responses.

Publication

Once the manuscript is accepted by your subject editor, final files, produced according to Zootaxa requirement, will be forwarded by your subject editor to the chief editor, who will then link with author and the printer to ensure that the paper is published without unnecessary delay. Normally the proof will be sent to the author for checking with 1 to 3 weeks after the final files are accepted. The paper will usually be published with two weeks (for larger papers it will take longer) once the corrections to the proof are received

Page charge and colour plates. There is **no page charge** for publishing with *Zootaxa*. Publication of **colour figures/photographs** in online edition is also free of charge (print version in black and white). If colour plates in the print edition are desired, authors will be asked to contribute towards the full cost. Current rates: 300 USD for the first colour page; 200 USD for each additional colour page.

Open access. Zootaxa endorses the open access of taxonomic information. Authors who have funds to publish are strongly encouraged to pay a fee of 20 US\$ per printed page to give free online access of their papers to all readers at this site or their own site. Open access papers are read by more people and are expected to have higher citation rates.

Reprints. Each author will be given a **free e-reprint** (PDF) for personal use (printing a copy for own use or exchange with other researchers, but not for deposition in a library/website/ftp-site for public access).

Printed copies of each paper/monograph in the form of the regular reprint can also be produced by the Publisher for purchase by authors at cost to authors, with a discount based on the number of copies ordered.

Interactive links. can be set up for authors at US\$10 for the first five links and US\$1.00 for each additional link for the online edition of their paper. Typical links are: to an e-mail address, link to another online paper or website and to other parts of the same documents [e.g. linking "Smith 2000" cited in the **Introduction** to the full details "Smith, A. (2000) Title of paper. *Journal title in full*, 0, 000-000" listed in the **References**]. All details and instructions (what to mark and where to link) should be provided when the final revision is returned to the Editor